
ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*2:582.475:581.52

**РАЗНООБРАЗИЕ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ В СВЯЗИ
С УСЛОВИЯМИ МЕСТООБИТАНИЙ**

© 2013 г. Н. Н. Пологова, Н. А. Чернова, Н. В. Климова, А. Г. Дюкарев

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН

634021 Томск, пр. Академический, 10/3

E-mail: pologova@imces.ru

Поступила в редакцию 15.05.2012 г.

Приведены результаты исследования среднетаежных лесов на Кетско-Чулымском междуречье Томской обл. На основе сопоставления спектров эколого-ценотических групп напочвенного покрова выполнена типизация спелых насаждений со сложным составом древесного яруса. Установление дискретности сообществ кедрово-темнохвойных лесов достигалось путем анализа их ординаций по факторам увлажнения и богатства по шкалам Л.Г. Раменского. Приводятся данные по соотношению, запасам пород (кедра, пихты, ели и сосны) в экотопах, различающихся влажностью и гранулометрическим составом почв.

Кедровые леса Западной Сибири, ординация типов леса, поверхностные отложения, эколого-ценотические группы, состав древостоев.

Кедровые леса Западной Сибири, занимающие около 15–20% лесопокрытой площади, на этапах восстановительно-возрастной динамики образуют насаждения с участием разных пород (березы, осины, пихты и ели) [10, 21, 22]. Установлены стадии, или периоды и фазы динамики кедровых сообществ [10, 20, 22], в общих чертах включающие: формирование подроста под пологом пионерных древостоев лиственных пород, замещение их темнохвойными через 140–160 лет после пожара с сохранением в последующих фазах развития деревьев первой генерации кедра. Разнообразие продуктивности, структуры и породного состава лесообразователей и особенностей их изменения во времени обусловлены комплексом природных условий. В подзонах средней и южной тайги Западной Сибири (в полосе экологического оптимума кедра) формируются сложные многовидовые сообщества – пихтово-елово-кедровые с примесью березы пушистой и повислой; на богатых и влажных почвах отмечается присутствие осины и пихты, в словиях более сухого и континентального климата – лиственницы; также широко распространены сосново-кедровые насаждения [21].

В настоящей работе взаимосвязи состава спелых кедровых насаждений с эдафическими условиями рассматриваются на примере модель-

ной территории – Кеть-Чулымского междуречья в пределах Томской обл. Разнообразие экотопов здесь связано с чередованием грив и заболоченных понижений, сменой в пространстве почвообразующих пород. Соответственно формируется пространственно-мозаичная структура насаждений с различным соотношением как доминантов, так и эколого-ценотических групп видов напочвенного покрова. Установление дискретности сообществ кедрово-темнохвойных лесов (в стадии спелых и старовозрастных насаждений) достигалось путем анализа их ординаций в отношении факторов увлажнения и богатства по шкалам Л.Г. Раменского.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в междуречье Кеть-Чулым-Улуул на 27 пробных площадях, заложенных в массивах спелых и перестойных лесов (рис. 1). Выбор объектов основан на анализе ландшафтной структуры, почвенного покрова, болот, растительности междуречья и лесотаксационных материалов [15, 16]. Согласно ботанико-географическому и почвенному делению Западно-Сибирской равнины [4, 8, 9, 23], граница между южной и средней тайгой проводится

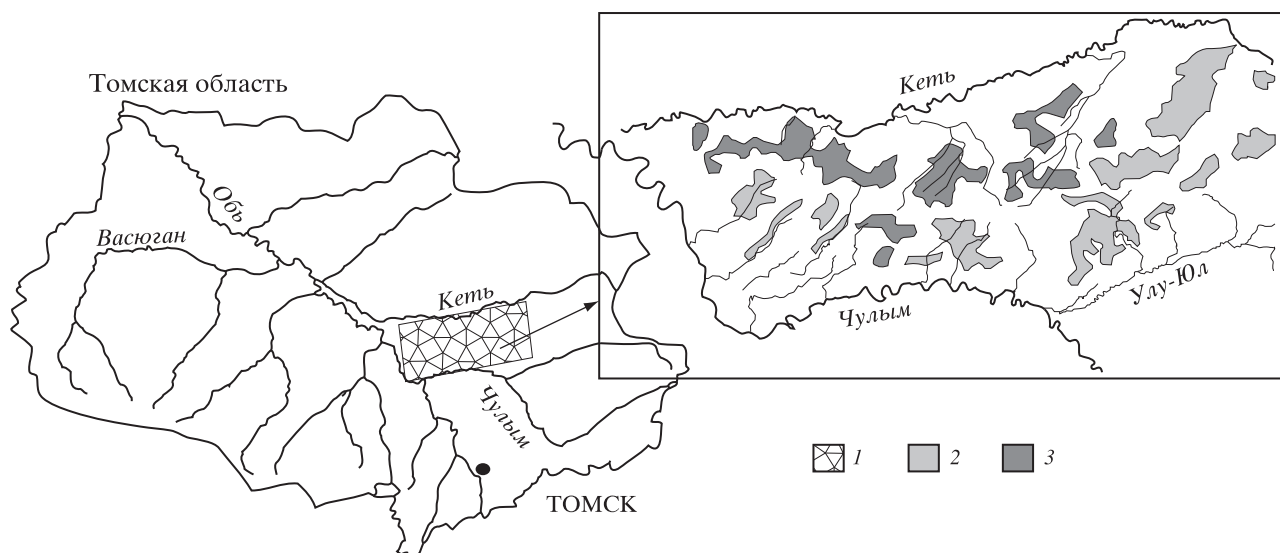


Рис. 1. Объекты исследования на Кеть-Чулым-Улулюльском междуречье Томской обл.: 1 – расположение района, 2 – контуры кедровых массивов, 3 – контуры кедровых массивов, в которых размещались пробные площади.

