

*На правах рукописи*

ГЕНИКОВА

Надежда Васильевна

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ  
СООБЩЕСТВ НА АВТОМОРФНЫХ ПЕСЧАНЫХ ПОЧВАХ НА  
ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ**

03.02.01 – Ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2012

Работа выполнена в ФГБУН Институт леса  
Карельского научного центра РАН

- Научный руководитель: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
**Крышень Александр Михайлович**
- Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
**Нешатаева Валентина Юрьевна**  
ФГБУН Ботанический институт  
им. В.Л. Комарова РАН,  
ведущий научный сотрудник
- кандидат биологических наук  
**Лебедева Вера Христофоровна**  
ФГБОУ ВПО Санкт-Петербургский  
государственный университет,  
ведущий научный сотрудник
- Ведущая организация: ФГБУН Институт биологии Коми научного  
центра Уральского отделения РАН

Защита диссертации состоится «6» декабря 2012 г. в 16.00 часов на заседании Совета Д 212.232.32 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Санкт-Петербургском государственном университете ауд. №1 кафедры ботаники биолого-почвенного факультета СПбГУ по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9; факс: 8(812)328-97-03; e-mail: botsadspbgu@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. М. Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан \_\_\_\_ 2012 г.

Ученый секретарь Совета Д 212.232.32  
по защите докторских и кандидатских  
диссертаций доктор биологических наук

В.Н. Никитина

**Актуальность темы.** На территории Карелии сосняки занимают более 6 млн. га, что составляет 40,7% суши или около 30% от общей площади республики (Государственный..., 2012), и являются одним из основных объектов лесокультурного фонда. Сосновые леса наряду с еловыми являются коренными лесными формациями в Карелии (Виликайнен, 1974; Юрковская, 1993). Преобладание сосновых лесов в растительном покрове Карелии, в отличие от остальных районов таежной зоны европейской части России, среди которых доминируют ельники, объясняется геолого-морфологической структурой Балтийского щита, а именно распространением легких сухих почв (Виликайнен, 1974; Чертовской, 1978; Морозова, 1991; Юрковская, Елина, 2009).

Преобладающие в настоящее время производные (вторичные) леса возникли на заброшенных сельскохозяйственных угодьях и вырубках, образовавшихся в ходе интенсивного лесопользования во второй половине XX столетия. Исследования структуры и динамики лесных сообществ на различных стадиях развития не только расширяют наши представления о закономерностях формирования растительных сообществ и живых систем, но и необходимы для обоснования мероприятий по восстановлению и охране лесов.

**Цель и задачи исследований.** Цель данной работы – исследовать закономерности формирования лесных сообществ на песчаных автоморфных почвах на территории Карелии. Для решения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) выявить видовое разнообразие сосудистых растений климаксовых и серийных (производных) лесных сообществ на песчаных автоморфных почвах;
- 2) проанализировать ценофлору лесов на песчаных автоморфных почвах на различных стадиях развития;
- 3) изучить особенности формирования структуры напочвенного покрова сосновых лесов в различных типах лесорастительных условий и на различных стадиях развития.

**Научная новизна.** Впервые комплексно проведены исследования развития лесных сообществ на песчаных почвах на территории Восточной Фенноскандии: проанализированы географическая и эколого-ценотическая структуры ценофлоры сосновых лесов, исследованы закономерности формирования структуры напочвенного покрова в сообществах различного типа и возраста; исследованы фитогенные поля сосен в фитоценозах различного возраста и состояния в различных лесорастительных условиях.

**Теоретическая и практическая значимость исследований.** Получены новые сведения о структуре и закономерностях развития климаксовых и серийных сообществ, являясь основой для построения динамических рядов восстановления сосновых лесов. Проведенные исследования могут послужить материалом для разработки динамической типологии лесов и ос-

новой для обоснования мероприятий по сохранению и восстановлению сосняков.

**Апробация работы.** Результаты исследования были представлены на пяти всероссийских конференциях: «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008); «Развитие геоботаники: история и современность» (Санкт-Петербург, 2011); «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата» (Апатиты, 2009); «Растительность Восточной Европы: классификация, экология и охрана» (Брянск, 2009); «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011); а также на «Международном симпозиуме, посвященном 20-летию российско-финляндского международного заповедника «Дружба» (Кухмо, Финляндия, 2010).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 2 – в журналах из списка ВАК; 1 статья принята в печать в Ботанический журнал.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка литературы. Текст диссертации изложен на 195 страницах. Работа содержит 26 таблиц и 50 рисунков. В списке литературы 229 источников.

**Благодарности.** Автор благодарен Ю.В. Преснухину, Ю.Н. Ткаченко, Е.Э. Костиной за помощь в сборе полевых материалов, Е.П. Гнатюк, М.А. Бойчук и В.Л. Миронову – в определении растений, С.А. Кутенкову – в статистической обработке данных.

## **Глава 1. Физико-географические условия района исследований**

В главе приводится характеристика района исследования (климат, гидрография, геология, рельеф, почвенные условия, растительность).

## **Глава 2. Характеристика лесов Карелии на автоморфных почвах**

Сильно расчлененный холмисто-грядовый рельеф, мозаичность и мелкая контурность почв приводят к разнообразию растительности. В главе рассматривается история развития типологий сосновых лесов. Подробно обсуждаются классификации сосняков Ф.С. Яковлева, В.С. Вороновой (1959), М.И. Виликайнена (1974), Л.П. Рысина (1975), С.С. Зябченко (1984) для территории Карелии.

## **Глава 3. Объекты и методы исследований**

**3.1. Объектами исследования** диссертационной работы являются лесные растительные сообщества на различных стадиях развития в трех типах лесорастительных условий (Крышень, 2010): 1) сухие олиготрофные с климаксом сосняк лишайниковый – *Pinus sylvestris* – *Cladonia* (P.s.–Cl.), 2) сухие мезо-олиготрофные с климаксом – сосняк брусничный – *Pinus sylvestris* –

*Vaccinium vitis-idaea* (P.s.–V.v-i.) и 3) свежие мезо-олиготрофные с климаксом сосняк черничный – *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* (P.s.–V.m.).

Материал для изучения видового состава и динамики собирался на территории Карелии (средняя и северная подзоны тайги) в течение полевых сезонов 2003–2010 гг. Объем собранного материала составляет 115 геоботанических описаний и включает 19 описаний в условиях сосняка лишайникового, 40 – в условиях сосняка брусничного и 56 – в условиях сосняка черничного, всего молодняков – 57 описаний, средневозрастных – 23 и сообществ старше 100 лет – 35.

