

На правах рукописи



КРЫШЕНЬ Александр Михайлович

**РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ВЫРУБОК:
СТРУКТУРА, ДИНАМИКА И КЛАССИФИКАЦИЯ
(НА ПРИМЕРЕ КАРЕЛИИ)**

03.00.05-ботаника

03.00.16 - экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Петрозаводск - 2005

Работа выполнена в Институте леса Карельского научного центра РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Владислав Иванович Василевич

доктор биологических наук
Галина Андреевна Едина

доктор биологических наук
Алексей Анатольевич Прохоров

Ведущая организация Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 25 мая 2005 г. в 14 час. на заседании диссертационного совета Д.212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу 185910 Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33 эколого-биологический факультет, ауд. 326 теоретического корпуса.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета.

Автореферат разослан <«21» апреля 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



И.М. Крупень

Введение

Актуальность. Во второй половине XX века во многих странах, включая Россию, резко возросли объемы лесозаготовок и широкое распространение получили концентрированные рубки. В связи с этим заметно актуализировалась проблема вырубок, снижающих качество природной среды и нарушающих естественные местообитания многих видов животных и растений, и, соответственно, проблема лесовосстановления на них. Кроме практической значимости, которая обычно не вызывает сомнения, исследования вырубок представляют интерес и для теоретической фитоценологии. Формирующиеся на начальных этапах восстановления после рубки леса сообщества очень чувствительны к воздействию внешних факторов. Динамичность процессов, происходящих на вырубках в основном под влиянием естественных факторов, делает их хорошим модельным объектом для изучения механизмов сукцессии. Технологии заготовки и восстановления леса в сочетании с изменчивыми природными факторами создают большое количество разнообразных местообитаний, делая рубку удобным объектом также для изучения отклика растительных сообществ на те или иные изменения среды. Вопросы формирования структуры растительных сообществ, их изменчивость в пространстве и во времени неизменно вызывают повышенный интерес фитоценологов во всем мире (Василевич, 1983; 1993; Terrel, Parker, 1995, Diamond, 1975; Weiher et al., 1998; Wilson et al., 1998 и др.). Особенно ценными в этом отношении являются многолетние наблюдения на постоянных пробных площадях, позволяющие проследить изменения видового состава сообщества, изучить взаимоотношения растений, выделить стадии сукцессии.

Столь же актуальным как в теоретическом плане, так и с практической точки зрения является вопрос классификации лесных сообществ, в т.ч. и сообществ вырубок. Для севера Европейской части России типология вырубок была разработана И.С. Мелеховым (1959). Он обобщил данные по связи растительного покрова вырубок с исходным типом леса, почвой, климатом, антропогенным воздействием. Для Карелии указанная типология была уточнена В.С. Вороновой (1964) и Н.И. Ронконен (1975). Эти классификации отражают, в основном, процессы, идущие после рубки коренных лесов. В то же время требует специального изучения зарастание вырубок производных насаждений, которые характеризуются значительной примесью лиственных пород и большим видовым разнообразием напочвенного покрова.

Цель работы - изучить разнообразие, структуру, динамику растительных сообществ вырубок и разработать их классификацию. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- исследовать ценофлору вырубок;
- исследовать закономерности формирования видового состава растительных сообществ вырубок;
- исследовать взаимоотношения растений на вырубках;
- исследовать динамику растительных сообществ на вырубках;
- исследовать разнообразие растительных сообществ вырубок Карелии и разработать их классификацию.

Научная новизна. Проведен всесторонний анализ структуры растительных сообществ вырубок. Впервые выявлена и проанализирована ценофлора вырубок Карелии; оценены ведущие факторы, определяющие структуру растительного сообщества вырубок; описана динамика растительных сообществ на ранних стадиях восстановления лесной растительности. Выделены коренные типы леса плакорных местообитаний и разработана классификация растительных сообществ вырубок, являющаяся частью динамической типологии лесов.

Предметом защиты является классификация растительных сообществ вырубок, основанная на всестороннем изучении разнообразия, структуры и динамики лесных фитоценозов. Кроме этого, на защиту выносятся следующие положения. 1). В ряду антропогенных ценофлор вырубки отличаются наименьшей степенью трансформации и естественной динамикой; видовой состав сосудистых растений на вырубках таежной зоны, как правило, богаче, чем в бывших до рубки и в коренных сообществах в пределах одного типа леса и формируется в основном из видов, обитавших под пологом леса и видов, распространившихся естественным путем из соседних сообществ. 2). Взаимоотношения растений в сообществе определяются сложным комплексом факторов и не могут рассматриваться в отрыве от положения сообщества в пространстве и во времени. 3). На вырубках закономерно формируются растительные сообщества с доминированием 3-4-х наиболее продуктивных в данных условиях видов с широкой экологической амплитудой; олигодоминантность является одним из приспособлений сообщества к меняющимся условиям среды, обеспечивая его максимальную продуктивность и развитие. 4). Растительное сообщество вырубки закономерно изменяется во времени: от момента рубки древостоя до смыкания крон древесных видов выделяются 2-3 стадии сукцессии. 5). Изменчивость растительных сообществ вырубок в пространстве и во времени определяет выбор динамического подхода к их

классифицированию. б). Одним из наиболее перспективных, экологически чистых способов восстановления леса в условиях средней тайги является использование крупномерного посадочного материала, устойчивого к влиянию травянистых растений.

Практическая значимость. С лесоводственной точки зрения исследования хода восстановительных смен на различных вырубках и на различных участках в пределах одного типа вырубек имеют значение для обоснования мероприятий по искусственному восстановлению или содействию естественному возобновлению хвойных пород. Предложенная классификация растительных сообществ вырубок может служить основой для целенаправленного и эффективного восстановления лесов. Исследования по видовому разнообразию растительных сообществ вырубок являются основой для разработки рекомендаций по сохранению биоразнообразия на территориях с интенсивным лесопользованием, что особенно важно в преддверии введения добровольной лесной сертификации. Проведенные исследования использованы для обоснования экологически чистых методов лесовосстановления на основе использования крупномерных саженцев ели, предложены методы точечного подавления развития нежелательной травянистой и древесной растительности (рекомендации утверждены коллегией Госкомлеса Республики Карелия).

Связь с планами НИР. Работа по теме диссертации выполнялась в рамках программы «Биоразнообразие» Президиума РАН, программы «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» Отделения биологических наук РАН, плановых бюджетных тем Института леса Карельского научного центра РАН, грантов РФФИ, Академии Финляндии и Министерства окружающей среды Финляндии.

Исследования объединили долговременные наблюдения на постоянных пробных площадях и маршрутные методы сбора данных, а также анализ архивных материалов. Большой объем материала (всего проанализировано более 700 геоботанических описаний) в сочетании с разнообразием методов его анализа обеспечивает достоверность и обоснованность результатов.

Апробация работы. Основные результаты работы представлялись на II совещании «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (СПб, 1995), II съезде Русского ботанического общества и конференции «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков» (Санкт-Петербург, 1998), международной конференции «Экология таежных лесов» (Сыктывкар, 1998), международной конференции «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и

растительного мира почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999), международной конференции «Экологический мониторинг лесных экосистем» (Петрозаводск, 1999), международной конференции «Disturbance dynamics in boreal forests. Restoration and management of biodiversity» (Kuhmo, Finland, 2000), школеконференции «Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов» (Петрозаводск, 2001), конференции «Наука о растительности: итоги и перспективы», посвященной 70-летию со дня образования кафедры геоботаники и экологии растений Биолого-почвенного факультета СПбГУ (С.-Петербург, 2001), международной конференции «Disturbance dynamics in boreal forests: disturbance processes and their ecological effects» (Prince George, Canada, 2002), научной конференции, посвященной 10-летию РФФИ (Петрозаводск, 2002), международной конференции «Disturbance dynamics in boreal forests» (Дубна, 2004), международной научно-практической конференции «Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты» (Петрозаводск, 2004), Международном семинаре, посвященном итогам исследований по программе сотрудничества Карельского научного центра РАН и Министерства окружающей среды Финляндии (Хельсинки, 2005), специальном семинаре на Кафедре геоботаники и экологии растений СПбГУ (С.-Петербург, 2005), на заседании Карельского отделения Русского ботанического общества (Петрозаводск, 2005).

Личный вклад автора заключается в выборе темы, разработке программы и выборе методов исследований, организации и проведении исследований, сборе, обработке и анализе экспериментального материала, архивных и литературных данных. Результаты совместных исследований опубликованы и сопровождаются в тексте диссертации ссылками. Автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам Карельского научного центра РАН, оказавшим помощь в закладке пробных площадей, сборе материалов, технической подготовке рукописи.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 64 работы, в том числе 12 статей в журналах, включенных в перечень ВАК.

Объем и структура диссертации. Диссертация включает введение, 6 глав, заключение, выводы и список литературы, содержащий 442 источника. Работа изложена на 366 страницах и содержит 71 рисунок и 42 таблицы.

Глава 1. Краткий очерк истории ботанических и лесоводственных исследований на территории Карелии

Глава представляет собой краткий очерк истории исследований вырубок таежной зоне Европейской части России и некоторые сведения по ботаническим исследованиям в Карелии.

Глава 2. Физико-географические условия, растительность и ботанико-географическое районирование Карелии

Глава посвящена описанию физико-географических условий территории Карелии, обуславливающих растительность, характеристике растительности и анализу версий ботанико-географического районирования территории.

Глава 3. Объекты и методы исследований

Разнообразие растительных сообществ вырубок изучалось маршрутным методом во всевозможных лесорастительных условиях. Выполнялись геоботанические описания 3-7 летних вырубок. Возраст вырубки определялся по комплексу признаков (Мелехов, 1954), наиболее точным (при отсутствии делянчных столбов) показателем являлся возраст естественного возобновления хвойных пород, а также возраст поросли осины и березы. При описании отмечалось проективное покрытие всех видов сосудистых растений, а также мхов и лишайников. Для древесных пород, вышедших из пространства травянистого яруса, отмечалась высота. При наличии в непосредственной близости сообщества, подобного вырубленному, так же делалось и его описание. С целью реконструкции временного ряда в пределах однородной территории выполнялись описания сообществ, различающиеся по времени рубки. При описании учитывался рельеф, экспозиция склона, направление почвенных изменений и причины, их вызывающие, антропогенное и зоогенное влияние. Делались почвенные описания на наиболее характерных участках¹. Описания вырубок вводились в электронную базу данных «Местообитания Восточной Фенноскандии», которая затем использовалась при классифицировании растительных сообществ вырубок. Собственные данные были дополнены архивными материалами, содержащими описания растительных сообществ вырубок, выполненные В.С. Вороновой и Н.И. Ронконен в период с 1958 по 1981 гг. Всего проанализировано более 700 описаний.

¹ Почвенные описания выполнялись сотрудниками лаборатории лесного почвоведения и микробиологии Института леса Н.Г. Федорец и Ю.Н. Ткаченко.

Анализ таксономической и типологической структур ценофлоры вырубок, а также анализ изменения локальных флор в пространстве и во времени на территориях с интенсивной лесохозяйственной деятельностью проводились по общепринятым методикам (Программы ..., 1987; Юрцев, 1997).

