

На правах рукописи

*Сибирь*

Кутенков  
Станислав Анатольевич

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА  
БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ КАРЕЛИИ

03.00.16-экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петрозаводск  
2004

Работа выполнена в Институте биологии Карельского научного центра РАН

Научный руководитель кандидат биологических наук  
Кузнецов Олег Леонидович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Юрковская Татьяна Корнельевна

кандидат биологических наук  
Крышень Александр Михайлович

Ведущая организация Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 4 ноября 2004 г. в И<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета Д 212.190.21 при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185910, РК, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, ауд. 326 теоретического корпуса.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета.

Автореферат № 286 Санкт-Петербург 2004 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Узенбаев С.Д.

2005-4  
16688

Р91769

## Введение

**Актуальность темы.** На долю заболоченных лесов и лесных болот в Карелии приходится 1,83 млн. га, что составляет около 10% от общей площади республики (Пьявченко и др., 1980). Данные экосистемы являются результатом одновременного протекания двух основных ландшафтообразующих процессов таежной зоны: лесо- и болотообразования. В особенности это относится к евтрофным болотным лесам, характеризующимся высокими сомкнутыми древостоями, большим набором лесных видов, но, тем не менее, отлагающим торф. Находясь в пограничном состоянии, такие экосистемы все же могут не испытывать значительных эндогенных изменений в масштабе сотен и даже тысяч лет.

В последнее время появляется все больше работ, указывающих на важную ценотическую и биосферную роль болотных лесов. Основными причинами повышения интереса к болотным лесам, не только как к перспективным сырьевым объектам лесного хозяйства, являются: видение в них естественных центров биологического разнообразия таежных лесов (Ohlson et al., 1997) и мест существования многих редких видов живых организмов (Sjoberg, Ericson, 1992, 1997; Дегтева, Пыстина, 2003), осознание их значительного вклада в биогенную аккумуляцию углерода (Вомперский, 1999; Жильцова, 2003; Turunen, 2003). Ряд авторов рассматривает такие сообщества как противопожарные барьеры, играющие роль рефутиумов (Дегтева, Пыстина, 2003; Sjoberg, Ericson, 1992; Ohlson et al., 1997).

Экотонное положение болотных лесов привело к тому, что хотя они зачастую упоминаются в типологических схемах и классификациях лесов и болот региона (Юрковская, 1959; Яковлев, Воронова, 1959; Кузнецов, 2000; Громцев, 2003 и др.), тем не менее, не являясь центральными объектами изучения, характеризуются весьма кратко. В литературе не приводятся таблицы описаний и отсутствуют характеристики видовой насыщенности типов болотных лесов.

Пути возникновения, механизмы поддержания устойчивости, биологическое разнообразие болотных лесов представляют несомненный научный и практический интерес.

**Цели и задачи исследования.** Целью данной работы являлась характеристика разнообразия болотных лесов среднетаежной Карелии на видовом и ценотическом уровнях, их структуры, генезиса и динамики.

В связи с поставленной целью были определены следующие задачи: 1) изучение видового и ценотического разнообразия болотных лесов и



разработка их классификации; 2) изучение пространственной структуры сообществ; 3) выявление основных факторов, определяющих разнообразие и структуру болотных лесов; 4) изучение стратиграфии, генезиса и динамики болотных лесов; 5) выявление основных тенденций развития болотных лесов в голоцене.

**Научная новизна.** Впервые для Карелии проведено комплексное исследование всего ценотического спектра болотных лесов, видового состава сообществ, проанализировано строение торфяных залежей. Получены уникальные данные по строению и возрасту торфяных залежей болотных лесов. Разработана оригинальная классификация растительности болотных лесов. Выявлены, на основе собственных и фондовых стратиграфических данных, пути возникновения и основные направления сукцессии в динамике болотных лесов в голоцене. Впервые для Карелии составлены схемы направления смен видов торфа в ходе сукцессии болотных экосистем.

**Практическая значимость.** Материалы диссертации по видовому и ценотическому разнообразию болотных лесов имеют практическое значение при решении вопросов создания новых ООПТ, для более полного обеспечения репрезентативности разнообразия растительного покрова республики. Данные по интенсивности аккумуляции торфа необходимы для оценки роли болотных экосистем в углеродном балансе региона. Полученные в ходе работы сведения могут быть использованы в учебном процессе вузов при проведении курсов «Болотоведение» и «Лесоведение».

В ходе работы создан ряд компьютерных программ для составления диаграмм ботанического состава торфа, используемых сотрудниками лаборатории болотных экосистем ИБ КарНЦ РАН.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы лаборатории болотных экосистем «Структура и динамика болотных и луговых экосистем Восточной Фенноскандии», включенной в программу ОБН РАН «Проблемы общей биологии и экологии: рациональное использование биологических ресурсов», а также международного проекта «Научные основы устойчивого использования ресурсов болот Восточной Фенноскандии» (совместно с министерством окружающей среды Финляндии).

**Апробация работы.** Основные положения работы были представлены на VII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (май, 2000), на III Международной конференции молодых ученых «Леса Евразии - Белые ночи» (СПб, июнь, 2003) в секции «Биологическое разнообразие естественных лесов» и на заседаниях

Карельского отделения РБО и лаборатории болотных экосистем ИБ КарНЦ РАН (октябрь, 2003; сентябрь, 2004).

**Публикации.** По теме исследований опубликовано 10 работ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, списка использованной литературы, списка сокращений и приложений. Объем работы составляет 189 страниц. Список литературы насчитывает 237 наименований, из них 48 - на иностранных языках, 2 - ресурсы сети Internet. Иллюстративный материал включает 20 таблиц и 48 рисунков.

## **ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕНИЯ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ**

Глава представляет собой обзор литературы, связанной с типологией, классификацией, структурой и динамикой заболоченных и болотных лесов. Особое внимание в главе уделено классификациям болотных лесов и основным экологическим факторам, обеспечивающим их разнообразие.