**3.2. Методы исследования ценофлор.** При изучении разнообразия растительных сообществ применялись маршрутные методы. Общее описание участка (в пределах выдела) включало, кроме перечня видов растений, данные о его местоположении (географические координаты), положении в рельефе, сведения о смежных участках (в случаях описания вырубок и молодняков), степень однородности или неоднородности и др. При описании учитывалась экспозиция склона, антропогенное и зоогенное влияние. При описании древесного яруса (площадь размером не менее 400 м<sup>2</sup>) выявлялся породный состав и структура древостоя, определялась полнота насаждения; для каждой древесной породы определялись возраст, средний и максимальный диаметр на высоте 1,3 м, средняя и максимальная высота. В напочвенном покрове учитывалось проективное покрытие всех видов сосудистых растений, а также мхов и лишайников.

Анализ полученного материала проводился по следующей схеме: 1) объединение флористических списков однотипных описаний в условные ценофлоры и 2) сравнение и оценка выделенных ценофлор (Уланова, 1995; Методы..., 2005). Проведена ординация геоботанических описаний пробных площадей на основе бестрендового анализа соответствия (DCA) с помощью программы PC-ORD.

**3.3. Объекты исследования структуры напочвенного покрова.** Для изучения структуры напочвенного покрова сообществ за 2008–2010 гг. были проведены описания 10 пробных площадей (ПП): 2 временные ПП сосняков лишайниковых (55 и 70 лет) и 1 ПП сосняка брусничного (200 лет) располагались на территории Калевальского и Муезерского районов (подзона северной тайги), 7 постоянных ПП (1 – сосняк лишайниковый 150 лет, 3 – сосняк брусничный 120 лет, 120 лет с частично (50%) усохшим древостоем и 70 лет, 3 – сосняк черничный 185 лет, 70 лет и 70 лет с проведенным разреживанием древостоя) находились в заповеднике "Кивач" (подзона средней тайги).

**3.4. Методы исследования структуры напочвенного покрова.** Исследования микроценоотического разнообразия и фитогенных полей деревьев проводились с использованием площадок 20x50 см (0,1 м<sup>2</sup>), в некоторых случаях – 1x1 м – при исследовании сосняка брусничного 200 лет и 10x15 см – для исследования сосняка лишайникового 70 лет. Данные о проективном покрытии отдельных видов, а также по ярусам растительного покрова разбива-

лись на 4 группы, соответствующие 4 зонам фитогенного поля (приствольное повышение, подкроновое пространство, зона границы кроны, межкроновое пространство). На основе полученных данных был проведен графический и дисперсионный анализ (Плохинский, 1970) варьирования проективного покрытия мхов, лишайников, травянистых растений и кустарничков, мохово-лишайникового, травяно-кустарничкового ярусов в целом и опада в зависимости от удаленности от дерева. Для статистического анализа описаний использовалась программа Statgraphics Plus for Windows 2.1.

Кроме того, для каждой пробной площади для каждой пары видов были вычислены коэффициенты сопряженности Коула с использованием 4-х польной таблицы присутствия-отсутствия видов (Василевич, 1969), построены корреляционные плеяды видов. Для одной из постоянных ПП (сосняк мохово-лишайниковый) было проведено картирование участка площадью 400 м<sup>2</sup> с целью выявления мозаичности напочвенного покрова. Участок размером 20х20 м был разбит на квадраты 1 м<sup>2</sup>, в каждом из этих квадратов фиксировалось проективное покрытие мхов, лишайников и кустарничков, а также зарисовывалась мозаика моховых и лишайниковых пятен.

#### **Глава 4. Видовое разнообразие лесных растительных сообществ на автоморфных песчаных почвах**

Всего в исследованных сосняках был отмечен 81 вид сосудистых растений. По количеству видов наблюдается увеличение от сухих и бедных условий P.s.–C1. (14 видов) через P.s.–V.v.–i. (33 вида) к более богатым условиям P.s.–V.m. (79 видов), сообщества которого расположены в среднетаежной зоне, флористически более богатой по сравнению с подзоной северной тайги (Кравченко, Кузнецов, 2001). В исследованных сообществах наибольшее видовое разнообразие наблюдается на ранних стадиях восстановления растительности, наименьшее – в старовозрастных (средний возраст более 100 лет) лесах (рис. 1).

Адвентивная фракция флоры сосновых лесов состоит из четырех видов, встречающихся исключительно в сообществах сосняка черничного (P.s.–V.m.) (*Dactylus glomerata*, *Galium album*, *Hypericum maculatum* и *Melandrium dioicum*).

Из 16 аборигенных видов, активно заселяющих нарушенные местообитания, применительно к сосновым лесам апофитами можно считать только 8 (*Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Anthriscus sylvestris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Potentilla erecta*, *Rubus idaeus*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis*). Все они, как и упомянутые адвентивные виды, достаточно редки в удаленных от дорог и сельхозугодий сообществах на песчаных почвах и в спелых насаждениях практически отсутствуют. Встречаются они обычно в молодых и средневозрастных сообществах с доминированием лиственных пород. Чаще всего эти виды остаются с вырубки, где их произрастание закономерно. Другие виды, такие как вейники лесной и наземный, луговик, в си-

лу своих биологических особенностей – приспособлений к существованию в лесах, где естественным образом происходят регулярные нарушения (вывалы, ветровалы, пожары и др.) оказались готовыми для осваивания местообитаний, появившихся в результате человеческой деятельности. В исследованиях ценофлоры лесов их не следует рассматривать в качестве апофитов. Таким образом, синантропный компонент флоры представлен 12 видами (8 эуапофитов и 4 адвентивных вида), что составляет менее 15% от общего числа видов ценофлоры сосновых лесов.

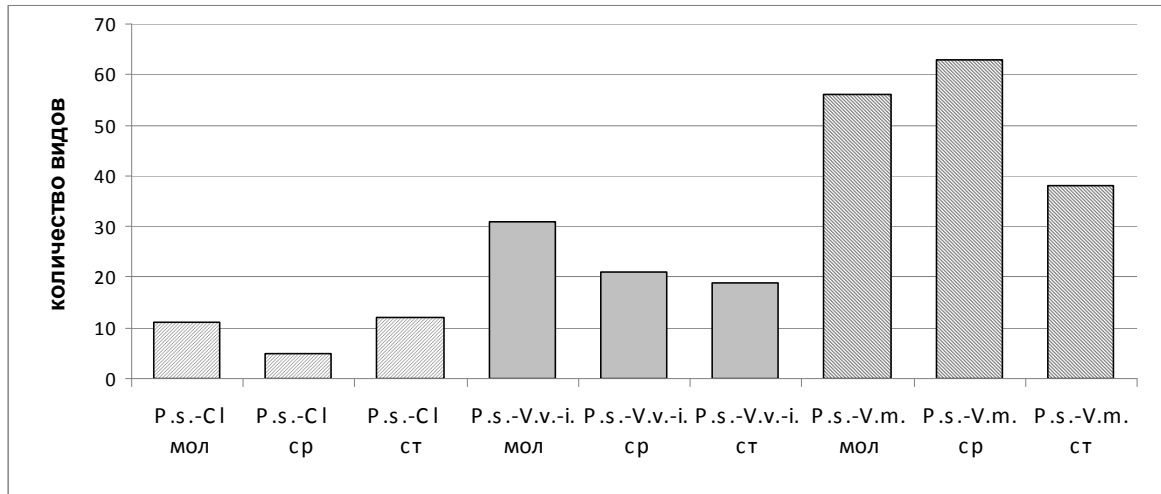


Рис. 1. Распределение количества видов сосудистых растений по типам лесорастительных условий и возрастным стадиям (мол – молодняки, ср – средневозрастные сообщества, ст – старовозрастные сообщества).