Для изучения структуры сообщества особо ценными могут быть многолетние описания растительности на постоянных пробных площадях (ППП), которые в нашем случае позволяют проследить развитие напочвенного покрова после рубки древостоя и выявить факторы, определяющие ход сукцессии. В диссертации приводятся подробная характеристика и описания за 14 лет наблюдений 20-ти ППП, заложенных на 6-ти злаковых и злаково-разнотравных вырубках ельников-черничных в Кондопожском районе (подзона средней тайги, Северный Прионежский геоботанический округ). Здесь же для изучения взаимоотношений растений на 3-х вырубках, на 220-ти площадках, в первые 5 лет после рубки проводились ежегодные описания растительности (видовой состав, проективное покрытие и высота). Площадки привязывались к саженцам ели и представляли собой круг с радиусом 0,5 м от саженца. Полученные данные за несколько лет на большом количестве площадок позволили рассмотреть сопряженное изменение обилия доминантов напочвенного покрова в зоне влияния ели и их влияние на рост саженцев ели. Ценностью полученного материала является долговременность наблюдений, позволяющая рассматривать взаимоотношения растений в динамике. При исследовании межвидовой сопряженности использовалась 9-польная таблица, изменение покрытия каждого вида было разбито на три класса: 1) проективное покрытие уменьшилось, 2) покрытие вида не изменилось и 3) проективное покрытие увеличилось. Достоверность взаимодействия видов определялась с помощью критерия χ^2 . Применялся также дисперсионный анализ. Для интерпретации результатов исследований по взаимоотношениям растений привлекались данные факторного анализа распределения описаний 20-ти ППП.

С целью выработки рабочей гипотезы о механизмах формирования структуры растительного сообщества вырубки был выполнен факторный анализ. Переменными являлись описания 20-и ППП в 1990, 1994, 1998 и 2003 г. Кроме факторного, для формирования гипотезы о влиянии временного и пространственного факторов на структуру сообщества и оценки вклада вида в варьирование сообщества по указанным факторам был так же применен метод, разрабо-

тайный В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой (1977) на алгоритме дисперсионного анализа. Использовались и другие математические методы.

Глава 4. Ценофлора вырубок Карелии

4.1. Аннотированный список видов сосудистых растений вырубок Карелии

Приведен аннотированный список видов сосудистых растений вырубок Карелии, являющийся основой анализа ценофлоры вырубок. Для каждого вида приводится следующая информация: жизненная форма (по системе И.Г. Серебрякова (1962) с дополнениями (Кучеров и др., 2000)); тип ареала в системе биогеографических координат (долготная и широтная характеристики); перечень типичных местообитаний; особенности распространения и встречаемость на территории Карелии (Раменская, 1983; Кравченко и др., 2000); встречаемость на вырубках. Кроме этого, отмечены апофиты (аборигенные виды, распространяющиеся по нарушенным местообитаниям) и заносные виды.

4.2. Анализ ценофлоры вырубок Карелии

Всего на вырубках Карелии отмечен 231 вид сосудистых растений из 143 родов и 56 семейств, что составляет около 16% от общего количества видов флоры Карелии (при широкой трактовке объема таксонов). 92% видов ценофлоры вырубок являются аборигенными. В географической структуре ценофлоры заметно преобладание бореальных элементов, но достаточно высок и процент южных (неморальных и бореонеморальных) видов. Большинство видов (66%) из отмеченных на вырубках встречались единично или очень редко. Только 28 видов можно считать постоянными представителями ценофлоры вырубок Карелии; большинство из них - лесные виды с широкой экологической амплитудой.

В ряду антропогенных флор вырубки отличаются наименьшей степенью трансформации: здесь преобладают виды естественных местообитаний (62,7%), а в синантропном комплексе (заносные виды и апофиты) преобладают апофиты, невелико участие заносных видов (8%), которые недолго присутствуют на вырубках, как правило, приближенных к населенным пунктам (рис. 1).

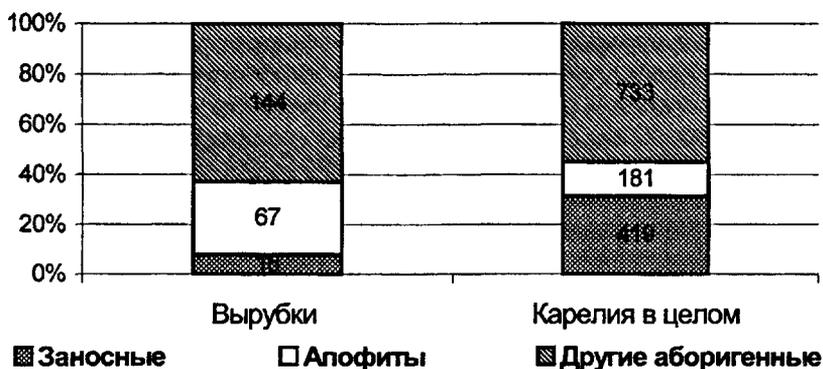


Рис. 1. Доли заносных и аборигенных (в том числе алофитов) видов в составе ценофлоры сосудистых растений вырубок и флоры Карелии в целом.

4.3. Закономерности формирования ценофлор вырубок на уровне локальных флор

Для выяснения тенденций формирования флоры на пройденных рубками территориях были проведены исследования вырубок ЛФ Пильмасозеро, расположенной у западной границы Водлозерского НП. На 31-й обследованной вырубке обнаружен 61 (19% ЛФ) вид сосудистых растений, при этом более половины из них встречены не более чем на 3-х вырубках. Большинство видов (54%) разрослись на вырубку из соседних сообществ или из-под полога леса (рис. 2). Только очень немногие виды и только на отдельных вырубках внешне никак не реагируют на рубку древостоя, обычно же наблюдается достаточно отчетливая отрицательная (у 37% видов, обитавших в сообществе до рубки) или положительная (49%) реакция на уничтожение древесного яруса. Более чем половина видов (57%) встречены только на 1-3-х вырубках.

Рубка леса, значительно меняя облик ландшафта и являясь причиной изменения обилия многих видов, практически не влияет на разнообразие локальных флор, что было подтверждено повторными, через 50 лет, описаниями ЛФ «Сельги» (Кравченко и др., 2004). Это происходит по причине того, что рубкам мало подвержены (из-за существующих ограничений и непривлекательности для лесозаготовителей) местообитания с максимальным видовым разнообразием и местообитания редких и наиболее уязвимых видов (заболоченные и водоохраные леса, скальные местообитания).

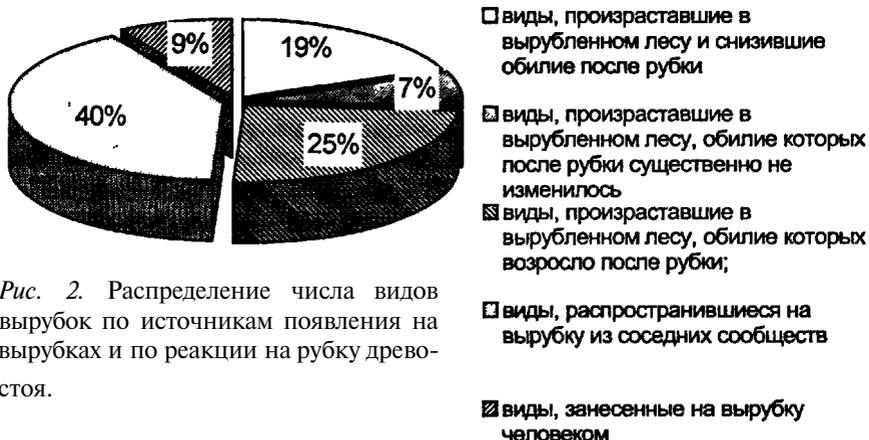


Рис. 2. Распределение числа видов вырубков по источникам появления на вырубках и по реакции на рубку древесного.

Глава 5. Структура растительных сообществ вейниковых вырубков

5.1. Структура растительного сообщества (основные понятия)

Рассмотрение вопроса формирования структуры растительного сообщества вейниковой вырубке предваряется критическим анализом некоторых понятий фитоценологии и экологии растений (структура растительного сообщества, взаимоотношения растений, фитогенное поле, ценопопуляция, жизненные стратегии и др.).

5.2. Видовое разнообразие растительных сообществ вейниковых вырубков

В продолжение обсуждения формирования видового состава вырубков (глава 4) рассматривается изменение состава и обилия видов на 20-ти ППП в течение 10-ти лет, где за это время было обнаружено 92 вида сосудистых растений, при этом только 38 видов встречены во все годы. Изменчивость видового состава изученных вырубков побудила применить методику по определению типов мобильности, опубликованную Ван дер Маарелем (1998). В массиве описаний (20 пробных площадей за десять лет) было выделено 4 пространственных и 3 временных категории. Анализ полученной 12-польной таблицы (табл. 1) позволил выделить 5 групп видов по признакам встречаемости.

Анализируя группы встречаемости можно сделать следующие заключения. Основу сообщества составляют постоянные виды (табл. 1-«с»), все они хорошо представлены во вторичных смешанных лесах и так или иначе присутствуют в климаксовых ельниках черничных, т.е. в полной мере отвечают

Таблица 1

Распределение видов по пространственно-временным группам встречаемости

Время Пространство		Вид встречался		
		1-2 года	3-6 лет	7-8 лет
Вид встречался на	1-2 ППП	15 – а	16 – б	2 – с
	3-7 ППП	2 – а	11 – б	14 – с
	8-17 ППП	0	3 – б	21 – d
	18-20 ППП	0	0	9 – е

Условные обозначения: а - случайные виды; б - временные; с - локальные; d – распространенные; е – постоянные.

своему названию. Формальным признаком, отличающим "распространенные" виды от «постоянных», является присутствие не на всех ППП, и именно по этому формальному признаку в группу «распространенные» попали такие виды как *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, которые по своим эколого-ценотическим свойствам должны были бы принадлежать к группе «постоянных» видов. В целом метод достаточно четко выделяет крайние группы «постоянных» и «случайных» видов, в то время как все промежуточные группы представляют собой непрерывный ряд переходных форм. Анализ распределения видов по пространственно-временным группам встречаемости выявил те же закономерности, что и на уровне ценофлоры и ЛФ - большинство видов (2/3) на вырубках случайные или редкие.

Динамика видового состава на шести вырубках показана на рисунке 3. Во всех случаях увеличилось число видов после рубки древостоя. На более богатых местообитаниях, расположенных вблизи населенных пунктов, видовое разнообразие сообщества выросло скачкообразно, а в условиях бедных почв на относительно удаленных от деревни и сельхозугодий вырубках количество видов росло постепенно за счет заселения луговых травами. На вырубке П, расположенной вдали от населенных пунктов, но у дороги, ведущей к дачному кооперативу, количество видов росло, в том

числе и за счет сорняков, отсутствовавших в первый год. Вырубка III, отличавшаяся «вспышкой» числа сорных видов в первый год после рубки, расположена вблизи сеяных лугов у деревни. Здесь происходило постепенное замещение сорных видов луговыми без снижения видового разнообразия сообщества. Почвенное богатство и увлажнение (вырубка VI) определяли не число видов, а биомассу доминантов: высота иван-чая и генеративных побегов вейника превосходила 2 м. Максимальное же разнообразие определялось близостью источников семян (сельхозполя, огороды, луга, обочины дорог). Таким образом, видовое разнообразие сообществ вырубок определяется не экотопом, а антропогенным влиянием.

Для характеристики сообщества применялся показатель разнообразия (ПР) Симпсона. В целом можно говорить о его повышении с возрастом вырубки, что обусловлено не столько увеличением количества видов, сколько выравниванием их обилия.

5.3. *Взаимоотношения доминантов растительных сообществ вырубок и их влияние на рост саженцев ели*

При обсуждении взаимоотношений доминантов (*Agrostis tenuis*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*) напочвенного покрова вейниковых вырубок приводятся их подробные эколого-биологические характеристики, основанные на литературных данных и на материалах, полученных автором.

Вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*) в подзоне средней тайги обычен и обилен. Это многолетнее растение с широкими экологической и фитоценотической амплитудами, произрастает как на открытых участках, так и под пологом леса. Под пологом леса, как правило, находится в угнетенном состоянии, размножается семенами только в окнах. После рубки древостоя начинает интенсивно куститься, массово цветет и плодоносит. Вейник лесной со второго года имел обилие 5 баллов² на протяжении всех лет обследования. Kruskal-Wallis тест показал отсутствие различий в проективном покрытии вейника в различные годы. Обсуждая цено типы растений, Л.Г. Раменский (1971) подчеркивал необходимость долгосрочных наблюдений за поведением вида в сообществе. Исследования показали, что вейник лесной может быть представлен как эксплерент

² Шкала обилия: 1 - вид встретился единично на 1-3 ППП; 2 - вид встречен на нескольких пробных площадях, но его покрытие не превышало 5%; 3 - вид встречен на большинстве ППП с незначительным покрытием (до 5%) или на 1-3 ППП с покрытием 10-15%; 4 - вид распространен на большинстве ППП и имел покрытие 10-25% и более хотя бы на нескольких из них; 5 - вид встречен практически на всех ППП и в абсолютном большинстве случаев его покрытие превышало 30%.

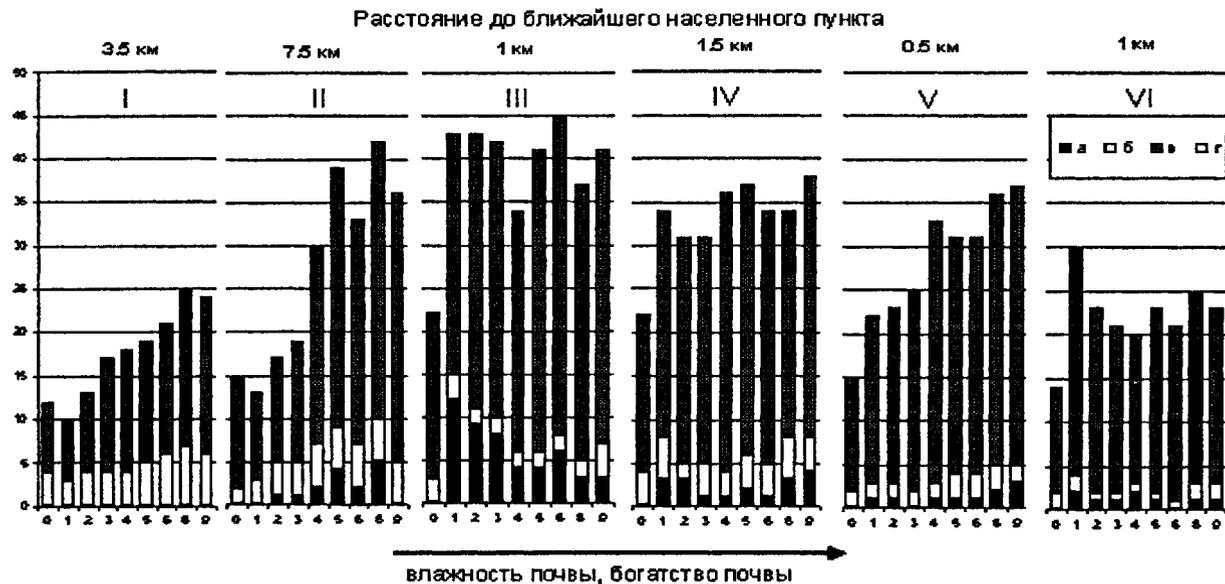


Рис. 3. Изменение видового состава растительных сообществ вейниковых вырубок в первые 9 лет после рубки вторичных ельников черничных:

а – синантропные виды, б – таежное мелкотравье и кустарнички, в – виды лугов, опушек, обочин дорог, г – деревья и кустарники. По оси абсцисс – число лет после рубки (0 – сообщество до рубки), по оси ординат – количество видов.

(см. также Ulanova, 2000), если рассматривать сразу весь временной отрезок от рубки до восстановления спелого ельника черничного (быстро разрастается, используя семенное размножение в первые 1-2 года после рубки, а затем постепенно освобождает пространство под натиском древесных пород). Его же можно представить виолентом, если иметь в виду только период собственно вырубki - до смыкания крон древесных пород. В то же время вейник — это типичнейший пациент лесных сообществ, он существует в виде слаборазвитых кустов под пологом леса, ожидая своего часа. Т.е. вейник лесной может быть представлен как яркий пример любой из жизненных стратегий. Анализ взаимоотношений вейника лесного с другими доминантами растительного покрова показал независимое варьирование его обилия и обилий полевицы тонкой и луговика извилистого, но обозначил тенденцию вытеснения вейника иван-чаем и древесными породами, что согласуется с данными факторного анализа, но не подтверждается дисперсионным анализом (критерии Фишера и Kruskal-Wallis).

Полевица тонкая (*Agrostis tenuis*) в Карелии обычна и обильна. Это многолетнее растение, обычно заселяющее незаболоченные луга, кустарники и травянистые леса, в основном по опушкам. Полевица тонкая доминировала на нескольких ППП. Kruskal-Wallis-тест не показал достоверных отличий средних значений проективного покрытия полевицы по годам ни в случае учета всех описаний, ни в случае использования для анализа описаний с ненулевыми значениями проективного покрытия полевицы. В то же время факторный анализ продемонстрировал наибольшую активность полевицы к 5-му году, что, в принципе, соответствует естественному ходу зарастания вырубki. К пятому году, несмотря на все еще высокое проективное покрытие, уже заметно снизилась генеративная продуктивность полевицы. Если говорить о жизненной стратегии полевицы тонкой, то, как и у вейника, она зависит от конкретных условий.

Луговик извилистый (*Avenella flexuosa*) в Карелии произрастает повсеместно по незаболоченным лугам и лесам, пустошам, гарям и вырубкам. После рубки идет интенсивное разрастание луговика, в основном, за счет вегетативного размножения. Сравнение средних значений проективного покрытия луговика в разные годы показало, что не имеется достоверного отличия на 5%-ом уровне значимости в любой из пар. В то же время, факторный анализ продемонстрировал усиление роли луговика к девятому году наблюдений. На исследованных вырубках луговик был наиболее обилен в местах с нарушенным почвенным покровом и на вырубке, отличавшейся наименьшим почвенным плодородием. На этих участках он был обилен с первых лет и проективное

покрытие его не менялось, что и отразилось в результатах исследования взаимоотношений доминантов. Луговик извилистый так же, как и другие злаки (вейник и полевица) демонстрирует различные стратегии. В лесу это типичный пациент, переживающий неблагоприятную фитоценотическую обстановку в виде вегетативных побегов, на вырубках определенного почвенного состава подавляет другие виды в течение многих лет, препятствуя даже возобновлению древесных пород. Если характеристики биотопа способствуют развитию других видов, луговик может как эксплерент (но за счет вегетативной подвижности) быстро распространиться на свободное пространство, завершить жизненный цикл и уступить место более сильному конкуренту.

Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) в Карелии встречается повсеместно по вырубкам, гарям, залежам, вдоль дорог. В лесах произрастает в угнетенном состоянии. На вырубки распространяется в основном за счет семенного размножения. Помимо высокой семенной продуктивности иван-чай обладает великолепными способностями к вегетативному размножению и не требователен к почвенным условиям. Иван-чай в первый год имел обилие 3 балла, во второй - 4, а к 8-му году обилие его увеличилось до 5-ти баллов. Дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis тест) показал наличие достоверной зависимости проективного покрытия от возраста вырубки на 5%-ом уровне значимости. Иван-чай очень ярко демонстрирует два типа жизненной стратегии: эксплерентность и виолентность. И даже существуя под пологом древесных пород, он как эксплерент «кочует» с одного участка с нарушенным почвенным покровом к другому, а вот «выдержки» ему явно не хватает. Были получены данные, свидетельствующие о более высокой, чем у злаков, конкурентоспособности иван-чая. На самом деле, иван-чай заносится из-за пределов вырубки и, внедрившись в сообщество, он постепенно наращивает обилие; параллельно в ценопопуляциях злаков происходит возрастная дифференциация и на отдельных участках может наблюдаться снижение проективного покрытия. Эти два процесса можно рассматривать и как параллельные, а не как конкурентное вытеснение одного вида другим.

Таким образом, результаты исследований продемонстрировали отсутствие постоянного характера взаимоотношений между растениями, что подтверждается также исследованиями в сообществах лесных питомников (Крышень, 1995), и исследованиями других авторов (Любарский, Полуянова, 1986; Landhausser, Lieffers, 1994; Ноорег, 1998 и др.). В целом «идеальные конкуренты» — злаки не продемонстрировали ожидаемой высокой конкурентоспособности по сравнению с иван-чаем и возобновлением листовых пород, которые к тому же создают укрытия для лесных видов.

Анализ жизненных стратегий (ценотипов по Л.Г. Раменскому) каждого изученного вида указывает на то, что собственно стратегий нет. Как только мы раздвигаем временные рамки (рассматривая несколько стадий сукцессии), пространственно выходим за пределы фитоценоза, принимаем покоящиеся семена за способ переживания неблагоприятной, в том числе фитоценогической, обстановки практически у каждого вида обнаруживаются все три стратегии (см. также для других доминантов вырубок - Минаева, Уланова, 1991; Демидова, 2004). Как оценить виолентность с точки зрения срока удержания территории и продолжительности жизни эдификатора, учитывая что растительное сообщество в своем развитии от вырубки до климакса проходит несколько стадий продолжительностью от 1-2-х до нескольких сотен лет (продолжительность стадии сукцессии соразмерна продолжительности жизни эдификатора)? Фитоценотипы Раменского-Грайма не являются общей характеристикой вида, а указывают на его поведение в конкретном фитоценозе в конкретный период времени, но могут быть определены только в динамике (Раменский, 1971). Эти противоречия ставят под сомнение целесообразность присвоения подобных характеристик видам.

Одним из способов определения конкурентоспособности видов является исследование реакции растений-фитомеров, в качестве которых выступали саженцы ели (опытные посадки). И в этом случае подтвердился непостоянный характер взаимоотношений растений в сообществе. Кроме этого исследования показали, что в условиях Карелии в первые 5 лет после рубки древостоя влияние, доминантов напочвенного покрова на прирост крупномерных саженцев ели незначительно. Это объясняется высокой устойчивостью последних к воздействию внешних факторов. Выявлено, что более чем на 50% прирост в высоту крупномерных саженцев ели зависит от их начальной высоты (размеров посадочного материала), т.е. обусловлен внутренними свойствами объекта.

5.4. Формирование структуры растительных сообществ вейниковых вырубок

Восстановление лесной растительности на вырубках часто приводят как пример того или иного типа сукцессии; так, А.П. Шенников (1964) относит его к эндозоогенетическим сменам. Как возможная указывается причина смены одного фитоценоза другим из-за изменения среды доминантами таким образом, что она становится неблагоприятной для них самих (Раменский, 1971). Для сообществ вейниковых вырубок, как и вообще для большинства сообществ (Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1989), данный тезис является сомнительным.

