

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*182+630*228.81(1–924.93)

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ
ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТЕМНОХВОЙНЫХ
ЛЕСОВ В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ***

© 2011 г. **О. В. Смирнова, А. А. Алейников, А. А. Семиколенных,
А. Д. Бовкунов, М. В. Запрудина, Н. С. Смирнов**

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

117997, Москва, Профсоюзная, 84/32

E-mail: ovsinfo@gmail.com

Поступила в редакцию 30.04.2011 г.

Подведены первые итоги исследований среднетаежных лесов в верховьях р. Печоры (Печоро-Илычский заповедник). Выявлена приуроченность групп типов леса к типам ландшафтов; определены их таксономическое, структурное разнообразие и диапазон почвенных разностей. Охарактеризованы древесная синузия и ценопопуляции видов-эдикаторов. Разработана типология микросайтов; определены годовичная динамика их температурного режима; оценено таксономическое, структурное разнообразие; определены фитомасса напочвенного покрова и химические показатели почв микросайтов разных типов.

Экосистемы, катенный комплекс, биоразнообразие, ценопопуляции, микросайты, недотурбации, структура почвенного покрова, фитомасса.

Стационарные исследования наиболее хорошо сохранившихся лесов – основа углубленного познания лесного покрова и реконструкции его потенциального состава и структуры, обеспечивающих реализацию экосистемных функций. Методологическая основа и программа исследований сформированы в результате синтеза современных концепций синэкологии и популяционной биологии [15, 21]. Исследования проводились в лесах Печоро-Илычского заповедника – одного из наиболее крупных лесных массивов Европейской России. Конечная цель исследований – определить, какие особенности взаимоотношений биотического, биокосного и абиотического компонентов современного биогеоценотического покрова обусловлены природными закономерностями, а какие – предшествующими антропогенными воздействиями, и на этой основе разработать модельную реконструкцию потенциального лесного покрова. В статье представлены первые результаты исследования растительности, почв,

эктопов экосистем и их катенных комплексов, характеризующих лесной покров модельного массива в целом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Модельный массив выбран в предгорной части Печоро-Илычского заповедника в Большепорожном ботанико-географическом районе [13], в нижней части бассейна р. Большая Порожня [2, 19, 20]. Особенность работы состояла в применении бассейнового подхода [15] к исследованию таежных лесов заповедника. Кроме того, выбранный район отличается большими массивами высоко-травных пихто-ельников с кедром, ранее не описанных на территории заповедника и уникальных для европейской тайги.

В 2008–2010 гг. заложена регулярная сеть из 8 экологических профилей от водораздела до русла на правом берегу р. Б. Порожня длиной 2.5 км каждый и 7 экологических профилей длиной 5.5 км каждый на левом берегу р. Б. Порожня. Правый берег пологий, перепад высот около 25 м на 1 км длины, сложен моренными суглинками, и, местами, элювием кристаллических сланцев. Левый берег более крутой, перепад высот около

* Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” и проектов РФФИ (07–04–00565, 10–04–00355).

Таблица 1. Некоторые показатели древостоя исследованных групп типов леса

Секция	Тип леса	Состав древостоя	Вид	Число деревьев, экз. га ⁻¹		Сумма площадей сечения, м ² г ⁻¹
				всего	обследованных	
Крупнопороотниковая	Елово-пихтарник крупнопороотниково-черничный	5.2Пх 2.4 Е 2.0Б 0.3К	Е	216	54	7.35
			Пх	680	170	15.52
			К	172	43	5.99
			Б	72	18	0.91
			Итого	984	246	29.77
Высокотравная	Елово-пихтарник нитрофильно-высокотравный	4.5Пх 4.1Е 1.4Б	Е	176	44	10.15
			Пх	292	73	11.06
			Б	44	11	3.47
			Итого	512	128	24.71
Зеленомошная	Пихто-ельник чернично-зеленомошный	4.6Е 2.6Пх 2.1Б 0.5К	Е	412	193	18.98
			Пх	276	69	10.85
			К	24	6	2,09
			Б	180	45	8.99
			Итого	892	223	40.91
Сфагновая	Ельник хвощево-сфагновый	6.4Е 2.4Б 1.0Пх 0.2К	Е	892	223	23.85
			Пх	644	161	3.69
			К	40	10	0.72
			Б	216	54	9.04
			Итого	2304	576	37.29

Примечание. Е – ель, Пх – пихта, К – кедр, Б – береза.

100 м на 1 км, имеет более пестрый состав подстилающих пород, включая моренные суглинки, водно-ледниковые супеси и обломочный материал кристаллических пород [4]. Абсолютная высота русла реки 260 м. Разность между значением максимальной (603 м) и минимальной (256 м) абсолютных высот в точках наблюдения составляет 347 м.

На каждом профиле через 100 м с помощью GPS зафиксированы координаты точек, где выполнено 651 геоботаническое описание и столько же почвенных прикопок с полным морфологическим описанием, проведенным по общепринятым методикам [2, 5, 12, 18], отобраны образцы для химического анализа почв [24]. Размеры квадратных площадок геоботанических описаний 100 м². Латинские названия сосудистых растений приведены по [28], мхов – по [11]. Сообщества типизированы по результатам кластеризации и ординации описаний с учетом баллов покрытия – обилия видов [26] на основе методов, разработанных Л.Б. Заугольной, О.В. Морозовой [10] и реализованных на сайте “Ценофонд лесов Европейской России” [27]. Типы леса пробных площадей определены с применением доминантной классификации.

На основании наземных данных проведено дешифрирование космоснимков высокого (Iconos,

2.01 м пикс⁻¹) и среднего (Landsat, 30 м пикс⁻¹) разрешений, в результате которого составлена карта-схема контуров растительных сообществ в ранге секций.

Состав древесной синузии изучен на пробных площадях размером от 0.25 (50 м × 50 м) до 1.00 га (50 м × 200 м), где проведен сплошной пересчет деревьев с $D_{1.3м} > 2$ см. Определены онтогенетическое состояние каждого дерева, календарный возраст (при отборе кернов отмечено наличие стволовой гнили), высота и диаметр ствола, размеры кроны [14]. Объем выборки представлен в табл. 1.

