

УДК 630\*182.47/.48 (470.22)

## **МОРФОСТРУКТУРА НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ» (СРЕДНЯЯ ТАЙГА)**

А. М. КРЫШЕНЬ, О. А. РУДКОВСКАЯ,  
Ю. В. ПРЕСНУХИН, В. В. ТИМОФЕЕВА

*Институт леса Карельского научного центра РАН*

Проанализировано влияние древесного яруса на напочвенный покров, в том числе на пространственное распределение отдельных видов и их сочетаний (микрорассеиваний) на восьми пробных площадях, заложенных в различных типах леса на территории заповедника «Кивач». Установлено, что мозаичность напочвенного покрова, понимаемая как разнообразие различных сочетаний видов, наиболее сильно проявляется в стадийных сообществах, особенно в мелколиственных. При переходе в возраст спелых лесов при выравненности мезорельефа мозаичность проявляется как повторяемость небольшого числа типов микрорассеиваний, при этом степень ее выраженности в сосновых и еловых лесах различна. Так, в спелых сосняках она практически проявляется только на уровне мохово-лишайникового яруса. В спелых ельниках неоднородность напочвенного покрова выражена гораздо сильнее, что обусловлено более сильным влиянием на среду деревьев ели.

A. M. KRYSHEN, O. A. RUDKOVSKAYA, YU. V. PRESNUHIN, V. V. TIMOFEEVA.  
MORPHOSTRUCTURE OF THE GROUND COVER IN MAJOR FOREST COMMUNITY TYPES IN THE «KIVACH» STRICT NATURE RESERVE (MIDDLE TAIGA)

Effects of the tree layer on the ground cover, including the spatial distribution of individual species and their combinations (microgroupings), were analyzed in eight sample plots located in different forest types in the «Kivach» strict nature reserve. Mosaicity of the ground cover, understood here as the diversity of species combinations, was found to be the most explicit in seral communities, especially in secondary deciduous ones. As forests in areas with relatively low mesorelief mature, mosaicity appears as the recurrence of few types of microgroupings, the degree of its manifestation in pine and spruce forests being different. Thus, in mature pine forests it is in fact visible at the level of the moss-lichen layer only. Heterogeneity of the ground cover in mature spruce forests is far more conspicuous due to the greater effect of spruce trees on the environment.

**Ключевые слова:** морфоструктура, биоразнообразие, напочвенный покров, мозаика напочвенного покрова, микрорассеивание.

---

Формирование понятийного аппарата в отдельных областях науки, в том числе фитоценологии, неразрывно связано с общечеловеческим развитием представлений о предметах и явлениях. В настоящее время термин *структура* (от лат. *structūra* – строение, расположение,

порядок) имеет целый спектр значений, встречающихся как в научной, так и в повседневной лексике. При этом конкретный смысл во многом задается свойствами изучаемого объекта. В фитоценологии под структурой понимают как синоним понятия «строение», т. е. взаимное

расположение элементов системы в пространстве (Шенников, 1964; Работнов, 1983 и др.), так и связи элементов системы «фитоценоз», обеспечивающие устойчивость сообщества (Василевич, 1983). В то же время внешне выраженные морфологические элементы фитоценоза являются не чем иным, как следствием взаимоотношений растений в сообществе (Сукачев, 1931), которые связаны между собой, в основном, опосредованно – через изменение химических и физических свойств почвы (Мина, 1967; Эколого-физиологические..., 1968; Карпачевский и др., 1987; Breeman et al., 1997 и др.), атмосферы (Лацинский, 1981; Messier et al., 1998 и др.), через изменение состава микроорганизмов (Крышень, Кивиниemi, 1990; Гродницкая, 1996; Westover et al., 1997 и др.). Т. е. строение фитоценоза, его горизонтальная и вертикальная неоднородность, видовое разнообразие и сочетание видов отражают связи растений друг с другом и со средой – являются внешним признаком структуры сообщества. В. С. Ипатов (1970) в связи с этим предлагает разделить понятия, обозначив «строение» термином «морфоструктура», включающим морфологически (внешне) выраженные части сообщества, такие, как ярус, куртина и др. В этом случае термин «морфоструктура» согласуется с аналогичным в географии (Энциклопедический..., 1968) и подчеркивает то, что ярусность и мозаичность фитоценозов являются следствием взаимодействий растений друг с другом и со средой.

Нами ставилась задача выявить основные причины наличия морфологически выраженных пятен – мозаики напочвенного покрова, а также исследовать причины видового богатства лесных фитоценозов. В экологии на примере животных (Одум, 1975 и др.) наличие многовидовых сообществ объясняется разделением экологических ниш. У растений в принципе отсутствует значимая для закона разделения экологических ниш пищевая специализация – все виды нуждаются в одних и тех же ресурсах: воде, питательных веществах, свете. Растениям также необходим субстрат для закрепления и развития своих органов. Таким образом, растениям в разной степени для каждого вида и для различных особей внутри вида требуется определенное минимальное пространство, обеспечивающее его жизнедеятельность, т. е.