Другим механизмом, возможно обеспечивающим смену доминантов на вырубке, является изменение среды предыдущими видами таким образом, что она становится благоприятной или, по крайней мере, доступной для видов последующих стадий (модель способствования по J. Connell и R. Slatyer, 1977), которые являются, в свою очередь, более сильными конкурентами. Подобный механизм кажется логичным при объяснении восстановления леса, особенно смены лиственных древесных пород хвойными. Однако, он не объясняет, как соседствующие виды с широкой, в значительной степени перекрывающейся экологической амплитудой сменяют друг друга в процессе развития сообщества на вырубке, тем более, что происходит не вытеснение, а скорее взаимное дополнение видов. Б.М. Миркин, Г.Г. Наумова и А.И. Соломещ (2000) рассматривают зарастание вырубki как пример простой автогенной сукцессии, развивающейся по модели толерантности (все участвующие в формировании сообщества виды имеют равные возможности, но остаются и постепенно занимают ведущее положение наиболее устойчивые к изменениям среды). Но и модель торможения (виды тормозят развитие других до тех пор, пока сами не ослабнут), на первый взгляд, ничуть не худшим образом описывает изменения, происходящие на вейниковой вырубке. Таким образом, все модели сукцессии, предложенные J. Connell и R. Slatyer (1977), могут быть проиллюстрированы процессами, происходящими на вейниковой вырубке. Т.А. Работнов (1983) и В.И. Василевич (1983), в отличие от А.П. Шенникова, сукцессию на вырубке приводят в качестве примера экзогенной сукцессии. В.Н. Сукачев (1972), также рассматривая вырубку в качестве примера экзогенной сукцессии, отмечает, что здесь присутствует и сингенез, и эндогенез, и заключает, что все три процесса, «действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессии биогеоценозов» (стр. 374). Такой разброс мнений о формировании растительных сообществах на вырубках отражает разнообразие условий и сложность происходящих процессов.

Для исследований процессов на вырубках были использованы различные математические методы. По результатам факторного анализа можно сформулировать следующие гипотезы. На участках вейниковых вырубok ельников черничных формирование растительного сообщества идет под влиянием в основном биотопических факторов. Решающими являются почвенные факторы и набор окружающих вырубку сообществ. Состав бывшего древостоя и состояние почвенного покрова в 1-й год после рубки играют определенную роль в формировании структуры со-

общества, которая выражается в изменении доли сорных видов или видов собственно темнохвойной тайги. Кроме этого, указанные факторы в значительной степени определяют стартовые возможности доминирующих видов. С возрастом вырубки меняется роль видов. Роль вейника лесного наиболее сильно проявляется в первые годы после рубки древостоя, полевницы тонкой - к 5-му году, а луговика извилистого и иван-чая — к 9-му году. Сужение диапазона варьирования переменных по 2-му фактору (возраст вырубки), вероятно, указывает на постепенное выравнивание структуры сообществ (рис. 2А). В 2003 г. был проведен повторный анализ с добавлением сведений о структуре напочвенного покрова сформировавшихся лиственных молодняков. Фактор, обозначенный как фактор времени (возраст вырубки), стал первым и описывал уже не 16,4%, а 35,8% полной дисперсии (рис. 2Б). Таким образом, повторный факторный анализ с привлечением описаний за 14-й год обследования подтвердил наличие достаточно сильного внутреннего (ценотического) фактора, обеспечивающего развитие растительного сообщества. На рисунке 2Б еще более заметным становится сближение структуры растительных сообществ во времени.

Результаты анализа по методу В.С. Ипатова и Л.А. Кириковой (1977), основанном на алгоритме дисперсионного анализа, для оценки влияния факторов на структуру сообщества и оценки вклада вида в варьирование сообщества по фактору, позволили сформулировать гипотезу о том, что варьирование обилия видов определяется комплексом пространственных факторов (биотопом), а колебания обилия видов во времени носит закономерный характер только для древесных растений.

Таким образом, обобщая результаты долговременных исследований на вейниковых вырубках, можно сказать, что исследование изменения видового разнообразия растительного сообщества вырубки показало динамичность происходящих процессов. Количество видов в сообществе определялось внешними факторами и оставалось высоким на протяжении всех лет исследования, при этом наблюдались достаточно серьезные изменения состава сообщества. Взаимоотношения доминантов растительного покрова не были постоянными и изменение обилия того или иного вида определялось комплексом факторов. Если на отдельно взятых площадках взаимоотношения видов казались четкими и определенными, то при сложении всех результатов картина «размазалась» и исход конкурентной борьбы доминантов стал не столь очевиден и временами непредсказуем. Факторный анализ показал наличие некоторых закономерностей в смене доминантов, в то время как анализ, основанный на алгоритме дисперсионного анализа, не выявил

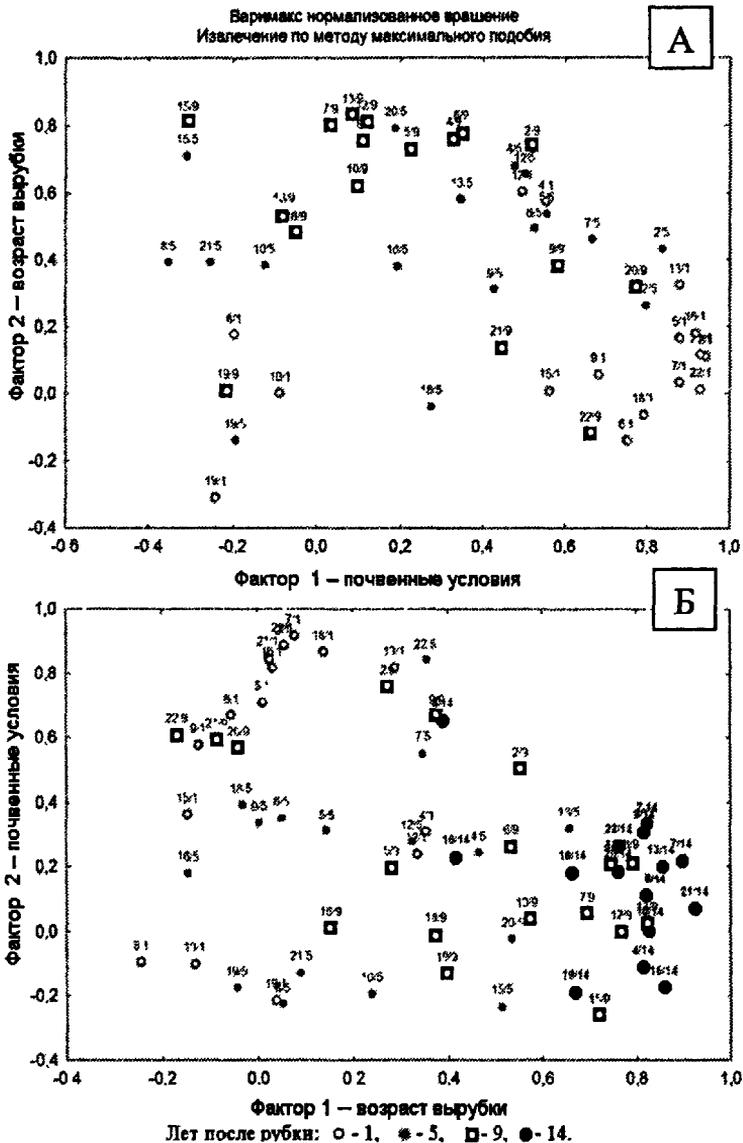


Рис. 4. Распределение описаний ППП (А:1, 5, 9 гг., Б: 1, 5, 9, 14 гг.) в пространстве двух факторов.

Обозначение объектов: числитель — № ППП, знаменатель - возраст вырубки.

зависимостей обилий видов от возраста вырубки. С одной стороны, обилия большинства видов сообщества не обнаруживают закономерных изменений во времени, видовой состав меняется хаотично, взаимоотношения доминантов растительного покрова не постоянны, а в целом сообщество закономерно изменяется во времени. Т.е. для отдельно взятых растений или популяций процессы, происходящие в сообществе, часто носят случайный характер, но при этом колебания их положений в сообществе закономерным образом проводят его (сообщество) через определенные состояния.

Происходящие процессы можно проиллюстрировать развитием сообщества на двух примыкающих друг к другу ППП, одна из которых заложена на месте сжигания порубочных остатков (рис. 5), где закономерно наблюдалось значительное участие иван-чая. Постепенно в сообщество внедрялись полевица тонкая и вейник лесной, последний к 9-му году имел уже большее проективное покрытие, чем иван-чай, т.е. формировалось типичное сообщество вейниковой вырубки. На вплотную примыкающей к упомянутой ППП изначально сформировалось злаковое сообщество с доминированием полевицы и вейника, постепенно происходит заселение участка иван-чаем. На обеих площадках в течение 9-и лет развитие шло таким образом, что происходило выравнивание долей преобладающих видов, в том числе и за счет проникновения и разрастания видов из соседних участков (приведен пример наиболее контрастных изначально ППП, в других случаях выравнивание происходило еще быстрее). За это время коренным образом отличавшиеся по составу и строению ППП приобрели сходный облик. Приведенная иллюстрация процессов противоречит некоторым гипотезам, выдвинутым по результатам факторного анализа: вейник наращивал свое влияние с годами, а степень участия в формировании сообщества иван-чая зависела от начального состава сообщества. Там, где иван-чай преобладал в первые годы, его участие снижалось и, наоборот, он «усиливался» там, где изначально был «слаб».

Таким образом, независимо от первоначальных условий и соотношения видов на вейниковых вырубках формируются сообщества, как правило, с 2-3-мя наиболее продуктивными в конкретных условиях доминирующими видами. С механистической точки зрения, представляющей фитоценоз как простую систему взаимодействующих объектов, подобные процессы не поддаются объяснению. Но если допустить, что в результате объединения и совместной жизнедеятельности растений происходит образование нового качества — сообщества (добавить социальный аспект), то целесообразность наличия нескольких высокопродуктивных с широкой

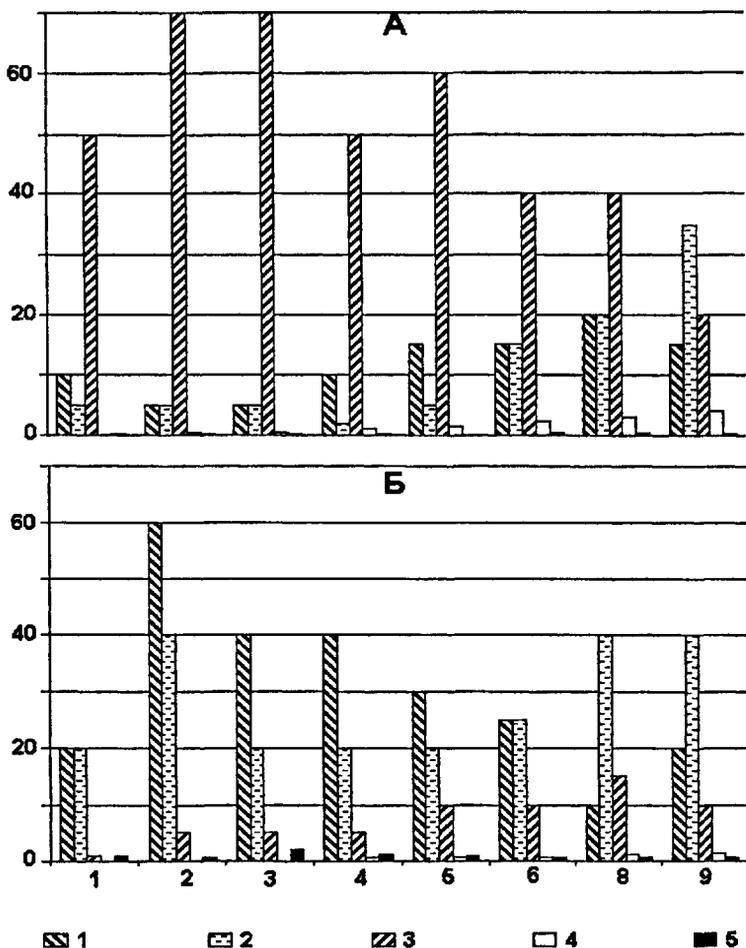


Рис. 5. Изменения проективных покрытий доминантов и групп видов на примыкающих вплотную друг к другу ПШ I:

А - ППП расположена на месте сжигания порубочных остатков; Б - растительный покров на ППП развивался без воздействия огня.