В напочвенном покрове выделено 13 типов микросайтов, формирующихся в процессе жизни и смерти деревьев; на квадратных площадках 0.25 м² описано 850 микрогруппировок растений; использована классификация эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ): выделены боровые (Pn), бореальные (Br_h – кустарнички, Br_m – мелкие и средние травы, Nh – крупные цветковые травы, Hfr – крупные папоротники), неморальные (Nm), нитрофильные (Nt), олиготрофные (Olg), луговые (Md) и прибрежно-водные (Wt) группы видов [29].

Надземная и подземная фитомасса сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса

и мхов определена методом монолитов [17]; в микросайтах каждого типа отбирали монолиты размером 0.5 м×0.5 м (глубина монолита определялась глубиной корнеобитаемого слоя) не менее чем в трехкратной повторности (всего 110 монолитов).

Годичный ход температуры определен с помощью миниатюрных термографов (термохрон) Thermochron iButton™, установленных в трехкратной повторности в подстилочные горизонты микросайтов на глубину 1–2 см (бугор, валеж, яма, межкрупное пространство), а также на высоте 2 м в межкрупном пространстве. Температура фиксировалась 1 раз в 3 ч (8 раз в сутки) с июля 2009 по июнь 2010 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительность и почвы модельного участка. В темнохвойных лесах выделены четыре группы типов леса, относящиеся к разным секциям [9].

Крупнопоротниковые леса занимают обширные хорошо дренированные участки в верхних частях склонов. Их суммарная площадь составляет около 20% исследованного участка: самый крупный массив расположен на левом берегу, более мелкие массивы – на правом (рис. 1). В древостое преобладает пихта и ель, значительно меньше березы и совсем мало кедра.

Максимальный возраст ели – 258 лет, а пихты – 220 лет. Относительно сомкнутые участки древостоя (0.5–0.6) чередуются с крупными окнами, которые при отсутствии подроста выглядят как папоротниковые поляны. Проективное покрытие кустарникового яруса (B) 10–20%; он беден в видовом отношении и состоит из *Rosa acicularis* и *Juniperus communis*. Травяно-кустарничковый ярус (C) монодоминантный, проективное покрытие 80–100%. Абсолютный доминант – крупный папоротник *Dryopteris dilatata*; под его покровом в небольшом обилии встречаются мелкие бореальные травы и кустарнички: *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, образующие слабо выраженный второй подъярус яруса C. Под затеняющим пологом *Dryopteris dilatata* покров из зеленых бореальных мхов (ярус D) развит очень слабо; видовая насыщенность и видовое богатство минимальные, а доля ЭЦГ Hfr, рассчитанная с учетом обилия, максимальная среди сообществ всех четырех секций (табл. 2, рис. 2а, 2б).

Господствующие почвы под крупнопоротниковыми лесами – подзолы иллювиально-гумусово-железистые (рис. 3); они формируются в условиях достаточно быстрой минерализации опада с миграцией металл-органических комплексов вниз по профилю и аккумуляцией на некоторой глубине, где отмечен второй пик содержания органи-

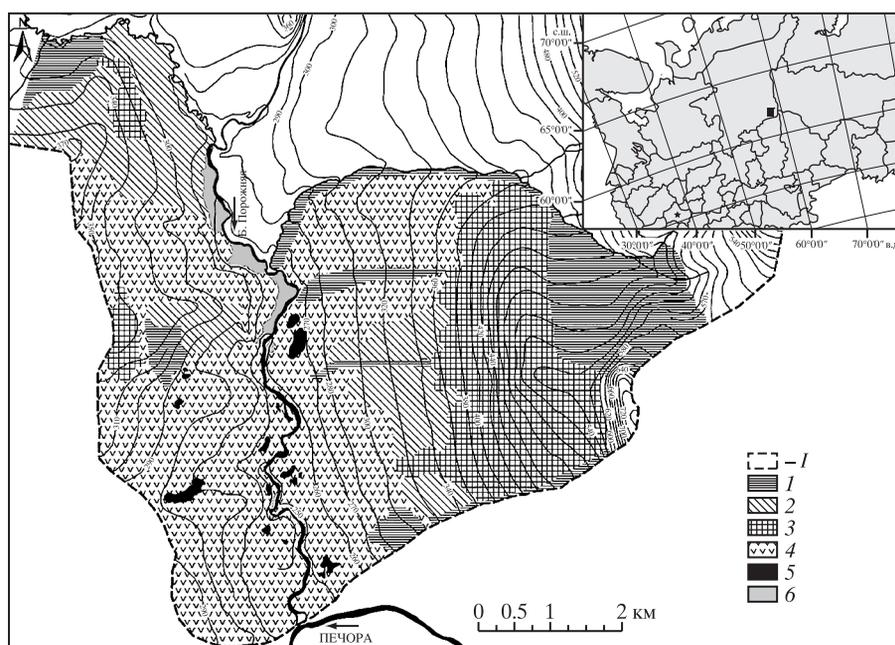


Рис. 1. Карта-схема растительности модельного участка:

I – граница бассейна р. Б. Порожня; секции: 1 – высокоотравная, 2 – зеленомошная, 3 – крупнопоротниковая, 4 – сфагновая; нелесная растительность: 5 – болота, 6 – луга.

Таблица 2. Альфа-разнообразие сообществ темновойных лесов разных секций

Секция	Число описаний	Видовое богатство	Видовая насыщенность	Число видов на площадке	
				min	max
Крупнопоротниковая	162	102	20.5	11	37
Высокотравная	154	201	33.1	15	60
Зеленомошная	112	112	25.9	12	45
Сфагновая	120	130	27.0	16	40

ческого вещества до 2.5% в горизонте ВНФ. Важный фактор формирования подзолов – хороший дренаж верхней части склонов, что препятствует длительному переувлажнению профиля в течение года и способствует преимущественно вертикальному направлению движения растворов. Довольно типично подстиление этих почв склоновыми коллювиальными или коренными кристаллическими породами на глубинах от 0.5 до 1.5 м. Для подзолов характерны преимущественно легко- или средне-суглинистый механический состав и значения $pH_{\text{водн}}$ в подстилке от 3.5 до 5.0. Практически все почвы в разной степени турбированы. Это отчасти объясняет слабость проявления альфегумусовых процессов в почвенных профилях, что ранее отмечали как характерный признак данной территории [25]. На самом деле осветление верхней части профиля происходит с нормальной скоростью, однако морфологические признаки маскируют ветровальные турбации верхнего горизонта почвы.