содержащее в себе все необходимое для существования этого растения. Применимость закона разделения экологических ниш для растительных сообществ вызывает сомнение и является вопросом для дополнительных исследований и широкого научного обсуждения (Василевич, 1979, 1992; Pacala, Tilman, 1994; Silvertown, 2004 и др.). Снизить конкуренцию за ресурсы и пространство (как интегральный ресурс) растения, конечно, могут смещением своих органов по отношению к органам другого растения в пространстве, главным образом по вертикали (глубина проникновения корней, высота растения – вынос ассимилирующих органов на разную высоту), возможно также смещение потребления ресурсов во времени (Василевич, 1979; Крышень, 1995). Но в целом экологические ниши видов растений в сообществе практически совпадают, только незначительно расходясь по некоторым факторам среды или во времени.

### Объекты исследований

Процессы формирования структуры напочвенного покрова исследовались на восьми пробных площадях (ПП), заложенных в различных типах леса на территории заповедника «Кивач» (средняя тайга): ельниках черничном, кисличном и хвощово-сфагновом, сосняках лишайниковом, брусничном, черничном и кустарничково-сфагновом и в осиннике разнотравно-злаковым.

**Сосняк лишайниковый** (ПП 1) – чистое сосновое насаждение в возрасте 160 лет (табл. 1). Участок пройден сильным низовым пожаром, в результате чего почти у всех деревьев имеются пожарные шрамы, приведшие к образованию эксцентриситета по диаметру на высоте груди. Распределение деревьев по ступеням толщины отличается от нормального: наибольшее количество стволов имеет толщину ниже среднего диаметра. Подрост и подлесок отсутствуют. Сухостой составляет всего около 3% по запасу и находится в низших ступенях толщины. Сосняк лишайниковый характеризуется очень бедным видовым составом.

Напочвенный покров здесь представлен всего 4 видами: вереск обыкновенный, марьяник луговой, черника и брусника. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не превышает 1–2% (табл. 2). Почва

Таблица 1. Характеристика древостоя на пробных площадях

№ ПП	Состав по породам	Площадь, га	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Количество стволов, шт./га	Полнота	Сомкнутость крон	Бонитет
1	10С	0,3	160	23,7	31,7	352	0,75	0,4	III,4
2	10С	0,5	170	26,0	34,6	324	0,88	0,5	II,5
3	10С	0,5	170	28,0	33,2	458	0,92	0,5	II,0
	II ярус – 10Е		50–70	16,0	18,4	44	0,10	–	IV
4	10С	0,1	120	9,0	10,5	1960	0,65	0,6	Va,2
5	8Е1С1Б, ед. Ос	0,25	140	22,9	22,1	680	0,80	0,7	III,1
6	9Е1Ос + Б	0,4	140	28,1	30,8	395	0,74	0,6	II,0
7	10Е+Б, ед. С, Ос	0,2	160	22,8	21,1	650	0,65	0,6	III,4
8	10Ос, ед. Е, Б	0,1	60	22,4	19,5	1230	1,00	0,7	Ia,8

Таблица 2. Состав и проективное покрытие видов сосудистых растений исследуемых сообществ