По оси абсцисс — возраст вырубки, лет; по оси ординат - проективное покрытие в %.

Виды: 1 — полевица тонкая, 2 — вейник лесной, 3 - иван-чай, 4 - древесные, 5 — другие.

экологической амплитудой доминантов становится очевидной. Поскольку формирование и развитие сообщества проходит под одновременным влиянием множества факторов, именно такая его организация способствует максимальной реализации ресурсов изменяющейся среды, т.к. имеет более широкие пределы высокопродуктивного существования. Таким образом, не подтвердилась гипотеза о предопределенном снижении или увеличении с возрастом вырубки обилий отдельных доминирующих видов. Результаты факторного анализа, в данном случае, за закономерное выдали наиболее распространенное развитие сообщества (вырубки с доминированием вейника в первые годы преобладали). Закономерным же на исследованных участках можно считать выравнивание обилий нескольких видов, способных к доминированию в этих условиях.

Не подтвердилось распространенное мнение о возрастании разнообразия сообщества с приближением к климаксу, базирующееся на тезисе о зависимости стабильности экологической системы от разнообразия слагающих ее видов (Одум, 1975; Tilman, Downing, 1994 и др.). Упрощенная (механистическая) трактовка этого правила приводит к теоретически обоснованным заблуждениям о возрастании видового разнообразия растительных сообществ с приближением к климаксу независимо от географического положения. Проведенные исследования свидетельствуют об обратном для таежных лесов, где коренные леса отличаются низким видовым разнообразием по сравнению с сообществами вырубок и производными лесами, находящимися на различных стадиях сукцессии. Продуктивность же и пластичность сообщества обеспечиваются на разных этапах высоким видовым разнообразием, поли- олигодоминантностью и (или) внутривидовым разнообразием эдификаторов. Суть этих приспособлений заключается в максимальной реализации ресурсов среды, повышении устойчивости, сохранении направления развития сообщества, расширении диапазона наиболее продуктивного существования в условиях воздействия большого числа внешних факторов.

Глава 6. Классификация растительных сообществ вырубок

6.1. Классификации лесных сообществ таежной зоны

В разделе подробно рассматриваются методические подходы к классифицированию растительных сообществ лесных сообществ и анализируются различные варианты лесных типологий в таежной зоне. На основе этого анализа и опыта применения некоторых методов, с учетом того, что в настоящее время собственно коренных лесов в районе исследования осталось немного, сделан вывод о том, что при систематизации изменчивых в пространстве и во времени производных сообществ наиболее при-

емлем динамический подход. В то же время нет необходимости создания единой (унифицированной) классификации растительности, если рассматривать ее (классификацию) как инструмент научных исследований и систематизации знаний для применения их на практике, что особенно значимо применительно к объектам лесовосстановления.

6.2. Классификация вырубок Карелии

В разделе подробно обсуждаются пространственная и временная дифференциации растительных сообществ вырубок.

Даже на вырубках с ровной горизонтальной поверхностью будут участки, отличающиеся по увлажнению. У кромки леса практически всегда создаются условия или более влажные, или, наоборот, более сухие, чем центральная часть вырубки, что объясняется влиянием деревьев (опушечный эффект) и зависит от механического состава почвы. У дороги в результате уплотнения почвы и нарушения естественного стока, очень часто происходит вторичное заболачивание территории, в составе сообщества появляются виды родов *Juncus* и *Carex*, которые на этих участках могут даже доминировать. Очень скоро здесь может развиться сфагновый покров. На вырубке на протяжении многих лет всегда хорошо различимы места складирования порубочных остатков, особенно если они сжигались, технологические участки и т.п. Лесное сообщество и его травяно-кустарничковый ярус обычно также неоднородны, особенно если древесный ярус представлен разными породами или имеются окна в пологе, ветровал и т.п. и в первые годы после рубки эта неоднородность создает фрагментарность растительного покрова на вырубке. Речь идет не только о поросли осины и березы, которая очень быстро развивается в местах произрастания этих пород в бывшем лесу. Травянистые растения обнаруживают достаточно четкую связь с бывшими древесными породами. Очень ярко это проявляется у *Avenella flexuosa*, концентрирующегося в первый год у пней осины, отсюда он начинает разрастаться по всей вырубке. Кустарнички, наоборот, «ищут убежище» у пней хвойных пород, где сохраняются между корневыми лапами и на приствольном возвышении.

Одним из наиболее мощных факторов пространственной дифференциации является рельеф. Показательным может быть изменение растительного сообщества после рубки ельника черничного на протяженности около 100 м, где в основании небольшого склона и у края леса во влажных условиях в травянистом ярусе доминирует осока (*Carex brunnescens*), а покрытие сфагнумов достигает 80% (табл. 2, фрагмент 1). Чуть выше по склону покрытие сфагнумов снижается до 10% и усиливается влияние

Таблица 2

**Изменение состава и обилия видов растительных сообществ вырубки
ельника черничного в зависимости от расположения на склоне**

Виды	Проективное покрытие вида по фрагментам, %				
	Фр. 1*	Фр. 2	Фр. 3	Фр. 4	Фр. 5
<i>Avenella flexuosa</i>	2	10	30	3	2
<i>Betula pubescens</i>	—	5	5	-	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	—	5	-	-	—
<i>Carex brunnescens</i>	40	60	5	-	-
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	15	20	15	2	5
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	1	1	-	-	—
<i>Epilobium palustre</i>	2	1	-	—	-
<i>Equisetum sylvaticum</i>	3	2	1	-	1
<i>Eriophorum vaginatum</i>	1	1	-	-	-
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	2	-	-	-
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	-	-	-	—
<i>Linnaea borealis</i>	3	1	1	-	-
<i>Luzula pilosa</i>	—	2	3	1	1
<i>Melampyrum pratense</i>	-	5	-	-	—
<i>Oxalis acetosella</i>	-	2	5	-	—
<i>Picea abies</i>	2	-	-	1	—
<i>Rosa majalis</i>	5	—	-	-	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	3	-	1	-	-
<i>R. Idaeus</i>	—	1	5	-	60
<i>R. saxatilis</i>	3	-	1	1	—
<i>Salix caprea</i>	—	-	-	-	1
<i>S. phyllicifolia</i>	—	2	-	-	—
<i>Solidago virgaurea</i>	2	2	1	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	5	15	1	5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	-	-	-	-
<i>V. vitis-idaea</i>	1	1	1	-	-
<i>Polytrichum commune</i>	1	-	1	-	-
<i>Sphagnum sp.</i>	80	10	-	-	-
Общее покрытие	90	80	50	5	70

* – положения фрагментов на склоне — указаны в тексте

злаков и иван-чая (табл. 2, фрагмент 2). Еще выше по склону влажность почвы снижается до уровня, когда сфагнум исчезает, а в травянистом ярусе преобладают уже иван-чай и луговик извилистый - типичное сообщество вырубок в данном районе (табл. 2, фрагмент 3). Еще выше

сухость верхних горизонтов почвы не позволяет восстановиться растительности после нарушения (табл. 2, фрагмент 4) и здесь присутствуют только отдельные растения луговика и иван-чая и некоторых других видов (общее покрытие 5%). Далее у дороги на месте свалки порубочных остатков образовалось сообщество с преобладанием малины (табл. 2, фрагмент 5).

Пространственная неоднородность растительного покрова вырубок сочетается с изменчивостью сообщества во времени. Даже в короткий период существования вырубок можно выделить несколько стадий сукцессии, которые можно охарактеризовать следующим образом. На первой стадии структуру сообщества в значительной степени определяют состав бывшего насаждения, расположение участка в рельефе, удаленность его от края леса, почвенные условия, окружающая растительность. Эти факторы регулируют поступление и прорастание зачатков растений. Разнообразие элементарных местообитаний и отсутствие острой конкуренции (еще много свободного пространства) обеспечивает на этой стадии возможность большому количеству видов закрепиться в сообществе. Древесные породы, распространяющиеся семенами, находятся в состоянии всходов и практически не влияют на структуру сообщества, корнеотпрысковые также еще не проявляют своего преимущества. Лесные культуры, если есть, находятся в стадии приживания и не оказывают серьезного влияния на структуру напочвенного покрова.

Вторая стадия сукцессии начинается со 2-3-го года, когда на большей территории вырубки общее проективное покрытие достигает 60-100%, а процессы регуляции численности и состава сообщества проходят в значительной степени под контролем внутренних факторов. Постепенно формируется сообщество с 3-4 доминантами. В средней тайге это, как правило, вейник лесной, иван-чай, луговик извилистый, иногда осоки (*Carex brunnescens*, *C. cinerea*, *C. globularis*), кустарнички или виды разнотравья (в зависимости от условий местопрорастания). В северной тайге - кустарнички. Древесные породы, за исключением подростка оставленного на вырубке, находятся в пространстве травянистого яруса, и если и превышают его, то незначительно - их влияние на структуру сообщества принципиально не отличается от влияния травянистых растений.

Как правило, к 6-му году (в средней тайге) многие древесные породы выходят из пространства травянистого яруса, кроны их разрастаются, что, возможно, является одной из причин ослабления влияния злаков и влечет за собой некоторое увеличение доли разнотравья. Далее с формированием древостоя продолжается выравнивание условий среды, внедре-

ние новых видов становится практически невозможным, но пока еще влияние древесных растений не вызывает «ухода» видов из сообщества. Третья стадия может быть охарактеризована как переходная - сформированный древесный ярус еще не вызвал серьезных изменений в составе и обилии видов травяно-кустарничкового яруса.

Как классифицировать столь изменчивые в пространстве и во времени растительные сообщества? В настоящее время предпринимаются попытки создать систему, объединяющую все растительные сообщества территории России на основе метода Браун-Бланке. Одним из ключевых понятий классификационного метода Браун-Бланке являются диагностические виды, как правило, это виды с узкой экологической амплитудой или виды, приуроченные к определенной стадии сукцессии. Но, как было показано выше, сообщества вырубок сложены, в основе своей, видами с широкой экологической амплитудой, а множество видов, создающих разнообразие, заносятся на вырубку случайно или имеют очень локальное или кратковременное распространение и не могут служить диагностирующими. Попытка использовать метод Браун-Бланке для классифицирования 139 описаний растительных сообществ вырубок средней тайги привела к выделению из общего массива лишайниковых и сфагновых сообществ независимо от типа бывшего сообщества, т.е. независимо от коренных лесорастительных условий, выдав кратковременную ксерофитизацию или гигрофитизацию растительности, за устойчивый признак сообщества. Из 139 описаний продифференцировались лишь 53. Из 160 видов, отмеченных в описаниях, только 11 проявили некоторую экологическую специализацию. Выделенные группы совпали с определенными доминантным способом синтаксонами. Еще менее строгие результаты были получены при классифицировании с помощью только математических методов (кластерного анализа).