Помимо подзолов в крупнопоротниковых лесах заметную долю составляют буроземы грубогумусные. Эта особенность требует более детальных исследований и определения контура

этих почв, поскольку наличие буроземов может свидетельствовать об иной истории предшествующих воздействий, чем у основной части этих лесов.

Самое низкое видовое разнообразие сосудистых растений пихто-ельников крупнопоротниковых (табл. 2), по сравнению с другими лесами, возможно связано с предшествующими пирогенными нарушениями на больших площадях, но выявить следы давних пожаров в большинстве случаев невозможно в связи с сильным смывом почвенного материала вниз по склону. В некоторых разрезах единичные включения углей найдены на границе подстилки и минеральных горизонтов и в верхней части минеральных горизонтов, преимущественно в намывных почвах в нижней части склонов [23].

Высокотравные леса занимают разные позиции в рельефе. Большие массивы описаны на пологих верхних и средних частях дренированных склонов и примыкают к крупнопоротниковым лесам; более мелкие – на средних и нижних частях склонов и в долинах водотоков (рис. 1). Их суммарная площадь около 13% площади исследованного участка. По положению в рельефе высо-

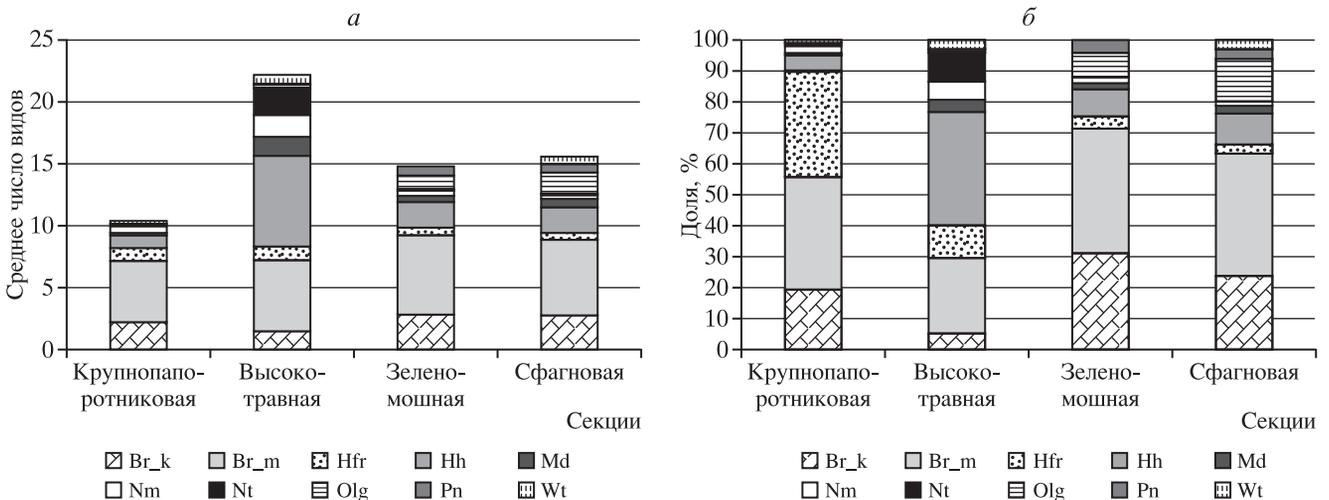


Рис. 2. Среднее число (а) и доля (б) видов разных эколого-ценотических групп в растительных сообществах, относящихся к разным секциям. Обозначения ЭЦГ см. в тексте.

котравные леса разделены на плакорно-склоновые и приручьевые [22]. Последние разделены на луговоопушечно-высокотравные, где велика доля видов Md, и нитрофильно-высокотравные, где обильны виды группы Nt.

В крупных массивах высокотравных лесов сомкнутость крон варьирует почти так же сильно, как и в крупнопоротниковых лесах (от 0.1 до 0.6). Здесь тоже есть крупные окна и поляны. В древостое преобладает пихта, немного меньше ели, в примеси береза (табл. 1). Максимальный возраст ели 229 лет, а пихты – 165 лет. Во втором ярусе встречается рябина. Проективное покрытие яруса В 10–30%, его видовое богатство существенно больше, чем в предыдущей группе типов леса. Проективное покрытие яруса С 70–90%. Он состоит из трех и более подъярусов, состав и структуру каждого из которых определяют виды разных ЭЦГ. Так, в верхнем подъярусе преобладают виды ЭЦГ Нh: *Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*, *Paeonia anomala* и другие, в среднем подъярусе – виды ЭЦГ Nm, Nt и Md: *Milium effusum*, *Stellaria holostea*, *St. nemorum*, *Ranunculus propinquus*, *Vicia sepium* и другие; в нижнем – бореальные кустарнички и бореальное мелкотравье.

В пихто-ельниках высокотравных наиболее часто встречаются буроземы грубогумусные (рис. 3). Их диагностические признаки: хорошо структурированный гумусовый горизонт; заметная прокраска профиля органическим веществом; слабая дифференциация профиля по гранулометрическому составу; незначительное увеличение тонкой механической фракции в середине профиля (с 52 до 65%); относительно высокое содержание органического вещества (3.5–5.5%); нейтральный или слабокислый $pH_{\text{водн}}$ от 5.0 до 6.2, относительно хорошее обеспечение кальцием, калием и фосфором по сравнению с другими почвами. Буроземы формируются на средне-суглинистых отложениях при залегании коренных пород на глубинах более 1.5 м. В зависимости от локальных условий буроземы могут варьировать на уровне подтипов: грубогумусные типичные, грубогумусные оподзоленные (пограничные с контурами подзолов на перегибах склонов) и глееватые (на участках склонов с затрудненным дренажом).