Крупные работы, посвященные специально лесному болотоведению, весьма редки (Пьявченко, 1963; Биогеоэкологическое изучение..., 1982). Однако данные по болотным лесам приводятся во многих работах по проблемам лесоведения и болотоведения как в России (Смирнова; 1928; Сукачев, 1931; Цинзерлинг, 1934, 1938; Пьявченко, 1963; Боч, Смагин, 1993), так и в зарубежных странах (Cajander, 1913; Eurola et al., 1984; Ruuhijarvi, 1988; Pahlsson, 1994; Paal, 1997).

Данные по болотным лесам Карелии имеются в работах М.И. Виликайнена (1953), Ф.С. Яковлева и В.С. Вороновой (1959), А.Н. Громцева (2000); О.Л. Кузнецова (1999) и др. Кроме указанных, в главе упоминаются и многие другие исследования, дополняющие представления об изученности объекта (К. И. Солоневич и Н. Г. Солоневич, 1932; Brandt, 1932; Korpela, Reinikainen, 1996; Василевич, 1997; Герасименко и др., 1998; Дегтева и др., 2001; Aarala, 2001; Нешатаев и др., 2002 и др.).

## **ГЛАВА 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Исследования выполнены на территории Республики Карелия в пределах подзоны средней тайги. Подзона располагается в южной части республики и простирается от 30°39' до 37°55' в.д. и от 60°41' до 63°10' с.ш (Юрковская, 1993). Общая площадь подзоны в пределах Карелии - около 67 000 км<sup>2</sup>.

Территория среднетаежной подзоны республики располагается в границах Карельского кратона как структурной части Балтийского кристаллического щита. Кратон сложен раннеархейскими гнейсами, гнейсодиоритами и гранитогнейсами, что приводит к развитию бедных микроэлементами кислых подзолистых почв. Данные породы пересекаются зеленокаменными поясами, состоящими из позднеархейских вулканогенных и осадочных пород, и участками раннепротерозойского складчатого чехла, состоящего из осадочно-вулканогенных пород (Сыстра, 2003). Почвы, сформированные на этих породах, более близки к нейтральным и имеют в своем составе почти все макро- и микроэлементы.

В четвертичный период территория подверглась воздействию ледниковых покровов, существенно изменивших структуру поверхности и оставивших после себя рыхлые отложения. Но в целом характерно неглубокое залегание коренных пород, и их состав оказывает заметное влияние на биологическое разнообразие региона (Сыстра, 2003). В ландшафтном отношении территория Карелии представляет собой пестрое сочетание различных генетических типов четвертичных отложений и денудационно-тектонических форм рельефа.

Территория имеет высокую обводненность. Всего в республике протекает около 27 тыс. рек, масса ручьев и временных водотоков. В регионе не менее 60 тыс. озер площадью более 1 км<sup>2</sup>.

Климат района является переходным от морского к континентальному. Он характеризуется продолжительной мягкой зимой и коротким прохладным летом, значительной облачностью и избыточным увлажнением. Вегетационный период (со среднесуточной температурой выше 5°С) длится 154-160 дней.

Особенностью подзоны, как следствие ландшафтной разнородности, является большая пестрота растительного покрова. Общая флора Карелии насчитывает 1631 вид сосудистых растений (Кравченко, Кузнецов, 2001), и 442 вида мхов (Максимов и др., 2003). Из 926 аборигенных видов сосудистых растений в среднетаежной подзоне насчитывается 786, из них около 32% не распространяются далее на север.

Исследуемая территория находится в пределах Кольско-Карельской подпровинции Евразийской таежной области, одним из отличительных признаков которой является преобладание сосняков над ельниками (Юрковская, 1989). Для среднетаежных еловых лесов наиболее распространенным типом является ельник черничный, а для сосняков - сосняк брусничный (там же).

На территории распространены различные типы олиготрофных, мезотрофных и евтрофных болот, нередко образующие сложные

болотные системы, однако преобладают мезотрофные травяно-сфагновые и олиготрофные грядово-мочажинные болота (Елина и др., 1984). Флора болот Карелии насчитывает 283 вида сосудистых растений (Кузнецов, 1988) и 109 видов мхов (Максимов, 1988).

По данным инвентаризации 1964 г. (Пятецкий, Медведева, 1967), общая площадь болот и заболоченных земель составила 5,4 млн. га, или 37% от площади лесфонда республики. Среди них к облесенным относятся 1,8 млн. га (или 33,6% от заболоченных и болотных земель). Значительную долю (36,5%) заболоченных лесов по данным гослесфонда составляют долгомошники, что не соответствует действительности (Медведева и др., 1980; Саковец, 2000). Если не считать долгомошных типов, в наибольшей степени заболоченные леса и лесные болота представлены сфагновой группой (30–40% по разным данным). Среди остальных типов часто встречаются ельники травяно-сфагновые, сосняки осоково- и травяно-сфагновые. Среди болотных лесов южной Карелии характерно небольшое преобладание сосняков над ельниками. Общая представленность и соотношение болотных типов леса варьируют в зависимости от ландшафта (Громцев, 2000; Коломыцев, 2001).

### **ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

В главе обсуждается объем понятия «болотный лес», описывается методика сбора исходного материала и его дальнейшая обработка, методы классификации, а также использование эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ) при анализе структуры и классификации сообществ.

Исследования выполнялись маршрутным методом в течение сезонов 1998–2002 гг. в 14 пунктах, рассредоточенных по среднетаежной подзоне Карелии. Основными критериями для выбора пробных площадей (ПП) являлось наличие высокоствольного древесного яруса сомкнутостью не менее 0,3, наличие видов, характерных как для суходольных лесов, так и для болот, наличие торфяного слоя в почвенном разрезе. Другими критериями являлось отсутствие заметных нарушений в результате рубок и мелиорации, подтопления близлежащими водоемами или выраженного крайкового положения сообществ.

