

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ С. М. КИРОВА»

На правах рукописи

В. Мешетков

Нешатаев Василий Юрьевич

**АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА ТАЁЖНОЙ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

03.02.08 «Экология (в биологии)»

**Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Санкт-Петербург

2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	7
ВВЕДЕНИЕ.....	8
ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	13
1.1 Актуальность и практическая значимость проблемы	13
1.2 Изученность динамики растительности после сплошных рубок	18
1.3 Изученность производных лесов, возникающих в результате сплошных рубок, пожаров	23
1.4 Антропогенная динамика таёжной растительности и проблемы охраны биоразнообразия лесов	25
1.5 Изученность динамики растительности под влиянием пожаров	27
1.6 Изученность динамики растительности под влиянием гидролесомелиорации	30
1.7 Проблема классификация растительности и биогеоценозов с учетом их динамики.....	33
1.7.1 Краткая история вопроса.....	33
1.7.2 Современное состояние типологии таёжных лесов Европейской России..	37
Выводы по главе 1.....	42
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	45
2.1. Методологическая основа исследования.....	45
2.2. Районы исследований.....	46
2.3. Маршрутные исследования.....	46
2.4. Исследования на постоянных пробных площадях.....	48
2.5. Методы построения рядов динамики растительности.....	50
2.6. Методы анализа данных	51
2.7. Картографо-математические методы	53
2.8. Метод динамической классификации биогеоценозов	56
2.8.1 Назначение типологических классификаций как метода.....	56
2.8.2 Задачи лесной типологии как экологической основы проектирования лесохозяйственных мероприятий.....	57
2.8.3 Принципы динамического подхода.....	57
2.8.4 Категории биогеоценозов и синтаксоны динамической классификации	61
2.8.5 Преемственность и взаимная дополняемость классификационных подходов.....	63
2.9 Математическое моделирование динамики разнообразия растительности на примере северотаёжных ландшафтов.....	63
2.10 Номенклатура видов	69

ГЛАВА 3. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ДРЕНИРОВАННЫХ ПЕСКАХ ...	70
3.1 Характеристика местообитаний	70
3.2 Коренная растительность на дренированных песках	70
3.3 Динамика растительности на дренированных песках под влиянием пожа- ров.....	77
3.3.1 Связь частоты и интенсивности пожаров с условиями местообитания в условиях северной тайги	77
3.3.2 Связь частоты и интенсивности пожаров с условиями местообитания в условиях средней и южной тайги	79
3.3.3 Разнообразие растительных сообществ северной тайги на дрениро- ванных песках и концепция пирогенной дивергенции растительности	79
3.3.4 Ряды послепожарной динамики на дренированных песках в условиях северной тайги.....	90
3.3.5 Разнообразие послепожарных стадий на дренированных песках в средней и южной тайге.....	102
3.3.6 Ряды послепожарной динамики на дренированных песках в условиях средней и южной тайги.....	109
3.4 Динамика растительности на дренированных песках после сплошных ру- бок.....	112
3.4.1 Динамика растительности после сплошных рубок северотаежных сос- няков воронично-брусничных и лишайниковых.....	112
3.4.2 Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнота- ежных сосняков брусничных и лишайниковых на песках	113
3.4.3 Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнота- ежных ельников, сосняков, березняков черничных на песках	118
3.4.4 Изменение обилия видов древесных растений с разным микоризным статусом в ходе восстановления южнотаежных сосняков брусничных.....	119
ГЛАВА 4. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА НОРМАЛЬНО ДРЕНИРОВАН- НЫХ СУГЛИНКАХ И ДВУЧЛЕННЫХ НАНОСАХ	121
4.1 Характеристика местообитаний на дренированных суглинках и двучлен- ных наносах.....	121
4.2 Коренная растительность на дренированных суглинках и двучленных от- ложениях.....	121
4.3 Послепожарная динамика на дренированных суглинках и двучленных наносах.....	125
4.3.1 Особенности лесных пожаров на дренированных суглинка и двучлен- ных наносах.....	125
4.3.2 Разнообразие послепожарных производных растительных сообществ северной тайги на дренированных суглинках и двучленных наносах	126
4.3.3 Разнообразие послепожарных производных растительных сообществ средней и южной тайги на дренированных суглинка и двучленных наносах.....	132

4.4 Динамика растительности на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах после сплошных рубок	136
4.4.1 Динамика растительности после сплошных рубок северотаежных ельников, сосняков, березняков чернично-вороничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах	136
4.4.2 Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, сосняков, березняков черничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах	136
4.4.3 Изменение обилия видов древесных растений с разным микоризным статусом в ходе восстановления южнотаежных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах.....	160
4.4.4 Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, сосняков, березняков кисличных на нормально дренированных бескарбонатных суглинках и двучленных наносах	161
4.4.5 Динамика растительности после сплошных рубок южно- и подтаежных дубравнотравных лесов на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах	179
4.4.6 Особенности динамики растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, пихтарников уральско-западносибирской провинции	182
ГЛАВА 5. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА НЕДОСТАТОЧНО И СЛАБО ДРЕНИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ.....	183
5.1. Характеристика местообитаний.....	183
5.2. Растительность местообитаний темнохвойных лиственнично-темнохвойных лесов проточного ряда увлажнения – травяно-таволжная группа циклов.....	183
5.3 Послепожарная динамика на лесных недостаточно и слабо дренированных землях.....	187
5.4. Динамика растительности на заболоченных почвах после сплошных рубок	191
5.4.1 Динамика растительности экотопов застойного ряда заболочивания после сплошных рубок	191
5.4.2 Динамика растительности экотопов проточного ряда увлажнения после сплошных рубок	194
5.5 Динамика растительности на слабо и недостаточно дренированных местообитаниях под влиянием гидролесомелиорации	195
5.5.1 Диагностика исходного состояния лесов на осушенных местообитаниях	195
5.5.2 Относительно устойчивые сосновые леса на осушенных и находящихся в процессе осушения землях – багульниково-брусничная группа биогеоценозов ..	198
5.5.3 Еловые и потенциально еловые леса на осушенных и находящихся в процессе осушения землях	200
5.5.4 Особенности динамики биогеоценозов при интенсивном осушении	205
5.5.5 Сукцессии при осушении сфагновых болот и сосняков сфагновых на бедных верховых торфах (крайне олиготрофный ряд)	206

5.5.6 Сукцессии при осушении сосняков сфагновых и багульниковых на верховых торфах, подстилаемых на глубине 50–100 см переходными (олиготрофный ряд)	207
5.5.7 Сукцессии при осушении сосняков багульниковых на верховых торфах, подстилаемых на глубине менее 50 см переходными торфами или суглинками и сосняков (березняков) пушицево-сфагновых на бедных переходных торфах (мезотрофно-олиготрофный ряд)	212
5.5.8 Сукцессии при осушении ельников (сосняков, березняков) чернично-сфагновых на бедных переходных торфах и черничных вариантов ельника майниково-сфагнового (олиго-мезотрофный ряд)	213
5.5.9 Сукцессии при осушении папоротниковых вариантов ельников (сосняков, березняков) майниково-сфагновых на переходных торфах (мезотрофный ряд)	214
5.5.10 Сукцессии при осушении травяно-сфагновых болот, сосняков (березняков) травяно-сфагновых на переходных торфах (мезотрофный ряд)	214
5.5.11 Сукцессии при осушении травяных болот, ельников (сосняков, березняков, черноольшанников) таволговых и болотно-травяных на низинных торфах (эутрофный ряд)	215
5.5.12 Изменение биологического разнообразия под влиянием гидролесомелиорации.....	216
5.6 Динамика лесных биогеоценозов на осушенных землях после сплошных рубок.....	218
5.7 Динамика лесных биогеоценозов на осушенных торфах после пожаров	224
ГЛАВА 6 ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	225
6.1 Закономерности динамики растительности под влиянием пожаров.....	225
6.1.1 Общие закономерности динамики растительности под влиянием пожаров.....	225
6.1.2 Результаты моделирования динамики разнообразия растительности ландшафтов под влиянием пирогенного фактора.....	234
6.1.3 Концепция управления пожарами в северотаежных заповедниках	241
6.1.4 Рекомендации по ведению лесного хозяйства в лесах на сильно дренированных песках.....	241
6.2 Закономерности динамики биогеоценозов в процессе возрастных и коротковосстановительных смен после сплошных рубок.....	242
6.2.1 Общие закономерности динамики биогеоценозов в процессе возрастных и коротковосстановительных смен после сплошных рубок.....	242
6.2.2 Динамический статус главнейших видов.....	246
6.2.3 Особенности возрастных и коротковосстановительных смен после сплошных рубок на нормально дренированных местообитаниях с различным гранулометрическим составом	247