Формирование буроземов обусловлено устойчивым внутрипочвенным боковым стоком, что исключает застой влаги и формирование осветленного горизонта, а профиль обогащается за счет бокового подтока глинисто-гумусово-железистой

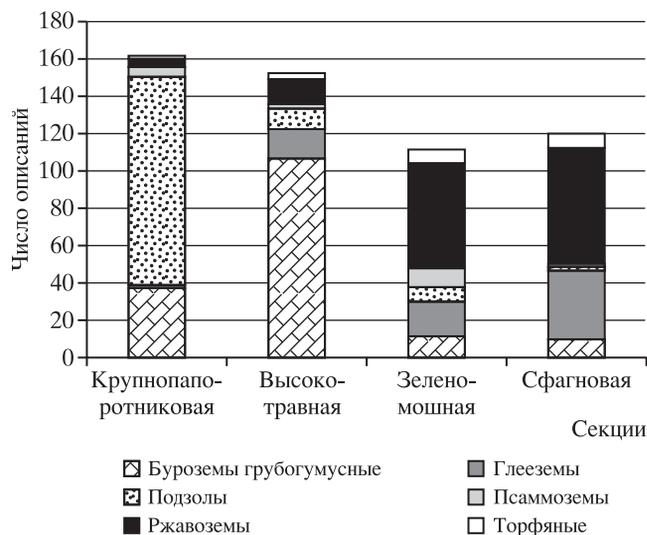


Рис. 3. Соотношение почв разных типов в растительных сообществах разных секций.

плазмы. Буроземы – наиболее благоприятная среда для развития сообществ с участием лиственных деревьев и трав, которым необходима фаза интенсивного весеннего поглощения биофильных элементов. У буроземов короче, чем у почв подзолистого ряда, период весеннего промерзания и больше элементов минерального питания за счет бокового подтока с вышележащих участков склонов.

Буроземы, как и подзолы крупнопоротниковых лесов, турбированы, что, однако, трудно диагностировать из-за маскирующей темной окраски гумусированного горизонта. Помимо буроземов, которые доминируют в почвенном покрове высокотравных лесов, здесь есть почвы разных типов. Возможно, это свидетельствует о широком экологическом диапазоне высокотравной эколого-ценотической группы, виды которой способны достаточно быстро восстановить господствующее положение в напочвенном покрове, в то время как восстановительные процессы в почвенном покрове идут медленно.

В рассматриваемой группе типов леса видовое богатство и видовая насыщенность наибольшие, в ЭЦГ-спектрах группа Нh господствует по числу видов и обилию (табл. 2, рис. 2а, 2б); значительно участие Md- и Wt – видов. Самые высокие показатели видового богатства и насыщенности отмечены в описанных ранее на прилегающих территориях приручьевых лесах. Проективное покрытие яруса D 20–40%, помимо бореальных (*Pleurozium schreberi* и др.) встречаются и гемибореальные виды (*Rhodobrium roseum* и др.).

В почвах высокотравных лесов угли не найдены. При этом в отдельных почвенных разрезах приуроченных лесов встречено до нескольких ярусов “погребенных” западин разного возраста с включениями углей [23].

Зеленомошные леса приурочены к средним и нижним частям склонов, дренированным в разной степени. Помимо относительно крупных массивов, расположенных между крупноплапоротниковыми и сфагновыми лесами (их суммарная площадь около 14% (рис. 1), есть участки лесов этой секции, расположенные в пределах крупного массива сфагновых лесов и не отраженные на карте-схеме в связи с малыми размерами.

Сомкнутость крон 0.4–0.6. В древостое преобладают ель и пихта, значительно меньше березы, кедр единичен. Максимальный возраст ели 235 лет, а пихты – 185 лет. Проективное покрытие кустарникового яруса 20–30%. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 70–90%, подъярусы не выражены, доминируют две ЭЦГ: Br_k (*Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*) и Br_m (*Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Avenella flexuosa*, *Oxalis acetosella*). По доле видов этих двух ЭЦГ леса этой секции разделены на две подсекции: кустарничково-зеленомошные и бореально-мелкотравно-зеленомошные. К первой отнесены сообщества, где виды ЭЦГ Br_k доминируют и на фоновых участках, и на валеже, ко второй – сообщества, где на фоновых участках доминируют виды ЭЦГ Br_m, а виды ЭЦГ Br_k приурочены преимущественно к валежу и пристволовым повышениям. Крайний вариант сообществ первой группы – чернично-зеленомошные леса на сухих дренированных верхних частях склонов, видовое богатство и насыщенность их очень мала, абсолютный доминант *Vaccinium myrtillus*.

Проективное покрытие яруса D 70–90%. Практически во всех описаниях отмечено присутствие и высокое обилие *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, на некоторых площадках доминируют *Ptilium crista-castrensis* или *Polytrichum commune*.

Помимо сообществ этих двух групп, описаны такие, которые занимают переходное положение между сообществами зеленомошной и сфагновой секций. В них, помимо видов ЭЦГ Br_k и Br_m, появляются виды ЭЦГ Olg (*Carex globularis*, *Rubus chamaemorus* и др.) и в моховом ярусе встречаются как бореальные зеленые, так и сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*, *S. fallax*).

В почвенном покрове зеленомошных лесов преобладают железо-метаморфические почвы – ржавоземы (рис. 3). Их можно рассматривать как переходный таксон от переувлажненных подзолов (подзолов профилно-глееватых) к глеевым почвам. В связи с расположением, как правило, на менее дренированных позициях склонов, почвы испытывают периодическое воздействие восстановительных условий по всему профилю, роль вертикальной миграции растворов снижена и дифференциация минеральных горизонтов профиля по железу и органическому веществу практически отсутствует. Окраска профиля неравномерная мраморовидная, что отражает локальные зоны перераспределения восстановленных и окисленных форм железа. Механический состав ржавоземов преимущественно средне- и тяжелосуглинистый, значения рН_{водн} в подстилке 3.8 – 4.6. В зеленомошных лесах, наряду с доминирующими ржавоземами, описаны глееземы (торфяно-глееземы типичные и глееземы перегойные), а также буроземы и некоторые другие почвы. Это разнообразие требует дополнительных исследований почвенного богатства и оценки динамических трендов почвенных процессов.