примерно по р. Кеть, и исследованную территорию относят к южной тайге. Поскольку междуречье является частью древней озерно-аллювиальной равнины, сложенной водно-ледниковыми отложениями, то слоистость и бедность материнских пород служит причиной заболачивания ландшафтов и сохранения их более северного облика при переходе от одной зоны к другой [5]. Поэтому при детальном ботанико-географическом районировании на левобережье р. Кети до р. Улу-Юл выделен Кетский сосново-кедровый район, характеризующийся как южная окраина подзоны средней тайги с разнокачественной структурой почвенно-растительного покрова [2]. Здесь наибольшие площади принадлежат мелкотравно-гилокомиевой пихтово-кедровой тайге, а в особо благоприятных эдафических условиях на склоновых участках солнечной экспозиции изредка формируются осочковые пихтарники с кедром. В лесохозяйственном районировании [3, 13], почвенно-географическом и природно-ресурсном районировании Томской обл. [6] территорию Кеть-Чулым-Улулюльского междуречья относят к средней тайге, а в лесоводственных работах эти группы типов леса описываются как среднетаежные [17]. Таким образом, в растительном покрове исследованного нами междуречья кедрово-темнохвойные леса на слоистых супесчано-суглинистых, реже суглинистых отложениях чередуются с сосновыми лесами на песках, а также со сфагновыми болотами. К настоящему времени на междуречье наряду с лиственными лесами начальных послепожарных стадий и сукцессий после вырубок сохранились

крупные массивы спелых и перестойных кедровых насаждений.

На пробных площадях размером 0,35–0,5 га установлены основные таксационные показатели древостоев, проведена оценка их запасов. Определение возраста деревьев разных пород выполнено выборочно с использованием возрастного бурава. В каждом из сообществ, а также при рекогносцировочных исследованиях проведены геоботанические описания (всего 107) на площадках размером 25 × 25 м, заложены почвенные разрезы. Все пробные площади характеризуют спелые и перестойные леса со средним возрастом деревьев первого яруса: кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) – 220–360 лет, пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) – 160–220 лет и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) – 200–240 лет. Все насаждения относятся к условно-разновозрастным, с постоянным присутствием берез повислой (*Betula pendula* Roth) и пушистой (*B. pubescens* Ehrh.). В процессе перечетов отмечались деревья второго яруса, состоящие из тонкомера.

Почвы. По характеру рельефа, составу отложений на территории выделяются ландшафты древней равнины с преимущественно суглинистыми и двучленными суглинисто-глинистыми отложениями, ландшафты ложбин древнего стока и террас с песчаными и слоистыми отложениями. На литолого-геоморфологических поверхностях междуречья формируется спектр почв, типологическая принадлежность которых определяется в первую очередь сочетанием в профиле гранулометрически разных слоев: слабодерново-подзолистые

суглинистые, подзолистые легкосуглинистые и супесчаные контактно-осветленные, подзолы иллювиально-железистые, торфянисто- и торфяно-глеевые. Сочетание слоев гранулометрического состава в профиле почв определяет особенности водного режима и минерального питания, что в свою очередь отражается в варьировании состава древостоев и напочвенного покрова. В целом для экотопов установлено пять основных типов сочетаний гранулометрического состава в почвенном профиле: 1) относительно однородные суглинки (С); 2) суглинки средние и легкие, подстилаемые глинистыми отложениями (С/ТС); 3) суглинки (преимущественно легкие) и супеси, подстилаемые с глубины 60–80 см слоистыми и ортзандовыми песками (С/Сл и Суп); 4) относительно однородные песчаные отложения (Пес); 5) отдельную группу составляют местообитания на торфянисто-глеевых почвах разного гранулометрического состава с мощностью торфянистой подстилки 30–50 см (Т).

Группы типов леса. Флористический состав напочвенного покрова полидоминантных кедровых лесов в целом беден и довольно однообразен, однако важным индикационным показателем для идентификации и дифференциации лесных биогеоценозов становится количественное соотношение видов. Всего зарегистрировано 66 видов сосудистых растений и 47 видов напочвенных мхов. При типизации кедровых сообществ помимо сходства доминантов и содоминантов использовалось соотношение эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов напочвенного покрова. Такой подход соответствует эколого-ценотическому методу классификации [7]. Для сосудистых растений (включая виды подлеска, кустарничкового и травяного ярусов) приняты следующие ЭЦГ: крупнотравная, лугово-опушечная, лесные кустарнички, мелкотравная, лесная, лесо-болотная и болотно-олиготрофная. Для мохообразных приняты ЭЦГ: лесная, лесо-болотная и болотная. Эколого-ценотические спектры были составлены с учетом суммарного проективного покрытия видов отдельных ЭЦГ. Все разнообразие кедровых сообществ было объединено в четыре группы типов леса: мелкотравно-зеленомошные (МТР-ЗМ), зеленомошные (ЗМ), моховые или зеленомошно-сфагновые (ЗМ+СФ) и сфагновые застойного увлажнения (СФ). Эти группы соответствуют группам типов в системе иерархии синтаксонов, предложенной Л.Б. Заугольной [7], и хорошо соотносятся с группами типов кедровых лесов, выделенными ранее для Западной Сибири [3], а также с циклами ассоциаций в региональной эко-

лого-фитоценотической схеме для кедровой формации средней тайги [2].

Для проверки экологической однородности выделенных групп типов леса проведена ординация геоботанических описаний по шкалам Л.Г. Раменского с соавт. [19] в координатах наиболее значимых для лесных сообществ экологических факторов – увлажнения и богатства, используемая в настоящее время при исследовании растительного покрова Западной Сибири [11, 14, 18]. При ординации лесов на основании авторских геоботанических описаний учитывался полный флористический состав сообществ, отражающий среднемноголетние экологические условия и потому являющийся достаточно надежным показателем экологических параметров среды [12]. Полученные методом Л.Г. Раменского значения увлажнения и богатства одновременно использовались и как дополнительная комплексная характеристика экотопов, отражающая результат суммарного сочетания различных экологических факторов в виде экологического режима местообитания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ординация групп типов леса по экологическим градиентам Раменского. Проведенная оценка выявила довольно четкую приуроченность основных типов кедровых лесов к разным диапазонам варьирования экологических показателей (рис. 2), а почвенно-литологические свойства местообитаний позволили полнее показать региональную специфику характеризуемого типа. Все исследованные кедровые леса приурочены к двум сериям экотопов как по увлажнению (влажнолуговая и сыроруговая серии), так и по трофности (мезоолиготрофная и мезотрофная серии).