Географическая структура ценофлор представлена 7 широтными и 6 долготными фракциями. Широтный спектр геоэлементов характеризуется заметным преобладанием зональных бореальных видов (от 71% в P.s.-Cl. до 79% в P.s.-V.v.-i.). Суммарная доля северных широтных элементов (гипоарктических и гипоарктобореальных) составляет от 7% в P.s.-V.m. до 21% в P.s.-Cl. Суммарная доля южных элементов (бореально-неморальных и неморальных) составляет 3% для P.s.-V.v.-i. и 17% для P.s.-V.m., при этом они полностью отсутствуют в P.s.-Cl. Из долготных фракций наибольшим числом видов представлены циркумполярная (35–43%) и евроазиатская (14–28%). Наименее полно представлены амфиатлантические (3–7%) и европейские (7–10%) долготные элементы. Виды всех 6 долготных фракций встречаются во всех типах леса. Количество же широтных элементов изменяется по типам леса. Разнообразие широтных фракций минимально в P.s.-Cl. – 4 (отсутствуют неморальные виды), в P.s.-V.v.-i. – 5 и максимально в P.s.-V.m., где представлены все широтные группы.

Из 12 эколого-ценотических групп, выделенных М.Л. Раменской (1983), в сосняках Карелии представлены 7 (отсутствуют петрофиты, тундровые, прибрежно-водные, прибрежно-пресноводные и приморские виды) (табл. 1).

Таблица 1.

Эколого-ценотическая структура ценофлоры сосновых лесов Карелии

Эколого-ценотические группы	P.s.–Cl.		P.s.–V.v.–i.		P.s.–V.m.	
	КОЛ-ВО ВИДОВ	%	КОЛ-ВО ВИДОВ	%	КОЛ-ВО ВИДОВ	%
1 – «лесные растения, относительно требовательные к почвенному плодородию и произрастающие при значительном затенении древесным ярусом»	–	–	–	–	9	12
2 – «лесные растения, произрастающие на средних по степени богатства почвах со средним увлажнением»	2	14	15	45	35	45
3 – «виды наиболее сухих и бедных почвогрунтов и еще большего светолюбия»	3	21	2	6	7	9
4 – «лесные виды с очень широкой экологической амплитудой»	8	57	15	45	19	24
5 – «виды болот более или менее эутрофных и мезотрофных, как открытых (безлесных), так и облесенных»	–	–	–	–	1	1
6 – «виды олиготрофных болот»	1	7	–	–	–	–
7 – «виды преимущественно луговые – мезофильного и гидрофильного ряда»	–	–	1	3	7	9
Всего	14	100	33	100	78	100

Наряду с эколого-ценотическим анализом ценофлоры сосняков по М.Л. Раменской нами было также выявлено содержание и соотношение экологических свит А.А. Ниценко (1969) в ценофлоре сосновых лесов, которые показали сходные результаты.

В ходе анализа выяснилось, что ценофлора каждого типа лесорастительных условий обладает такими количественными и качественными характеристиками по числу видов, по соотношению аборигенной и адвентивной фракций флоры, по числу и соотношению географических и эколого-ценотических элементов, которые позволяют отличить его от других типов.

Так, ценофлора P.s.–Cl. обладает наименьшим количеством видов – 14, всего один вид является апофитом (доля участия синантропных видов во флоре составляет 7%). Географическая структура состоит из 4 групп элементов (отсутствуют неморальные виды). Эколого-ценотический состав видов представлен 4 группами.



Ценофлора P.s.–V.v.–i. сложена 33 видами, из них 2 апофита (доля синантропных видов во флоре – 6%). Географические элементы представлены 5 группами. Ценофлора насчитывает 4 эколого-ценотические группы.

В ценофлору P.s.–V.m. входит наибольшее количество видов (79), из которых 4 адвентивных, встреченных только в этом типе лесорастительных условий, и 8 апофитов. Таким образом, степень участия синантропных видов в ценофлоре сообществ сосняка черничного наибольшая и составляет 15%. Географическая структура наиболее разнообразна (6 групп) и включает в себя как арктические, так и неморальные виды. Ценофлора обладает относительно большим эколого-ценотическим разнообразием и включает в себя 6 групп.

Для подтверждения результатов анализа ценофлор нами была проведена ординация геоботанических описаний растительных сообществ. На ординационной диаграмме достаточно четко обозначились границы между сообществами разных типов лесорастительных условий (рис. 2), при этом хорошо заметно сужение ценотического разнообразия с возрастом в пределах каждого типа лесорастительных условий.