Виды	Проективное покрытие, %							
	ПП 1	ПП 2	ПП 3	ПП 4	ПП 5	ПП 6	ПП 7	ПП 8
<i>Actaea spicata</i> L. – воронец колосистый	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i> L. – сныть обыкновенная	-	-	-	-	-	+	-	5
<i>Agrostis stolonifera</i> L. – полевица побегообразующая	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Alchemilla</i> sp. – манжетка	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Andromeda polifolia</i> L. – подбел многолистный	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Angelica sylvestris</i> L. – дудник лесной	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. – купырь лесной	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth – кочедыжник женский	-	-	-	-	-	3	-	+
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej. – луговик извилистый	-	+	+	-	15	+	+	-
<i>Betula nana</i> L. – береза карликовая	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth – вейник лесной	-	-	+	-	20	30	+	40
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull – вереск обыкновенный	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Campanula persicifolia</i> L. – колокольчик персиколистный	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Carex digitata</i> L. – осока пальчатая	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Carex pauciflora</i> Lightf. – осока малоцветковая	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench – хамедафне обыкновенная	-	-	-	15	-	-	-	-
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop. – иван-чай узколистный	-	+	+	-	-	+	+	+
<i>Circaea alpina</i> L. – цирцея альпийская	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill – бодяк разнолистный	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Coccycyanthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr. – кукушкин цвет обыкновенный	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Convallaria majalis</i> L. – ландыш майский	-	-	+	-	1	1	+	1
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel – ладьян трехнадрезный	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench – скерда болотная	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> L. – ежа сборная	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Daphne mezereum</i> L. – волчье лыко	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv. – луговик дернистый	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub – дифазиаструм сплюснутый	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs – щитовник картузианский	-	-	+	-	+	1	+	+
<i>Epilobium montanum</i> L. – кипрей горный	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh. – хвощ луговой	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Equisetum sylvaticum</i> L. – хвощ лесной	-	-	-	-	+	-	30	1
<i>Eriophorum vaginatum</i> L. – пушица влагалищная	-	-	-	10	-	-	-	-
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. – таволга вязолистная	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Fragaria vesca</i> L. – земляника лесная	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Galium album</i> Mill. – подмаренник белый	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Galium boreale</i> L. – подмаренник бореальный	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Galium triflorum</i> Michx. – подмаренник трехцветковый	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Geum rivale</i> L. – гравилат речной	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Geranium sylvaticum</i> L. – герань лесная	-	-	-	-	+	1	-	1
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. – гудайера ползучая	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm. – голокучник трехраздельный	-	-	-	-	+	30	+	+
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries – ястребинка обыкновенная	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Juniperus communis</i> L. – можжевельник обыкновенный	-	-	+	-	+	+	-	-
<i>Lathyrus pratensis</i> L. – чина луговая	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh. – чина весенняя	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Ledum palustre</i> L. – багульник болотный	-	-	-	15	-	-	-	-
<i>Linnaea borealis</i> L. – линнея северная	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>Lonicera pallasii</i> Ledeb. – жимолость Палласа	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd. – ожика волосистая	-	-	+	-	+	+	-	+
<i>Lycopodium annotinum</i> L. – плаун годичный	-	-	+	-	+	+	-	-
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt – майник двулистный	-	-	+	-	1	1	+	+
<i>Melampyrum pratense</i> L. – марьяник луговой	+	+	1	-	+	+	+	+
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L. – марьяник лесной	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Melica nutans</i> L. – перловник поникающий	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Milium effusum</i> L. – бор развесистый	-	-	-	-	+	+	+	1
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv. – мерингия трехнервная	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House – ортилия однобокая	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Oxalis acetosella</i> L. – кислица обыкновенная	-	-	-	-	+	40	+	25
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers. – клюква болотная	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Paris quadrifolia</i> L. – вороний глаз четырехлистный	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt – фегоптерис буковый	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. – любка двулистная	-	-	+	-	+	-	+	-
<i>Poa palustris</i> L. – мятлик болотный	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Prunella vulgaris</i> L. – черноголовка обыкновенная	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pyrola chlorantha</i> Sw. – грушанка зеленоватая	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pyrola minor</i> L. – грушанка малая	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Pyrola rotundifolia</i> L. – грушанка круглолистная	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Ranunculus acris</i> L. – лютик едкий	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Ranunculus repens</i> L. – лютик ползучий	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Ribes nigrum</i> L. – смородина черная	-	-	-	-	-	+	-	+

Окончание табл. 2

Виды	Проективное покрытие, %							
	ПП 1	ПП 2	ПП 3	ПП 4	ПП 5	ПП 6	ПП 7	ПП 8
<i>Ribes spicatum</i> Robson – смородина пушистая	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – шиповник иглистый	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Rubus arcticus</i> L. – поляника	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Rubus chamaemorus</i> L. – морошка	-	-	-	10	-	-	-	-
<i>Rubus idaeus</i> L. – малина	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Rubus saxatilis</i> L. – костяника	-	-	+	-	1	2	+	+
<i>Salix aurita</i> L. – ива ушастая	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Salix caprea</i> L. – ива козья	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solidago virgaurea</i> L. – золотарник обыкновенный	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Stellaria nemorum</i> L. – звездчатка дубравная	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Trientalis europaea</i> L. – седмичник европейский	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Trollius europaeus</i> L. – купальница европейская	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh. – пазник крапчатый	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Urtica dioica</i> L. – крапива двудомная	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L. – черника	+	2	35	2	30	2	5	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. – голубика	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. – брусника	+	25	1	2	2	+	2	+
<i>Veronica chamaedrys</i> L. – вероника дубравная	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Veronica officinalis</i> L. – вероника лекарственная	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Viburnum opulus</i> L. – калина обыкновенная	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Vicia sepium</i> L. – горошек заборный	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Vicia sylvatica</i> L. – горошек лесной	-	-	-	-	-	0,5	-	0,5
<i>Viola epipsila</i> Ledeb. – фиалка сверху голая	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Viola mirabilis</i> L. – фиалка удивительная	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Viola nemoralis</i> Kütz. – фиалка дубравная	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Viola riviniana</i> Reichenb. – фиалка Ривиниуса	-	-	-	-	-	1	-	+
Всего видов	5	7	22	11	35	65	25	53
Общее проективное покрытие	2	25	35	65	65	90	40	65

Примечание. «+» – проективное покрытие вида менее 1%.

поверхностно-подзолистая песчаная на флювиогляциальных песках.