Мелкотравно-зеленомошная группа типов. Местообитания, занимаемые сообществами группы мелкотравно-зеленомошных типов леса, по экологическим условиям характеризуются наиболее высоким для исследованных лесов плодородием, в диапазоне от 5.9 до 7.6 ступеней богатства, и наименьшим увлажнением, в диапазоне от 69 до 72.8 ступеней (рис. 2). Для лесов этой группы характерны формирование многовидового подлеска из лесных и опушечных видов – рябины сибирской (*Sorbus sibirica*), шиповника иглистого (*Rosa acicularis*) и др., а также развитие довольно густого травяного покрова с проективным покрытием (ПП) 45–60%, основу которого составляет таежное мелкотравье: гимнокарпиум (*Gymnocarpium dryopteris*), майник (*Maianthemum bifolium*), линнея (*Linnaea borealis*), кисличка

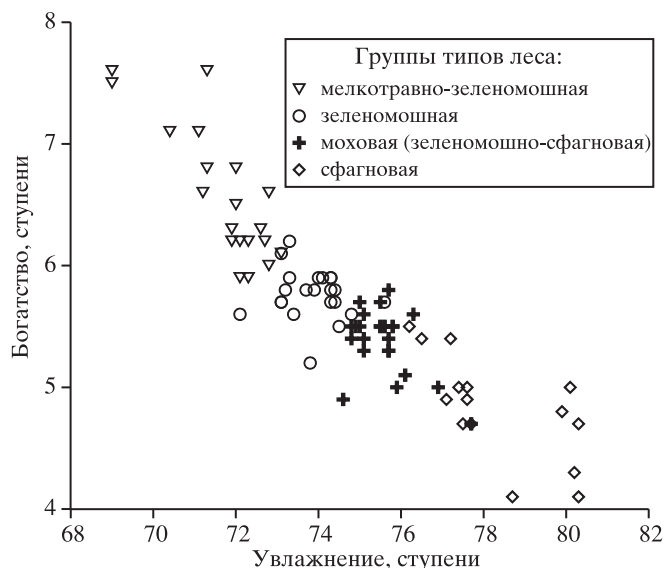


Рис. 2. Ординация групп типов леса в осях увлажнения – богатства по шкалам Л.Г. Раменского [19].

хового покрова из лесных зеленых мхов с доминированием плеврозиума Шребера (*Pleurozium schreberi*) и гилокомиума блестящего (*Hylocomium splendens*) (рис. 3). Только в этой группе встречаются виды крупнотравной ЭЦГ: борец (*Aconitum septentrionale*), недоселка (*Cacalia hastata*), василистник (*Thalictrum minus*) и др.

Сообщества сформированы на почвах различного гранулометрического состава (от суглинков до супесей), трофность которых определяет варьирование запасов и состава древостоя. Так, мелкотравно-зеленомошные темнохвойные леса на суглинистых (С), иногда двучленных отложениях характеризуются наибольшей долей участия в древостоях пихты: до 8 единиц по составу и до 7 единиц по площади сечения (таблица) и, согласно схеме [2], могут быть отнесены к гилокомиевому циклу ассоциаций пихтовой формации южной тайги как пихтарники мелкотравно-гилокомиевые. Однако на исследованном междуречье они размещены локально – по останцам древних равнин на слабодерново-подзолистых суглинистых почвах, т.е. являются островными литогенно обусловленными фрагментами ареалов южнотаежных пихтарников, что соответствует переходному подзональному расположению территории.

(*Oxalis acetosella*) и др., с постоянной примесью лугово-опушечных видов – вейника тупоколоскового (*Calamagrostis obtusata*), звездчатки Бунге (*Stellaria bungeana*), костяники (*Rubus saxatilis*), хвоща лугового (*Equisetum pratense*) и др., и мо-

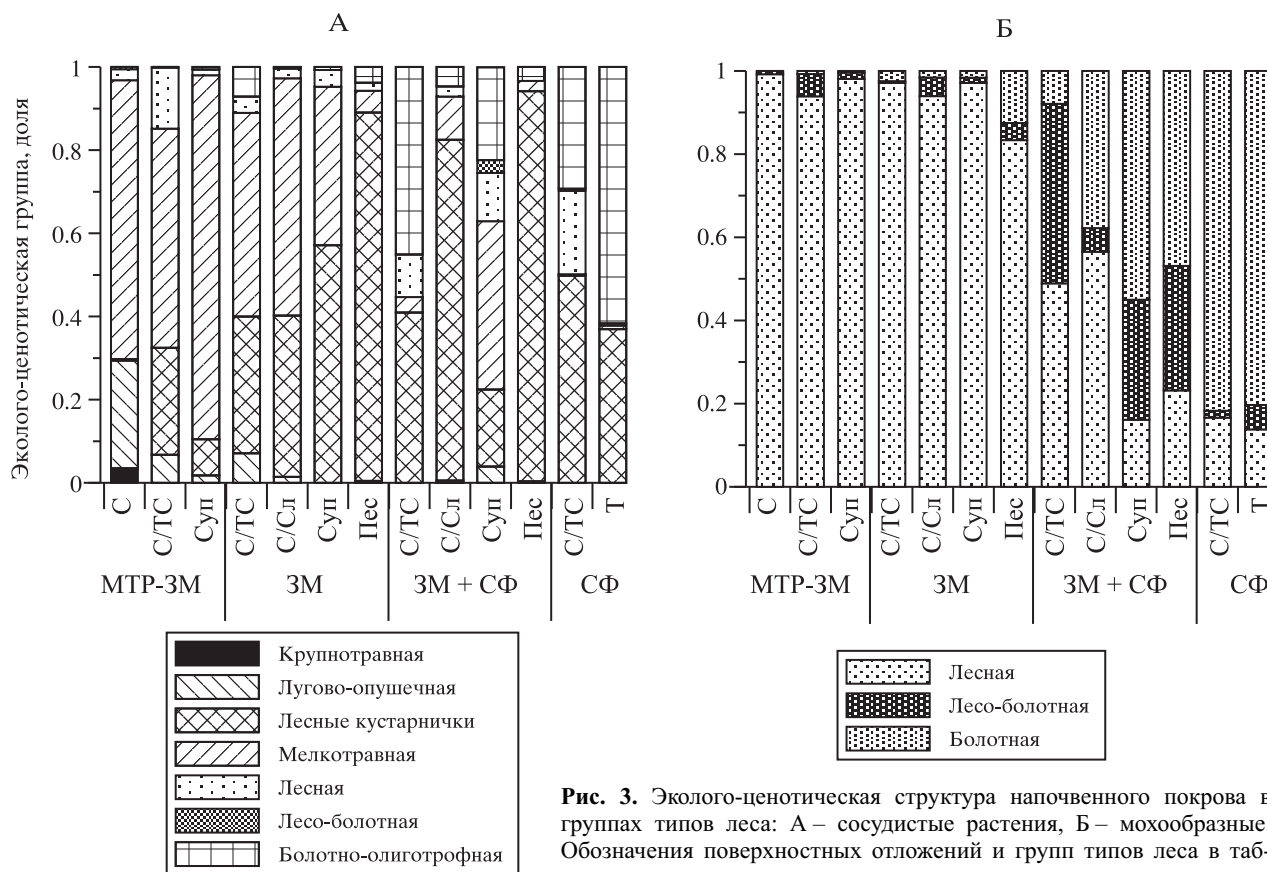


Рис. 3. Эколого-ценотическая структура напочвенного покрова в группах типов леса: А – сосудистые растения, Б – мохообразные. Обозначения поверхностных отложений и групп типов леса в таблице и тексте.