Наиболее известная типология вырубок была создана И.С. Мелеховым, которая, безусловно, имеет свои преимущества, она отвечает целям лесного хозяйства, достаточно хорошо структурирована, включает в себя элементы динамики и позволяет прогнозировать развитие сообщества на начальных стадиях восстановления леса. Если просто развивать это направление, то требуется некоторое уточнение и дополнение классификации вырубок Карелии, т.к. разработанная В.С. Вороновой (1964) и Н.И. Ронконен (1975) схема не включает вырубки вторичных сообществ, отличающиеся составом и динамикой. При рубке производных лесов набор растительных сообществ вырубок значительно расширяется, и чем моложе насаждение, тем шире набор возможных вариантов. Однако основным противоречием типологии вырубок И.С. Мелехова

является то, что она допускает образование одного типа вырубок в различных типах лесорастительных условий. В основе динамических классификаций лежит понятие климакса, определяемого экотопом. Выведение же одного типа вырубок из разных типов леса фактически отождествляет различные экотопы, что противоречит динамическому принципу классификации лесов и вырубок как стадии их восстановления. Внешнее сходство растительности вырубок, определяемое доминирующим видом, в таком случае ставится выше коренных особенностей экотопа, игнорируются динамика сообщества и различия видовых составов сообществ вырубок в различных лесорастительных условиях.

Включение в классификационную схему И.С. Мелехова вырубок стадийных сообществ и привязка типов вырубок к типу леса приближает ее к схеме динамической классификации В.С. Ипатова (1999). Построение пространственных и временных рядов и циклов и включение их в соответствующий динамический ряд ассоциаций решает проблему, как нескольких кратковременных стадий сукцессии, так и мозаичности растительного покрова на вырубке. Динамическая классификация вырубок сама по себе (размещение растительных сообществ вырубок вне динамических рядов восстановления леса) не может считаться законченной. Построение таких динамических рядов может идти различными путями - через подробное изучение конкретного типа леса во всех его проявлениях на определенной территории или через «послойное» изучение стадий восстановления леса в различных лесорастительных условиях с обязательным отнесением описанных сообществ к определенным лесорастительным условиям. В данном случае реализуется второй путь и представленная классификация растительных сообществ вырубок Карелии - это второй этап построения динамической классификации лесов. Первым этапом, несомненно, является классификация коренных лесных сообществ, которая представлена в диссертации в виде схемы, где коренные типы леса размещены в пространстве факторов почвенных влажности и трофности (в автореферате выделенные коренные типы леса приводятся в классификации растительных сообществ вырубок).

На основании проведенных маршрутных исследований, анализа архивных материалов и многолетних наблюдений за зарастанием вырубок на постоянных пробных площадях, предложена схема классификации вырубок (рис. 6), базирующаяся на следующих основных положениях.

1. Типы вырубок, как и типы леса, характеризуются определенным ареалом. Набор растительных сообществ, формирующихся на вырубках Карелии, качественно и количественно закономерно изменяется с севера

на юг. Кроме изменения набора растительных сообществ, в зависимости от географического положения, изменяются и свойства доминирующих видов.

2. Типы вырубок закономерно связаны с типами леса (лесорастительными условиями), но набор их шире в схожих местообитаниях.

3. Набор растительных сообществ закономерно связан с возрастом вырубаемого древостоя (зависит от стадии развития вырубленного лесного сообщества). Эта закономерность проявляется в том, что растительное сообщество, образующееся на вырубке производных древостоев богаче видами и быстрее достигает максимальной травянистой биомассы, а затем и развития древесного яруса из поросли осины или березы. Кроме этого, напочвенный покров в производных лесах мозаичен из-за смешанного состава древостоя и эта мозаичность закономерно проявляется на вырубках.

4. Структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно изменяется во времени, проходя через 2-3 стадии сукцессии.

5. Уничтожение древесного яруса снимает его нивелирующее влияние и структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно развивается в зависимости от комплекса антропогенных факторов (нарушенность почвенного покрова, лесокультурные работы, мелиорация и т.п.) и природных факторов (рельеф, почвенные условия и т.п.).

Для описания образующихся на вырубках небольших по площади или кратковременных стадий развития сообщества удобно использовать вспомогательный синтаксон - социацию.

Завершает главу подробная характеристика типов леса и выделенных ассоциаций растительных сообществ вырубок с иллюстрациями и примерами описаний. Для каждого типа леса и вырубки приводятся сведения по видовому составу, почвенным условиям, условиям формирования, а также обзор аналогичных синтаксонов в классификациях других авторов.

При рубке **сосняков лишайниковых - *Pinus sylvestris*-[*Cladonia*]** (**P.s.-Cl.**) образуются три типа растительных сообществ. Ассоциация (**P.s.-Cl.**): [***Cladonia***] характеризуется доминированием кустистых лишайников рода *Cladonia* (*C. alpestris*, *C. rangiferina*, *C. mitis*). Покрытие кустарничков и трав незначительно. Распространена по всей территории Кольско-Карельской геоботанической подпровинции, но главным образом в северной тайге. Напочвенный покров после рубки древостоя практически не меняется. Кроме лишайников в разной степени обилия присутствуют вереск (*Calluna vulgaris*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вороника (*Empetrum nigrum* s.l.).

Pinus sylvestris – [Cladonia] (Сосняки лишайниковые, Pinetum cladinosum)

Calluna vulgaris –
[Cladonia]

[Cladonia]

Vaccinium vitis-idaea – [Cladonia]

Pinus sylvestris–Vaccinium vitis-idaea (Сосняк брусничный, Pinetum vaccinosum)

Calluna
vulgaris

Vaccinium vitis-idaea –
[Cladonia]

Vaccinium-vitis idaea –
[Pleurozium]

Avenella
flexuosa

Carex cinerea –
[Sphagnum]

Pinus sylvestris–Vaccinium myrtillus (Сосняк черничный, Pinetum myrtillosum)

Calluna
vulgaris

Vaccinium myrtillus –
[Pleurozium]

Calamagrostis arundinacea

Carex cinerea

Picea abies–Vaccinium myrtillus (Ельник черничный, Piceetum myrtillosum)

Avenella flexuosa

Calamagrostis arundinacea

Polytrichum
commune

Carex cinerea

Picea abies–Vaccinium myrtillus–[Sphagnum] (Ельник черничный влажный, Piceetum myrtilloso-humidosum)

Avenella flexuosa

Calamagrostis arundinacea

Carex brunnescens

Filipendula ulmaria

Picea abies–Oxalis acetosella (Ельник кисличный, Piceetum oxalidosum)

Calamagrostis
arundinacea

Deschampsia cespitosa

Juncus filiformis –
Polytrichum commune

Calamagrostis
phragmitoides

Picea abies–Aconitum septentrionale (Ельник неморально-травный, Piceetum nemori-herbosum)

Calamagrostis
arundinacea

Milium effusum +
Aconitum septentrionale

Juncus filiformis +
Calamagrostis phragmitoides

Рис. 6. Классификационная схема растительных сообществ вырубок Карелии

В сторону снижения влажности почвы (на пологих песчаных склонах) или на местах, пройденных пожаром незадолго до рубки или сразу после нее, увеличивается покрытие вереска и выделяется ассоциация **(P.S.-CL): Calluna vulgaris**. Так же, как и предыдущая ассоциация распространена по всей Кольско-Карельской геоботанической подпровинции; в средней тайге - главным образом, паловый вариант, в северной тайге - возможно образование сообществ с доминированием вереска и на не пройденных палом вырубках. В травяно-кустарничковом ярусе, кроме вереска, с незначительным покрытием произрастают *Avenella flexuosa*, *Empetrum nigrum s.l.*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*. Часто обильным бывает естественное возобновление сосны и березы.

При увеличении влажности лишайники частично замещаются зелеными мхами, главным образом *Pleurozium schreberi*, и увеличивается покрытие брусники. Такие сообщества выделяются в ассоциацию **(P.s.-Cl.): Vaccinium vitis-idaea**. Приурочены они, как правило, к основаниям пологих склонов с более благоприятными условиями увлажнения. Видовое разнообразие таких растительных сообществ несколько выше, чем в предыдущих двух ассоциациях. Здесь встречаются *Agrostis tenuis* (редко), *Avenella flexuosa* (редко), *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Calluna vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Hieracium umbellatum*, *Ledum palustre*, *Luzula pilosa*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus aucuparia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*.

На вырубках **сосняков брусничных - Pinus sylvestris-Vaccinium vitis-idaea (P.s.-V.v.-i.)** формируются растительные сообщества, выстраиваемые в ряд ассоциаций (по возрастной влажности почвы): асс. *Calluna vulgaris*, асс. *Vaccinium vitis-idaea*-[*Cladonia*], асс. *Vaccinium vitis-idaea*—*Pleurozium schreberi*, асс. *Avenella flexuosa*, асс. *Vaccinium myrtillus*-*Pleurozium schreberi*, асс. *Calamagrostis arundinacea* (только в подзоне средней тайги), асс. *Carex cinerea*-[*Sphagnum*].

Растительные сообщества ассоциации **(P.s.-V.v.-i): Calluna vulgaris** формируются в условиях сосняков брусничных в верхних частях склонов или в случаях прохождения пожаров в лесу незадолго до рубки. Сообщества маловидовые, отличаются от аналогичных в условиях лишайниковых сосняков чуть большим представительством зеленых мхов и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*).

Ассоциация **(P.s.-V.v.-L): Vaccinium vitis-idaea-[Cladonia]** распространена, главным образом, в северной подзоне тайги, хотя встречается и в средней - достаточно часто в Суоярвском геоботаническом округе. Выделяется по признаку присутствия в напочвенном покрове зеленых мхов

(до 20%) и, хотя бы в незначительном количестве, *Avenella flexuosa* и *Vaccinium myrtillus*. Эти виды указывают на более благоприятные условия влажности. В этом случае следует ожидать более быстрого восстановления древесного яруса и иногда значительной примеси листовых пород в молодняках. В сообществах данной ассоциации, кроме брусники, обычны *Calluna vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*.

Ассоциация **(P.s.-V.v.-i.): Vaccinium vitis idaea-Pleurozium schreberi** центральная в ряду вырубок сосняков брусничных. Она образуется в случае, когда рубка леса не вызывает сильных изменений почвенной влажности. Отличается от предыдущей преобладанием в напочвенном покрове зеленых мхов; лишайники присутствуют в значительно меньшем количестве. Увеличивается покрытие *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* и *Chamaenerion angustifolium*. В подзоне средней тайги появляется *Calamagrostis arundinacea*, который может доминировать на отдельных участках. Растительные сообщества вырубок вторичных лесов подзоны средней тайги отличаются доминированием черники и высоким проективным покрытием зеленых мхов, главным образом, *Pleurozium schreberi*, лишайники практически отсутствуют.

Растительные сообщества ассоциации **(P.s.-V.v.-i.): Avenella flexuosa** формируются на вырубках сосняков брусничных как в северной, так и в средней тайге, занимая местообитания с несколько большей почвенной влажностью, чем предыдущая ассоциация. Лишайники р. *Cladonia* в напочвенном покрове практически отсутствуют, обилие зеленых мхов значительно ниже, чем на вырубках с доминированием кустарничков. Достаточно обильны *Chamaenerion angustifolium*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*.

В нижних частях склонов и на участках вырубок, примыкающих к болоту, где после рубки идут процессы заболачивания, формируются сообщества, отнесенные к ассоциации **(P.s.-V.v.-i.): Carex cinerea-[Sphagnum]**. Основным признаком ассоциации является активное участие в напочвенном покрове сфагновых мхов и содоминирование осок, главным образом, *Carex cinerea*. В напочвенном покрове обильны также болотные кустарнички *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, а также *V. vitis-idaea* и *Equisetum sylvaticum*. Характерно присутствие ив.