6.3 Закономерности динамики растительности под влиянием гидrolесомелиорации.....	251
6.3.1 Общие закономерности динамики биогеоценозов после осушения земель.....	251
6.3.2. Особенности лесов на осушенных почвах	251
6.3.3 Динамический статус видов растений при осушении лесных земель	253
6.3.4 Эффективность лесосушения.....	262
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	270
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	273
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	309

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

В работе использованы следующие сокращения и условные обозначения:

- Б – берёза;
- БАГ – багульниковая серия типов леса;
- БГЦ – биогеоценоз;
- БЗ – ступень богатства-засоления по Л.Г.раменскому;
- БЛРУ – класс бонитета лесорастительных условий для осушенных древостоев;
- БН – болото низинное травяное или травяно-гипновое;
- БП – болото переходное травяно-сфагновое;
- БТР – болотнотравная серия типов леса;
- БЦЛ – биологически ценные леса;
- ВТЗ – Верхне-Тазовский государственный природный заповедник;
- ДВ – диагностические виды;
- Е – ель;
- К – кедр;
- КИСТО – кисличная торфяная осушенная серия типов леса;
- ЛЗ – Лапландский государственный природный биосферный заповедник;
- ЛРУ – лесорастительные условия;
- Лц – лиственница;
- МСФ – майниково-сфагновая серия типов леса;
- МЯ – мохово-лишайниковый ярус;
- ПП – пробная площадь;
- РКТО – разнотравно-кисличная торфяная осушенная серия типов леса;
- С – сосна;
- СУ – ступень увлажнения по Л. Г. Раменскому;
- СФ – сфагновая серия типов леса;
- ТАВ – таволговая серия типов леса;
- ТРСФ – травяно-сфагновая серия типов леса;
- ТЯ – травяно-кустарничковый ярус;
- ЧБТО – чернично-багульникова торфяная осушенная серия типов леса;
- ЧЕРТО – черничная торфяная осушенная серия типов леса;
- ЧСФ – чернично-сфагновая серия типов леса;
- R – коэффициент корреляции;
- R^2 – коэффициент детерминации.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Большая часть территории РФ относится к таежной зоне. Антропогенные воздействия оказывают существенное влияние на разнообразие, продуктивность, возможности рационального использования и охраны таежной растительности. Несмотря на то, что в течение многих десятилетий экологи, лесоводы, геоботаники изучали динамику лесных экосистем, многие закономерности смен таёжных экосистем под влиянием человека оставались слабо изученными. Отсутствовало теоретическое обобщение закономерностей антропогенной динамики лесных экосистем. Не была разработана единая динамическая классификация лесных биогеоценозов. В последние десятилетия антропогенное воздействие на таёжные леса неуклонно возрастает, что требует особого внимания к изучению закономерностей динамики таёжных экосистем для научно обоснованного ведения лесного хозяйства в целях рационального, неистощительного лесопользования.

Цель исследования – выявление закономерностей антропогенной динамики таежной растительности Европейской России и прогноз динамики лесных экосистем под влиянием лесохозяйственной деятельности и катастрофических нарушений.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить сукцессионные ряды таежной растительности, возникающие под влиянием основных антропогенных факторов (пожары, сплошные рубки, гидролесомелиорация) для Европейской России;
2. Проанализировать характер и скорость изменения состава, структуры, продуктивности таежных биогеоценозов в сукцессионных рядах, в зависимости от условий климата и исходных типов биогеоценоза;
3. Проанализировать изменения показателей биотопа в сукцессионных рядах, в частности, характера минерального питания растений при смене хвойных пород лиственными после рубок;
4. Проверить гипотезу А. Я. Гордягина о возможности смены сосняков лишайниковых зеленомошными темнохвойными лесами в ходе послепожарных сукцессий;
5. Проверить гипотезу о биологической равноценности местообитаний со сходным составом и структурой нижних ярусов растительности на почвах различного гранулометрического состава и на осушенных торфах;
6. Разработать научные основы динамической классификации таежной растительности Европейской России;

7. Проанализировать влияние антропогенных факторов на динамику разнообразия растительного покрова таежной зоны Европейской России на биогеоценотическом и ландшафтном уровнях.

Научная новизна и теоретическое значение работы. Впервые на основе сопряжённого анализа почв и растительности на обширном фактическом материале построены и проанализированы ряды динамики таежной растительности в основных типах лесорастительных условий; обобщены закономерности антропогенной динамики таежной растительности под влиянием пожаров, рубок и гидролесомелиорации, изученные на широтном градиенте – от северной тайги до подтайги в пределах различных геоботанических провинций и подпровинций: от Прибалтийско-Белорусской подпровинции до Урало-Западносибирской провинции.

Впервые построены достоверные сукцессионные ряды динамики таёжной растительности под влиянием пожаров, с учётом исходных типов леса, состава почвообразующих пород, подзонального положения и окружающей растительности. Доказана справедливость гипотезы А. Я. Гордягина о принципиальной возможности смены зеленомошных ельников сосняками лишайниковыми на дренированных песках и обратной смены. Впервые доказано, что сосняки лишайниковые в таёжной зоне России являются импульсно стабильными сообществами, существование которых поддерживается периодическими пожарами. Предложена модель «сеткообразной» сукцессии восстановления растительности после пожаров на сильно дренированных песках. Разработана концепция пирогенной дивергенции растительности, согласно которой разнообразие соотношений мхов и лишайников, сосны и темнохвойных пород на сильно дренированных песках обусловлено различной интенсивностью и частотой пожаров.

Теоретически обоснована и реализована математическая модель динамики растительности таёжного ландшафта и её разнообразия в ходе естественной динамики и под влиянием пожаров заданной частоты. Выявлены основные закономерности изменения разнообразия растительного покрова таежной зоны Европейской России на биогеоценотическом и ландшафтном уровнях под влиянием рубок, пожаров, гидролесомелиорации.

Впервые на репрезентативном фактическом материале показано, что биологическая равноценность (в смысле Каяндера) местообитаний черничной группы серий типов леса на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах проявляется только на заключительной стадии сукцессии, а стадии восстановительных сукцессий после рубок и пожаров в них – различны. С позиций динамической типологии доказано принципиальное отличие начальных этапов восстановительной динамики после рубок и пожаров в сходных лесорастительных

условиях, различающихся по гранулометрическому составу почвообразующих пород. Впервые с позиций динамической типологии обосновано разделение лесных биогеоценозов черничной группы серий типов леса на три серии типов леса, с учётом различия их местообитаний по гранулометрическому составу: 1) черничная на песках и супесях, 2) черничная на суглинках и двучленных наносах, 3) черничная торфяная осушенная.

На основе данных длительных рядов наблюдений подтверждены ранее высказанные предположения о сохранении в ходе восстановительных смен после сплошных рубок групп видов, индицирующих типы лесорастительных условий, в том числе для вырубок лесов на осушенных почвах. Разработана типология лесов европейской части РФ на осушенных торфах. Показано, что в ходе сукцессий, идущих под влиянием осушения, происходит увеличение количества видов в составе сообществ и индекса разнообразия Шеннона. Таким образом, с точки зрения сохранения биологического разнообразия, сукцессии после осушения являются прогрессивными. В то же время, интенсивное тотальное осушение болот и заболоченных лесов может привести к уменьшению разнообразия растительности на уровне ландшафта, вследствие выравнивания условий увлажнения на ранее заболоченных местообитаниях и выпадения из состава сообществ на осушенных местообитаниях видов гигро- и гидрофитов.

С точки зрения целей и задач типологических классификаций обосновано преимущество динамической лесной типологии, не только как метода научного познания, но и как теоретического подхода, применимого для решения практических задач по рациональному использованию и охране лесной растительности.

Практическое значение работы. Полученные результаты являются теоретической основой для разработки динамической типологии таёжных лесов европейской части России. Результаты работы могут быть использованы для разработки типологической классификации лесов на осушенных землях европейской части РФ и Республики Беларусь, разработки концепции управления лесными пожарами в заповедниках РФ. Материалы исследований были использованы при инвентаризации и картографировании растительности Лапландского и Верхне-Тазовского государственных заповедников, природного парка «Сибирские увалы», заказников Ленинградской обл., при выделении и картографировании биологически ценных лесов Северо-Запада РФ. Результаты работы использованы при разработке курсов лекций по специальностям «Лесное хозяйство», «Информационные технологии в лесном хозяйстве», «Озеленение и ландшафтный дизайн».