Таблица. Соотношение пород на пробных площадях исследованных экотопов по числу деревьев и по площади сечения, %

Отложения	Группа типов леса			
	МТР-ЗМ	ЗМ	ЗМ+СФ	СФ/Т
Соотношение пород по числу деревьев				
С	13К80П6Е1Б 3К74П20Е3Ос 8К81П5Е6Б	–	–	–
С/ТС	15К58П20Е6Б1Ос 22К50П18Е6Б4Ос	35К45П18Е2Б 25К64П4Е5Б2Ос	32К32П26Е10Б	47К6П27Е20Б 37К12П48Е3Б
С/Сл	13К63П19Е4Б	27К30П33Е10Б 22К45П25Е8Б	29К25П33Е12Б1С	70К8Е20Б2С 64К17Е17Б2С
Суп	21К10П50Е19Б 45К47П6Е2С 42К49П 9Е	43К23П34Е	43К16Е14Б27С	77К1П14Е8Б 79К17Е4С
Пес	–	36К14П14Е21Б15С 69К5Е1Б25С	71К3П9Е13Б4С	
Соотношение пород по площади сечения				
С	21К71П7Е1Б 4К63П28Е5Ос 2К74П4Е20Б	–	–	–
С/ТС	21К48П12Е18Б1Ос 41К23П9Е10Б17Ос	71К18П10Е1Б 61К24П1Е8Б6Ос	69К14П12Е5Б	73К2П8Е18Б 78К4П15Е3Б
С/Сл	34К33П23Е10Б	52К13П22Е13Б 59К21П16Е4Б	49К15П19Е13Б4С	90К4Е4Б2С 82К5Е12Б1С
Суп	43К8П32Е17Б 82К11П1Е6С 81К14П5Е	72К14П14Е	49К7Е12Б32С	93К1П3Е3Б 92К6Е2С
Пес	–	51К5П4Е16Б24С 64К1Е1Б34С	76К1П3Е12Б8С	

Примечание. Древесные породы: К – кедр, П – пихта, Е – ель, Б – береза, Ос – осина. Отложения: С – относительно однородные суглинки, С/ТС – суглинки средние и легкие, подстилаемые глинистыми отложениями, С/Сл – суглинки (преимущественно легкие слоистые), Суп – супеси, Пес – песчаные отложения, Т – торфянисто-глеявые почвы. Группы типов леса: МТР-ЗМ – мелкотравно-зеленомошные, ЗМ – зеленомошные, ЗМ+СФ – моховые или зеленомошно-сфагновые, СФ/Т – сфагновые застойного увлажнения.

Местообитания мелкотравно-зеленомошных лесов на двучленных (С/ТС) и слоистых суглинках (С/Сл) с подзолистыми контактно-осветленными почвами характеризуются меньшим богатством (6.2-6.8) и несколько большей увлажненностью (71-72.7). В составе древостоев снижается доля пихты (до 5.8 единиц по составу и 4.9 единиц по площади сечения). На грубозернистых отложениях – супесчаных подзолах (Суп) в составе насаждений чаще всего преобладает кедр (4.5 и 8 единиц по составу и площади сечения, соответственно). Вместе с тем, прослеживается наибольшее разнообразие состава древостоев: в качестве примеси может присутствовать пихта с достаточным количеством и запасом, варьирует доля ели и увеличивается количество березы (таблица). Местообитания лесов мелкотравно-зеленомошной группы на грубозернистых отложениях харак-

теризуются при тех же параметрах увлажненности меньшими показателями богатства, при этом реальные запасы почвенного плодородия здесь ниже. Соответственно внутри мелкотравно-зеленомошной группы типов леса по мере снижения трофности в ряду С-С/ТС-Суп выявлено уменьшение видового разнообразия напочвенного покрова (в основном за счет сокращения количества лугово-опушечных видов) и увеличение обилия лесных кустарничков (от почти полного отсутствия до формирования разреженного яруса).

Зеленомошная группа типов леса наиболее широко распространена на исследованной территории и приурочена к разным поверхностным отложениям. Группа объединяет смешанные темнохвойные древостои с развитым ярусом (ПП 25–40%) из лесных кустарничков черники (*Vaccinium*

myrtillus) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), менее развитым травяным покровом (ПП 10–55%) с преобладанием мелкотравья и почти сплошным моховым покровом (ПП 70–100%) из видов лесной ЭЦГ. По сравнению с мелкотравно-зеленомошной группой типов здесь уменьшается общее флористическое разнообразие растительных сообществ и видовая насыщенность подлеска. Эта тенденция прослеживается и в самой зеленомошной группе в ряду экотопов с нарастанием грубозернистости состава отложений (С/ТС – С/Сл – Суп) за счет снижения количества и обилия лугово-опушечных видов, а на супесях и мелко-травья.

По экологическим условиям экотопы зеленомошной группы типов леса характеризуются большим увлажнением (73.5–74.4 ступеней) и меньшим богатством в довольно узком диапазоне (5.2–5.8 ступеней). Древесный ярус в сообществах по составу сложный. На двучленных суглинках (С/ТС) содоминантом кедром по числу деревьев является пихта, в основном за счет деревьев второго яруса, поскольку по сумме площадей сечения кедр абсолютно доминирует. На слоистых суглинках (С/Сл) и супесях (Суп) в равной мере представлены кедр, пихта и ель с участием березы, но по сумме площадей сечения доминантом также является кедр.