**Сосняк брусничный** (ПП 2) – чистое сосновое насаждение в возрасте 170 лет. Мезорельеф ровный, микрорельеф выражен слабо. Почва – подзол иллювиально-железистый песчаный на флювиогляциальных отложениях, подстилаемых ленточными глинами. Полнота равномерная, напочвенный покров мозаичный. Прослеживаются следы низового пожара и выборочных рубок примерно 50–100 лет назад (до 10–15%). Подлесок отсутствует или очень редкий. Подрост представлен сосной и елью. Подрост сосны неблагонадежный. Подрост ели редкий, высота его колеблется от 0,5 до 1,5 м, редко до 2 м. Общее количество подроста – 250 шт./га. Количество сухостоя составляет около 9% от запаса, при этом наибольшее его количество встречается в низших ступенях толщины (10–24) при среднем диаметре древостоя 36,0 см. Распределение количества деревьев, сумм площадей сечений и запасов по ступеням толщины нарушено воздействием на данное насаждение пожара и выборочных рубок.

В напочвенном покрове отмечено семь видов сосудистых растений. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не превышает 30%. Доминирует брусника (25%), покрытие черники не превышает 2%. Остальные виды растений встречаются единично: вереск обыкновенный, иван-чай узколистный, дифазиаструм сплюснутый, луговик извилистый и марьянник луговой.

**Сосняк черничный** (ПП 3) – насаждение со вторым ярусом ели и небольшой примесью березы. Береза находится в стадии отмирания. Древостой частично пройден слабой подпочкой. Второй ярус слабо выражен – на гектаре всего 44 ствола ели. В насаждении значительное количество сухостоя – 15% от запаса. Насаждение высокополнотное, вместе со вторым ярусом ели полнота составляет 1,0 с запасом стволовой древесины 470 м<sup>3</sup>/га. Распределение деревьев по ступеням толщины приближается к нормальному. Подрост и подлесок отсутствуют или очень редки. Почвы на данной пробной площади сформированы на двучленных озерно-ледниковых слоистых отложениях и представлены комплексом подзолов иллювиально-железистых и иллювиально-гумусово-железистых песчаных, приуроченных к элементам мезорельефа, с прослойками утяжеленного механического состава. В напочвенном покрове сосняка черничного обнаружены 22 вида сосудистых растений с общим проективным покрытием 35%. Доминирует черника (35%). Только два вида – брусника и марьянник луговой – имеют проективное покрытие 1% и распределены по всей площади пробы равномерно. Остальные 19 видов представлены малым числом особей, и их проективное покрытие не достигает 1%.

**Сосняк кустарничково-сфагновый** (ПП 4) сформировался на торфяной почве переходного типа. Средний возраст сосны 120 лет, при этом присутствует три поколения сосны – 100, 120 и 145 лет. 100-летние деревья в основном

имеют диаметр от 2 до 6 см. Самая многочисленная группа деревьев в возрасте 120 лет и с диаметром от 6 до 16–18 см. Небольшое количество деревьев имеет возраст 145 лет. Это, как правило, наиболее толстые деревья в древостое. Количество сухостоя составляет около 10% по запасу и в основном сосредоточено в низших ступенях толщины. Распределение деревьев по ступеням толщины приближается к нормальному. Полнота равномерная на всем протяжении участка. Подлесок отсутствует. Подрост сосны редкий, неблагонадежный. В напочвенном покрове сосняка кустарничково-сфагнового произрастают 11 видов сосудистых растений, общее проективное покрытие – 65%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают кассандра обыкновенная (15%), багульник болотный (15%), пушица влагалищная и морощка (по 10%). Проективное покрытие голубики – 5%, осоки малоцветковой, подбела многолистного, брусники и черники не превышает 2% для каждого вида, клюквы болотной – 1%.

**Ельник черничный** (ПП 5) – насаждение с примесью сосны, березы и осины (8Е1С1Б, ед. Ос) на элювиально-поверхностно-глееватой глинистой на ленточных глинах почве. Условно одновозрастное, 140 лет. Сформировалось из елового подроста после рубки сосняка черничного – возраст оставшихся сосен около 220 лет. Развивалось под пологом лиственных пород, возникших после уничтожения материнского древостоя. К настоящему моменту основная масса осины и березы в силу своего возраста выпала, и сформировалось современное еловое насаждение. На старых соснах прослеживаются следы низового пожара. Подлесок представлен рябиной, редкий. Подрост еловый в основном до 0,5 м, неблагонадежный, 100–200 шт./га. Полнота древостоя неравномерная, в силу того что насаждение было сформировано из подроста. Производительность несколько ниже обычной для данного типа леса (III, 1), что объясняется, в том числе, и наличием прикорневой гнили у большинства деревьев. В напочвенном покрове ельника черничного отмечены 35 видов сосудистых растений. Подлесок представлен двумя видами – волчьим лыком и можжевельником обыкновенным. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60%. Преобладают черника (30%), вейник лесной (20%) и луговик извилистый (15%). Покрытие почвы другими видами (дудник лесной, щитовник картузианский, герань лесная, золотая розга, ландыш майский и др.) не превышает 1% для каждого вида.