Геоботанические описания растительности проводились по общепринятым методикам (Полевая геоботаника, 1959–1976; Программа и методика..., 1974) на пробных площадях размером 20x20 м, 25x25 м или в естественном контуре однородного сообщества. Выбор большого размера пробных площадей связан с сильной гетерогенностью болотных лесов. Описания нижних ярусов составлялись по 2–3 основным элементам микрорельефа. Всего выполнено 231 геоботаническое

описание, на 5 участках проведено подробное картирование структуры растительного покрова. Описаны три профиля, проходящие через сменяющиеся растительные сообщества.

На ПП измерялась глубина торфа, определялся тип подстилающей породы. В пределах некоторых ПП проведен послойный отбор образцов торфа. Всего заложена 41 торфяная скважина, отобрано 342 образца торфа и торфянистых почв. Образцы с четырех сообществ продатированы по  $C^{14}$  на возраст (датировка проведена в Geologian Tutkimuskeskus, Финляндия; образцы Su-3576, ...Su-3588). В работе приводится калиброванный возраст торфа (Stuiver, Reimer, 1993).

По данным геоботанических описаний и ботанического анализа торфа составлены таблицы в MS Excel, которые использованы в ходе дальнейшего анализа и классификации. Наряду с эмпирической классификацией сообществ, использовались и ряд статистических методов. Ординация DCA (Hill, 1979) геоботанических описаний, а также расчет коэффициента Жаккара проводились с использованием программы PC-ORD for Windows v. 4.01. Для статистической обработки использовалась программа STATISTICA v.6. Расчет оценки экологического пространства местообитаний на основе индикационных экологических шкал (Цыганов, 1983; Euroala et al., 1984; Лопатин, 1985 и др.) проводилась в программе MS Excel.

Для составления диаграмм ботанического состава торфа использованы разработанные автором программа-макрос в MS Excel, а также написанная на языке Visual Basic 6 программа, позволяющая строить стратиграфические диаграммы на основе таблиц по степени разложения и соотношению остатков видов в образцах торфа.

Для выявления общих тенденций в развитии сообществ болотных лесов в голоцене проанализированы фондовые данные картотеки по торфяным скважинам, хранящейся в лаборатории болотных экосистем. Все обработаны данные по 637 скважинам.

## **ГЛАВА 4. СТРУКТУРА И КЛАССИФИКАЦИЯ СООБЩЕСТВ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ**

**Классификация сообществ болотных лесов.** При классификации сообществ мы стремились использовать наиболее существенные признаки самой растительности. В случае болотных лесов ими оказались доминирующие и содоминирующие виды или, при отсутствии четких доминантов нижних ярусов (травяно-кустарничкового и мохового), преобладающие ЭЦГ. Использование подобных признаков можно отнести к эколого-фитоценологическому методу классификации

растительности (Нешатаев, 2001). Как вспомогательные нами использовались также физиогномические признаки. Ряд спорных моментов был разрешен с применением статистических методов.

Использование доминантного подхода в чистом виде было затруднено, поскольку экологические амплитуды многих видов перекрываются и зачастую существуют замещающие виды. Доминирующая роль в сообществах принадлежит более чем 50 видам.

Особенностью болотных лесов является снижение индикаторной роли древостоя и увеличение роли нижних ярусов. В связи с этим мы считали целесообразным использование «перекрестного метода» (Федорчук и др., 1978; Дыренков, 1986; Дыренков, Лешок, 1988). На основе состава нижних ярусов выделены серии ассоциаций, которые были разделены, в пределах формаций древесных пород, на ассоциации.

Всего выделено 16 ассоциаций, объединенных в 9 серий (табл. 1). Ряд серий и ассоциаций для Карелии выделен впервые.

*Таблица 1*

Ассоциации болотных лесов

Серия ассоциаций	Формация			
	Черноольшаник (Ч)	Березняк (Б.)	Ельник (Е.)	Сосняк (С.)
Папоротниковая (I)	(1) Ч. папоротниковый		(Е. папоротниковый)*	
Осокововахтовая (II)	(2) Ч. осоковый	(3) Б. вахтовый	(Е. осоковый)	
Таволговая (III)	(4) Ч. белокрыльничково-таволговый	(5) Б. таволговый	(6) Е. таволговый	
Вейниковая (IV)		(7) Б. вейниковый	(8) Е. вейниковый	
Молиниевосфаговая (V)		(9) Б. молиниевосфаговый	(Е. молиниевосфаговый)	(10) С. молиниевосфаговый
Вахтосфаговая (VI)			(Е. вахтосфаговый)	(11) С. вахтосфаговый
Хвощосфаговая (VII)			(12) Е. хвощосфаговый	(13) С. хвощосфаговый
Черничносфаговая (VIII)			(14) Е. черничносфаговый	(15) С. черничносфаговый
Багульниковосфаговая (IX)				(16) С. багульниковосфаговый

\*Ассоциация представлена 1-2 описаниями, приводится как предварительная и в работе не анализируется.

Поскольку состав нижних ярусов хорошо отражает условия местообитания (трофность и увлажнение почв, проточность и т.д.), в то время как соотношение пород в древостое носит более случайный характер и его реакция на изменение среды более инерционна, можно говорить о том, что серия объединяет все лесные биогеоценозы в сходных местообитаниях, но с различным составом древостоя.

**Структура сообществ болотных лесов.** Отличительной особенностью болотных лесов среди болотных экосистем является наличие развитого древесного яруса. Большинство сообществ имеет разновозрастные смешанные древостой. Евтрофные и мезотрофные болотные леса характеризуются также хорошо выраженным кустарниковым ярусом. Вертикальная структура сообществ болотных лесов состоит, таким образом, из четырех ярусов: древесного (А) (высотой 14–26 м), кустарникового (В) (высотой 1–8 м), травяно-кустарничкового (С) и мохового (D). Кроме того, в болотных лесах зачастую существует разновозрастный подрост древесных пород и граница между ним и древостоем не всегда выражена.