На свежих песках (Пес) с подзолами иллювиально-железистыми глееватыми характерно появление в составе древостоев сосны (*Pinus sylvestris* L.), превышающей по площади сечения ель и пихту. В связи с понижением трофности экотопов здесь почти отсутствует травяной покров (ПП ±1%), встречаются единичные представители мелкотравья, хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) из лесной ЭЦГ. В кустарничковом ярусе из лесных видов постоянно примесь багульника (*Ledum palustre*) из болотно-олиготрофной ЭЦГ, а в моховом покрове нередко резко повышается обилие дикранума многоножкового (*Dicranum polysetum*), характерного для сухих сосновых лесов.

Моховая (зеленомошно-сфагновая) группа типов леса занимает наиболее разнообразные местообитания: как плоские слабодренлируемые гривы, так и транзитные пологие склоны к заболоченным понижениям. По экологическим условиям экотопы характеризуются наиболее широким среди исследованных групп типов леса диапазоном увлажнения (73.8–77.6), перекрывающимся на нижних пределах с диапазоном увлажнения зеленомошных лесов, но невысокими показателями богатства (4.7–5.6). Группа объединяет переходные к гидроморфным типы леса, сочетающие

признаки зеленомошных и сфагновых кедровых лесов. Основная их особенность – сложная пространственная структура напочвенного покрова, характеризующаяся разными уровнями парцеллярной мозаичности, которая сменяется комплексностью – сочетанием достаточно обширных фрагментов фитоценозов с преобладанием различных ЭЦГ в условиях выраженного микрорельефа минеральной поверхности. Эта особенность и легла в основу выделения моховой группы типов. Так, в сложении хорошо развитого мохового покрова (ПП 65–90%) лесов примерно равное участие принимают виды из лесной (плеврозиум, гилокомиум и др.), лесоболотной (сфагнум Гиргензона (*Sphagnum girgensohnii*), политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune*) и др.) и болотной ЭЦГ (сфагнумы Руссова (*Sphagnum russowii*) и узколистный (*Sph. angustifolium*) и др.). В травяном покрове постоянно присутствуют лесные виды мелкотравья и болотно-олиготрофная осока шарообразная (*Carex globularis*).

В разнообразных экотопах, занимаемых лесами моховой группы, указанные признаки могут варьировать. Так, в условиях невысокой дренированности (например, С/ТС, С/Сл на рис. 3) парцеллярная мозаичность проявляется чередованием в моховом покрове сфагновых и зеленомошных пятен, варьированием густоты травяного покрова (от несформированного с ПП 5–10% до более развитого с ПП 30–70%), пятнистым сложением кустарничкового яруса (ПП 20–40%) из черники и брусники с незначительным участием болотно-олиготрофных видов. В местообитаниях с поверхностным приточным увлажнением, где лучше выражен биогенный микрорельеф, формируется более широкий спектр ЭЦГ за счет лугово-опушечных, лесных и лесоболотных видов, а также незначительно увеличивается обилие мелкотравья. В условиях выположенного микрорельефа отмечены низкое обилие и разнообразие трав и более крупные размеры пятен зеленых и сфагновых мхов. В составе древесных пород моховой группы типов леса на двучленных (С/ТС) и легких слоистых (С/Сл) суглинках в равной степени представлены кедр, пихта и ель с участием во всех насаждениях березы. На грубозернистых отложениях как по составу, так и по сумме площадей сечения доминирует кедр, содоминантом которого на песчаных породах является сосна. В сырых местообитаниях на песках и супесях нет пихты, травяной ярус не развит, а в почти сплошном моховом покрове (ПП 90–95%) содоминируют болотные, лесоболотные и лесные виды.

Леса сфагновой группы типов занимают сырые экотопы, приуроченные к плоским заболочен-

ным гривам центров междуречий на двучленных суглинках, приболотным склонам и неоформленным истокам широких ложбин с разнообразными по гранулометрическому составу почвами. Избыточному поверхностному увлажнению на современном этапе способствует заторфовывание мелких и временных водотоков и снижение их дренирующей способности. Посадки сформированы кедром с небольшим участием березы и ели на торфянисто-перегнойно-поверхностно-глеевых почвах. По экологическим условиям экотопы лесов сфагновой группы характеризуются высокой влажностью и наименьшим богатством с достаточно широким диапазоном показателей (76.9–80.0 и 4.3–5.0 ступеней, соответственно). В сфагновой группе типов варьирует проективное покрытие кустарничкового яруса (от полного отсутствия до хорошо развитого) из лесных видов (преимущественно черники) с примесью болотно-олиготрофных (в основном багульника). В разреженном травяном покрове преобладает осока шаропадная (болотно-олиготрофная ЭЦГ) с участием хвоща лесного (лесная ЭЦГ) и представителей мелкотравья. Почти сплошной моховой покров (ПП 80–100%) образован олиготрофными болотными сфагнумами с незначительным участием лесоболотных и лесных видов. В местообитаниях с хорошо развитой оторфованной подстилкой (Т), для которых свойственен застойный режим увлажнения, напочвенный покров

практически равномерный, отсутствует подлесок (единичные особи в отдельных описаниях), резко снижается разнообразие и обилие видов мелкотравья, а в моховом покрове доминирует сфагнум узколистный. На суглинисто/тяжелосуглинистых почвах (С/ТС) чуть большая трофность и несколько меньшее увлажнение обусловили присутствие в составе фитоценозов в малом обилии шиповника иглистого, рябины (лугово-опушечная и лесная ЭЦГ, соответственно), а в моховом покрове доминирование сфагнума Руссова.