В верхних частях склонов на вырубках **сосняков черничных - Pinus sylvestris-Vaccinium myrtillus (P.s.-V.m.)**, главным образом, северной тайги формируются сообщества с доминированием вереска, других таежных кустарничков и высоким проективным покрытием кустистых лишайников, отнесенные к ассоциации **(P.s.-V.m.): Calluna vulgaris**. В

средней тайге сообщества, принадлежащие к этой ассоциации, формируются на горелых вырубках, в этом случае к лишайникам присоединяется *Polytrichum juniperinum*. Отличаются от аналогичных на вырубках сосняков лишайниковых и брусничных большим видовым разнообразием и присутствием в покрове в некотором количестве *Vaccinium myrtillus*, а также злаков *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea*.

Если рубка леса не приводит к изменению почвенной влажности, или эти изменения не столь значительны, чтобы привести к вытеснению зеленых мхов кустистыми лишайниками, на вырубке формируются сообщества с доминированием видов, бывших в напочвенном покрове до рубки - ассоциация **(P.s.-V.m.): *Vaccinium myrtillus*-*Pleurozium schreberi***. Здесь обычны *Avenella flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Empetrum nigrum*, *Hieracium umbellatum*, *Ledum palustre*, *Linnæa borealis*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*.

Если ассоциация (P.s.-V.m.):*Vaccinium myrtillus*-*Pleurozium schreberi* формируется в основном в условиях северной тайги, то в средней тайге ее замещает ассоциация **(P.s.-V.m.):*Calamagrostis arundinacea***. Здесь так же обильны *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Vaccinium myrtillus*. Поскольку в средней тайге в настоящее время рубятся большей частью производные леса, с первых лет в покрове содоминируют листовенные породы - осина и (или) береза, бывшие в составе древостоя до рубки. Обычны виды *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium sylvaticum*, *Hieracium umbellatum*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Potentilla erecta*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*. На юге Карелии обильны также *Angelica sylvestris* и *Convallaria majalis*.

Вторичное заболачивание вырубок сосняков черничных - явление крайне редкое, т.к. они практически не встречаются в основаниях склонов, но изредка (из-за нарушения стока по причине прокладки лесовозных дорог) образуются сообщества **(P.s.-V.m.): *Carex cinerea*** с доминированием осок и увеличением обилия *Polytrichum commune* или сфагновых мхов на фоне зеленых мхов. В сообществах, объединенных в ассоциацию *Carex cinerea*, обычны виды: *Avenella flexuosa*, *Carex ovalis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Ledum palustre*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*.

Центральной в ряду ассоциаций вырубок ельников черничных - ***Picea abies*-*Vaccinium myrtillus* (P.a.-V.m.)**, безусловно, является **(P.a.-V.m.): *Calamagrostis arundinacea***. Данная ассоциация отличается от аналогичной в условиях сосняков черничных значительно большей

мозаичностью напочвенного покрова, более высоким видовым разнообразием, меньшим участием кустарничков и, наоборот, увеличением доли разнотравья (*Convallaria majalis*, *Galium mollugo*, *Geranium sylvaticum*, *Melampyrum pratense*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis* и др.).

В условиях ельников черничных вейник лесной занимает центральные по условиям влажности и трофности вырубки, вытесняя луговик извилистый в крайние условия увлажнения. В условиях вторичного заболачивания вырубок луговик извилистый встречается довольно часто, но редко доминирует, в то время как, на сухих местообитаниях формируются сообщества с его доминированием, отнесенные к ассоциации **(P.a.-V.m.): Avenella flexuosa**. Она объединяет растительные сообщества, формирующиеся на вершинах и в верхних частях склонов, где после уничтожения древесного яруса уменьшается влажность почвы. В экстремальных условиях формируются сообщества с содоминированием таежных кустарничков (*Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea*) и *Chamaenerion angustifolium*.

Если уничтожение древостоя ведет к увеличению (не сильному) почвенной влажности, то на вырубках ельников черничных образуются сообщества с более или менее развитым моховым покровом из *Polytrichum commune*. Ассоциация **(P.a.-V.m.): Polytrichum commune** характеризуется незначительным участием также сфагновых и зеленых мхов. В напочвенном покрове, несмотря на увеличение увлажнения, доминируют злаки (*Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*, *Deschampsia cespitosa*), присутствуют осоки (*Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. ovalis*, *C. rhynchophylla*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*) и ситники (*Juncus effusus*, *J. filiformis*). Обычен в таких условиях также *Equisetum sylvaticum*.

В основаниях склонов и на участках, с нарушенным в результате прокладки дорог естественным стоком, происходит вторичное заболачивание вырубки, ведущее к формированию сообществ с доминированием осок и сфагновых мхов, - ассоциация **(P.a.-V.m.): Carex cinerea**. Осокам (*Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. rhynchophylla*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*) могут содоминировать вейники (*Calamagrostis phragmitoides* и *C. canescens*) и *Equisetum sylvaticum*. Отличается от ассоциации (P.a.-V.m.): *Polytrichum commune* доминированием в мохово-лишайниковом ярусе сфагновых мхов, а травянистом ярусе - осок. Неровность микрорельефа часто создает возможность к существованию таежных кустарничков: на таких участках, как правило, присутствуют также *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa*. Процесс заболачи-

вания может быть необратимым в случае антропогенного нарушения естественного стока поверхностных вод. Если заболачивание явилось следствием только рубки леса в понижении рельефа, то восстановление древесного яруса снизит почвенную влажность и процесс будет идти в сторону восстановления ельника черничного.

Вырубки ельников черничных влажных - ***Picea abies-Vaccinium myrtillus*-[Sphagnum]** (P.a.-V.m.-[Sph.]) распространены в Карелии значительно реже, чем ельников черничных. Здесь наблюдается следующая закономерность: если рубился коренной или спелый без примеси листовенных пород лес, то идет заболачивание участка с формированием сообществ с доминированием осок (*Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. cinerea*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. rhynchophysa*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*) или (и) таволги вязолистной (*Filipendula ulmarid*). Соответственно выделяются ассоциации (P.a.-V.m.-[Sph.]): ***Carex brunnescens*** и (P.a.-V.m.-[Sph.]): ***Filipendula ulmaria***. В случае снижения почвенной влажности после рубки образуются вырубки с доминированием злаков, ассоциация (P.a.-V.m.-[Sph.]): ***Calamagrostis arundinacea***. Рубка вторичных ельников с осиной или березой приводит к быстрому формированию плотного возобновления листовенных, снижению почвенной влажности и формированию злаковых сообществ, сгруппированных в ассоциацию (P.a.-V.m.-[Sph.]): ***Avenella flexuosa***. Формирование сообществ с доминированием *Avenella flexuosa* возможно также на пологих склонах южной и юго-западной экспозиции, когда рубка леса также приводит к снижению почвенной влажности. На большинстве вырубок ельников черничных влажных кроме указанных выше видов обычны *Eriophorum vaginatum*, *Geum rivale*, *Ledum palustre*, *Ranunculus repens*, *Salix caprea*, *S. phylicifolia*, *Vaccinium uliginosum* и др.

В настоящее время коренные ельники кисличные - ***Picea abies-Oxalis acetosella*** (P.a.-Ox.a.) на территории Карелии за пределами заповедных территорий отсутствуют, поэтому все современные вырубки - это вырубки производных лесов. С первых лет возобновление листовенных пород активно участвует в формировании напочвенного покрова, входя в состав доминантов. Ассоциация (P.a.-Ox.a.): ***Calamagrostis arundinacea*** занимает на вырубках ельников кисличных крайнее положение - наиболее сухие местообитания - верхние части склонов. Отличается от аналогичной в черничных условиях более высоким видовым разнообразием и более активным участием неморальных и борео-неморальных видов. Обычны *Angelica sylvestris*, *Avenella flexuosa*, *Carex cinerea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*,

Lathyrus pratensis, *Luzula multiflora*, *L. pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria holostea*, *Veronicachamaedrys*, *V. officinalis*.

Ассоциация (P.a.-Ox.a.): **Deschampsia cespitosa** отмечена только на вырубках ельников кисличных и отличается от ассоциации (P.a.-Ox.a.): *Calamagrostis arundinacea* увеличением почвенной влажности, что проявляется в участии в напочвенном покрове ситников (*Juncus articulatus*, *J. effusus*, *J. filiformis*) и зонтичных (*Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*). Внешне сообщества этой ассоциации выглядят как влажный злаково-разнотравный луг. Здесь обычны *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Aconitum septentrionale*, *Barbarea stricta*, *Calamagrostis arundinacea*, *Campanula glomerata*, *C. patula*, *Convallaria majalis*, *Dactylis glomerata*, *Equisetum arvense*, *Galium album*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lathyrus vernus*, *Lonicera xylosteum*, *Milium effusum*, *Poa pratensis*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus auricomus*, *R. repens*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*, *Rubus saxatilis*, *Salix caprea*, *S. phylicifolia*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria holostea*, *Trollius europaeus*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*.

Увеличение влажности после рубки древостоя ведет к формированию покрова из *Polytrichum commune*, увеличению покрытия ситников (*Juncus articulatus*, *J. effusus*, *J. filiformis*), осок (*Carex acuta*, *C. brunneus*, *C. cinerea*, *C. ovalis*), разрастанию ив (*Salix aurita*, *S. caprea*, *S. phylicifolia*), участию лесоболотных видов *Equisetum sylvaticum*, *Scirpus sylvaticus*. В ассоциации (P.a.-Ox.a.): **Juncus filiformis-Polytrichum commune**, кроме перечисленных выше осок, ситников и ив обычны *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Luzula multiflora*, *Melampyrum pratense*, *Potentilla erecta*, *Scirpus sylvaticus*.

В условиях, когда рубка леса и сопутствующая ей деятельность приводят к образованию участков вырубок с застойным увлажнением, формируются сообщества с доминированием вейников тростниковидного и седеющего (*Calamagrostis phragmitoides*, *C. canescens*), активным участием в сложении сообщества осок (*Carex cinerea*, *C. rostrata*), высоким обилием таволги (*Filipendula ulmaria*), камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*), хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum*). В ассоциации (P.a.-Ox.a.): **Calamagrostis phragmitoides**, кроме указанных выше болотных и лесоболотных видов, обычны также *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium palustre*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus repens*, *Trollius europaeus*, *Viola palustris*.

Как и в случае ельников кисличных, практически невозможно найти климаксовые и субклимаксовые сообщества **неморальнотравных ельников - *Picea abies*-*Aegopodium podagraria* (P.a.-A.p.)** вне заповедных территорий, поэтому все вырубки в этих лесорастительных условиях в Карелии - это вырубки вторичных лесов. Центральной ассоциацией в условиях ельников неморальнотравных является **(P.a.-A.p.): *Milium effusum*+*Aconitum septentrionale***, характеризующаяся доминированием неморальных злаков и (или) неморального крупнотравья и возобновления липы и клена. В напочвенном покрове обычны *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Solidago virgaurea*, *Pulmonaria obscura*, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*, *Convallaria majalis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melica nutans*, *Paris quadrifolia*, *Actaea spicata*, *Dryopteris expansa*, *Luzula pilosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Viola epipsila* и др.

Ассоциация **(P.a.-A.p.) *Calamagrostis arundinacea*** формируется на вырубках ельников неморальнотравных только в наиболее сухих местообитаниях, в верхних частях склонов, где после рубки древостоя снижается почвенная влажность, что приводит к снижению обилия неморального крупнотравья и разрастанию вейника лесного. Отличается она от аналогичных вырубок ельников кисличных и ельников черничных присутствием возобновления клена и липы и участием неморальных и борео-неморальных видов *Aconitum septentrionale*, *Milium effusum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Trollius europaeus*, *Viola nemoralis* и др. Переход между ассоциациями *Milium effusum*+*Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis arundinacea* плавный, но внешне достаточно хорошо обозначен участием неморального крупнотравья.