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Динамическая типологическая классификация адекватно отражает не только текущее состояние биогеоценозов, но и их положение в сукцессионных рядах и возможные изменения под влиянием антропогенных и природных факторов.

2. Установленные нами сукцессионные ряды динамики таежной растительности под влиянием рубок, пожаров, гидролесомелиорации достоверно отражают реальные процессы и могут быть использованы при разработке и уточнении динамической типологической классификации биогеоценозов таежной зоны европейской России.

3. Характер и скорость изменения состава, структуры и продуктивности таежных биогеоценозов в сукцессионных рядах зависят от солярно-климатических условий и от исходных типов биогеоценозов.

4. Биологическая равноценность местообитаний (в смысле Каяндера) лесов с чернично-зеленомошным покровом на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах проявляется только на стадии спелого леса. Леса черничной группы серий типов леса на разных почвообразующих породах по-разному реагируют на пожары и рубки и должны быть отнесены к трем сериям типов леса.

5. Гипотеза А. А. Ниценко («правило сдвига») о существенном улучшении характера минерального питания растений при смене хвойных пород лиственными после рубок подтверждается лишь частично, т.к. характер таких изменений в большинстве случаев не столь значителен, как предполагал Ниценко.

6. Подтверждена гипотеза А. Я. Гордягина (1900) о принципиальной возможности смены сосняков лишайниковых зеленомошными темнохвойными лесами в ходе послепожарных сукцессий и обратного процесса под влиянием пожаров.

Апробация работы. Основные положения и материалы диссертации доложены на российских и международных конференциях и совещаниях, в том числе: II (X) Съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998), III Всероссийской школеконференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 2007), XI и XII Перфильевских научных чтениях (Архангельск, 2007, 2012), Международном совещании «Circumboreal Vegetation Mapping Workshop» (Хельсинки, Финляндия, 2008); XII Делегатском съезде Русского Ботанического общества (Петрозаводск, 2008), Международном симпозиуме EVS «Flora, vegetation, environment and land-use at large scale» (Печ, Венгрия, 2010); Международной научной конференции «Биоразнообразие: результаты, проблемы и перспективы исследований» (Бишкек, Киргизия, 2010); Международном симпозиуме «20-th International Workshop of European Vegetation Survey» (Рим, Италия, 2011), Всероссийской научной конференции с

международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011), IV Всероссийской Школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Уфа, 2012), Международной конференции «Современные проблемы лесного хозяйства и лесоустройства» (Санкт-Петербург, 2012), Международном симпозиуме «108 Congresso Societa Botanica Italiana» (Тренто, Италия, 2013), Международной конференции «23rd International Workshop of the European Vegetation Survey» (Любляна, Словения, 2014), V Всероссийской геоботанической школе-конференции с международным участием (Санкт-Петербург, 2015); Международной научно-практической конференции LXVIII Герценовские чтения (Санкт-Петербург, 2015), Научно-технической конференции «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (Санкт-Петербург, 2016), Всероссийской научной конференции «Ботаническая наука в России: история и современность» (Санкт-Петербург, 2016), Международной научной конференции «Современные фундаментальные проблемы классификации растительности» (Ялта, 2016), Международном научном семинаре «Лесная типология: современные методы выделения типов леса, классификация и районирование лесной растительности», (Минск–Нарочь, 2016), заседаниях секций геоботаники, лесоведения и болотоведения Русского ботанического общества, научных семинарах Отдела геоботаники БИН РАН и кафедры дендрологии и ботаники СПбГТУ и мн. др.

Публикации. Основные результаты и теоретические положения по теме диссертации опубликованы в 109 работах, из них 18 – публикации в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, и 2 монографии.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из Введения, 6 глав, Заключения, Списка литературы и Приложения. Общий объем диссертации составляет 312 страниц, включая 44 рисунка, 62 таблицы и Приложение. Список литературы насчитывает 490 источников, в том числе 72 – на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

1.1. Актуальность и практическая значимость проблемы

Таёжная геоботаническая область (зона) – область хвойных лесов занимает в России больше половины территории и является основным источником древесины и недревесных продуктов леса нашей страны (Геоботаническое районирование СССР, 1947; Алексеев, Марков, 2003). Начало наших исследований в 1970-80-е годы совпало с началом “динамического бума” в фитоценологии, что отражало понимание проблемы, в связи с усилившимся влиянием человека на растительность и желанием понять суть происходящих изменений, чтобы прогнозировать их и поставить под контроль. С годами интерес к динамике растительности лишь возрастал (Миркин, 1984; Василевич, 1983а, 1993; Миркин, Наумова, 1998).

Россия взяла на себя ответственность за сохранение биологического разнообразия и устойчивое использование своих биологических ресурсов путем ратификации Конвенции о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 5 июня 1992 года). Постановлением коллегии Рослесхоза от 31 июля 1998 г. № 6 утверждена Концепция устойчивого управления лесами Российской Федерации, в которой определена необходимость ведения рационального неистощительного лесного хозяйства, сохранения биологического разнообразия лесов. Понимание закономерностей антропогенной динамики преобладающей в стране лесной растительности необходимо для эффективного внедрения устойчивого управления лесами на всех уровнях, для решения проблем неистощительного лесопользования и сохранения биологического разнообразия.

В связи с переходом лесного хозяйства на рельсы устойчивого развития, что нашло своё отражение в Лесном Кодексе РФ (2006), не утратили актуальности слова В.Н.Сукачева о необходимости учитывать закономерности динамики лесных биогеоценозов при их хозяйственном использовании и проектировании лесохозяйственных мероприятий (Сукачев, 1945).

Одной из задач в лесной экологии является разработка научно обоснованных методов лесовосстановления на вырубках. В этой связи возрастает роль типологии вырубков, прогнозов смен, идущих после рубок, выявления состава и структуры их растительных сообществ, особенностей популяций видов-доминантов вырубков (Дыренков и др., 1973; Обыденников, Кожухов, 1977; Уланова, Минаева, 1988; Обыденников, 1989, 1998; Уланова, Маслов, 1989; Уланова, Тощева, 1989; Гордеева и др., 1990; Работнов, 1992; Уланова, 1992, 1995а,б; 2006; Уланова, Забелкин, 1995; Мартынов и др., 1994; Давлетшина, Уланова, 1996, 1997, 2001; Красильников и др., 1996; Демидова и др., 2000а,б; Демидова, Уланова, 2003; Уланова, Де-

мидова, 2001; Уланова и др., 2001; Крышень, 2003а,б, 2004, 2005а,б, 2006, 2009; Крышень, Гнатюк, 2005а,б; Федорчук и др., 2005).

Динамичность процессов, происходящих после антропогенных нарушений, делает их хорошими модельными объектами для изучения экосистем на постоянных пробных площадях (Уланова и др., 2002; Федорчук и др., 2005; Нешатаев, 2006).

Разработка динамической лесной типологии, охватывающей производные леса и сплошные вырубki в таёжной зоне, остается актуальной задачей (Крышень, 2009; Федорчук, и др., 2005; Уланова, 2006; Громцев и др., 2010, 2011) в связи недостаточной изученностью этой проблемы.

Основные формы динамики таежной растительности

Под *динамикой растительности (синдинамикой)* понимают различные варианты её направленных изменений (Александрова, 1964; Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 1998), различая: нарушения, сукцессии, филоценогенез (Миркин, Наумова, 1998).

Сукцессии. Причинами этих постепенных изменений экосистем могут быть как внутренние, так и внешние факторы. Первые называют вслед за В.Н.Сукачевым (1928, 1942, 1954 и др.) *эндоэкогенетическими* или *автогенными*, вторые - *экзоэкогенетическими* или *аллогенными* (Александрова, 1964; Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 1998).