Запасы древесины. В лесах мелкотравно-зеленомошной и зеленомошной групп общий запас древесины составляет в среднем 340–360 м³ га⁻¹, варьируя по составу на разных отложениях (рис. 4). Объем древесины пихты на однородных суглинках составляет 263 м³ га⁻¹ и вдвое снижается на легких и слоистых суглинках (133 м³ га⁻¹). На супесях в таких лесах доля пихты снижается до 10% от общего запаса древостоев (42 м³ га⁻¹), а доминирование по запасу и по составу переходит к кедр. Для локальных участков на богатых дренированных супесях Нибегинской ложбины стока установлены запасы древесины в 423–490 м³ га⁻¹ за счет высокой доли кедра. В таких местообитаниях, как правило, сочетающихся с влажными типами леса на пониженных элементах рельефа, создаются оптимальные условия водно-воздушного режима в почвах. Следует отметить, что по таксационным материалам

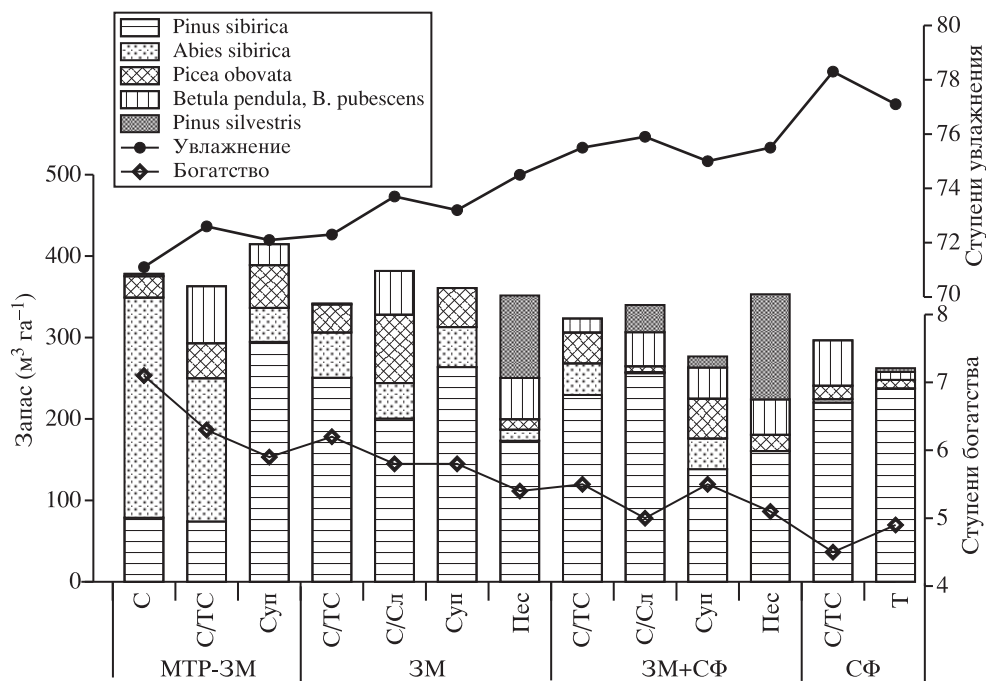


Рис. 4. Продуктивность групп типов леса на различных поверхностных отложениях и экологические параметры местообитаний по шкалам Л.Г. Раменского [19].

многие из выделов, в которых закладывались наши пробные площади, оцениваются значительно меньшими общими запасами ($240\text{--}260 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$), что связано с усреднением показателей, поскольку для территории характерна высокая пространственная неоднородность внутри таксационных контуров. По имеющимся данным с других пробных площадей исследованной территории [1], для зеленомошных смешанных древостоев III–IV класса бонитета с преобладанием кедровников также установлены запасы в $320 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, а для мелкотравно-зеленомошных II–III класса бонитета с повышенным участием пихты – до $400 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$.

Производительность насаждений при повышении увлажнения в моховых (зеленомошно-сфагновых) и сфагновых типах леса снижается до $260\text{--}310 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Достаточно высокие запасы ($370 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) формируются на супесях и влажных песках, где в составе древостоев совместно с кедром присутствует сосна. В сфагновых кедровниках, занимающих все типы отложений, от 7 до 17% по запасу составляют ель, береза или сосна. При этом по сравнению с типами леса автоморфных местообитаний запасы кедра снижаются до $140\text{--}240 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, а запасы березы составляют $27\text{--}38 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. На торфяных почвах с мощностью торфяной подстилки более 30 см отмечается абсолютное доминирование кедра с достаточно высокими запасами, $240\text{--}270 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Нами установлено, что более высокие значения запасов древостоев кедра характерны для экотопов с приточным режимом увлажнения, а меньшие значения – для застойного режима увлажнения местообитаний.

Распределение древесных пород по экологическим градиентам. Соотношение богатства и увлажнения экотопов характеризуется зависимостью, показывающей, что в ряду исследованных типов леса с нарастанием влажности местообитаний снижается их трофность (рис. 2). Обнаруживается также тесная связь между величиной запасов подстилки и ступенями увлажнения (рис. 5, А). Для мелкотравно-зеленомошных типов леса характерны запасы подстилки $21\text{--}26 \text{ т га}^{-1}$, для зеленомошных и моховых (ЗМ+СФ) соответственно $42\text{--}58$ и $90\text{--}120 \text{ т га}^{-1}$. С нарастанием увлажнения и снижением богатства возрастают запасы корней, в том числе древесных, в подстилке (рис. 5, Б, В). Однако нет однозначной зависимости между влажностью и богатством по экологическим шкалам и запасами основных элементов питания в минеральных почвах. Так, в зеленомошно-сфагновых типах леса запасы азота и фосфора в минеральных горизонтах почв под торфянистыми подстилками достаточно высокие.

Поскольку видовой состав напочвенного покрова влажных местообитаний отражает современное состояние фитоценоза, то оценка по растительному покрову с использованием шкал отражает тенденцию усиления олиготрофности моховых типов леса, связанную с накоплением продуцируемой ими оторфованной подстилки в условиях застойного увлажнения.

Комбинации доминантов древостоя спелых насаждений по их приуроченности к разным типам отложений в целом отражают условия экотопа соответствующие экологической амплитуде основных лесообразователей, что проявляется в количественном соотношении видов. Распределение таксационных параметров разных пород, рассчитанное по данным всех пробных площадей, показывает экологические предпочтения видов к фактору увлажнения и богатства (рис. 5). Так, сочетание доминирующей пихты с участием кедра реализуется в свежих и соответственно более богатых местообитаниях на суглинках и двучленных суглинках-глинах. Кедр встречается на всех типах отложений, абсолютно доминируя во влажных местообитаниях. Распределение ели достаточно равномерное по градиентам факторов среды, однако количество ее в сложных насаждениях моховой группы увеличивается на супесях. Сосна занимает совместно с кедром влажные экотопы на песках и супесях.