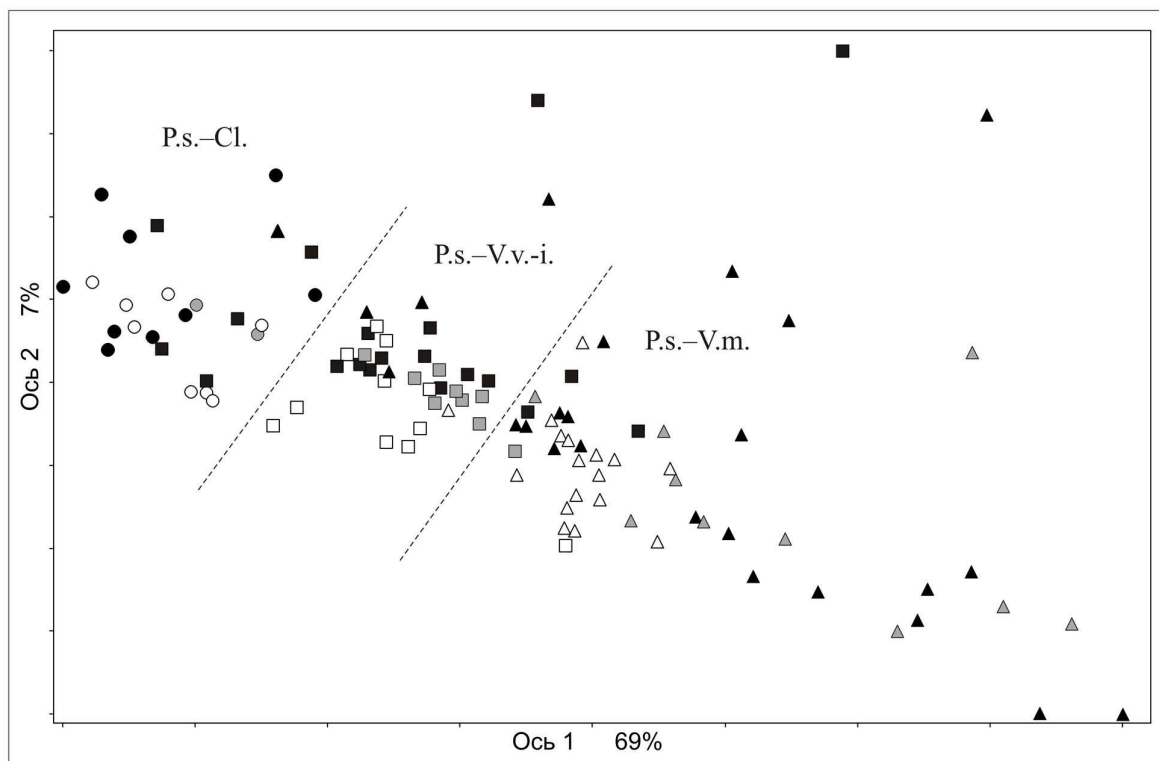


Рис. 2. Положение геоботанических описаний в двух первых осях DCA. Типы лесорастительных условий: ●, ○ – P.s.–Cl., ■, □ – P.s.–V.v.–i., ▲, △ – P.s.–V.m. Возрастные стадии: ●, ■, ▲ – молодняк, ○, □, △ – старовозрастное сообщество.

Причинами различия ценофлор разных типов лесорастительных условий являются не только почвенные характеристики, но состав и структура древесного яруса. Сравнение древостоя в сообществах разных типов лесорас-

тительных условий показало, что в P.s.–Cl. древостой и подрост кроме сосны очень редко содержат примесь березы, подлесок практически отсутствует. В P.s.–V.v.–i. древостой и подрост более разнообразны и кроме сосны включают в себя ель, осину и березу, в редком подлеске произрастают можжевельник, рябина, ива козья и ива ушастая. В древостое P.s.–V.m. кроме сосны, ели, березы, осины присутствуют также ольха и ива. Именно участие ели в древостое и густой ее подрост является характерной чертой для сообществ P.s.–V.m. Видовой состав относительно густого подлеска в условиях P.s.–V.m. наиболее разнообразен.

### **Глава 5. Структура напочвенного покрова лесных растительных сообществ на автоморфных песчаных почвах**

В исследованных сообществах **сосняков лишайниковых** в напочвенном покрове отмечено 18 видов, из них 6 видов травяно-кустарничкового яруса и 11 – мохово-лишайникового яруса. Древесный ярус в каждом сообществе состоит только из *Pinus sylvestris*. Доминантами напочвенного покрова являются кустистые лишайники, меньшим обилием обладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*).

Исследование сопряженности видов напочвенного покрова показало наличие слабых и средних по силе положительных связи между видами (от 0 до 0,29 и от 0,30 до 0,70). Сильные отрицательные связи наблюдаются между видами, приуроченными к разным микроусловиям, например, между лишайниками, преимущественно занимающими наиболее сухие и открытые места, и зелеными мхами, встречающимися на понижениях и затененных местах.

Результаты исследований изменения обилия видов по мере удаления от дерева (с помощью однофакторного дисперсионного анализа) показывают, что отличия в проективном покрытии по зонам фитогенного поля достоверны для небольшого количества видов, слагающих напочвенный покров, а сила влияния древесного яруса на обилие видов ( $\eta^2$ ) не превышает 10%.

Дисперсионный анализ варьирования обилия видов напочвенного покрова по зонам фитогенного поля показал, что для кустистых лишайников средние значения обилия достоверно выше в зоне приствольной кочки и ниже под кроной деревьев; обилие *Pleurozium schreberi* и видов рода *Dicranum*, напротив, минимально на приствольном повышении и увеличивается с удалением от дерева; среднее значение обилия вереска достоверно минимально в зоне приствольной кочки и максимально в зоне края кроны.

Картирование напочвенного покрова в одном из исследованных лишайниковых сосняков (рис. 3) показало мозаичность пятен мхов и лишайников размером более 1 м, которую в значительной степени можно объяснить мозаикой освещенных и затененных участков на исследованной пробной площади.