В большинстве почвенных разрезов пластинчатые угли встречены в виде слоя на границе подстилки и минерального горизонта, мощность слоя углей иногда достигает нескольких сантиметров. Мелкие пластинчатые и окатанные угли встречены также в горизонте E и в материале отсыпки вывалов [23].

Сфагновые леса доминируют по площади (суммарно – более 40%) и приурочены к нижним частям плохо дренированных склонов (рис. 1). Сомкнутость яруса A 0.3–0.5. В древостое доминирует ель, значительно меньше березы и пихты, единично встречается кедр. Максимальный возраст ели 216 лет, а пихты – 125 лет. Условия для развития пихты здесь неблагоприятные, поэтому она редко встречается в составе древостоя при постоянном присутствии в подросте, часто принимает стланиковую форму роста. Проективное покрытие кустарникового яруса 10–40%; доминирует рябина, иногда встречается можжевельник. Проективное покрытие яруса C 20–60%, яруса D – 90–95%. Наиболее существенные отличия сфагновых лесов: ярко выраженное доминирование сфагновых мхов (*Sphagnum fallax*, *S. magellanicum*, *S. girgensohnii*) в фоновых микросайтах (междкронных и по большей части в подкronных пространствах) и в целом в напочвенном покрове, резкое различие в проективном покрытии и видовом богатстве сосудистых растений: на фоно-

вых участках эти показатели очень низкие, а на валеже – более высокие; существенные различия в составе и доминировании сосудистых растений, которые позволили выделить внутри секции две подсекции.

В сообществах долгомошно-сфагновой подсекции на валеже доминируют виды ЭЦГ Br_k и Br_m, что сближает их с сообществами чернично-зеленомошной секции, особенно при значительном развитии покрова из бореальных зеленых мхов, в первую очередь *Pleurozium schreberi*. В сообществах травяно-сфагновой подсекции, помимо бореальных кустарничков и мелкотравья, встречаются виды высокотравной, луговоопушечной и нитрофильной групп, такие как *Veratrum lobelianum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Comarum palustre*, *Crepis paludosa* и др.

Сфагновые леса – наиболее гидроморфная группа типов леса, в связи с чем в почвах преобладают условия длительного или постоянного переувлажнения. Здесь так же, как и в пихто-ельниках зеленомошных, преобладают ржавоземы с мощной оторфованной подстилкой, но доля глееземов значительно больше (рис. 3). Ведущие почвенные процессы: образование торфяного горизонта мощностью от 10 до 25 см и выше, гомогенезация и пептизация минеральной массы в преимущественно восстановительных условиях. Для глееземов характерен преимущественно тяжелосуглинистый механический состав и значения $pH_{\text{водн}}$ в подстилке от 3.5 до 4.0.

Таким образом, сопряженные исследования растительности и почв выявили отсутствие однозначного соответствия между группами типов леса и типами почв, в то же время для крупнопоротниковых и высокотравных лесов достаточно четко выделяется доминирующий тип почв. В сфагновых лесах содоминируют почвы двух типов: глееземы и ржавоземы; в зеленомошных преобладают ржавоземы, при этом велико разнообразие почв всех остальных типов. Наличие разных типов почв в одних и тех же группах типов леса может свидетельствовать о одновременности динамических процессов в растительности и почвах после пирогенных нарушений или о специфике экотопических условий, что требует дополнительных исследований.

Состояние древесной синузии исследованной территории. В древесном ярусе всех изучаемых лесов постоянно встречаются 4 вида: ель сибирская (*Picea abies*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), кедр сибирский (*Pinus sibirica*) и береза пушистая (*Betula pubescence*). В высокотравных и крупнопоротниковых лесах единично встре-

чается рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*). Однако соотношения этих видов различны в разных группах типов леса, приуроченных к разным элементарным ландшафтам. Так, доля пихты в древостое постепенно уменьшается от автоморфных (крупнопоротниковые леса) и транзитных с проточным увлажнением (высокотравные леса) к аккумулятивным ландшафтам с застойным увлажнением (сфагновые леса), в которых ее доля минимальна. Древесный ярус в целом неравномерен как по сомкнутости, так и по структуре. Распределение деревьев групповое, полнота древесного полога различна. Наибольшая плотность деревьев в сфагновых и зеленомошных лесах, а наименьшая – в крупнопоротниковых и высокотравных (табл. 1).

В целом древостой характеризуется вертикальной сомкнутостью и отсутствием четких ярусов, что значительно затрудняет использование стандартных методик и таблиц [1, 13] для определения таксационных показателей.

В большинстве сообществ ценопопуляции пихты и ели абсолютно-разновозрастные и представлены шестью-семью классами возраста (1 класс 40 лет). Это свидетельствует об устойчивом обороте поколений (табл. 1). Определить точный возраст кедрового ствола невозможно из-за ствольной гнили, однако можно предположить, что в большинстве типов леса преобладает кедр одного-двух старших поколений и единично могут встречаться более молодые особи. Подобное соотношение свидетельствует о неустойчивом обороте поколений.

Онтогенетические спектры пихты и ели нормальные с высокой плотностью во всех исследованных лесах. В сообществах, относящихся к разным секциям, эти виды представлены в древостое особями v1–g3 – онтогенетических состояний, и только в сфагновых лесах нет особей пихты старше g1. Ценопопуляции березы чаще всего имеют спектр, близкий к нормальному, но с разной плотностью.

В качестве примера приведены онтогенетические спектры четырех видов деревьев в наиболее контрастных по экотопическим условиям сообществах, относящихся к крупнопоротниковой и сфагновой секциям (табл. 3). Различия здесь проявляются как в разной плотности особей на 1 га, так и в типах спектров. Спектры ели и пихты в елово-пихтарнике крупнопоротниковом полночленные, в то время как в ельнике хвощово-сфагновом у ели отсутствуют g3-, а у пихты – g3- и g2-особи. Наиболее неустойчиво состояние ценопопуляций кедров. В первом случае в ценопо-

Таблица 3. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев разных видов в сообществах разных секций (абс. число особей на 1 га)

Онтогенетическое состояние*	Крупнопорошниковая секция				Сфагновая секция			
	Елово-пихтарник крупнопорошниковый				Ельник хвощево-сфагновый			
	Ель	Пихта	Кедр	Береза	Ель	Пихта	Кедр	Береза
v1	59	88	1	6	164	272	12	4
v2	115	131	–	21	244	140	–	32
g1	82	116	–	6	272	20	–	60
g2	35	102	3	1	116	–	4	60
g3	27	51	12	–	–	–	4	28
Всего на 1 га	318	488	16	34	796	432	20	184

* Примечание. В перечет включены все деревья с $D_{1.3 м} > 2$ см. Виргинильные: v1 – первой подгруппы, v2 – второй подгруппы; генеративные: g1 – молодые, g2 – средневозрастные, g3 – старые.