Развитие древостоя сказывается на строении микрорельефа участков, который можно охарактеризовать как обладающий сильной гетерогенностью. Даже на небольших участках наблюдается мозаичность как элементов микрорельефа, так и растительного покрова. Для болотных лесов характерно не только более сильное, чем на открытых болотах, развитие микрорельефа, но и более мелкие размеры самих микроформ. Деревья обеспечивают существование крупных приствольных поднятий и благодаря ветровальной динамике образуют целый спектр разнообразных кочек. Некоторую роль играет и гидрология участка, когда в результате активного тока воды происходит образование небольших русел и западин, почти не занятых растительностью.

Растительные микрогруппировки (парцеллы) не всегда соответствуют формам микрорельефа, однако в пределах одного участка наблюдается сходство растительного покрова расположенных на одном горизонтальном уровне микроформ. Условно фитоценоз можно расчленить на несколько «микроценозов» с однородной растительностью, или микро-сайтов, занимающих элементы рельефа разной высоты.

В ходе исследований был выделен ряд микросайтов (микроформ), хорошо прослеживаемых почти во всех сообществах болотных лесов. Среди них основными являются мочажины, микроповышения, межкочья, сфагновые ковры, приствольные кочки.

Сходство растительности на элементах микрорельефа между участками различных сообществ возрастает с увеличением высоты элементов.

В наибольшей степени сходны между собой высокие приствольные кочки, в наименьшей - мочажины. Зависимость распределения числа видов от высоты элементов микрорельефа имеет дугообразный вид. Максимальное число видов на площадках приходится на средний уровень 5-35 см и соответствует уровню небольших кочек.

Важной абиотической составляющей болотных экосистем является гидрологический режим и, в частности, динамика уровня грунтовых вод (УГВ). На основе двух сезонов наблюдений за колебанием УГВ на пяти ПП, показано, что болотные леса испытывают значительные его колебания в течение вегетационного сезона.

Выявлена следующая закономерность в динамике. В середине-конце весны происходит обильный сток талых вод, и к началу вегетации в болотных лесах присутствуют значительные количества влаги. По мере разгрузки водосборов УГВ постепенно снижается. К середине-концу июля УГВ достигает минимальных отметок, на 20-30 см ниже весеннего. С началом интенсивного выпадения осадков (начало августа) УГВ достаточно резко повышается, но обычно не достигает уровня конца весны. В водотоках с малыми водосборами разгрузка происходит быстро, поэтому УГВ здесь снижается быстрее и в годы с малообильными осадками сообщества, в особенности мелкозалежные, фактически большую часть времени не испытывают переизбытка влаги.

Развитие микрорельефа и переменный характер увлажнения сообществ создают предпосылки для сосуществования видов разной экологии. В результате этого покров болотных лесов представляет собой уникальное сочетание различных эколого-ценотических групп видов.

В ходе работы структура растительности болотных лесов была проанализирована с использованием ЭЦГ, выделенных О.Л. Кузнецовым (2002). Группы были несколько изменены и дополнены в целях адаптации к изучаемому объекту.

В совокупности, для болотных лесов характерно наличие ЭЦГ травяных и зеленомошных лесов, ковров и мочажин мезоэвтрофных топяных болот, а также при обеднении условий - видов олиготрофных открытых и редколесных болот. Остальные ЭЦГ играют в болотных лесах незначительную роль. Вместе с тем соотношение ЭЦГ значительно меняется в выделенных сериях как по количеству видов-индикаторов, так и по соотношению суммарных проективных покрытий.

**Характеристика серий и ассоциаций болотных лесов.** В разделе подробно описаны выделенные серии и ассоциации, приводятся названия доминантов и видов с высоким постоянством, состав ЭЦГ

видов, характеристика ярусной структуры и особенности микрорельефа, даны синонимы ассоциаций, приводимые другими авторами.

В наибольшей степени гетерогенным микрорельефом и самыми богатыми во флористическом отношении являются сообщества таволговой серии, в особенности ельники таволговые - в среднем 52 вида в сообществе и всего 182 в ассоциации, из них 112 в травяно-кустарничковом ярусе (табл. 2).

Таблица 2

Показатели видового богатства ассоциаций

Асс.	n	Видов в ассоциации					J <sub>ср</sub>	Видов в среднем на ПП				
		По ярусам				Σ		K	По ярусам			Σ
		A+B	C	D	Σ				A+B	C	D	
1	6	15	50	30	95	29	0.59	9	25	9	43	
2	13	18	70	38	126	28	0.54	8	24	12	44	
3	15	24	89	37	150	17	0.59	8	24	11	43	
4	31	25	106	51	182	30	0.66	9	27	11	47	
5	24	27	112	43	182	34	0.66	8	33	11	52	
6	22	26	111	47	184	26	0.58	9	29	10	48	
7	14	25	104	41	170	31	0.59	7	31	12	50	
8	8	16	74	32	122	27	0.57	6	25	10	41	
9	6	15	59	24	98	22	0.52	7	25	8	40	
10	5	9	58	21	88	28	0.56	6	29	9	44	
11	14	18	72	31	121	14	0.53	6	19	8	33	
12	19	17	81	35	133	18	0.55	6	20	10	36	
13	9	16	61	26	103	22	0.50	8	18	11	37	
14	19	9	37	22	68	8	0.55	3	9	7	19	
15	7	6	18	16	40	13	0.60	3	9	6	18	
16	12	8	29	17	54	15	0.57	3	12	6	21	
	224	35	179	72	286	11	0,58				39	

n – число описаний, А – древесный, В – кустарниковый, С – травяно-кустарничковый, D – моховой ярус, К – число видов с IV-V классами постоянства. J<sub>ср</sub> – индекс Пиелу, среднее для ассоциации. Название ассоциаций – в табл. 1.

Богаты ассоциации и других травяных серий, сообщества которых развиваются в мезоевтрофных условиях с хорошей проточностью: вейниковой и осоково-вахтовой. Видовое разнообразие ельников и сосняков хвощово-сфагновых, формирующихся в более застойных условиях, значительно ниже, хотя набор ЭЦГ растений в целом такой же. Всего для ассоциации ельников хвощово-сфагновых выявлено 133, для сосняков – 103 вида растений, видовая насыщенность сообществ в среднем 36 видов.