Филоценогенез или эволюция фитоценозов. Эволюция фитоценозов подобна сукцессии, но в отличии от сукцессий, в ходе которых формируются сочетания видов, уже существовавшие ранее, в ходе эволюции возникают новые типы фитоценозов (Сукачев, 1972). В последние столетия фитоценозы, как и вся биосфера в целом, эволюционируют в основном под влиянием человека. Подобного рода филоценогенез, идущий под влиянием атмосферного загрязнения, описан нами в ряде работ (Нешатаев, 1989а; Neshatayev, Neshatayeva, 1993b; Нешатаев, Нешатаева, 1996). В нашей работе (Нешатаев, 1989а) было проведено сравнение геоботанических описаний, выполненных в 1930-е годы Н.П.Некрасовой в поясе берёзовых криволесий Лапландского заповедника, с данными, полученными нами в ходе полевых исследований в том же районе в 1986 г. Анализ полученных данных показал, что нами впервые были описаны новые типы берёзовых криволесий, лишённых в результате атмосферного загрязнения покрова из типичных лесных мохообразных (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). Позднее нами были описаны и нанесены на карту растительности Лапландского заповедника аналогичные сообщества сосняков, ельников и прямостоявольных березняков (Neshatayev, 1991, 2008; Лапландский ..., 2009).

В сводке Б. М. Миркина, Л. Г. Наумовой (1998) приведена классификация сукцессий фитоценозов, развивающая ранее предложенные классификации В. Н. Сукачева (1972) и В. Д. Александровой (1964).

Вслед за Б. М. Миркиным, Л. Г. Наумовой (1998) и др., мы различаем автогенные антропогенные первичные сукцессии, идущие на участках с уничтоженной почвой. В ряде наших работ совместно с соавторами описаны первичные антропогенные сукцессии восстановления растительности в таёжной зоне и зоне хвойно-широколиственных лесов на карьерах (Лопатин и др., 2003; Карпухин и др., 2010, 2011). На основе знаний закономерностей антропогенных сукцессий в таёжной зоне были разработаны рекомендации по рекультивации земель, нарушенных открытыми горными разработками в условиях Камчатского края (Нешатаев и др., 2012).

Согласно Ю.Одуму (1986) движущей силой сукцессии является неравенство расходов на дыхание (R) и валовой продукции (P) в экосистеме. Он подразделяет экологические сукцессии на автотрофные ($P > R$) и гетеротрофные ($P < R$). При $P = R$ наступает состояние зрелого сообщества – климакса (Одум, 1986). Сукцессия, которая начинается при избытке органического вещества, когда $R > P$ названа им гетеротрофной. Нами было высказано предположение, что сукцессии, идущие после осушения болот и заболоченных лесов, являются гетеротрофными, т.к. в первые 2-3 года после осушения наблюдается преобладание процессов разложения торфа над поступлением в экосистему биомассы (Нешатаев, 1986в). В дальнейшем происходит снижение прироста растений-гигрофитов, растения мезофиты только начинают осваивать осушенный участок, а древостой (если он был до осушения) приспособливается к новым условиям, его продуктивность еще не соответствует новым лесорастительным условиям и ниже, чем масса ежегодно разлагающегося органического вещества (Вомперский, 1968; 2008; Нешатаев, 1986в; Бабилов, 2004; Бабилов и др., 2008). Как показано в специальных работах, посвящённых динамике органического вещества в ходе сукцессий после осушения, со временем ежегодный прирост фитомассы древостоя принимает значения, близкие к массе разлагающегося органического вещества (Minkkinen, et al., 1999, 2008; Чиндяев, Горяева, 2008).

Влияние осушения на баланс углерода на торфяниках зависит от трофности местообитания, климатических условий и интенсивности дренажа (Minkkinen et al., 1999; Вомперский, 2008). Потери углерода в интенсивно осушенных почвах и в целом в биогеоценозе тем выше, чем выше трофность местообитания (Minkkinen, et al., 2008). Изучение углеродного баланса в пределах таёжной зоны Финляндии позволяет предполагать, что при продвижении на север увеличивается убыль углерода из биогеоценозов на осушенных торфах, поскольку

малый прирост древостоя на севере не может компенсировать увеличение темпов разложения органического вещества почвы (Minkkinen et al., 1999). То же самое может быть верно для очень богатых питательными веществами участков в Южной Швеции (Minkkinen et al., 1999). В то же время, в южной части таёжной зоны в бедных питательными веществами условиях при умеренной интенсивности осушения, обеспечивающей увеличение прироста древостоя и опада, в биогеоценозах темп накопления углерода превышает темп его освобождения в результате разложения мёртвого органического вещества почвы (Minkkinen et al., 2008).

К гетеротрофным также следует отнести сукцессии после сплошных рубок, т.к. они начинаются в условиях полного уничтожения продуцентов древостоя и частичного – живого напочвенного покрова, обилия мёртвого органического вещества в виде порубочных остатков, наличия пней и корневых систем в почве (Соловьев, Николаев, 2004; Shorohova et al., 2008a,b).

Таблица 1.1

Классификация изучаемых сукцессий

Типы, подтипы и варианты сукцессий по В. Н. Сукачёву (1938), В. Д. Александровой (1964); Б. М. Миркину, Л. Г. Наумовой (1998), Ю.Одуму (1986) с дополнениями		Причина сукцессии		
		Рубка	Пожар	Осушение
По роли внешних факторов	Автогенные (эндоэкогенез)	+	+	-
	Аллогенные (гейтогенез)	-	-	+
Степень изменения почвы	Сильная	-	+	+
	Умеренная	+	-	-
Степень изменения фитоценоза нарушением, мелиорацией	Сильная	+	+	-
	Слабая	-	-	+
По масштабу времени	Быстрые (десятилетия)	+	+	+
	Средние (столетия)	+	+	+
По обратимости	Обратимые	-	-	-
	Необратимые	+	+	+
По происхождению	Первичные	-	-	-
	Вторичные	+	+	+
По тенденции изменения продуктивности	Прогрессивные	+	+	+
	Регрессивные	-	-	-
По соотношению продуктивности и расходов на дыхание	Автотрофные	-	-	-
	Гетеротрофные	+	+	+
По тенденции изменения видового богатства	Прогрессивные	+	+	+
	Регрессивные	-	-	-
По влиянию человека	Антропогенные	+	+	+
	Природные	-	(+)	(+)

Сукцессии после пожаров чаще являются гетеротрофными, но могут быть и автотрофными, в зависимости от типа и интенсивности пожара. При низовом пожаре на минеральных почвах они являются автотрофными, т.к. происходит сгорание мёртвого органического вещества в виде подстилки, валежа, опада и частичное разложение гумуса, а древостой – основной продуцент – повреждается лишь частично. При верховом пожаре обычно происходит гибель деревьев, но не наблюдается их полное сгорание, поэтому послепожарная сукцессия начинается с разложения мёртвой органики, и сукцессия может рассматриваться в большинстве случаев как гетеротрофная. При подземных пожарах на осушенных торфяных почвах происходит частичное выгорание торфа, обычно наблюдается неполное сгорание древостоя, и его гибель в результате повреждения корневых систем (Вомперский и др., 2003; Гусев, 2008). Послепожарная сукцессия начинается со вторичного заболачивания и сопровождается депонированием углерода во вновь образуемом торфяном слое. Такая сукцессия, по-видимому, может быть, как автотрофной, так и гетеротрофной, в зависимости от конкретных параметров пожара и условий местопроизрастания.

По характеру изменения структуры и видового состава сукцессии разделяют на прогрессивные и регрессивные, при этом по тенденциям изменения видового состава и продуктивности прогрессивные и регрессивные сукцессии различают отдельно (Миркин, Наумова, 1998). Общеизвестно, что гидромелиорация повышает производительность древостоев, растущих на осушенном торфянике (Танфильев, 1889; Сукачев, 19126; Вомперский, 1968; 2008; Нешатаев, 1986в; Бабилов, 2004; Бабилов и др., 2008; Федорчук и др., 2005). Поэтому, с точки зрения продуктивности, сукцессии после осушения являются прогрессивными. Нами впервые в соавторстве с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой было показано, что в ходе сукцессий, идущих под влиянием осушения, происходит увеличение количества видов в составе сообществ и индекса разнообразия Шеннона (Федорчук и др., 2005). Таким образом, с точки зрения разнообразия сукцессии после осушения также являются прогрессивными.

Однако, интенсивное тотальное осушение болот и заболоченных лесов может привести к уменьшению разнообразия растительности на уровне ландшафта, вследствие выравнивания условий увлажнения на ранее заболоченных местообитаниях и выпадения из состава сообществ на осушенных местообитаниях видов гигро- и гидрофитов (Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

По степени участия человека сукцессии подразделяют на антропогенные, вызванные влиянием человека, и природные, происходящие по естественным причинам (Миркин, Наумова, 1998). Сукцессии, идущие после пожаров, могут быть как антропогенными, так и природными. Сукцессии под влиянием осушения болот, как правило, антропогенные, но

встречаются и естественные осушки ручьями, пересекающими торфяник, над обрывами рек и т.п. (Нешатаев, 1986в).