Таблица 4. Фитомасса напочвенного покрова на микросайтах разных типов в темнохвойных лесах, г 1 м⁻², а.с.в.

Микросайты	Тип леса			
	1 (15)	2 (15)	3 (18)	4 (62)
Межкروновые участки	204.9/143.3	259.9/54.4	1134.7/3.5	544.5/12.8
Подкroновые участки	<i>Picea abies</i> 180.9/126.7	188.8/85.5	582.0/14.2	374.3/1.7
	<i>Abies sibirica</i> 327.5/104.4	185.5/78.3	755.5/25.0	220.3/7.0
	<i>Pinus sibirica</i>		1126.4/12.2	
Пристволовые повышения				153.6/61.7
Яма	1 стадия			92.8/0.6
	2 стадия			88.9/36.8
	3 стадия			182.0/20.9
Бугор	1 стадия			283.2/24.1
	2 стадия			120.1/89.5
	3 стадия			151.54/ 197.7
Валеж	1 стадия	52.4/ 188.2	25/ 256.1	35.9/ 343.5
	2 стадия	242.1/165.7	128.2/ 170.7	545.8/83.4
	3 стадия			72.2/ 219.9
	4 стадия			107.3/ 192.1
				249.5/27.9

Примечание. Тип леса: 1 – пихто-ельник кустарничково-зеленомошный, 2 – ельник бореально-мелкотравно-зеленомошный, 3 – елово-пихтарник крупнопорошниковый, 4 – елово-пихтарник бореально-высокотравный. В скобках указано количество исследованных монолитов. В числителе – фитомасса сосудистых растений, в знаменателе – фитомасса мхов. Жирным шрифтом выделены микросайты, где фитомасса бореальных зеленых мхов больше фитомассы сосудистых растений.

пуляции есть только g2 и g3, подрост практически отсутствует, т.е. ценопопуляция регрессивная. Во втором отсутствуют v2- и g1-особи, наиболее значимые для формирования полночленных ценопопуляций, что свидетельствует о неустойчивом потоке поколений. Эти данные определяют необходимость дальнейших исследований ценопопуляций кедра и выяснения причин их неполночленности.

Микромозаичная организация экосистем формируется в процессе жизни и смерти деревьев [3, 6, 15, 16]. Наиболее полный набор микросай-

тов (табл. 4, рис. 4а, 4б) характерен для высокотравных лесов [7, 8]. Сопоставление видовой насыщенности микросайтов разных типов и доли в них ЭЦГ разных видов в высокотравных лесах позволяет понять причины наибольшего видового богатства и видовой насыщенности этих лесов в целом: постоянное появление и развитие микросайтов разных типов, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Наиболее четко изменения видовой насыщенности и структуры ЭЦГ заметны при сравнении валежин разных стадий разложения (рис. 4а, 4б).

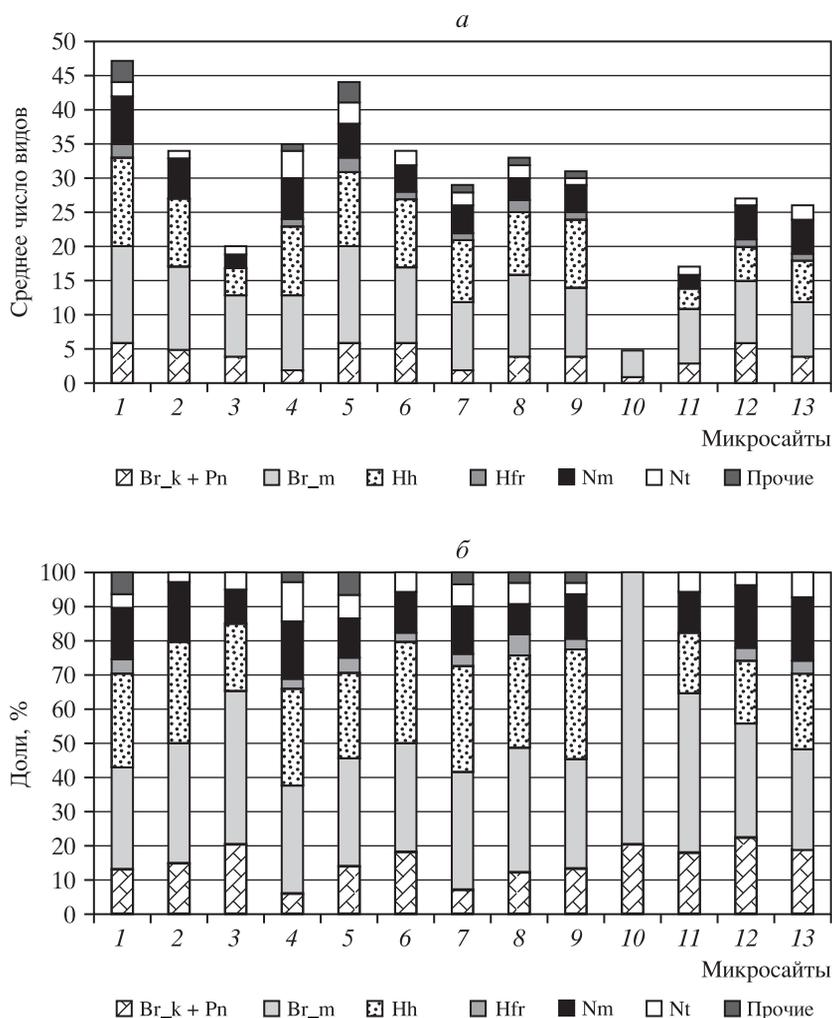


Рис. 4. Среднее число (а) и доля (б) видов разных эколого-ценотических групп в микросайтах разных типов, описанных в высокоотравных лесах: 1 – межкروновое пространство, 2 – подкroновое пространство, 3 – пристволовое повышение, 4–6 – ямы 1–3 стадий преобразования, 7–9 – бугры 1–3 стадий преобразования, 10–13 – валежины 1–4 стадий преобразования. Обозначения ЭЦГ см. в тексте.