Ровный микрорельеф сообществ чернично-сфагновой серии не создает обычного для болотных лесов разнообразия экологических ниш, и флора таких сообществ насчитывает в среднем всего 18-19 видов, из них в травяно-кустарничковом ярусе только 9. Также низкие флористические показатели - 54 вида в ассоциации и 21 в описании - имеют сосняки багульниково-сфагновые, но здесь это происходит в основном уже по причине низкой трофности питающих вод.

Сосняки молиниево- и вахтово-сфагновые формируются в случае одновременного влияния бедных поверхностных и более минерализованных грунтовых вод, что приводит к наличию в их составе, наряду с кустарничками и сфагнами, характерными для олиготрофных болот, большого числа видов топяных и травяных сообществ. Первая из ассоциаций насчитывает 88 видов, вторая несколько больше - 121. В среднем видовая насыщенность в молиниево-сфагновых сообществах - 44, в сосняках вахтово-сфагновых - 33 вида.

**Оценка экологических условий болотных лесов.** Для лучшего отражения разнообразия болотных лесов, выявления внутренних динамических связей, а также определения основных действующих факторов мы использовали математические методы, такие как ординация, фитоиндикация на основе экошквал и расчет коэффициентов сходства.

Для целей данной работы мы сочли наиболее удобным использование в качестве не прямой ординации бестрендовый анализ соответствия (DCA), продемонстрировавший хорошую наглядность и возможность интерпретации результатов. Для ординации непосредственно по факторам среды мы использовали экоценотические координаты В.Д.Лопатина (1985).

В качестве исходных данных мы использовали проективное покрытие видов наземных ярусов, выраженное в баллах согласно шестибальной шкале Т.А. Работнова (1978). Ординация проводилась со снижением веса редких видов.

Нагрузки на первые три оси ординации составили 63%, 11% и 4% соответственно. В ходе дальнейшего анализа будут описываться только первые две оси (рис. 1). Описания разместились распространенной по двум первым осям группой, в которой угадывается разрыв (от нижней средней части в верхнюю правую), отделяющий евтрофные и мезоевтрофные описания, находящиеся в левой части, от менее трофных в правой (рис. 1, линия А-В).

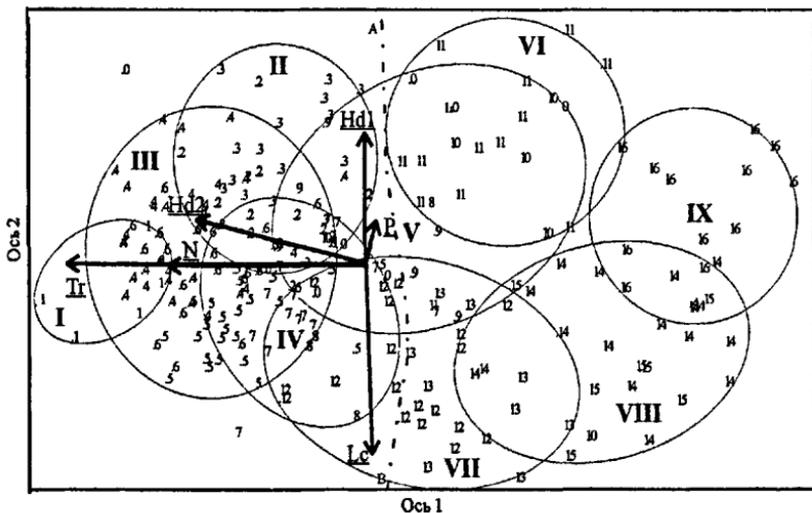


Рис. 1. Положение описаний в двух первых осях DCA. Обозначение серий и ассоциаций – см. табл. 1. Стрелками обозначены векторы факторных нагрузок на плоскости: Тг – трофность по Лопатину (1985), Hd1 – влажность почв по Цыганову (1983), Hd2 – влажность почв по Лопатину (1985), P – глубина торфа, Lc – затенение по Цыганову (1983), N – число видов на участке. Овальными линиями обведены сообщества одной серии

Крайнее положение в правой части ординационной диаграммы занимают сосняки багульниково-сфагновые, самое крайнее положение из них занимают четыре описания с явным доминированием багульника и Кассандры, а также с заметным участием *Sphagnum magellanicum*. Пространство ниже и левее занимают диффузно разбросанные описания сообществ чернично-сфагновой серии (VIII), столь же бедные по видовому составу. Левее располагаются сосняки и ельники хвощово-сфагновые. По этой серии проходит граница между мезоевтрофными и мезотрофными сообществами. Центр ординационной плоскости окружен рассеянными описаниями сообществ молиниевосфагновой серии (V).

Верхняя часть массива описаний составлена сообществами ассоциаций березняков вахтовых и сосняков вахтово-сфагновых, причем достаточно четкий разрыв между ними продолжает границу между мезоевтрофными и мезотрофными сообществами. Правее него обособленной от остальных ассоциаций группой расположены сосняки

вахтозо-сфагновые, левее - березняки вахтовые. Последние в нижней части перекрываются другими ассоциациями травяных серий, в первую очередь, столь же обильно увлажненными черноольшаниками осоковыми. Ниже сплошной группой расположены ассоциации вейниковой и таволговой серий (IV, III), во второй из них левая часть сложена черноольшаниками. Описания последней ассоциации, черноольшаников папоротниковых, занимают крайнее левое положение.

В качестве параметров среды, гипотетически интерпретирующих оси ординации, мы исследовали факторы, рассчитанные по индикационным экологическим шкалам различных авторов (Landolt, 1977; Ellenberg, 1983; Цыганов, 1983; Eurola, 1984; Лопатин, 1985), а также сомкнутость древостоя и глубину торфа. Параметрами, в наибольшей степени коррелирующими с первой осью ( $r = 0,71-0,89$ ), оказались факторы трофности, богатства почвы азотом, кислотности. В данной ситуации все эти факторы можно свести к богатству питания, расположенному параллельно первой оси и возрастающему по направлению к левой части массива (рис.1). Со второй осью коррелируют факторы освещенности ( $0,70 \pm 0,77$ ), влажности почвы ( $0,34-0,57$ ) и в меньшей степени глубина торфа ( $0,34$ ). Высокая корреляция фактора освещенности, определяемого здесь на основе экошкал, на наш взгляд, опосредованно связана с фактором увлажнения.