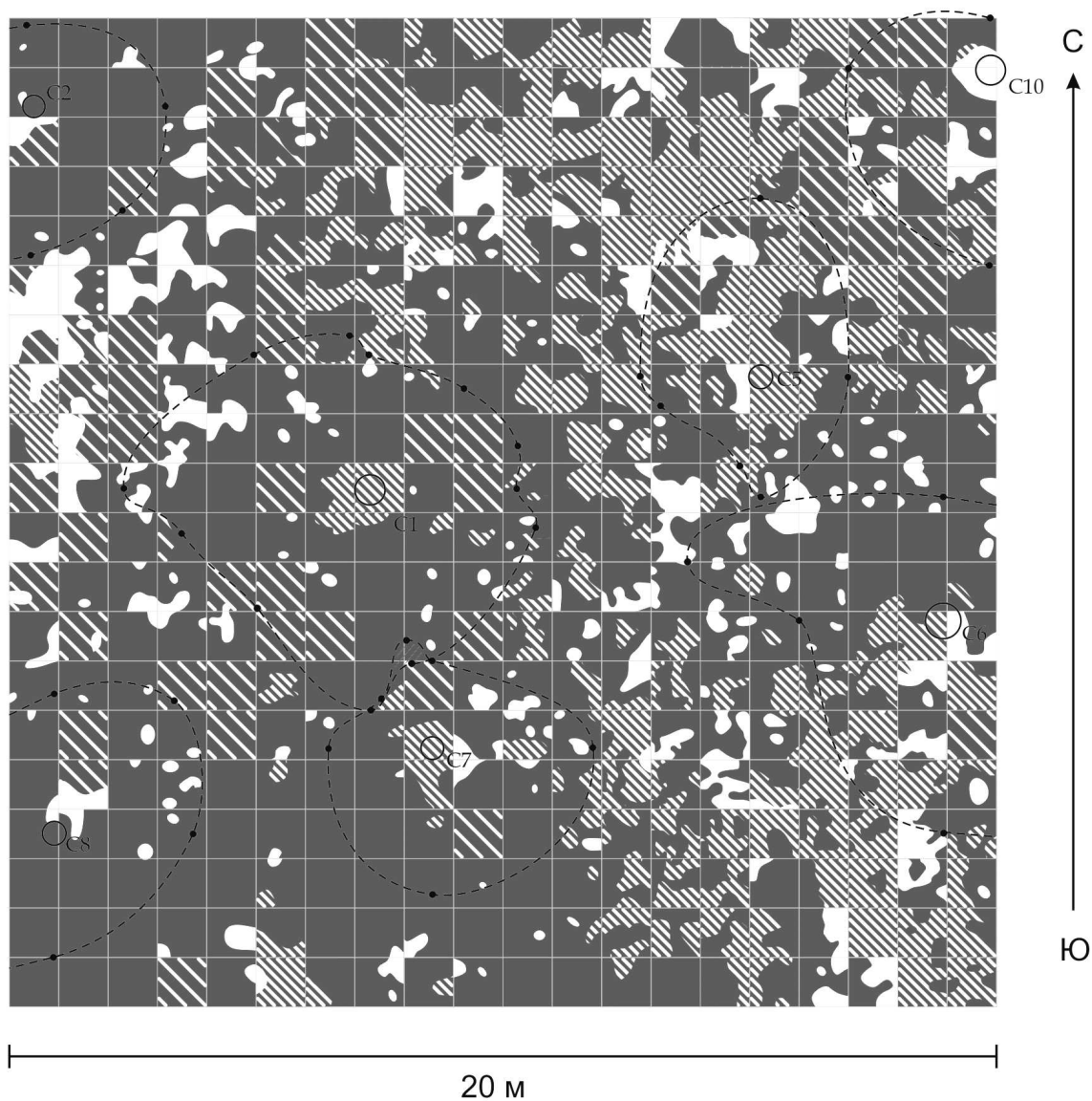


Рис. 3. Мозаичность напочвенного покрова в сосняке лишайниковом 150 лет. Условные обозначения: серым цветом обозначены пятна мхов; белым – пятна лишайников; редкой штриховкой – пятна с преобладанием мхов; частой штриховкой – пятна с преобладанием лишайников; кругами с номерами показаны деревья, пунктирными линиями – проекции крон.

В подкромовом пространстве сосны и по краю кроны наблюдается мозаичность меньшего размера (до 1 м), которая может быть объяснена перераспределением кронами атмосферных осадков (рис. 4). По мере удаления от дерева доля мхов и лишайников в напочвенном покрове изменяется несколько раз, как увеличиваясь, так и уменьшаясь, что свидетельствует об отсутствии плавного снижения напряженности фитогенного поля с удалением от ствола.



Рис. 4. Схема изменения напочвенного покрова у пары деревьев в сосняке лишайниковом 150 лет. Условные обозначения: кругами показаны стволы сосен; пунктирными линиями – проекции крон деревьев; белым – участки напочвенного покрова с преобладанием опада, светло-серым – с преобладанием лишайников или пятна лишайников на фоне мхов, темно-серым – мхи с редкими вкраплениями лишайников или сплошной моховый покров.

В исследованных сообществах **сосняков брусничных** произрастает 19 видов растений, из них 9 видов мхов и лишайников, 5 видов травяно-кустарничкового яруса, 2 вида из подлеска и 3 вида древесного яруса. Ярус подлеска был представлен только на одном пробном участке (№1) (*Juniperus communis* и *Salix caprea*). Древесный ярус во всех сообществах состоял из *Pinus sylvestris*, на пробной площади №1 в состав древостоя также входили *Picea abies* и *Betula pubescens*.

При сравнении 2-х ПП сосняков брусничных (120 лет и 120 лет с большим количеством сухостойных сосен) можно отметить следующие различия. В сообществе с наличием сухих деревьев количество видов напочвенного покрова ниже. Отсутствуют виды (*Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*, *Caluna vulgaris*), которые в первом сообществе обладают невысокими значениями обилия и встречаемости. Учитывая, что обе ПП находятся в непосредственной близости друг от друга, можно предположить, что уменьшение количества видов это следствие нарушений в древесном ярусе. Также особен-

ностью ПП с сухими соснами является доминирование *Pleurozium schreberi* в моховом покрове с незначительным участием других мхов и лишайников. Этот факт с одной стороны противоречит результатам исследований в сосняках лишайниковых и некоторым литературным данным (см., например, Арипкина, 1962; Ипатов, Кирикова, 1981; Ипатов и др., 1995; Куваев и др., 2001), свидетельствующих о доминировании лишайников в наиболее освещенных местах. С другой стороны, в относительно сухих условиях редкостойных сосняков брусничных гибель части древостоя может дать другой эффект из-за снижения потребления почвенной влаги древостоем. Живые деревья расходуют влагу из верхнего слоя почвы (Рысин, 1967), после их отмирания или рубки влажность почвы повышается (Набатов, 1964), так как при усыхании сосен уменьшается в первую очередь количество тонких всасывающих корней (Бирюков и др., 1979). Об увеличении почвенной влаги косвенно говорит тот факт, что в сообществе с сухими соснами отсутствует вереск и практически отсутствуют лишайники рода *Cladonia*, хотя указанные виды отмечены в соседнем неповрежденном сообществе.

Несмотря на то, что микрорельеф, оказывающий большое значение в формировании мозаичности растительного покрова, долгое время сохраняется после усыхания дерева (Маслов, 1990), варьирование значений проективного покрытия видов по зонам фитогенного поля менее выражено в фитоценозе с большим количеством сухостоя. Происходит усреднение проективного покрытия видов, это связано с тем, что стираются границы между зонами фитогенного поля по причине выравнивания условий местообитания (освещенность, количество опада, перераспределение осадков) под деревьями, практически лишенными крон. Как показано исследованиями в заболоченных сосняках (Журавлева, Ипатов, 2005), эти факторы почти наполовину определяют варьирование обилия видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. По мнению же А.А. Маслова (1986), большое влияние на мозаичность напочвенного покрова, кроме распределения осадков кронами сосен, оказывают мощность подстилки и корневая конкуренция деревьев, которая на ПП с усохшими соснами также ослаблена.

На участке с сухими соснами статистически была подтверждена реакция только одного вида напочвенного покрова (*Vaccinium myrtillus*) на влияние древесного яруса. Реакция же наиболее чувствительных видов к изменению факторов среды при переходе от одной зоны фитогенного поля сосны к другой (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и *Hylocomium splendens*) статистически не подтвердилась. На ПП без сухостоя отмечено 4 вида с достоверными изменениями проективного покрытия по зонам фитогенного поля (*Pleurozium schreberi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Cladonia rangiferina*).

Анализ коэффициентов сопряженности показал, что в ненарушенном сосняке сопряженными являются большинство видов (7 из 10), в сухостойном – всего 2 из 7. В первом сообществе все 10 связей имеют положительный

характер, в сообществе с преобладанием сухих сосен отмечена одна отрицательная связь (*Vaccinium vitis-idaea* и *Hylocomium splendens*). Данные о сопряженности видов на двух ПП дополняют результаты дисперсионного анализа, показавшего достоверное различие колебаний обилия видов по мере удаления от центрального дерева только по одному виду (*Vaccinium myrtillus*) в нарушенном сообществе.