Можно констатировать, что с увеличением грубозернистости отложений и, следовательно, обеднением местообитаний, снижается доля пихты в составе насаждений. Уменьшение суммы площадей сечений, снижение среднего диаметра деревьев пихты вызвано также и нарастанием влажности (рис. 5). Но если запасы в первом ярусе дифференцированы по экотопам в соответствии с разной трофностью и влажностью, то во втором ярусе пихта распределена по градиенту влажности более равномерно. Средний диаметр деревьев с увеличением увлажнения уменьшается, а в сырых местообитаниях она практически выпадает.

Ель присутствует в составе насаждений всех типов местообитаний ($30\text{--}69 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$), но прослеживается тенденция к снижению ее доли в первом ярусе при уменьшении трофности и повышении увлажненности, тогда как во втором ярусе ель относительно равномерно распределена по градиенту увлажнения и богатства, что характеризует ее как породу, толерантную к увлажнению. Береза в исследуемых сообществах по градиенту увлажнения распределена неравномерно. В целом прослеживается тенденция к уменьшению ее численности в древостоях при увеличении

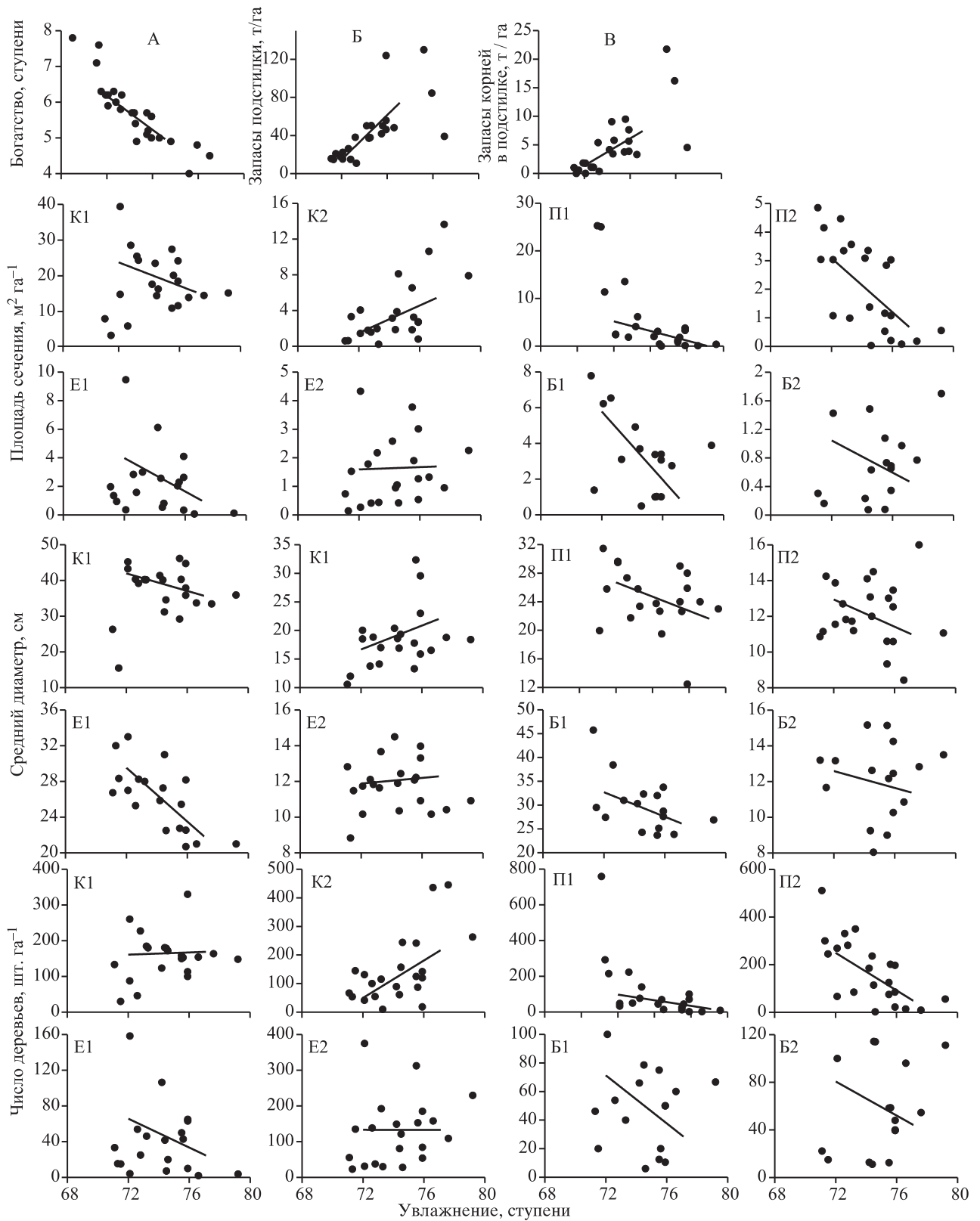


Рис. 5. Взаимоотношение между экологическими параметрами местообитаний (А), запас подстилки (Б), запас корней в подстилке (В) и распределение таксационных показателей деревьев первого и второго ярусов по градиенту увлажнения; К – кедр, П – пихта, Е – ель, Б – береза, 1, 2 – ярусы.

увлажнения, также прослеживается уменьшение среднего диаметра при повышении влажности и снижении трофности. На дренируемых суглинках береза сохраняется от прежних поколений либо возобновляется в окнах, а на торфяных почвах она участвует в составе первого и второго яруса с численностью 90–150 шт. га⁻¹.

Кедр доминирует в составе насаждений на всех отложениях, за исключением однородных суглинков, где преобладает пихта. Не обнаруживается достоверной связи суммы площадей сечения с условиями увлажнения, поскольку кедр присутствует в составе насаждений разных местообитаний, варьируя по количеству и запасам. Структурные изменения кедровых древостоев прослеживаются с нарастанием увлажнения, снижается диаметр деревьев, но вместе с тем увеличивается число деревьев в насаждениях. Такое увеличение численности кедра в сырых местообитаниях происходит за счет существования нескольких его поколений и формирования насаждений разного возраста и состояния и связано с его высокой адаптивностью к заболачиванию. На доминирование кедра в избыточно влажных лесорастительных условиях и формирование разновозрастной структуры кедровых древостоев с участием сосны и березы указывали многие исследователи [20, 22]. В пожарных рефугиумах – влажных местообитаниях, не повреждавшихся пожарами на протяжении многих веков, – кедр накапливается в процессе непрерывного естественного возобновления благодаря способности его подростка формировать придаточные корни в моховой (сфагнуовой) подстилке. Накопление кедра во влажных экотопах показывает, что изученные кедровники сфагновые являются конечным звеном естественного формирования экологических рядов увлажнения и заболачивания.