Прямая ординация была проведена по методу экоценотических

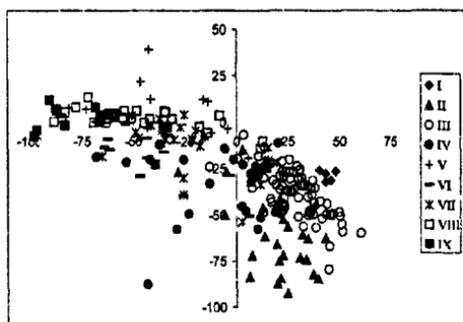


Рис. 2. Положение описаний в экоценотических координатах Лопатина (1985). Названия серий – в табл. 1

координат Лопатина (1985). Ось абсцисс характеризует фактор трофности, ось ординат - увлажнение (рис. 2). Центр осей (0,0) соответствует условиям произрастания суходольных черничных лесов.

В расположении сообществ на диаграмме прослеживается тренд, связанный с фактором проточности, который в качестве составляющих объединяет два указанных фактора.

В правой части располагаются сообщества травяных серий (I–IV), развивающиеся при проточном режиме, в центральной и дальше влево -

травяно-сфагновых (V–VIII), развивающиеся при застойно-проточном режиме. Последняя ассоциация в ряду - сосняк багульниково-сфагновый (IX) - находится на границе с сообществами, формирующимися в застойных условиях и представляющими собой болотные сообщества со слабо развитым древостоем.

**Оценка видового разнообразия болотных лесов.** Во флоре болотных лесов среднетаежной Карелии нами выявлено 214 видов сосудистых растений, что составляет 27,2% от аборигенной флоры района (Кравченко, Кузнецов, 2001), и 72 вида листостебельных мхов, или 18,3% от бриофлоры района (Бойчук, 2002). Флористическое богатство отдельных ассоциаций сильно варьирует (табл. 2).

Кроме непосредственных показателей видового богатства мы использовали индексы биоразнообразия, рассчитанные по значениям проективного покрытия видов нижних ярусов. Наиболее интересным образом проявил себя индекс Пилоу (J), показывающий выравненность видового состава. Значимо отличаются по данному индексу от большинства других ассоциаций черноольшаники и ельники таволговой серии ( $J_{cp}=0,66$ ), что указывает на присутствие в них нескольких содоминантных и обильных видов (табл. 2). Самый низкий  $J_{cp}$  (0,50), значимо отличающийся от индексов большинства ассоциаций травяных серий, принадлежит соснякам хвощово-сфагновым, имеющим в составе сообществ ярко выраженных доминантов (*Equisetum sylvaticum*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*). В остальных сообществах доминирование видов на участках выражено не столь сильно ( $J_{cp}=0,50-0,66$ ).

Векторы числа видов и индексов разнообразия в ординационной плоскости располагаются параллельно первой оси (отражающей факторы трофности или проточности) по направлению в более богатую сторону массива сообществ. Наиболее сильно (-0,72) со значениями оси коррелирует число видов (рис. 1). Таким образом, видовое разнообразие сообществ болотных лесов возрастает с увеличением богатства питания и режима проточности. Во многих ассоциациях наблюдается низкая выравненность участия видов в покрове при большом видовом составе.

## ГЛАВА 5. ГЕНЕЗИС И ДИНАМИКА БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ

**Основные тенденции развития облесенных сообществ на болотах Карелии в голоцене.** Для выяснения основных тенденций развития облесенных сообществ использовались данные по стратиграфии 637 торфяных скважин, представленные в картотеке лаборатории болотных экосистем и 30 скважин, взятых в ходе собственных исследований. В



периодические смены облесенных и открытых стадий, а в остальных случаях наблюдалась окончательная смена облесенных сообществ открытыми. Стоит отметить, что анализируемые данные отбирались, в основном, на открытых участках и полученная тенденция динамики облесенных сообществ в сторону открытых несколько преувеличена.

На рис. 3 показаны направления в сменах низинных видов торфа при развитии залежей, отражающие динамику растительного покрова.

Низинный древесный торф чаще сменялся древесно-осоковым и древесно-тростниковым (по 22% случаев), древесно-осоковый - осоковым (44%), а древесно-тростниковый - древесным и реже древесно-осоковым и тростниковым видами торфа. Древесный, древесно-осоковый и древесно-вахтовый виды торфа с частотой 16-26% сменялись переходными торфами. Основной тенденцией в динамике евтрофных древесных сообществ является, таким образом, их смена древесно-осоковыми и далее открытыми осоковыми сообществами.

Большинство (52%) мезотрофных облесенных сообществ возникло на месте открытых евтрофных и мезотрофных сообществ и только 26% - как результат заболачивания суходолов. В их дальнейшей динамике наблюдаются те же тенденции смены древесных сообществ осоковыми, что и в случае евтрофных сообществ. Другим частым направлением развития является смена в сторону пушицевых и сфагновых сообществ, причем древесно-пушицевая стадия предшествует большей части смен мезотрофных облесенных сообществ олиготрофными.

Поскольку данные о положении скважин на массивах и современном состоянии сообществ при анализе не были использованы, он дал общие схемы развития сообществ облесенных болотных. Дальнейшая часть главы посвящена динамике сообществ, описанных в ходе наших собственных исследований.