На основе сведений, содержащихся в литературе о сукцессиях таёжной растительности и причинах их вызывающих, можно выделить следующие основные виды её антропогенной динамики (Миркин, 1984; Бех, 1992; Абатуров и др., 2000; Громцев и др., 2010; 2011): 1) после пожаров, 2) после рубок, 3) под влиянием осушения, 4) под влиянием удобрения, 5) в результате создания лесных культур, в том числе интродуцентов, 6) под влиянием выпаса скота, 7) под влиянием рекреации и урбанизации, 8) под влиянием атмосферного промышленного загрязнения, 9) при заболачивании и подтоплении, 10) первичные сукцессии при зарастании техногенных субстратов, например, карьеров, отвалов.

Наибольшее распространение имеют формы динамики, связанные с рубками, пожарами и осушением. Кроме того, эти формы динамики отличаются по степени и характеру воздействия на почвы и растительность, поэтому их изучение представляет большой теоретический интерес для понимания механизмов динамики, экологии видов и их жизненных стратегий (табл. 1.1). Рассматриваемые формы динамики представляют также наибольший практический интерес. Поэтому они и были выбраны для дальнейшего детального рассмотрения в настоящей работе.

1.2. Изученность динамики растительности после сплошных рубок

Восстановление лесного фитоценоза после сплошных рубок рассматривается как вторичная эндоэкогенетическая сукцессия. Обзорная информация о влиянии сплошных рубок на лесорастительную среду и восстановление леса приведены Р. М. Морозовой (1964), В. И. Обыденниковым (1984, 1996, 2002), С. П. Каразией (1992), Н. Г. Улановой (2006), М. В. Бобровским (2010). Большой интерес представляют работы, характеризующие изменение почвенных показателей в процессе восстановительных смен и их изменения в результате рубок ухода и других антропогенных воздействий (Ковязин, 2008; Ковязин и др., 1992; 2010, Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005). Показано, что на вырубках формируется специфическая техногенная структура субстратов (Уланова, 2006). Многомерный анализ горизонтальной структуры растительности вырубки дан Н. Г. Улановой и А. А. Масловым (1989).

Закономерности динамики растительности после сплошных рубок изложены в ряде работ (Сукачев, 1938, 1944; Морозов, 1949; Побединский, 1995; Мелехов, 1989; Молчанов, 1978; Каразия, 1989; Работнов, 1992; Archambault et al., 1998; Ипатов, 1990; Цветков, 1997; Минкевич и др., 2003; Уланова, 2006), в наших работах (Нешатаев, 1985, 1987, 1992; 2012, 2014), в том числе с соавторами (Нешатаева, Нешатаев, 2005; Федорчук и др., 2005; Выявление и обследование биологически ценных лесов..., 2007, 2009; Мусин и др., 2013; Весёлкин,

Нешатаев, 2014). В восточных районах европейской части РФ особое внимание геоботаники обратили на динамику после рубки высокотравных лесов с участием борца и живокости (Ярошенко и др., 1998), полагая, что в производных березняках на стадии жердняка происходит гибель высокотравья. Особый интерес представляет изучение динамики фитомассы растений в ходе восстановительных смен после рубок и пожаров, т.к. оно позволяет, во-первых, оценить запасы и качественный состав горючих растительных материалов, а, во-вторых, перспективы заготовки лекарственных растений, в-третьих, оценить запасы кормов, как диких, так и домашних животных (Бажан и др., 2001; Семёнова и др., 2015; Нешатаев, Штак, 2016).

Популяционная биология основных видов доминантов вырубок подробно охарактеризована Н. Г. Улановой с соавторами. Для шести ключевых видов-доминантов ими разработаны шкалы возрастных состояний и определена продолжительность жизни этих видов (Уланова, Минаева, 1988; Уланова, Тощева, 1989; Гордеева, и др., 1990; Минаева, Уланова, 1991; Уланова, 1992; 1995а,б; 2006; Забелкин, Уланова, 1995; Уланова, Забелкин, 1995; Давлетшина, Уланова, 1996, 1997, 2001; Цветков, 1997; Демидова и др., 2000а,б; Уланова, Демидова, 2001; Уланова и др., 2002; Демидова, Уланова, 2003; Новоселова, Уланова, 2004).

До недавнего времени имелись лишь отдельные исследования динамики растительности под влиянием рубок на осушенных торфах (Красильников, 1998), отсутствовала научно обоснованная типология вырубок лесов на осушенных землях.

Большое внимание в лесоводственной литературе уделяли типологии вырубок. Одним из первых на проблему типологии вырубок обратил внимание И. С. Мелехов (Мелехов, 1949, 1954, 1958, 1959а,б, 1975; 1980; Мелехов и др., 1962, 1965; Сукачев, 1972; Обыденников, Кожухов, 1977; Рысин, 1982). Типы вырубок стали изучать и использовать в практике не только в таёжной зоне (Урал, Д. Восток, Зап. Сибирь и др.), но и в лесах Кавказа, Карпат, Ср. Азии, а также за рубежом в странах социалистического содружества (Рысин, 1982; Лесная энциклопедия, 1986).

Согласно И. С. Мелехову (1980) один и тот же тип вырубок может формироваться в различных исходных типах лесорастительных условий. Таким образом, экологические диапазоны типа вырубки и исходного типа леса могут не совпадать. Тип вырубки по И. С. Мелехову (1980) не совпадает по объёму с растительной ассоциацией — основной единицей классификации фитоценозов (Уланова, 2006).

Как отмечает А. М. Крышень (2005а,б), при построении классификации вырубок Карелии потребовалось некоторое уточнение и дополнение классификации вырубок, выполненной В. С. Вороновой (1962, 1964) и Н. И. Ронконен (1975) на принципах И. С. Мелехова.

Уточнение потребовалось, в том числе и потому, что в настоящее время в рубку идут вторичные сообщества со значительной примесью лиственных пород, и развитие растительности на таких вырубках имеет некоторые особенности (Крышень, 2005).

Типология вырубок И. С. Мелехова (1954; 1958; 1959а,б) основана на положении о том, что виды-доминанты растительного сообщества, формирующегося после рубки леса, в полной мере характеризуют лесорастительные условия, как и предшествующее ему лесное сообщество. Однако это не так, поскольку доминанты вырубок имеют часто очень широкую экологическую амплитуду, которая не совпадает с экологической амплитудой доминантов живого напочвенного покрова коренных лесов (Крышень, 2005а,б). Основным противоречием типологии вырубок И. С. Мелехова является образование одного типа вырубки в различных типах лесорастительных условий (Крышень, 2005а,б; Федорчук и др., 2005, Нешатаев, 2007). В основе динамических классификаций лежит понятие коренного типа леса, определяемого экотопом (один экотоп – один коренной тип леса – тип лесорастительных условий). Выведение одного типа вырубок из разных типов лесорастительных условий фактически отождествляет различные экотопы, что противоречит динамическому принципу классификации лесов и вырубок как стадии их восстановления (Крышень, 2005а,б). Следует согласиться с А. М. Крышнем (2005а,б), что в типологии вырубок И. С. Мелехова, 1954; 1958; 1959а,б) внешнее сходство растительности вырубок, определяемое доминирующим видом, в таком случае ставится выше коренных особенностей экотопа, игнорируются различия видового состава.

В недавние годы появилась серия работ, посвященных описанию и классификации растительности вырубок европейской части РФ (Цветков, 1997; Уланова, 1998, 2005, 2006; Крышень, 2003а,б,в; 2004; 2005а,б; 2006; Крышень, Гнатюк, 2005а,б).

А. М. Крышень (2006) на основании проведенных маршрутных исследований, анализа архивных материалов и многолетних наблюдений за зарастанием вырубок на постоянных пробных площадях разработал классификацию вырубок Карелии. Она базируется на следующих основных положениях: 1) типы вырубок, как и типы леса, характеризуются определенным ареалом; 2) типы вырубок закономерно связаны с типами леса (лесорастительными условиями), но набор их шире в схожих местообитаниях, выделенные ассоциации растительных сообществ вырубок так же, как и типы коренных сообществ, закономерно распределяются по градиентам влажности и богатства почвы; 3) растительные сообщества вырубок закономерно связаны с возрастом вырубаемого древостоя; 4) структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно изменяется во времени, проходя через 2–3 стадии сукцессии до формирования сомкнутого древесного яруса; 5) уничтожение древес-

ного яруса снимает его нивелирующее влияние, и структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно развивается, в зависимости от комплекса антропогенных (нарушенность почвенного покрова, лесокультурные работы, мелиорация и т.п.) и природных (рельеф, почвенные условия) факторов (Крышень, 2006).