Таким образом, усыхание части древостоя в сосняках брусничных ведет не только к заметным изменениям в составе и обилии видов напочвенного покрова и их сопряженности, а также проявляется в снижении мозаичности покрова и изменении реакции видов на влияние сосны.

В исследованных сообществах **сосняков черничных (СЧ)** растительный покров представлен 8 видами мхов и лишайников, 18 видами растений травяно-кустарничкового яруса, 1 видом яруса подлеска и 3 видами деревьев. На одной ПП (185 лет) древесный ярус состоял из *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pubescens*, на двух остальных ПП в составе древостоя отсутствовала *Picea abies*. Подлесок из *Sorbus aucuparia* был отмечен только на ПП 185 лет, на остальных пробных площадях подлесок отсутствовал.

Во всех исследованных сосняках черничных доминантами напочвенного покрова являются *Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*, однако наиболее четко моховые пятна выделяются на участке со 185-летними деревьями. На других участках их визуальное выделение затруднено равномерным распределением доминирующего *Pleurozium schreberi* в мохово-лишайниковом ярусе и единичными вкраплениями мхов других видов, реже эти мхи образуют чистые латки размером до 1–1,5 м в диаметре.

Данные о сопряженности видов на ПП сосняков черничных показали, что хотя в каждом сообществе большинство видов взаимосвязано, корреляционные группы сложены разными видами и различным способом. Корреляционная плеяда видов сосняка 185 лет включает 13 из 15 видов, все виды положительно связаны между собой без выделения отдельных групп. Виды черничных сосняков 70 лет образуют как положительные, так и отрицательные связи, кроме того, в корреляционные плеяды входят пары видов, не связанные с основной группой сопряженности.

Таким образом, при сравнении 3-х ПП, представляющих собой части одного исходного сообщества сосняка черничного, наблюдаются различия в напочвенном покрове, касающиеся четкости выделения растительных микрогруппировок, а также закономерностей взаимосвязи видов. Следовательно, можно предположить, что главным фактором изменения структуры напочвенного покрова является возраст древостоя.

Распределение видов мхов и сосудистых растений по зонам фитогенного поля деревьев носит неравномерный характер (рис. 5). Наибольшее количество видов отмечено в межкроновом и подкroновом пространстве (СЧ 185 лет), подкroновой зоне (СЧ 70 лет, СЧ 70 лет с осветлением).

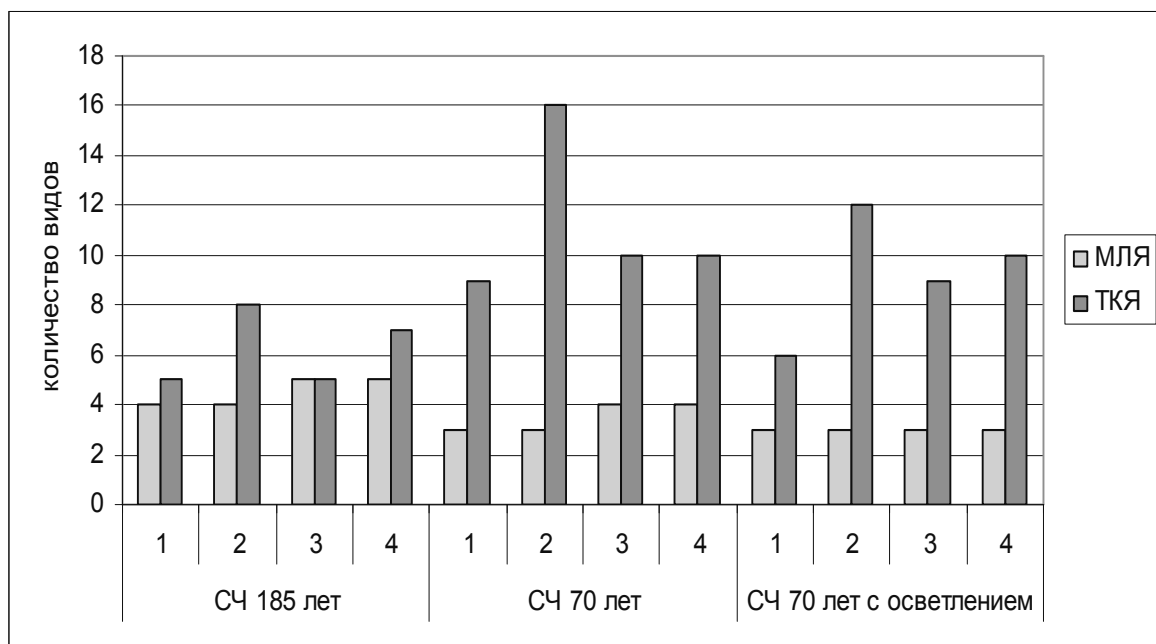


Рис. 5. Количество видов напочвенного покрова по зонам фитогенного поля (1 – приствольное повышение, 2 – подкروновое пространство, 3 – край кроны, 4 – межкroновое пространство).

Из рисунка 5 видно, что мхи варьируют в пределах от 3 до 5 видов в разных зонах фитогенного поля. Травяно-кустарничковый ярус отличается гораздо большим видовым разнообразием и большим варьированием количества видов по зонам. Также можно отметить сходный характер изменения количества видов сосудистых растений по зонам фитогенного поля. Пики наибольшего разнообразия видов приходятся на зоны подкroнового и межкroнового пространства, наименьшего – на зоны приствольного повышения и края кроны. Наиболее явно это выражено в СЧ 185 лет.

Наибольшие варьирования средних значений проективного покрытия видов напочвенного покрова на всех участках наблюдается для доминирующих мхов *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Обильный по всей площади пробных участков *Pleurozium schreberi* преобладает в зоне приствольного повышения (до 99%), при этом обилие сосудистых растений в этой зоне минимально.

Для всех изученных сосняков черничных были получены сходные результаты варьирования проективного покрытия видов, слагающих напочвенный покров. Так, на всех участках колебания обилия *Vaccinium myrtillus* по зонам фитогенного поля незначительны, несмотря на довольно высокие значения (до 35%). Обилие *Pleurozium schreberi*, одинаково высокое для всех участков, максимально в приствольном повышении и снижается от ствола к фону. *Hylocomium splendens* и *Dicranum spp.*, в отличие от *Pleurozium schreberi*, увеличивают свое обилие от ствола к краю кроны, в зоне края кроны и в межкroновом пространстве их среднее проективное покрытие максимально. По литературным данным (Волокитина, 1979; Котов и др., 1988), в сосняках

зона границы кроны оказывается более увлажненной выпавшими осадками, чем остальные зоны. При этом приствольные зоны в сосняках получают влаги лишь в 1,1–1,3 раза меньше, чем межкروновые участки. На всем протяжении трансект виды мхов изменяют значения проективного покрытия с несколькими локальными максимумами и минимумами. Сходные результаты были получены А.А. Масловым (1986) при изучении фитогенных полей сосен в чернично-брусничном сосняке.