**Изучение сукцессии сообществ болотных лесов на основе стратиграфии торфяных залежей.** Почти во всех ассоциациях имеются примеры как мелкозалежных (<0,5 м), так и глубоких (> 2 м) участков (рис. 4). Самые низкие значения характерны для располагающихся в проточных ложбинах черноольшаников папоротниковых, ельников и сосняков хвощово-сфагновых. Наиболее мощные торфяные залежи имеют сосняки сфагновые. Толщина слоя древесных торфов проанализированных скважин варьирует от 20 до 300 см. Датировка образцов торфа из четырех скважин показала, что возраст нижних слоев древесного торфа составляет до 5900-9500 лет. При этом древостой на участках сохранялся в течение всего дальнейшего существования сообществ (рис. 6).

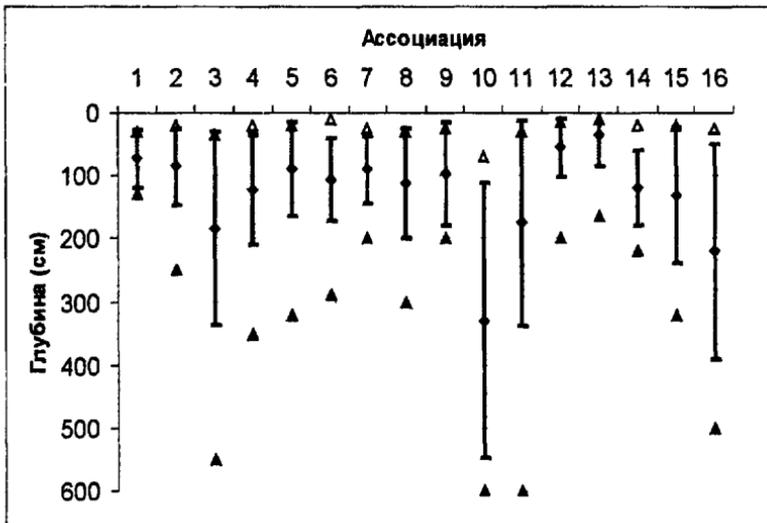


Рис. 4. Глубина торфяных залежей сообществ болотных лесов (названия ассоциаций – см. табл. 1):

▲ – максимальное значение, △ – минимальное значение, ◆ – среднее для ассоциации ( $\pm$  стандартное отклонение).

Ботанический состав торфа изученных болотных лесов указывает на то, что их формирование протекало тремя путями (рис. 5):

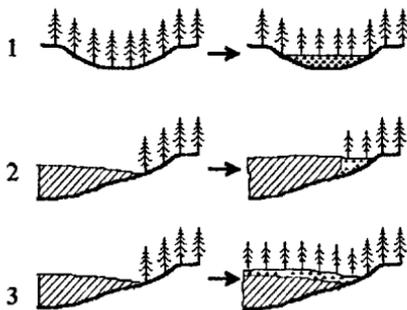


Рис. 5. Пути возникновения болотных лесов. Пояснения в тексте

1) в результате развития процесса торфообразования в лесном сообществе без непосредственного контакта с болотным массивом (автохтонное заболачивание лесов);

2) при распространении болота на окружающие суходольные леса (аллохтонное заболачивание лесов);

3) в результате формирования древесного яруса на открытом евтрофном болоте.

В разделе рассматриваются данные по стратиграфии торфяных залежей, иллюстрирующие возникновение и развитие болотных лесов большинства серий (рис. 6).

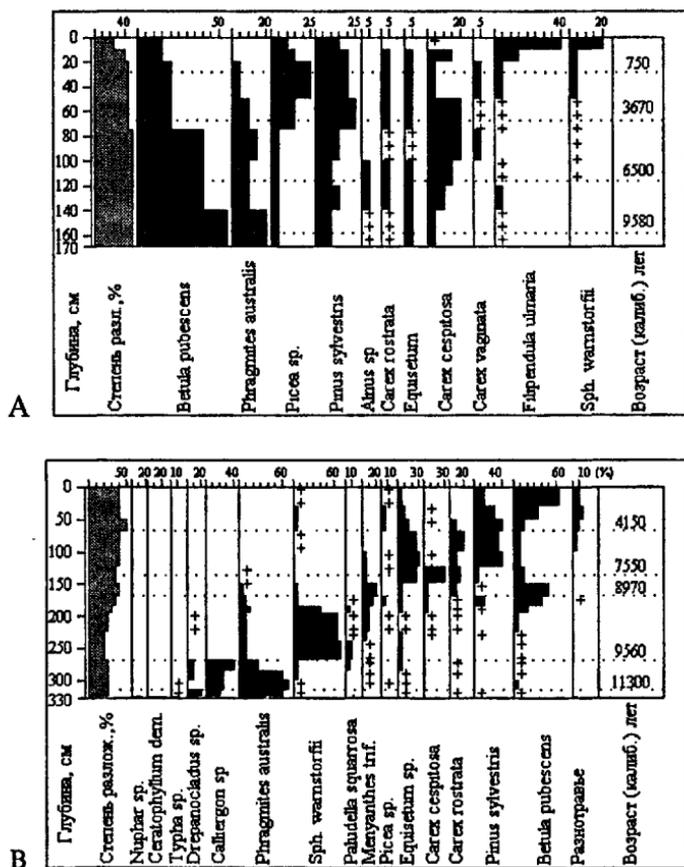


Рис. 6. Диаграммы ботанического состава торфа березняков таволгового (А) и всейникового (В)

Наиболее характерным путем развития исследованных евтрофных и мезоевтрофных болотных лесов является заболачивание лесов, проходящее по узким логам, в то время как возникновение древостоя на открытом болоте чаще встречается на крупных болотных массивах и связано с

изменением гидрологии и перенаправлением стока. Данный вывод распространяется на все описываемые в работе серии ассоциаций.

Приблизительная скорость торфонакопления в евтрофных болотных лесах варьирует, по нашим данным, в пределах 0,09–0,23 мм/год и в среднем составляет всего 0,15 мм/год, что значительно ниже, чем на открытых болотах (Елина и др., 1984).