Увеличение почвенного увлажнения после рубки древостоя из-за положения в рельефе или нарушения естественного стока приводит к образованию сообществ с доминированием гигрофитов, объединенных в ассоциацию **(P.a.-A.p.) *Juncus filiformis*+*Calamagrostis phragmitoides***. Здесь, помимо лесных и луговых гигрофильных видов ситников (*Juncus articulatus*, *J. effusus*, *J. fliformis*), вейников (*Calamagrostis phragmitoides*, *C. canescens*), камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*), хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum*), обычны *Viburnum opulus*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus repens*, *Trollius europaeus*, *Pulmonaria obscura*, *Chamaenerion angustifolium*, *Stellaria holostea*, *Aconitum septentrionale*, *Milium effusum*, *Anthriscus sylvestris*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Epilobium palustre*, *Lathyrus vernus*, *Cirsium palustre*, *Angelica sylvestris*, *Prunella vulgaris* и др.

Заключение и выводы

По результатам проведенных исследований сформулированы следующие основные положения и выводы.

1. Вырубка - это кратковременный и очень динамичный этап развития лесного сообщества от момента рубки древостоя до стадии сомкнутого молодняка: в подзоне южной тайги он длится в среднем около 5 лет, в средней - 7-8 лет, а в северной - до 15-и и более лет. Как в предшествующем ей, так и в последующем лесных этапах растительное сообщество характеризуется наличием мощных древесных эдификаторов, в какой-то степени сглаживающих влияние биотопических факторов и создающих свою мозаику напочвенного покрова. Отличаясь от лесных этапов отсутствием древесных эдификаторов, вырубки в то же время отличаются и от внешне похожих луговых фитоценозов, наоборот, остаточным влиянием деревьев, а также направленностью антропогенного воздействия: подавление древесных растений на лугах, способствование их росту на вырубках.

2. Всего на вырубках Карелии отмечен 231 вид сосудистых растений из 143-х родов и 56-и семейств, что составляет около 16% флоры Карелии (при широкой трактовке объема таксонов). 92% видов, произрастающих на вырубках, являются аборигенными. В географической структуре ценофлоры вырубков заметно преобладание зональных (бореальных) элементов. Большинство (66%) из отмеченных на вырубках видов встречались там единично или очень редко. Только 28 (12%) видов можно считать постоянными представителями ценофлоры вырубков Карелии, большинство из которых - лесные с широкой экологической амплитудой.

3. Ценофлора вырубков характеризуется слабой антропогенной трансформацией: здесь преобладают виды естественных местообитаний (62,7%), невелико участие заносных видов (8%) - в синантропном комплексе преобладают апофиты (аборигенные виды, распространяющиеся по нарушенным местообитаниям).

4. Анализ изменения локальных флор в пространстве и во времени в районах интенсивного лесопользования показал, что рубка леса в целом практически не влияет на состав локальных флор, т.к. местообитания с максимальным видовым разнообразием и местообитания редких и наиболее уязвимых видов мало привлекательны для лесозаготовителей или защищены существующими правилами рубок.

5. Видовой состав сосудистых растений на вырубках, как правило, богаче, чем в бывших до рубки лесных сообществах: виды, обитавшие под пологом древостоя, остаются на вырубках, находя себе убежища в куртинах подроста, кустарниках, у пней; значительна группа видов, рас-

пространяющихся на вырубку из соседних сообществ; часть видов заносится человеком во время лесохозяйственных мероприятий.

6. В период от рубки древостоя до смыкания крон древесных растений по состоянию возобновления древесной растительности выявлено 3 стадии сукцессии. На первой стадии сукцессии структуру сообщества в значительной степени определяют состав бывшего насаждения, расположение участка в рельефе, удаленность его от края леса, почвенные условия, окружающая растительность. Еще не оказывают серьезного влияния на структуру напочвенного покрова древесные породы: распространяющиеся семенами, находятся на стадии всходов, корнеотпрысковые еще не проявляют своего преимущества, лесные культуры, если они есть, находятся в стадии приживания. Вторая стадия сукцессии начинается со 2-3-го года, когда на большей части вырубки общее проективное покрытие достигает 60-100%, а регуляция численности и состава сообщества проходят в значительной степени под контролем внутренних (ценотических) факторов, формируется сообщество с 3-4-мя доминантами. В средней тайге доминируют, как правило, вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), а также луговик (*Avenella flexuosa*), реже полевица (*Agrostis tenuis*) и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), иногда осоки (*Carex brunne-scens*, *C. cinerea*, *C. globularis*), кустарнички или виды лугово-лесного разнотравья (в зависимости от условий произрастания), в северной тайге - кустарнички. Древесные породы, за исключением подростка оставленного на вырубке, находятся в пространстве травяного яруса, и их влияние на структуру напочвенного покрова принципиально не отличается от влияния травянистых доминантов. Третья стадия начинается с момента выхода по высоте возобновления древесных пород из пространства травяного яруса и может быть охарактеризована как переходная к стадии молодняка - сформированный древесный ярус еще не вызвал серьезных изменений в составе и обилии видов травяно-кустарничкового яруса.

7. Характер взаимоотношений растений в сообществе непостоянен; изменение обилия доминантов в процессе развития сообщества - это следствие сложных внутренних процессов и не может быть сведено только к конкуренции.

8. Изменчивость видового состава и характера взаимоотношений растений создает впечатление хаотичности процессов формирования сообщества вырубки, которое, впрочем, подтверждается результатами применения различных математических методов, обосновывающих гипотезы, носящие часто противоположный характер. Растительное сообщество

вырубки, тем не менее, развивается закономерным образом, формируя структуру, позволяющую ему наиболее продуктивно в данных условиях использовать ресурсы среды для обеспечения своего развития. Роль внутреннего (ценотического) фактора возрастает в процессе развития сообщества.

9. Процессы формирования растительного сообщества не могут рассматриваться и моделироваться, исходя из только целесообразности поведения отдельно взятых растений или популяций и в отрыве сообщества от его позиции в пространстве и во времени.

10. Анализ существующих классификаций лесных растительных сообществ и апробация некоторых из них показали, что динамический подход позволяет объединить в одной системе все возрастные состояния в пределах типа леса (типа лесорастительных условий), учесть мелкомасштабную пространственную и временную изменчивость и, тем самым, он предпочтительнее других для классифицирования растительных сообществ вырубок.

11. На основании проведенных маршрутных исследований, анализа архивных материалов и многолетних наблюдений за зарастанием вырубок на постоянных пробных площадях разработана классификация вырубок, являющаяся частью динамической классификации лесов и базирующаяся на следующих основных положениях: 1) типы вырубок, как и типы леса, характеризуются определенным ареалом; 2) типы вырубок закономерно связаны с типами леса (лесорастительными условиями), но набор их шире в схожих местообитаниях, выделенные ассоциации растительных сообществ вырубок так же, как и обоснованные в результате проведенных исследований типы коренных сообществ, закономерно распределяются по градиентам влажности и богатства почвы; 3) растительные сообщества вырубок закономерно связаны с возрастом вырубаемого древостоя (зависит от стадии развития бывшего лесного сообщества); 4) структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно изменяется во времени, проходя через 2-3 стадии сукцессии до формирования сомкнутого древесного яруса; 5) уничтожение древесного яруса снимает его нивелирующее влияние и структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно развивается в зависимости от комплекса антропогенных (нарушенность почвенного покрова, лесокультурные работы, мелиорация и т.п.) и природных (рельеф, почвенные условия) факторов.

12. Ассоциации растительных сообществ на вырубках, именуемые по характерным видам, группируются по типам леса, и их порядок указывает на реакцию сообщества на изменения почвенной влажности, вызванные рубкой

древостоя. Для описания образующихся на вырубках небольших по площади или непродолжительных по времени стадий развития сообщества удобно использовать вспомогательный синтаксон - социацию.

13. Исследования растительных сообществ вырубок имеют практическое значение: предложенная классификация растительных сообществ вырубок может служить основой для планирования целенаправленного и эффективного восстановления лесов; обоснованы экологически чистые методы лесовосстановления на основе использования крупномерных саженцев ели; предложены методы точечного (избирательного) ограничения развития нежелательной травянистой и древесной растительности (рекомендации (1997) утверждены коллегией Госкомлеса по Республике Карелия); выявленные закономерности изменения видового разнообразия растительных сообществ вырубок являются основой для разработки рекомендаций по сохранению биоразнообразия на территориях с интенсивным лесопользованием, что особенно важно в преддверии введения добровольной лесной сертификации.

Список основных публикаций по теме диссертации

Крышень А.М., Кивиниеми СИ. Влияние сорных растений на приживаемость и рост семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Применение отходов ЦБП в лесных питомниках. Петрозаводск, 1990. С. 67-73.

Крышень А.М. Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестник Санкт-Петербургского университета. 1994. Сер. 3, Биолог. Вып. 2. С. 40-48.

Рекомендации по контактной обработке нежелательной растительности гербицидами в лесных питомниках и культурах / Составители: А.И. Соколов, А.М. Крышень. Петрозаводск, 1997. 16 с.

Крышень А.М. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № ю. С. 133-142.

Крышень А.М. Динамика растительности на свежих вырубках в ельнике черничном // Лесоведение. 1998. № 6. С. 55-62.

Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Известия АН, сер. Биологическая. 2000. № 4. С. 437-443.

Крышень А.М. Изменение разнообразия растительного сообщества в процессе восстановления ельника черничного // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов. Мат.-лы. шк.-конф. Петрозаводск, 2001. С. 111-113.

Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Исследование пространственной дифференциации флоры средней Карелии с помощью статистических методов // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биогеография Карелии. Вып. 2. Петрозаводск, 2001. С. 43-58.

Крышень А.М., Соколов А.И., Харитонов В.А. Зависимость роста саженцев ели от травянистой растительности на вырубках // Лесоведение. 2001. № 2. С. 41-45. *Крышень А.М.* Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 48-62.

Крышень А.М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки. 2. Взаимоотношения доминантов // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 12. С. 194-207.

Крышень А.М. Пространственная и временная дифференциация растительных сообществ вырубок Южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск, 2003. С. 81-87.

Методы классифицирования и описания лесных фитоценозов и почв. Уч.-метод. пособие / А.М. Крышень, Н.Г. Федорец, Ю.В. Преснухин, С.М. Синькевич. Петрозаводск, 2003. 58 с.

Гнатюк Е.П., Кравченко А.В., Крышень А.М. Сравнительный анализ локальных флор Южной Карелии // Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 4. Петрозаводск, 2003. С. 19-29.

Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Мат-лы междунауч.-практ. конф. Петрозаводск, 2004. С. 82-93.

Гнатюк Е.П., Кравченко А.В., Крышень А.М. Сравнительный анализ локальных флор и флористическое районирование Карелии // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева. Сыктывкар, 2004. С. 63-69.

Крышень А.М., Гнатюк Е.П. Разнообразие растительных сообществ вырубок Карелии // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Мат-лы междунауч.-практ. конф. Петрозаводск, 2004. С. 178-182.

Крышень А.М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки. 3. Закономерности формирования // Ботан. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 194-207.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 14.04.05. Формат 60×84¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 2,0. Усл. печ. л. 2,6. Тираж 100 экз. Изд. № 21. Заказ № 489

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

^



19 МАЙ 2005