**Ельник кисличный** (ПП 6) расположен на северном склоне (10%), заканчивающемся ручьем. Почва элювиально-поверхностно-глееватая глинистая на ленточных глинах. Древостой сформировался из второго яруса ели, развивающегося под пологом лиственных

пород. К настоящему времени основная масса осины и березы выпала, оставшиеся деревья имеют предельный возраст – 130–140 лет, захламленность участка составляет около 10 м<sup>3</sup>/га. Полнота древостоя неравномерная. Подлесок представлен рябиной и ивой, средней густоты. Подрост на 100% состоит из ели в возрасте 50–70 лет, 1,5–2 м высотой, около 500 шт./га, жизнеспособный. Сухостоя незначительное количество – около 5%. Наибольшее число видов (65) зарегистрировано в напочвенном покрове именно ельника кисличного. Травяно-кустарничковый ярус в этом типе леса развит хорошо, общее проективное покрытие составляет 90%. Доминируют в покрове кислица обыкновенная (40%), вейник лесной и голокучник трехраздельный (по 30%). Реже встречаются кочедыжник женский (3%), костяника (2%), черника (2%), герань лесная (1%), ландыш майский (1%), фиалка Ривиниуса (1%). Остальные виды сосудистых растений встречаются редко или единично.

**Ельник хвощово-сфагновый** (ПП 7) – с небольшой примесью сосны, березы и осины. Возраст 160 лет. Древостой сформировался из подроста на вырубке сосняка черничного примерно 120 лет назад. Почва торфянисто-перегно-глеевая тяжелосуглинистая на ленточных глинах. Ель в этот период находилась во втором ярусе. После рубки на открытых местах появились береза и осина, которые обогнали в росте ель и в настоящий момент несколько выше ее. Полнота древостоя неравномерная, так как ель во втором ярусе располагалась группами. Подлесок редкий, представлен ивой, ольхой серой и рябиной, подрост единичный. Количество сухостоя невелико и составляет около 5%. Несмотря на избыточное увлажнение, производительность обследованного древостоя довольно высокая (III, 4), так как на данном участке прослеживается хорошая проточность почвенно-грунтовых вод. В ельнике хвощово-сфагновом отмечены 25 видов сосудистых растений. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 40%. Доминирует в покрове хвощ лесной – 30%. Проективное покрытие черники и брусники не превышает 5 и 2% соответственно. Единично встречаются бодяк разнолистный, вейник лесной, ландыш майский, голокучник трехраздельный, майник двулистный, ортилия однобокая, кислица обыкновенная и др.

**Осинник разнотравно-злаковый** (ПП 8). Уасток расположен на небольшом склоне (5%) к р. Суне. Почва элювиально-поверхностно-глееватая глинистая на ленточных глинах. Древостой одновозрастный (60 лет) с небольшой примесью березы и ели. Ель находится во втором ярусе. В подлеске рябина и ольха серая. Подрост состоит из ели в возрасте 10–30 лет, 1–3 м высотой, около 300 шт./га. На участке располагается куртинно. В древостое идет

интенсивное изреживание. Количество сухо-стоя составляет около 1/3 по количеству стволов, которые находятся в основном в низших ступенях толщины. В напочвенном покрове осинника разнотравно-злакового произрастают 53 вида сосудистых растений. Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо – общее проективное покрытие превышает 65%. Доминируют вейник лесной (40%) и кислица обыкновенная (25%). Гораздо реже встречаются сныть обыкновенная (5%), бор развесистый, герань лесная, хвощ лесной и др.

## Результаты и обсуждение

По доминирующим видам были выявлены микрогруппировки, которые в процессе описания их строения накладывались на карту древесных насаждений и также картировались. Всего по доминирующим видам сосудистых растений, напочвенных мхов и лишайников выделено 43 типа микрогруппировок (табл. 3). Сложность структуры напочвенного покрова в лесных фитоценозах отражается в разнообразии видов и микрогруппировок. Важным моментом является также повторяемость однотипных микрогруппировок, т. е. мозаика напочвенного покрова может быть образована небольшим ограниченным набором микрогруппировок (пятен) или, наоборот, каждое пятно имеет оригинальное строение. Для отражения сложности мозаики можно ввести простой показатель – отношение числа типов выявленных на пробной площади микрогруппировок к общему количеству микрогруппировок на данной площади (ЧТ/ОКМ).