Определение фитомассы напочвенного покрова в микросайтах основных типов (табл. 3) выявило существенное внутриэкосистемное разнообразие этого показателя и позволило оценить вклад микросайтов разных типов в фитомассу напочвенного покрова на основе учета их доли в общей площади исследованной территории экосистемы [8].

Существование в пределах одной экосистемы в микросайтах разных типов экологически различных видов, например, бореальных кустарничков и неморальных трав, в значительной степени определяется особенностями их температурного режима и почвенного богатства. Определение динамики температур в течение года на постоянных пробных площадях выявило следующие особенности (табл. 5): диапазон среднемесячных температур воздуха на высоте 2 м над уровнем поверхности составляет около 36°, в то время как тот же

показатель на поверхности почвы в межкroновом пространстве около 11°. Наиболее контрастные условия обитания на валеже и в меньшей степени – на бугре, причем отрицательные температуры на валеже и буграх отмечены в апреле, когда на высоте 2 м температура уже положительная. В то же время в ямах и межкroновых пространствах условия менее контрастны. Как показано ранее [7], именно на валеже первых стадий разложения в высокоотравных лесах господствуют бореальные зеленые мхи и кустарнички, более толерантные к контрастным температурным условиям, чем виды других ЭЦГ.

Определение химических показателей почв в микросайтах разных типов выявило их существенные различия (табл. 6). Так, значение рН в подстилочных горизонтах микросайтов высокоотравных групп типов леса в целом выше, чем в

Таблица 5. Среднемесячная температура различных микросайтов в елово-пихтарнике крупнопоротниковом

Месяц	Температура, °С				
	на глубине 1–2 см				на высоте 2 м
	бугор	валеж	яма	межкрупное пространство	
I	-1.17±0.03	-3.77±0.03	0.57±0.01	0.61±0.39	-21±0.01
II	-1.96±0.09	-4.46±0.07	0.25±0.00	0.26±0.56	-20.45±0.00
III	-0.68±0.02	-2.77±0.07	0.25±0.00	0.25±0.34	-8.06±0.00
IV	-0.47±0.01	-0.86±0.03	0.25±0.00	0.09±0.32	1.51±0.01
V	1.12±0.12	0.82±0.14	1.51±0.12	1.12±0.46	6.56±0.10
VI	7.27±0.31	8.79±0.28	7.58±0.21	6.53±0.45	10.72±0.19
VII	10.74±0.2	12.71±0.25	10.98±0.16	10.09±0.64	14.83±0.08
VIII	9.71±0.14	10.77±0.21	9.77±0.12	9.17±0.38	11.35±0.07
IX	7.44±0.16	7.33±0.24	7.59±0.14	7.21±0.36	7.65±0.11
X	2.24±0.15	0.77±0.15	2.84±0.11	3.1±0.26	-1.2±0.10
XI	-2.06±0.12	-2.15±0.09	1.14±0.02	1.38±0.39	-8.67±0.02
XII	-2.65±0.06	-3.1±0.09	0.83±0.01	0.88±0.71	-22.56±0.01

Таблица 6. Некоторые химические показатели почв микросайтов высокотравной и крупнопоротниковой секций

Тип леса	Микросайты	Горизонт	pH _{водн} ед.	NH ₄ , мг 100 ⁻¹ г	NO ₃ , мг 100 ⁻¹ г	Фосфор P ₂ O ₅		Общий углерод и азот, %		
						Подвижный мг 100 ⁻¹ г почвы	Общий, %	C	N	C/N
Елово-пихтарник нитрофильно- высокотравный	МК	1	5.06	0.66	3.54	7.22	0.18	34.8	1.88	18.51
	МК	2	4.74	1.03	0.66	6.78	0.97	3.34	0.24	–
	Я2	1	4.90	–	–	27.3	–	–	–	–
	Б2	1	4.53	–	–	24.7	–	–	–	–
	В1	1	4.36	–	–	22.4	–	52.49	1.37	38.31
	В2	1	4.99	–	–	41.1	–	50.96	2.28	22.35
	В3	1	4.76	–	–	17.8	–	51.39	2.21	23.25
Елово-пихтарник крупнопорот- никовый	МК	1	4.40	1.04	0.51	11.0	0.18	39.8	1.88	21.17
	МК	2	3.89	0.16	0.00	0.35	0.08	1.87	0.14	–
	Я2	1	3.94	0.90	0.46	10.5	0.08	51.6	3.23	15.98
	Я2	2	3.96	0.13	0.02	1.22	0.04	0.19	0.11	–
	Б2	1	3.71	0.96	0.28	13.9	0.12	48.7	1.75	27.82
	Б2	2	4.54	0.19	0.00	1.32	0.07	0.05	0.12	–
	В1	1	4.12	1.03	0.67	6.21	0.15	56.4	1.85	30.48
	В2	1	4.12	1.02	1.04	15.0	0.14	56.6	1.84	30.76
В3	1	4.21	1.05	1.07	14.0	0.14	57.26	2.48	23.08	

Микросайты: МК – межкрупные участки, Я – яма, Б – бугор, В – валеж, 1–3 стадии преобразования горизонтов.

Горизонты: 1 – подстилка (L+F), 2 – верхний минеральный горизонт (0–5 см).

Для pH приведены средневзвешенные данные по 3 повторностям.