### Выводы

1) Во флоре болотных лесов выявлено 214 видов сосудистых растений (27% от аборигенной флоры района) и 72 вида листостебельных мхов (18% от бриофлоры среднетаежной Карелии). Ряд видов являются редкими для региона, четыре занесены в Красную книгу Карелии (1995): *Cypripedium calceolus* L., *Humulus lupulus* L., *Rubus humulifolius* C.A. Mey., *Vilum glabra* Huds. Для большинства из них травяные болотные леса являются наиболее характерными местообитаниями.

2) С использованием эколого-флористических подходов разработана оригинальная классификация растительности болотных лесов, включающая 16 ассоциаций болотных лесов, объединенных в 9 серий.

3) Наибольшим видовым разнообразием отличаются ассоциации таволговой серии (182-184 вида в ассоциации), наименьшим - чернично-сфагновой и багульниково-сфагновой серий (40-68 видов). Видовая насыщенность сообществ в первом случае в среднем составляет 41-52 вида, во втором - 20-22 вида сосудистых растений и листостебельных мхов. Кроме того, травяные ельники, черноольшаники и березняки характеризуются и большей выравненностью участия видов в покрове.

4) Большинство участков болотных лесов обладают сильной гетерогенностью на микроструктурном уровне, что обеспечивает совместное существование видов различных ЭЦГ. Для болотных лесов характерно присутствие в составе ЭЦГ видов как влажных и суходольных лесов, так и мезоевтрофных топяных болот. При обеднении условий возрастает роль групп видов олиготрофных болот.

5) Основными факторами, определяющими разнообразие растительного покрова болотных лесов, являются факторы богатства питания и увлажнения. Влияние факторов тесно взаимосвязано. Данные факторы имеют наибольшую корреляцию с первыми двумя осями ординации болотных лесов, проведенной при помощи бестрендового анализа соответствия. Видовая насыщенность сообществ возрастает с увеличением богатства питания.

6) Получены уникальные для Карелии данные о времени начала образования болотных лесов - более 9500 л.н. (максимальный датированный

возраст древесного торфа - 9580 лет), при этом древесный ярус в некоторых экосистемах сохранялся в течение всего периода развития. Скорость торфонакопления в болотных лесах ниже, чем на открытых болотах, - 0,09-0,23 мм/год. Выявлено три пути возникновения болотных лесов: путем автономного заболачивания суходольных лесов, путем напользания болотных массивов на прилежащие леса и в результате формирования древесного яруса на открытых болотах. Несколько чаще образование заболоченных и болотных лесов происходило путем заболачивания суходольных лесов, нежели через развитие древостоя на отрытых болотах. Евтрофные и мезотрофные болотные леса в условиях средней тайги могут существовать длительное время, не переходя в олиготрофную стадию.

7) Основными тенденциями развития болотных лесов в голоцене являлись: в евтрофных условиях - последовательные смены древесных сообществ древесно-осоковыми и древесно-тростниковыми и затем осоковыми открытыми сообществами; в мезотрофных условиях прослеживаются те же тенденции смены в сторону осоковых болот, кроме того, смены идут и в направлении от древесных к древесно-сфапновым и древесно-пушицевым сообществам. Последние часто в дальнейшем заменяются олиготрофными.

### **Список работ, опубликованных по материалам диссертации**

1. Кузнецов О.Л., Кутенков С.А. Заболоченные ельники и черноольшаники заповедника «Кивач» // Беловежская пуца на рубеже третьего тысячелетия: Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 60-летию со дня образования гос. Заповедника «Беловежская пуца», 22-24 дек. 1999 г. Минск, 1999. - С. 167-168.
2. Батырева Т.М., Кутенков С.А. Структура и видовое разнообразие черноольховых сообществ на территории заповедника «Кивач» // Тез. VII Молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге (15-19 мая 2000). СПб, 2000. -С. 178.
3. Кутенков С.А. Разнообразие заболоченных лесов заповедника «Кивач» // Там же. -С. 190.
4. Кутенков С.А. Генезис и динамика сообществ болотных лесов заповедника «Кивач» // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера: Тез. докл. Междунар. конф. и выездной сессии Отд. общей биологии РАН (27-30 августа 2001 г.). - Апатиты, 2001. - С. 108.
5. Кутенков С.А. Генезис эвтрофных лесных болот Карелии // Вестник Томского университета, приложение № 2, сентябрь 2002 (Статьи по материалам 3-й Всерос. экологической конф. «Чтения памяти Ю.А. Львова»). - Томск, 2002. - С. 116-119.

6. Кутенков С. А. Факторы флористического разнообразия болотных лесов заповедника «Кивач» // Растительность и растительные ресурсы Европейского Севера России. Материалы X Перфильевских чтений, посвященных 125-летию со дня рождения А.И. Перфильева (1882-1942). Архангельск, 25-27 марта 2002 г. - Архангельск, 2003. - С. 48-51.
7. Кутенков С.А. Мозаичность наземного покрова заболоченных лесов Карелии // Биология - наука XXI века: 7-я Путинская школа-конференция молодых ученых (Пушино, 14-18 апреля 2003 г.): Сб. тез. - Пушине, 2003. - С. 184.
8. Кутенков С.А. Ассоциации болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. 10-й молодежной науч. конф. (15-17 апреля 2003 г.). - Сыктывкар, 2003. - С. 123-124.
9. Кутенков С.А. Биоразнообразие естественных болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Леса Евразии - Белые ночи: Материалы III Междунар. конф. молодых ученых, посвящ. 200-летию Высшего лесного образования в России и 200-летию Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - М., 2003. - С. 164-165.
10. Батырева Т.М., Кутенков С.А. Разнообразие сообществ мелколиственных лесов Заонежья (Карелия) // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18-22 августа 2003 г., Новосибирск, Барнаул). Т. 2. - Барнаул, 2003. - С. 311-312.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 21.09.04. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.

Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.

Уч.-изд. л. 1,1. Усл. печ. л. 1,3. Тираж 100 экз. Изд. № 54. Заказ № 439

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

№ 18001

РНБ Русский фонд

2005-4

16688