Н. Г. Уланова (2006) в результате обработки 620 геоботанических описаний фитоценозов разработала две классификации вырубков южной тайги: *эколого-фитоценологическую* и *эколого-флористическую*. В эколого-фитоценологической классификации выделено 16 ассоциаций, которые объединены в 5 групп по сходству экологии и жизненных форм доминирующих видов. Им в соответствие приведено 15 ассоциаций, выделенных в системе Й. Браун-Бланке.

Сопоставление двух классификаций показывает, что выделяемая по доминанту лесновейниковая ассоциация соответствует двум эколого-флористическим ассоциациям, относящимся к разным классам. Это свидетельствует о её сборном характере, и подтверждает известный факт формирования вейниковых вырубков на месте лесов разных типов лесорастительных условий (Мелехов, 1980; Федорчук и др., 2005).

В конце 1970-х начале 1980-х годов были разработаны и опробованы основные методические положения типологического направления ЛениНИИЛХ (Дыренков и др., 1973; Федорчук и др., 1974; Федорчук, Дыренков, 1975; Федорчук, 1976а, 1976б, 1979 и др.). и были опубликованы первые результаты классификации вырубков и составлены определители для коренных (Определитель и схема..., 1978) и производных лесов, а также вырубков Ленинградской области (Федорчук и др., 1981а; Федорчук, Бурневский, 1986;). В это же время нами совместно с В. Н. Федорчуком были заложены постоянные пробные площади на участках сплошных рубок сразу же после рубки или до рубки и были начаты ежегодные наблюдения на них. Аналогичные исследования на вырубках осушенных лесов были организованы нами совместно с Н.А.Красильниковым, В.Н.Федорчуком. Постоянные пробные площади были заложены в Сиверском опытном лесхозе и на гидролесомелиоративных стационарах, расположенных в Калининградской, Ленинградской, Нижегородской областях. Результаты этих наблюдений опубликованы в ряде наших работ с соавторами (Красильников и др., 1996; Федорчук и др., 2005).

Дальнейшее развитие идей типологической классификации и обобщение результатов исследований на вырубках эти работы получили в коллективной монографии (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005). В ней нами совместно с соавторами определен динамический статус видов растений, участвующих в восстановительных сукцессиях на вырубках, в том числе на вырубках лесов на осушенных торфах. Под сукцессионным или динамическим ста-

тусом мы понимаем особенности поведения видов растений в связи с динамикой сообществ (Антропогенная динамика..., 1995). Динамический статус определяется местом и ролью вида в региональной совокупности динамических рядов сообществ (в сукцессионной системе), в том числе с учетом восстановительных и иных антропогенных смен биогеоценозов. Динамический статус характеризуют следующие особенности вида (Юрцев, 1995):

- в каких рядах смен, и на каких этапах динамики биогеоценоза он присутствует, какую роль в сообществе он при этом играет;
- к какой эколого-ценотической группе (по сочетанию сообществ и экотопов, где он встречается) принадлежит данный вид.

Нами совместно с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой были подтверждены на основе данных длительных рядов наблюдений опубликованные ранее В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой (1995) предположения о сохранении в ходе восстановительных смен групп видов, индицирующих типы лесорастительных условий. Аналогичные выводы были впервые сделаны нами для лесов на осушенных почвах (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

В начале XX в. А. Каяндером (Cajander, 1909) было предложено понятие биологически равноценных местообитаний, объединяющих лесные участки в типы леса на основе сходства их мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. При этом во внимание не принимались ни почвообразующие породы, ни преобладающие виды деревьев. Идею биологически равноценных местообитаний подхватил В. Н. Сукачѳв (1927) и использовал её в своей типологической классификации с той лишь разницей, что он при выделении типов леса обязательно учитывал преобладающую древесную породу, а тип леса Каяндера считал синонимом типа лесорастительных условий (ЛРУ). Такой подход получил широкое распространение в советской, а затем и в российской лесной типологии фитоценотического направления. Сходного подхода, но с позиций флористического сходства (без придания особого значения доминантам) получил распространение в среде последователей Й. Браун-Бланке. В частности, ни А. Каяндер, ни последователи Й. Браун-Бланке не различали ельники-черничники на осушенных торфяниках, песках-супесях и на глинах-суглинках. Нами впервые было показано принципиальное отличие начальных этапов восстановительной динамики после рубки в сходных черничных ЛРУ, различающихся по гранулометрическому составу почвообразующих пород, и был сделан вывод о биологическом сходстве местообитаний черничной группы ЛРУ лишь на стадии спелого леса (Нешатаев, 2012).

Большой интерес представляет работа Г. П. Минкевич и др. (2003), в которой на основе многолетних наблюдений охарактеризованы возрастные изменения структурных элементов ельника-черничника в подзоне южной тайги.

Совместно с А. П. Смирновым и А. В. Грязькиным нами исследованы закономерности динамики живого напочвенного покрова на участках несплошных рубок в сосняках на осушенных торфах (Смирнов и др., 2002). Было установлено, что в результате рубок повысилось обилие светолюбивой и влаголюбивой осоки шароплодной.

Нами совместно с Д. В. Весёлкиным исследованы закономерности участия древесных растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами (арбускулярными и эктомикоризными), в ходе восстановления растительности на вырубках ельников черничных на суглинках и двучленных наносах и сосняков брусничных на песках в условиях южной тайги Северо-Запада РФ (Весёлкин, Нешатаев, 2014). В ходе восстановительной сукцессии последовательно снижается участие факультативно микоризных растений и монотонно возрастает обилие облигатно эктомикоризных растений. В ходе сукцессии после рубки лесов на суглинках наблюдали временное повышение проективного покрытия группы специализированных микоризных растений. В сукцессии восстановления сосняков брусничных такое повышение не выражено.

1.3. Изученность производных лесов, возникающих в результате сплошных рубок, пожаров

Как известно, при сплошных рубках таежных ельников широко распространено явление смены преобладающих древесных пород. На месте заболоченных ельников и ельников на суглинистых нормально дренированных почвах часто формируются мелколиственные древостои. На песчаных и супесчаных почвах широко распространены производные сосняки. Участие ели в составе молодняков, которые формируются после сплошных рубок, определяется, помимо экологических причин, также технологическими параметрами рубки, составом и возрастом смежных древостоев (наличием обсеменителей), количеством сохранившегося подрост ели предварительного возобновления и другими условиями (Крышень, 2005; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005; Уланова, 2006). На южной границе распространения таежных лесов, например, в Республике Татарстан, хвойные леса становятся менее устойчивыми и на больших площадях замещены производными березняками и осинниками. Это требует разработки специальных мероприятий по воспроизводству хвойных и твёрдолиственных лесов, созданию плантационных культур и разработки инновационных технологий по использованию древесины мягколиственных пород (Мусин и др., 2013).

Обзор типологических исследований дан в работе Л. П. Рысина (1982). Исследования по инвентаризации производных мелколиственных лесов Восточноевропейской и Уральско-Западносибирской провинций таежной области представлены в работах ряда авторов (Ипа-

тов, 1960 а,б; Бузунова, 1974, 1979; Василевич, 1983б, 1985; 1996, 1997, 1998, 2000; Дёгтева, Ипатов, 1985, 1987; Дёгтева, 1992, 1998, 2002; Бибикина, 1998; Дегтева и др., 2001а; Ликсакова, 2004 и др.). Эти работы свидетельствуют о значительном ценотическом разнообразии производных мелколиственных лесов.

Динамические ряды коренных и производных лесов подзон южной и средней тайги республики Коми рассмотрены С. В. Дёгтевой (2002).

Однако, анализ работ, посвященных классификации производных лесов, показал, что большинство из них не придерживается принципов динамического подхода. Особенно это хорошо видно на примере производных южнотаёжных брезняков с обильным вейником тростниковидным (*Calamagrostis arundinacea*). Как показано в нашей работе с соавторами (Федорчук, и др., 2005), березняки с покровом из вейника могут возникать после рубки лесов трёх типов лесорастительных условий (в пределах группы типов земель на нормально дренированных бескарбонатных суглинках и двучленных наносов): черничного, кисличного, дубравнотравного. Однако многие авторы относят их к одному типу леса или одной ассоциации березняк вейниковый, несмотря на то, что ход дальнейшей сукцессии у них различен, и, в зависимости от типа лесорастительных условий, идёт восстановление одного из трёх типов коренного ельника. Нами совместно с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой были проведены прямые и косвенные исследования этого процесса, и было количественно подтверждено высказанное ранее предположение о сохранении в ходе этой сукцессии основных параметров почв и видов-индикаторов, свойственных лесорастительным условиям исходного типа леса (Федорчук и др., 2005).