Таким образом, сопоставление некоторых таксационных параметров с количественными экологическими показателями условий местообитания, установленными по растительному покрову, позволяет на локальном уровне охарактеризовать отношение древесных пород к факторам трофности и увлажнения. Разные по составу леса закономерно распределяются по литологическому и влажностному градиентам, которые обуславливают соотношение в них основных пород (кедра, пихты, ели) и их распределение в зависимости от свойств почв. С нарастанием увлажнения доля кедра в составе древостоя увеличивается, а повышение доли пихты вызывается увеличением дренированности и богатства почвы.

Заключение. В исследованиях лесообразовательного процесса в кедрово-темнохвойных ле-

сах установлено непрерывное изменение доли участия лесообразователей в сложении древостоев на разных этапах восстановления и формирования кедровников [21, 22]. Наши исследования показывают, что на этапе развития спелых древостоев проявляется специфичность динамики, свойственная конкретным типам лесорастительных условий, которая реализуется в составе и структуре насаждений в соответствии с экологическими предпочтениями пород.

Разные по составу кедрово-темнохвойные леса Кеть-Чулымского междуречья закономерно распределяются по литологическому и влажностному градиентам. Для озерно-аллювиальных равнин с неоднородным в пространстве литологическим фоном надежным критерием для выделения типов леса и установления сукцессий служат традиционные координаты эдафической системы, которые отражают по одной оси грунты по гранулометрическому составу (с учетом всех типов переслаивания аллювиальных наносов), по другой – оценку местообитаний по их увлажненности. Эти параметры условий местообитаний определяются исходной литолого-геоморфологической структурой территории, которая должна служить базой для проведения таксации лесов на ландшафтной основе, а также для прогноза формирования разнообразия сообществ в процессе сукцессий после пожаров и рубок.

Соотношение основных пород (кедра, пихты, ели) определяется литологическим фоном, общей дренированностью и водным режимом почв. Наибольшее разнообразие условий создается на слоистых отложениях с варьированием состава кроющей толщи (суглинки, легкие суглинки, супеси) и глубины залегания тяжелосуглинистых прослоек.

Для оценки реализованных в коренных типах леса ресурсов среды надежно служит метод фитоиндикации с использованием экологических шкал. Такая оценка для кедровых лесов, сформированных на изменяющихся в пространстве озерно-аллювиальных отложениях, основываясь на всем флористическом списке видов и их количественном соотношении, способна отразить малые слабые изменения того или иного фактора, несмотря на существующее перекрытие экологических амплитуд основных видов вдоль градиента среды.

Авторы выражают признательность студентам и сотрудникам лаборатории лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, принимавшим участие в полевых работах на пробных площадях, а также н.с. Д.А. Демидко за предоставление данных по возрасту деревьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бех И.А., Данченко А.М. Возрастная структура и прогнозируемая динамика зеленомошных и мелко- травно-зеленомошных кедровников средней тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 1. С. 119–137.
2. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 190 с.
3. Данченко А.М., Бех И.А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 2010. 424 с.
4. Добровольский Г.В., Афанасьева Т.В., Василенко В.И. География и районирование почв центрально-таежных районов Западной Сибири // Природные условия Западной Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 1. С. 91–101.
5. Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Таежное почвообразование в континентальных условиях (Западная Сибирь). М.: Изд-во МГУ, 1981. 216 с.
6. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Почвенно-географическое районирование Томской области // Почвоведение. 2002. № 3. С. 282–294.
7. Заугольнова Л.Б. Подходы к оценке типологического разнообразия лесного покрова // Мониторинг биологического разнообразия лесов России. М.: Наука, 2008. С. 36–58.
8. Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. 251 с.
9. Карта "Растительность Западно-Сибирской равнины" М 1:1500000 / Под ред. И.С. Ильиной. М.: ГУГиК СССР, 1976.
10. Колесников Б.П., Смолоногов Е.П. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауральского Приобья // Проблемы кедр. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1960. С. 21–33.
11. Королюк А.Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. 2007. С. 176–197.
12. Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., Захарова В.И., Гоголева П.А., Миронова С.И. Экологическая оценка флоры и растительности Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 108 с.
13. Крылов А.Г., Речан С.П. Типы кедровых и лиственных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 224 с.
14. Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А., Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. Санкт-Петербург, 2002. 153 с.
15. Пологова Н.Н. Оценка лесорастительных условий темнохвойных насаждений в лесоболотной зоне // Проблемы кедр: экология, современное состояние, использование и восстановление кедровых лесов Сибири. Томск, 2003. Вып. 7. С. 141–148.
16. Пологова Н.Н., Дюкарев А.Г. Лесорастительные условия темнохвойных насаждений Прикетья // Там же. С. 149–156.
17. Проблемы кедр. Оптимизация использования и воспроизводства ресурсов / Паневин В.С., Воробьев В.Н., Парамонов Е.Г. и др. Томск: ТНЦ СО АН СССР, 1989. 158 с.
18. Прокотьев Е.П. Растительный покров поймы Иртыша. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2012. 560 с.
19. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
20. Седых В.Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.
21. Семечкин И.В. Структура и динамика кедровых лесов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
22. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства). Свердловск, 1990. 258 с.
23. Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.

Diversity of Siberian Pine Forest s Related to Their Habitat

N. N. Pologova, N. A. Chernova, N. W. Klimova, A. G. Duykarev

The results of the structure and composition of boreal coniferous forests in the Ket'-Chulym interfluvium (Tomsk region) that were obtained on 27 permanent test plots located under different edaphic conditions are presented. Based on comparing the spectra of ecological-coenotic groups of the ground cover, mature tree stands with the complex composition of the tree layer were typed. An ordination of the dark coniferous and Siberian pine forests by moisture and richness indices was made according to the scale by Rammensky. The comparison of the forest inventory characteristics with quantitative environmental indices obtained from the plant cover allowed characterizing the relation of these species of the factors of nutrient richness and moisture. Siberian pine is present in forests on various deposits and predominates in wet sites of stands of different age. The share of fir in the tree communities decreased as moisture increased, and the composition of the deposits, on which they grow, became coarser.

Siberian pine forests of Western Siberia, ordination of forest types, surface deposits, ecological-coenotic groups, stand composition.