Для всех сообществ сосняков черничных статистически подтвердилась реакция 11 видов напочвенного покрова на влияние древостоя (табл. 2), это как виды мохово-лишайникового, так и травяно-кустарничкового ярусов.

Таблица 2.

Виды, статистически подтвердившие реакцию на влияние древесного яруса

	СЧ 185 лет	СЧ 70 лет	СЧ 70 лет с осветлением
Травяно-кустарничковый ярус:			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	<b>0,04</b>	<b>0,04</b>	0,05
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,01	<b>0,06</b>	0,02
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	–	<b>0,08</b>	0,04
<i>Avenella flexuosa</i>	0,01	0,03	<b>0,17</b>
<i>Melampyrum pratense</i>	0,01	<b>0,04</b>	<b>0,09</b>
<i>Lycopodium annotinum</i>	–	–	<b>0,44</b>
<i>Trientalis europaea</i>	–	0,02	<b>0,13</b>
Мохово-лишайниковый ярус:			
<i>Hylocomium splendens</i>	<b>0,24</b>	0,03	<b>0,25</b>
<i>Dicranum spp.</i>	<b>0,05</b>	<b>0,07</b>	0,15
<i>Pleurozium schreberi</i>	<b>0,16</b>	<b>0,33</b>	<b>0,25</b>
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	<b>0,08</b>	–	–

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные (при 5%-м уровне значимости) значения силы связи  $\eta^2$ .

Нами исследована чувствительность различных показателей обилия видов травяно-кустарничкового яруса (черники, брусники, марьянника лугового) с применением дисперсионного анализа. Результаты исследования показали, что количество побегов, максимальная высота побегов и произведение проективного покрытия на максимальную высоту побегов могут использоваться наравне с проективным покрытием, их значения также достоверно различаются по зонам фитогенного поля, а в некоторых случаях оказываются более чувствительными, когда по проективному покрытию достоверные отличия отсутствуют.

Для всех пробных участков СЧ общим видом с достоверными значениями различия обилия по зонам фитогенного поля является *Pleurozium schreberi*. Для 185-летнего участка отмечено 5 видов, статистически подтвердивших реакцию на влияние древостоя, из них 4 это мхи и только один вид сосудистых растений (*Vaccinium myrtillus*). Два других участка отличаются от 185-летнего СЧ тем, что только для 2 видов мхов и уже для 4 видов сосуди-



стых растений статистически подтвердилась реакция на влияние деревьев. Можно предположить, что причиной этих различий является возраст древостоя на данных участках и что с увеличением возраста древостоя виды занимают определенные местообитания в сообществе.

Таким образом, реакция видов напочвенного покрова на влияние древесного яруса сходна в сообществах одного возраста (СЧ 70 лет, СЧ 70 лет с разреженным древостоем), оба участка обладают относительно высоким видовым разнообразием. Распределение видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов на пробных участках относительно равномерное. Сообщество СЧ 185 лет отличается наименьшим общим количеством видов, а также количеством видов с достоверными отличиями проективного покрытия по зонам фитогенного поля. Это связано как с возрастом сообщества, так и с большей эдификаторной ролью крупных сосен. Таким образом, с возрастом происходит усиление структурированности напочвенного покрова, что выражается в более четком визуальном выделении моховых пятен, более четкой приуроченности видов к зонам фитогенного поля и большем количестве связей между видами.

Виды мохово-лишайникового яруса, а именно *Pleurozium schreberi*, *Dicranum spp.* и *Hylocomium splendens*, чувствительны к изменению факторов среды при переходе из одной зоны фитогенного поля в другую. Вместе с этим результаты дисперсионного анализа, значения обилия и встречаемости мхов имеют большое сходство как в сообществах P.s.–V.v.-i., так и P.s.–V.m.

### Заключение

Всего в сосняках Карелии отмечен 81 вид сосудистых растений из 63 родов и 32 семейств (при широкой трактовке объема таксонов). Это составляет 4,5% общего списка флоры сосудистых растений Карелии, включающей, согласно последним данным (Кравченко, 2007), 1814 видов.

Ценофлора P.s.–Сl. представлена наименьшим количеством видов сосудистых растений – 14, из которых 1 вид является апофитом; видовое разнообразие одинаково низкое на всех возрастных стадиях. Ценофлора P.s.–V.v.-i. состоит из 33 видов, из них 2 апофита; количество видов максимально в молодняках (31), минимально – в сообществах старше 100 лет (19). В ценофлору P.s.–V.m. входит наибольшее количество видов (79), из них 4 адвентивных, которые встречены только в этом типе леса, и 8 апофитов; видовое разнообразие максимально на стадиях молодого и средневозрастного сообществ (56 и 66 видов соответственно), минимально – в сообществах старшего возраста (35 видов). Таким образом, наблюдается увеличение видового разнообразия от сухих и бедных условий P.s.–Сl. (14 видов) через P.s.–V.v.-i. (33 вида) к более богатым условиям P.s.–V.m. (79 видов), флористическое богатство, которого обусловлено в том числе и географически.

Географическая структура ценофлоры сосновых лесов состоит из 7 широтных и 6 долготных элементов. Широтный спектр геоэлементов характери-

зуется заметным преобладанием зональных бореальных видов (от 71% в P.s.–Cl. до 79% в P.s.–V.v.–i.). Минимально географические элементы представлены в сообществах P.s.–Cl. (4 широтные группы, отсутствуют неморальные виды). Для фитоценозов P.s.–V.m. географическая структура наиболее разнообразна (7 групп широтных элементов) и включает в себя как арктические, так и неморальные виды.

Ценофлора сосновых лесов Карелии представлена 7 эколого-ценотическими группами из 12, выделенных М.Л. Раменской (1983), В P.s.–Cl. и P.s.–V.v.–i. представлены виды сосудистых растений из 4 эколого-ценотических групп, ценофлора P.s.–V.m. обладает наибольшим эколого-ценотическим разнообразием и включает в себя 6 групп. 3 группы («лесные виды на средних по богатству и относительно бедных лесных почвах с более или менее разреженным древостоем», «светлюбивые виды наиболее сухих и бедных почв» и «лесные виды с широкой экологической амплитудой») общие для всех типов леса. В лесных сообществах P.s.–Cl. большой вклад в сложение ценофлоры вносят «виды с широкой экологической амплитудой» (57%), за ней идут виды группы «ксерофильных растений» (21%). В сообществах P.s.–V.v.–i. 90% видов поровну делятся на 2 группы: «лесных растений, произрастающих на средних по степени богатства почвах со средним увлажнением» и «лесных видов с очень широкой экологической амплитудой». В лесах P.s.–V.m. наблюдается преобладание видов группы «лесных растений, произрастающих на средних по степени богатства почвах со средним увлажнением» (45%). Эколого-ценотическая структура ценофлоры сосновых лесов достаточно четко отражает экологические условия местообитания и характеристики древостоя.