Впервые на материалах 30-летних наблюдений была проверена гипотеза А. А. Ниценко (1961), получившая название «правило сдвига» (Федорчук и др., 2005). Согласно этой гипотезе, при смене еловых коренных лесов березняками и осинниками происходит значительное обогащение почвы продуктами разложения трав и листового опада. Это обогащение, согласно А. А. Ниценко, приводит к сдвигу положения экотопа на оси богатства на один элемент эколого-фитоценотического ряда в сторону его увеличения настолько, что происходит смена брусничных лесорастительных условий черничными, черничных – кисличными, а кисличных – дубравнотравными. Было показано, что в действительности, на нормально дренированных местообитаниях имеет место улучшение лесорастительных условий в сторону повышения содержания гумуса и уменьшение неразложившейся подстилки, однако эти изменения не выходят за рамки исходного типа ЛРУ (Федорчук, Кузнецова, 1995; Федорчук и др., 2005). К сходным выводам ранее приходил ряд исследователей (Aalto-

nen, 1948; Семёнова, 1975; Фирсова, 1977), однако они не располагали столь длительными рядами наблюдений на постоянных ПП, как мы.

Нами совместно с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой уточнено разнообразие вариантов доминирования видов живого напочвенного покрова в производных лесах Северо-Запада РФ и выявлены диагностические признаки (почвенные и растения-индикаторы), позволяющие установить связь производных лесов с коренными и потенциальными типами леса и типами лесорастительных условий (Нешатаев, 1985, 1986а; 1987, 1992; Федорчук и др., 2005). Выявление чётких диагностических признаков позволяет однозначно относить производные вырубki и леса к типам лесорастительных условий и позволило разработать определители типов леса (Федорчук и др., 2005). Аналогичные исследования лесов были проведены нами совместно с соавторами в Кольско-Карельской геоботанической подпровинции (Neshatayev, 1991, 2008; Нешатаев, 1989а, 2005; Neshatayev, Neshatayeva 1993а,б, 1995; Нешатаев, Нешатаева, 1996, 1999а,б, 2002; Нешатаев и др., 2011; Neshatayev, Golubev, 2011) и Уральско-Западносибирской провинции (Нешатаев и др., 2000; Neshatayev, 2001, 2010; Нешатаев, 2002а,б, 2008; Нешатаев, Добрыш, 2005; Нешатаева, Нешатаев, 2005; Нешатаев и др., 2013), В северной части Республики Татарстан, относящейся к подтайге Уральско-Западносибирской таежной провинции, нами была заложена мониторинговая сеть, включающая 31 постоянную ПП, на которых выполнены фитопатологические, лишенологические и почвенные исследования (Neshatayev, 2001; Нешатаев В.Ю., Добрыш, 2005; Нешатаев и др., 2013). Разработанные в европейской части РФ принципы и методы были применены для типологии коренных и производных таёжных экосистем Камчатки (Нешатаев, 1987а,б,в; Нешатаев, Нешатаева, 1994, Нешатаев Ю. и др., 1994; Нешатаева и др., 2005, 2009; 2012).

1.4. Антропогенная динамика таёжной растительности и проблемы охраны биоразнообразия лесов

Одним из первых российских учёных, кто поднял вопрос о сохранении уникальных девственных таёжных экосистем, был С. А. Дыренков (1971, 1973, 1984; Нешатаев, 2012). Однако до недавнего времени вопрос изучения старовозрастных лесов, ненарушенных антропогенными факторами оставался слабо изученным (Маслов, 1990; 1998; 1999; Федорчук, 1999; Смирнова и др., 2006).

Интерес к теме старовозрастных и девственных лесов повысился, в связи с развитием добровольной лесной сертификации, предусматривающей выделение и картографирование лесов высокой природоохранной ценности, подлежащих особой охране с целью сохранения лесного биоразнообразия (Olson, Dinerstein 1998; Дженнингс и др., 2005; Яницкая, 2008).

Эффективная методика выделения, распознавания, инвентаризации и картографирования биологически ценных лесов Северо-Запада впервые разработана и внедрена в практику лесной сертификации с нашим участием (Выявление и обследование биологически ценных лесов, 2007, 2009). Нами совместно с А. О. Пестеровым впервые разработана методика выделения биологически ценных лесов Мурманской области (Neshatayev, Pesterov, 2010; Пестеров, Нешатаев, 2010). В упомянутых работах приведены редкие виды животных, растений и грибов, приуроченные преимущественно к старовозрастным, девственным лесам и лесам редких типов. Старовозрастными называют леса, в которых возраст старшего поколения древостоя близок к возрасту естественной (биологической) спелости или превышает его (Маслов, 1999). Старовозрастные леса характеризуются наличием большого количества крупных мёртвых древесных остатков, возникающих в результате вывала отдельных деревьев. Опыт, полученный в Европейской России, был распространён нами на таёжные леса Камчатки (Нешатаев, 2012).

Большое значение имеют работы, посвящённые дистанционным методам распознавания и оценки динамического состояния лесной растительности (Нешатаев и др., 2000, 2002; Выявление и обследование биологически ценных лесов, 2007, 2009; Neshatajev, 2008; Нешатаев М., Нешатаев, 2012 а, б; Черненькова и др., 2013).

В связи с возрастающим антропогенным прессом на природные экосистемы всё большее значение приобретают работы, посвященные перспективам формирования сети ООПТ - особо охраняемых природных территорий (Крышень и др., 2010). Особое значение придается проведению на них мониторинга растительности, принципы ведения которого для ООПТ были впервые обоснованы нами с соавтором (Нешатаева, Нешатаев, 1999) и позднее использованы в учебном процессе (Нешатаев, Егоров, 2005). На основе разработанных принципов, учитывающих закономерности динамики растительности, был осуществлён мониторинг растительности в Лапландском заповеднике (Нешатаев, Нешатаева, 1996; Нешатаев и др., 2006, 2009; национальном парке «Нижняя Кама» в Республике Татарстан (Нешатаев, Добрыш, 2005, Нешатаев и др., 2013), заложены основы для мониторинга растительности Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев, 1998а; Нешатаев и др., 2002) и природного парка «Сибирские Увалы» (Кукуричкин, Нешатаев, 2004).

С нашим участием обследована и закартирована растительность некоторых ООПТ таёжной зоны с применением динамического подхода к выделению картируемых единиц (Нешатаев, 1987; Neshatayev, 1991; Кузьмина и др., 1992; Нешатаев, 1992; Ю. Нешатаев и др., 1994а; Малышева и др., 1995; Нешатаев и др., Кукуричкин, Нешатаев, 2004; Нешатаев и др.,

2000, 2002, 2011; Нешатаев М., Нешатаев, 2012а,б) и обосновано создание ряда новых заказников (Кораблёв, Кузьмина, Нешатаев, 2007; Нешатаев и др., 2008).

Отдельного внимания заслуживают работы, выполненные в городских скверах, парках и лесопарках, на примере которых прослеживается формирование и динамика городской растительности (Мальшева и др., 1995; Нешатаев, 1996; Нешатаев, Касаткина, 2001; Neshatayev, Kasatkina, 2001; Сенников, Нешатаев, 2005; Добровольский, Нешатаев, 2007а,б,в; 2008; Панкратова, 2016).

Много работ, начиная с 1980-х годов, было посвящено исследованию влияния атмосферного загрязнения на жизненное состояние и разнообразие таёжных лесов, подверженных антропогенному атмосферному загрязнению (Нешатаев, 1989а; Нешатаев, Нешатаева, 1996; Черненькова, Макаров, 1996; Ярмишко, 1997; Черненькова и др., 2012, 2013; Черненькова, Бочкарев, 2013; Neshatayev, 1991; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Ярмишко, Ярмишко, 2002; Динамика лесных сообществ северо-запада России, 2009). Нами впервые было выявлено исчезновение мохового покрова из лесных мхов в восточной части Лапландского заповедника под влиянием атмосферного загрязнения сернистым ангидридом (Нешатаев, 1989а). Это явление нашло своё отражение в классификации растительности (Neshatayev, Neshatayeva, 1993b, 1995, 1994; Neshatayeva, Neshatayev, 1993, 1994, 1995) на карте растительности заповедника (Лапландский государственный природный биосферный заповедник, 2009).