крупнопоротниковых. При сравнении высокотравных и крупнопоротниковых пихто-ельников хорошо видно, что зольность подстилок на межкрупных участках под высокотравными лесами значительно выше (ниже содержание

углерода), при этом относительная доля общего азота практически одинакова, что в целом приводит к более низким значениям индекса C/N для высокотравного участка и, следовательно, больше долей общего азота на единицу углерода. По

содержанию форм подвижного азота (в первую очередь, нитратного) подстилки высокотравных пихто-ельников также значительно богаче и содержат до 3.5 мг нитратов на 100 г почвы, в то время как в подстилках крупнопоротниковых пихто-ельников содержание нитратного азота едва достигает 0.5 мг 100⁻¹ г. Содержание нитратного азота также показывает элементарные миграционные процессы, происходящие в микросайтах. Нитратов больше в ямах ветровально-почвенного комплекса по сравнению с буграми за счет смыва. Вероятно, вместе с нитратами происходит миграция других элементов в виде водных растворов и в первую очередь щелочных и щелочноземельных элементов (калий, кальций и др.), которые также перемещаются в понижения, создавая локусы биохимической неоднородности. Заращение валежа и трансформация древесины во времени также имеет некоторые особенности: рН подстилок валежа практически не изменяется, отмечено постепенное накопление биофильных химических соединений, таких как подвижные соединения фосфора и нитраты; при практически константном содержании углерода увеличивается общее содержание азота, что снижает величину соотношения C/N.

Заключение. Первые результаты исследований растительного покрова, почв экосистем и катенных комплексов, а также микросайтной организации экосистем показали, что во всех исследованных лесах есть следы предшествующих давних нарушений. Они проявляются в неполноценности древесной синузии, отсутствии устойчивого оборота поколений в ценопопуляциях кедра и пихты, а также в малом видовом разнообразии и неполноценной структуре микросайтов всех исследованных лесов, за исключением высокотравных. Определения следов предшествующих нарушений в почве (угли в разных почвенных горизонтах, отсутствие педотурбаций и др.) на протяжении большей части катен позволяют предположить наличие мощных пирогенных воздействий. Возможно, что эти воздействия привели к существенному изменению гидрологического режима: формированию огромных массивов оглееных почв под сфагновыми и отчасти зеленомошными лесами. Вероятно, вследствие этих преобразований нарушены естественные процессы восстановительных сукцессий, и анализируемые экосистемы и их совокупности находятся в квазистационарном состоянии. В то же время исследованные леса по уровню структурного и таксономического разнообразия уникальны для территории Европейской России, что определяет необходимость их дальнейших разносторонних исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анучин Н.Д.* Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 552 с.
2. *Бовкунов А.Д., Семиколенных А.А., Алейников А.А., Ухтомский В.Г.* Основные типы почв темнохвойных лесов нижнего участка бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. Вып. 16. С. 23–31.
3. *Васенев И.И., Таргульян В.О.* Ветровал и таежное почвообразование: Режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий. М.: Наука, 1995. 247 с.
4. *Варсановьева В.А.* Геоморфологические наблюдения на Северном Урале // Изв. Геогр. об-ва. 1932. Т. 64. Вып. 2–3. С. 105–171.
5. *Воронин А.Д.* Основы физики почв: Учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 244 с.
6. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
7. *Запрудина М.В.* Фитомасса травяно-кустарничкового и мохового ярусов темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Изв. Самарского НЦ РАН. Т. 12. № 1 (3), 2010. С. 876–879.
8. *Запрудина М.В., Смирнов В.Э.* Микромозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова высокотравных пихто-ельников с кедром нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. Вып. 16. С. 60–68.
9. *Заугольнова Л.Б.* Типологическое разнообразие лесной растительности // Мониторинг биологического разнообразия лесов России / Отв. ред. Исаев А.С. М.: Наука, 2008. С. 174–179.
10. *Заугольнова Л.Б., Морозова О.В.* Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. 2006. № 1. С. 34–48.
11. *Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Флора мхов средней части Европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. 1. 2003. С. 1–608. Т. 2. 2004. С. 609–960.
12. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
13. *Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П.* Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб.: Наука, 1995. 256 с.
14. Лесотаксационный справочник для Северо-Востока европейской части СССР / Сост. Войнов Г.С. Архангельск: АИЛиЛХ, 1986. 357 с.
15. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Заугольновой Л.Б., Браславской Т.Ю. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.

16. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. М.: Научный мир, 2000. 185 с.
17. *Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах Л.: Наука, 1968. 145 с.
18. *Розанов Б.Г.* Морфология почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 433 с.
19. *Смирнов Н.С.* Основные типы темнохвойных лесов бассейна р. Б. Порожня (Печоро-Ильчский заповедник) // Изв. Самарского НЦ РАН. 2010. Т. 12 (33). № 1 (3). С. 892–896.
20. *Смирнов Н.С., Браславская Т.Ю.* Растительность темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. Вып. 16. С. 149–156.
21. *Смирнова О.В.* Теоретические основы, система методов и программ стационарных экологических исследований в таежных лесах Урала // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. Вып. 16. С. 157–162.
22. *Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи совр. биологии. 2006. № 1. С. 26–48.
23. *Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов южной части Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. 2007. Т. 15. С. 38–52.
24. Теория и практика химического анализа почв. Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
25. *Фирсова В.П., Дедков В.С.* Почвы высоких широт горного Урала. Свердловск: Изд. УНЦ АН СССР, 1983. 91 с.
26. *Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В.* Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника “Калужские засеки”) // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 2002. Т. 107. № 1. С. 40–48.
27. Ценофонд лесов Европейской России. <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>
28. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
29. Эколого-ценотические группы растений / Ценофонд лесов Европейской России. <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecogroup.html>

Spatial Heterogeneity of the Soil-Plant Cover in Dark Coniferous Forests of the Pechoro-Ilychskii Reserve

**O. V. Smirnova, A. A. Aleinikov, A. A. Semikolennykh, A. D. Bovkunov,
M. V. Zaprudina, N. S. Smirnov**

The first results of research in middle taiga forest of the upper Pechora River basin (Pechoro-Ilychskii Reserve) are presented. The confinement of forest type groups to the definite landscape types was revealed, their taxonomic structural diversity and a range of soil kinds were found. Tree species and coenopopulations of species-edificators are characterized. Typology of microsites was elaborated. The annual dynamics of the microsite temperature regime was revealed, the taxonomic structural diversity was assessed, and the phytomass of the ground cover and chemical indices of the soils characteristic of different microsites were determined.