Лесные сообщества в условиях P.s.–Cl. и P.s.–V.v.–i. близки по структуре ценофлор и различаются общим количеством видов сосудистых растений. P.s.–V.m. заметно отличается от них не только по количеству видов, но и по участию адвентивных и апофитных видов в ценофлоре, разнообразию географических и эколого-ценотических элементов.

Возрастание видового и ценотического разнообразия в ряду P.s.–Cl., P.s.–V.v.–i., P.s.–V.m. связано как с увеличением количества видов при увеличении почвенного плодородия, так и с большим разнообразием местообитаний в пределах типа лесорастительных условий.

В молодых лесных сообществах видовое разнообразие выше, чем в старовозрастных, за счет видов, заселивших вырубку, а также по причине более сложного строения древесного яруса, включающего на стадии молодняка лиственные породы (береза, осина, ива) и тем самым создающего особые условия, пригодные для обитания большего числа видов растений.

Исследования структуры напочвенного покрова показали, что сообщества сосняков брусничных и черничных, близкие по возрасту и по таксационным характеристикам древостоя (средние высота и диаметр, полнота древостоя), обладают сходной структурой растительного покрова, это касается

количества видов, доминантов напочвенного покрова, корреляционных отношений между видами, особенностей строения фитогенного поля деревьев.

Древесный ярус оказывает сильное влияние на напочвенный покров, формируя и изменяя условия местообитания для растений нижних ярусов. При усыхании части древостоя происходит заметное изменение структуры напочвенного покрова, что выражено в уменьшении количества видов, смене доминантов напочвенного покрова, уменьшении взаимосвязей между оставшимися видами и «стирании» границ между зонами фитогенного поля.

Искусственное или естественное изреживание древостоя закономерно проявляется в структуре напочвенного покрова, которая приобретает черты, сходные со структурой напочвенного покрова старовозрастного сообщества (уменьшается количество видов, четче становятся моховые пятна, увеличивается количество взаимосвязей между видами).

Каждая из зон фитогенного поля (приствольное повышение, подкороновое пространство, зона границы кроны, межкороновое пространство) характеризуется определенным составом и обилием видов в напочвенном покрове.

Виды мохово-лишайникового яруса, а именно *Pleurozium schreberi*, *Dicranum spp.* и *Hylocomium splendens*, наиболее чувствительны к изменению факторов среды при переходе из одной зоны фитогенного поля в другую. Они показали достоверные отличия в большинстве исследованных сообществ.

Наибольшее количество видов травяно-кустарничкового яруса, показавших достоверные отличия в изменении проективного покрытия по зонам фитогенного поля, наблюдается в сообществах сосняков черничных.

### Выводы

1. Различия ценофлор трех типов лесорастительных условий (P.s.–Cl., P.s.–V.v.–i., P.s.–V.m.) достаточно четко их дифференцируют по количеству видов, доли синантропных видов, географической и эколого-ценотической структурам.

2. На поздних стадиях развития сосновых лесов по сравнению с начальными снижается видовое разнообразие сообщества за счет «ухода» заносных и апофитных видов, а также видов, не выдерживающих влияния древесного яруса.

3. Характер влияния деревьев на напочвенный покров в разных типах лесорастительных условий не одинаков и проявляется, в том числе, в сопряженности видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и их распределении по зонам фитогенного поля дерева. С возрастом лесного сообщества усиливается роль древесного яруса в формировании структуры сообщества – структура травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов становится более «четкой» и зависимой от древостоя.

## Список публикаций по теме диссертации В изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Геникова Н.В.**, Гнатюк Е.П., Крышень А.М., Лейбонен Е.Э. Разнообразие сосудистых растений лесных сообществ на автоморфных песчаных почвах в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – №. 8 (113). 2010. С. 11–13.

2. **Геникова Н.В.** Изменения структуры напочвенного покрова в сосняках черничных разного возраста и полноты // Известия Самарского научного центра РАН. Т 14. № 1 (5). 2012. С. 1214-1218.

### В прочих изданиях

3. Гнатюк Е.П., Богданов А.В., **Геникова Н.В.**, Крышень А.М. Анализ ценофлор зональных типов леса на территории Карелии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всерос. конф. (г. Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 4: Сравнительная флористика. Урбанофлора. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. – С. 25–28.

4. **Геникова Н.В.**, Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Анализ ценофлор сосняков на территории Карелии // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: Тезисы докладов межд. науч. конф. (г. Апатиты, 10-12 июня 2009 г.). – Апатиты: «К&М», 2009. – С. 9–10.

5. **Геникова Н.В.**, Гнатюк Е.П., Крышень А.М., Лейбонен Е.Э. Сравнительный анализ ценофлор сосновых лесов Карелии // Докл. на межд. науч. конф. «Растительность Восточной Европы: классификация, экология и охрана» (Брянск, 19–21 октября 2009 г.) Брянск, 2009 г. – С. 62–64.

6. **Геникова Н.В.**, Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Эколого-ценотическое разнообразие сосудистых растений сосновых лесов Карелии // Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (Петрозаводск, 30 сентября — 3 октября 2009 г.). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. – С. 52–55.

7. Kryshen A., **Genikova N.**, Gnatiuk E., Leibonen E. The Diversity of Vascular Plants of Forest Communities on Automorphic Sandy Soils in Russian Karelia // 20 years anniversary symposium of Finnish-Russian Friendship Nature Reserve. (Finland, Kuhmo, 2010 г.). P. 29.

8. **Геникова Н.В.**, Крышень А.М. Реакция видов напочвенного покрова на влияние сосны в различных сообществах // Развитие геоботаники: история и современность. Материалы Всероссийской научной конференции (Санкт-Петербург, 31 января – 2 февраля 2011 г.). СПб., 2011. С. 33–34.

9. **Геникова Н.В.**, Крышень А.М., Гнатюк Е.П., Кутенков С.А. Ординация геоботанических описаний лесных сообществ на песчаных почвах в Карелии // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Материалы Всероссийской научной конференции (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). СПб., 2011. Т. 1. С. 51–54.

10. **Геникова Н.В.** Изменения структуры напочвенного покрова, вызванные усыханием части древостоя в сосняке брусничном // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Материалы Всероссийской научной конференции (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). СПб., 2011. Т. 2. С. 44–46.

11. **Геникова Н.В.**, Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Синантропные виды сосновых лесов Карелии // Изучение, охрана и рациональное использование растительного покрова Арктики и сопредельных территории. Материалы всероссийской конференции (Архангельск, 29-31 мая 2012 г.). Архангельск, 2012.