Максимально возможное значение ЧТ/ОКМ равняется 1 – все выделенные микрогруппировки отличаются составом и строением. Такая ситуация наблюдалась только в осиннике разнотравно-злаковом (ПП 8). Сформировавшаяся здесь растительность представляет собой стадию автогенной сукцессии – восстановления ельника кисличного после прекращения сельскохозяйственного использования данной территории. Формирование чистого осинника на бывших сельхозугодьях сопровождается внедрением в сообщество ряда бореально-неморальных видов. Всего здесь отмечено произрастание 53 видов сосудистых растений. Домини-

руют вейник лесной (40%) и кислица обыкновенная (25%) (табл. 2). Как правило, в микрогруппировках доминируют несколько видов в различных сочетаниях: сныть обыкновенная и вейник лесной; герань лесная и ландыш майский; кислица обыкновенная и вероника дубравная; голокучник трехраздельный и вейник лесной; вейник лесной и иван-чай узколистный; ландыш майский и вейник лесной; кислица обыкновенная и вейник лесной; вейник лесной, герань лесная и бор развесистый и т. п. Во всех микрогруппировках число видов больше 20, за исключением одной – с доминированием голокучника, здесь произрастает только 17 видов. Общее проективное покрытие колеблется от 45 до 55%. Проективное покрытие большинства видов в микрогруппировках крайне незначительно и, как правило, не превышает 1%. Как разнообразие микрогруппировок, так и высокое их видовое разнообразие является, по-видимому, следствием того, что сообщество находится на относительно ранней стадии сукцессии.

Высокое значение ЧТ/ОКМ (0,7) отмечено также для ельника кисличного и сосняка кустарничково-сфагнового. Для ельника кисличного характерно и самое большое количество зарегистрированных видов сосудистых растений (65). Особенности рельефа (расположение пробы на склоне) и микрорельефа (ветровальные почвенные комплексы) создают множество микроучастков, отличающихся условиями среды, что, в свою очередь, определяет высокий уровень видового богатства. В целом на пробе доминирует кислица обыкновенная (40%), которая равномерно распределена по пробной площади. Кроме этого, к числу доминантов можно отнести вейник лесной (30%) и папоротники – голокучник трехраздельный и кочедыжник женский (их проективное покрытие в сумме составляет 30%). В верхней части склона обильна черника, а в основании – таволга вязолистная и папоротники. В целом состав и структура микрогруппировок в исследованном ельнике кисличном зависят, прежде всего, от характера и степени увлажнения.

Что касается сосняка кустарничково-сфагнового, то здесь мозаичность структуры напочвенного покрова обусловлена гетерогенностью микрорельефа (кочки, межкочечные промежутки, приствольные повышения, валеж).

Таблица 3. Разнообразие напочвенного покрова в исследованных БГЦ

Ассоциация	Площадь, га	Число				
		микрогруппировок	типов микрогруппировок	видов сосудистых растений	видов мхов	видов лишайников
Сосняк лишайниковый	0,3	11	5	4	4	4
Сосняк брусничный	0,5	13	4	7	4	3
Сосняк черничный	0,5	34	10	22	6	3
Сосняк кустарничково-сфагновый	0,1	11	8	11	4	2
Ельник черничный	0,25	9	3	35	4	0
Ельник кисличный	0,4	16	11	65	7	0
Ельник хвощово-сфагновый	0,2	14	9	25	6	0
Осинник разнотравно-злаковый	0,1	9	9	53	4	0
Всего		117	43	97	8	4

Достаточно высокое разнообразие микрогруппировок в ельнике хвощово-сфагновом (0,6) обусловлено как особенностями микро-рельефа, так и наличием различных по площади окон в пологе древесного яруса. В условиях затенения в микрогруппировках доминируют три вида – черника, брусника и хвощ лесной в различных сочетаниях. В качестве содоминантов выступают морошка, осоки, майник и др. Все исследованные микрогруппировки, как правило, маловидовые (порядка 10 видов), за исключением тех, что расположены в окнах древесного полога. В последних доминируют злаки – вейник лесной и луговик извилистый. Таким образом, в данном фитоценозе в условиях выровненного мезорельефа, однородно избыточного увлажнения состав доминантов в микрогруппировках определяется, в основном, степенью освещенности.

Для сосняка лишайникового характерно разнообразие микрогруппировок немного ниже среднего значения (0,5). В данном типе леса по частоте встречаемости лидируют два типа микрогруппировок – лишайниково-зеленомошная и черничная. Но если говорить о суммарной площади, занимаемой этими микрогруппировками, то она мала. Концентрическая форма лишайниково-моховых микрогруппировок и приуроченность их к отдельным деревьям, как живым, так и сухостойным, указывают на зависимость их строения от жизнедеятельности деревьев.

Самый маленький набор типов микрогруппировок при наибольшем их количестве отмечен в сосняке черничном (коэффициент ЧТ/ОКМ равен 0,29). Наиболее представленными типами являются зеленомошный (встречается 11 раз) и чернично-зеленомошный (встречается 7 раз). Все они, как правило, приурочены к подкroновым пространствам отдельно стоящих деревьев или групп деревьев с перекрывающимися кронами. Скорее всего, возникновение зеленомошного и чернично-зеленомошного (обилие черники менее 10%) типов микрогруппировок обусловлено влиянием сосны. Микрогруппировки с участием ландыша встречаются только вблизи берез. В пределах микрогруппировок различия в обилии господствующей на всей пробе черники (35%) определяются породным составом деревьев. Там, где во втором ярусе встречается ель, в условиях более высокого затенения и лучшего увлажнения, обилие черники заметно больше по сравнению с микрогруппировками, древесный ярус которых сложен только сосной. В микрогруппировках со смешанным хвойным составом повышается общее видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса.

Одинаково низкие значения коэффициента разнообразия микрогруппировок зарегистрированы для ельника черничного (0,3) и сосняка брусничного (0,3). Однородность условий (мезо- и микрорельеф, гидрологический режим),

однородность состава древесного яруса в пределах проб определяют гомогенность структуры напочвенного покрова. В ельнике черничном некоторое разнообразие вносит наличие окон в пологе древесного яруса. При достаточно высоком видовом богатстве (31 вид сосудистых растений) участие большинства видов в сложении напочвенного покрова здесь крайне незначительно, и доминантами растительного покрова являются всего два вида: вейник лесной и черника.

В сосняке брусничном мезорельеф ровный, микрорельеф выражен слабо. Наиболее распространенной является зеленомошная микрогруппировка (встречается 6 раз). В остальных монодоминантами являются брусника или черника. В целом микрогруппировки распределены по площади мозаично.

Для исследования влияния древесного яруса на структуру напочвенного покрова были заложены трансекты между деревьями, как правило пересекающие окно. Все морфоэлементы, через которые проходила трансекта, были разделены на четыре группы: 1 – приствольные, 2 – под пологом одиночного дерева, 3 – «окно», 4 – под группой деревьев. Был выполнен дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis тест) и установлена достоверная зависимость от древесного яруса распространения 25 видов напочвенного покрова в ельниках и 4 видов – в сосняках.

Как известно, под пологом ели создается особый микроклимат, характеризующийся сильным затенением, более высокой влажностью приземного слоя воздуха, медленно минерализующейся хвойной подстилкой. Достоверно предпочитают приствольные участки два вида: брусника и мох *Polytrichum commune* Hedw., а избегают – четыре вида сосудистых растений (земляника, майник, марьянник луговой и кислица) и один вид мха (*Dicranum polysetum* Sw.), причем у майника обилие равномерно увеличивается от ствола дерева до открытого участка, заметно снижаясь в краевой зоне проекции кроны.

В окнах в пологе древесного яруса в условиях повышенной освещенности и меньшей влажности почвы закономерно выше обилие четырех видов сосудистых растений: чины весенней, плауна годичного, ортилии и грушанки круглолистной.

Под пологом ели успешно произрастают дудник лесной, ландыш майский, ожика волосистая, костяника, фиалка Ривиниуса, а также мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Rhytidiadelphus triquetus* (Lindb. ex Limpr.) Warnst.

Часть видов достоверно предпочитают краевую зону подкroнового пространства, где создаются специфические условия, отличающиеся более высокой влажностью почвы за счет стока осадков с кроны и большей освещенностью по сравнению с подкroновым пространством. Наибольшее обилие здесь имеют вейник лесной, бодяк разнолиственный, герань

лесная, бор развесистый и мох *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. Наиболее четко в этих условиях позиционируется голокучник трехраздельный, который в северной тайге часто образует ярко выраженные кольца по периметру проекции кроны ели.

У черники, наоборот, наблюдается снижение обилия по проекции края кроны, что может быть связано с влиянием злаков, разрастающихся в межкрупных пространствах.

В сосняках зависимость пространственного распределения растений от древесного яруса обнаружена только для четырех видов. Это связано с морфологическими особенностями сосны (ажурность кроны, глубоко залегающая корневая система) и быстрой минерализацией ее опада. Черника в сосняках, так же как и в ельниках, имеет достоверно меньшее обилие в краевой зоне подкрупного пространства. А *Hylocomium splendens*, наоборот, на периферии проекции кроны сосны имеет наибольшее обилие, так же как и в ельниках. *Pleurozium schreberi* в сосняках, так же как и в исследованных типах еловых лесов, предпочитает затененные местообитания (под пологом древесного яруса). *Dicranum polysetum* достоверно снижает обилие на приствольных участках как в ельниках, так и в сосняках.

Поскольку ПП в заповеднике «Кивач» отличались размерами, невозможно провести корректное сравнение видового разнообразия. В то же время максимальные размеры ПП были в суходольных сосняках, отличавшихся минимальным количеством видов, а максимально высокое разнообразие наблюдалось в осиннике разнотравно-злаковом с минимальными размерами ПП. Эти и некоторые другие факты, о которых писалось выше, позволяют предположить, что видовое богатство определяется не столько размерами исследованного участка, сколько его историей, в том числе стадией развития сообщества, а также положением участка в рельефе, сложностью микрорельефа и мезорельефа, составом древостоя.

## Заключение

Таким образом, исследования показали, что морфоструктура напочвенного покрова в лесу в значительной степени определяется влиянием древесного яруса. Деревья влияют на пространственное распределение отдельных видов и их сочетаний (микроруппировок). Мозаичность напочвенного покрова наиболее сильно проявляется в стадийных сообществах. Закрепленность растений и на первых этапах восстановления леса случайное распределение их по площади фитоценоза приводят к большому количеству комбинаций соседей, а неоднородная и изменяющаяся среда, накладываясь на все эти сочетания, создает возможность сосуществования многих видов, обеспечивает отбор сочетаний видов и «движение»

(Маслов, 2001; Крышень, 2003) растений в сообществе. Последующее развитие сообщества, формирование древесного яруса вызывает вывод «случайных» видов и выравнивание морфоструктуры напочвенного покрова. В то же время дифференциация древесного яруса впоследствии увеличивает мозаичность напочвенного покрова. В спелых сосняках она практически проявляется только на уровне мохово-лишайникового яруса, а также в изменении в зависимости от положения по отношению к кроне сосны обилий кустарничков (Крышень, 1998). В спелых ельниках неоднородность напочвенного покрова выражена гораздо сильнее, что обусловлено более сильной эдификаторной ролью ели. Кроме непосредственного влияния живых деревьев в морфоструктуре напочвенного покрова четко проявляются различные стадии зарастания вывалов, упавших стволов деревьев и т. п.

Исследования проводились при поддержке РФФИ (грант 06-04-48599) и программы «Биоразнообразии и динамика генофондов» Президиума РАН (разд. 3.5.4).

## Литература

- Василевич В. И., 1979. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботан. журн. Т. 64, № 3. С. 341–350.
- Василевич В. И., 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 247 с.
- Василевич В. И., 1992. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН. С. 162–171.
- Гродницкая И. Д., 1996. Роль эпифитной микрофлоры в патогенезе семян хвойных пород: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 16 с.
- Ипатов В. С., 1970. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Ботан. журн. Т. 55, № 2. С. 184–195.
- Карпачевский Л. О., Носова Л. М., Лозин Г. Л., 1987. Влияние сосны на суглинистую дерново-подзолистую почву // Динамика естественных и искусственных лесных биоценозов Подмосковья. М.: Наука. С. 34–51.
- Крышень А. М., 1995. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 3. Условия стабильности // Вестн. СПбГУ, сер. 3. Вып. 2. С. 42–46.
- Крышень А. М., 1998. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Ботан. журн. Т. 83, № 10. С. 133–142.
- Крышень А. М., 2003. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубке в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Ботан. журн. Т. 88, № 4. С. 48–62.
- Крышень А. М., Кивиниemi С. Н., 1990. Влияние сорных растений на приживаемость и рост семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Применение отходов ЦБП в лесных питомниках. Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР. С. 67–73.
- Лашинский Н. Н., 1981. Структура и динамика сосновых лесов. Новосибирск: Наука. 272 с.
- Маслов А. А., 2001. Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к



- изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск: ПетрГУ. С. 129–130.
- Мина В. Н.*, 1967. Влияние осадков, стекающих по стволам деревьев на почву // Почвоведение. № 10.
- Одум Ю.*, 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Работнов Т. А.*, 1983. Фитоценология. М.: МГУ. 296 с.
- Сукачев В. Н.*, 1931. Руководство к исследованию типов леса. М.; Л.: Сельхозиздат. 328 с.
- Шенников А. П.*, 1964. Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ. 447 с.
- Эколого-физиологические особенности взаимоотношений растений в растительных сообществах, 1968 / И. Н. Рахтеенко, Б. И. Якушев, Б. С. Мартинович и др.* Минск: Наука и техника. 180 с.
- Энциклопедический словарь географических терминов, 1968 / Гл. ред. С. В. Калесник.* М.: Советская энциклопедия. 440 с.
- Breeman N.-van, Finzi A. C., Canham C. D.*, 1997. Canopy tree – soil interactions within temperate forest: effects of soil elemental composition and texture on species distribution // Can. J. of Forest Research. Vol. 27, N 11. P. 1110–1116.
- Messier C., Parent S., Bergeron Y.*, 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory environment in mixed boreal forest // Journal of Vegetation Science. Vol. 9, N 4. P. 511–520.
- Pacala S. W., Tilman D.*, 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments // The American Naturalist. Vol. 143, N 2. P. 222–257.
- Silvertown J.*, 2004. Plant coexistence and the niche // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 19, N 11. P. 605–611.
- Westover K. M., Kennedy A. C., Kelley S. E.*, 1997. Patterns of rhizosphere microbial community structure associated with co-occurring plant species // Journal of Ecology. Vol. 85, N 6. P. 863–873.