1.5. Изученность динамики растительности под влиянием пожаров

Еще в прошлом веке выдающийся исследователь Сибири академик А. Ф. Миддендоф писал "нельзя не заметить, что и в Сибири лесные пожары принадлежат к числу важнейших двигателей природы, посредством которых лесам сообщается известного рода разнообразие" (цит. по: Гордягин, 1900). Лесные пожары являются одним из главнейших факторов динамики лесных экосистем. Их значение в поддержании разнообразия бореальных лесов неоднократно обсуждалось в работах ведущих русских и зарубежных геоботаников и лесоводов (Гордягин, 1900; Сукачев, 1934; Мелехов, 1933, 1948, 1971; Корчагин, 1954, 1956; Фуряев, Киреев, 1979; Zackrisson, 1977; Санников, 1973, 1975, 1992; Foster, 1983; Engelmark, 1987, 1993, 1998; Flannigan, Wotton, 1989; Payette, 1992; Громцев, 1993; Engelmark et al., 1994; Горшков, 1995а,б, 1998, 2001; Flannigan et al., 2001; Маслов, 2002; Горшков и др., 1995а,б, 1997, 2005а,б,в; Gorshkov, Bakka, 1996; Gorshkov et al., 1996; Горшков, Ставрова, 1999, 2002, 2005 и др.).

По имеющимся оценкам, период между пожарами, возникшими под влиянием естественных факторов, составляет в каждой конкретной точке территории бореальной зоны

около 1000 лет (Горшков, 1998). Под влиянием хозяйственной деятельности человека частота пожаров в историческое время значительно увеличилась, и в настоящее время на территории европейской части России периодичность лесных пожаров составляет от 30-50 до 500 и более лет (Горшков, Ставрова, 2005). При этом доля лесных пожаров, вызванных естественными причинами, составляет по оценкам разных авторов не более 2-15% (Мелехов, 1971; Громцев, 1993; Zackrisson, 1977; Nicklasson, Granstrom, 2000 и др.). Несмотря на охрану лесов от пожаров, которая привела к заметному снижению частоты лесных пожаров в XX столетии, тем не менее, на большей части бореальной зоны лесные пожары остаются, наряду с промышленными рубками, основным внешним фактором нарушения бореальных таежных лесов (Горшков, Ставрова, 2005). Нами впервые по данным картирования пожаров была установлена периодичность пожаров для Лапландского заповедника за 93 г. с 1895 по 1987 г., в зависимости от типа леса (Neshatayev, 1991). Аналогичные сведения были впервые получены нами для Уральско-Западносибирской провинции на примере Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев, 1998а,б, 2002б).

Установлено, что, в зависимости от давности и интенсивности предыдущего пожара (или иного нарушения), возрастного состава лесобразующих пород и биолого-морфологических особенностей лесообразователей (например, высоты прикрепления кроны, мощности коры и т.п.), давности последнего пожара, значительно варьирует степень повреждения и уничтожения древесного яруса (Молчанов, 1954; Koolstrom, Kellomaki, 1993; Горшков, Ставрова, 2005; Горшков и др., 2005в и др.).

В целом ряде работ рассмотрено и охарактеризовано изменение характеристик местобитаний под воздействием лесных пожаров различной интенсивности (Санников, 1992; Фирсова, 1977; Горшков и др., 1995б, 2005в; Динамика лесных сообществ северо-запада России, 2009; Бобровский, 2010 и др.).

Изучение механизмов и динамики восстановительных процессов, протекающих после пожаров в лесных экосистемах, представляет большой научный и практический интерес. Подобные исследования на северо-западе Европейской части России и сопредельных государств были начаты еще в 30-50-х годах XX столетия (Мелехов, 1933, 1944, 1948, Корчагин, 1954; Пушкина, 1960 и др.). Дальнейшими исследователями были выявлены основные закономерности и этапы восстановительной динамики различных ярусов и компонентов лесных экосистем (Maikawa, Kershaw, 1976; Zackrisson, 1977; Фуряев, Киреев, 1979; Forster, 1983, 2001; Lindholm, Vasander, 1987; Payette et al., 1989; Engelmark, 1993, 1998; Payette, 1992; Горшков, 1993; Самойлов, Ипатов, 1995; Кулешова и др., 1996; Gorshkov et al, 1996;

Gorshkov, Bakkal, 1996; Баккал, 1999; Баккал, Горшков, 1998, 2000; Горшков, Ставрова, 1999, 2002; Баккал и др., 2005; Горшков и др., 2005а,б,в, 2009; Горшков, Баккал, 2009).

Большой интерес представляет подробный обзор S. Payette (1992), посвященный воздействию пожаров на бореальные леса Северной Америки. Многие авторы (Гордягин, 1900; Седых, 1979; Лапшина, 1978; Фуряев, Киреев, 1979 и др.), изучавшие таежную растительность, отмечали, что в современном растительном покрове таежной зоны большая часть еловых и сосново-кедровых лесов представляет собой не коренные насаждения, а различные стадии восстановления коренных лесов на пройденных огнем территориях.

В наибольшей степени пожарам подвержены дренированные земли равнин и склонов с почвообразующими породами песчаного и супесчаного гранулометрического состава. Характерным элементов ландшафтов как возвышенных, так и низких песчаных равнин являются сосновые лишайниковые (*Pinetum cladinosum*) и зеленомошно-лишайниковые (*Pinetum cladinoso-hylocomiosum*) леса. Sernander (1896) считал сосняки лишайниковые заключительной формацией "am meisten vorgeschrittenes Stadium" (с. 80), то есть такой устойчивой формой равновесия между членами растительного сообщества, которая может неопределенно долгое время занимать территорию. Сходной точки зрения придерживались J. Wolak (1959), Н. П. Пушкина (1960), Л. П. Рысин (1975), W. Matuszkiewicz, J. Matuszkiewicz (1973), W. Faltinowicz (1986), С. Г. Самбук (1986), В. В. Горшков (1993) и др.

Иная точка зрения была высказана А. Я. Гордягиным (1900), по мнению которого *Pinetum cladinosum* представляет собой временную стадию, формирующуюся под влиянием пожаров и стремящуюся "вновь перейти в *Pinetum hylocomiosum*" (с. 308). Гордягин также предполагал, что в области распространения ели и кедра эти темнохвойные породы сменяют сосну, если этому не препятствуют пожары, которые, действовали и в доагрикультурное время. Пожары, как считал Гордягин (1900), время от времени удаляют из сосняков зеленомошников не только весь подрост сосны и ели, но и "союзника ели" - моховой покров, не нанося при этом значительного вреда взрослым соснам, имеющим глубокую корневую систему, в отличие от поверхностной корневой системы ели, неустойчивой к пожару.

Как длительнопроизводный тип леса рассматривал сосняки лишайниковые С. Я. Соколов (1931). Д. В. Воробьев (1953) относил леса с преобладанием лишайников к производным послепожарным формам покрова нескольких типов лесного участка: на юге - сухих боров, в средней - полосе свежих боров, на севере - свежих и влажных боров и свежих суборей. В. С. Ипатов и др. (1991) предлагали рассматривать сухие сосновые зеленомошные и лишайниковые боры как единый тип леса, полагая, что они связаны сукцессионно. Производными, сменяющимися со временем зеленомошными, лишайниковые леса считали также

R. Kobendza (1930), E. Maikawa & K. A. Kershaw (1976), О.Г. Чертов (1981), В. С. Ипатов с соавторами (Ипатов, Тархова, 1983; Ипатов Кирикова, 1984), В. Ю. Нешатаев (1995, 1997), K. A. Kershaw & J. H. Looney (1985). На увеличение обилия лишайников под влиянием пожаров указывали также D. R. Foster (1983), O. Engelmark (1987). А. А. Маслов (2002), наблюдая в течение 20 лет состав и структуру нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном в Московской области, установил, что в ходе естественной динамики в наблюдаемом сообществе произошло увеличение проективного покрытия мохообразных.

Исследования ЛенНИИЛХ на Карельском перешейке показали, что есть весьма веские основания предполагать, что сосняки лишайниковые могут возникать на месте сосняков брусничных (зеленомошных) под влиянием пожаров (Чертов, 1981; Федорчук и др., 1984). M. Ruzicka (1964) связывал лишайниковые боры Средней Европы с бедными генетически молодыми песчаными почвами, часто на вторично выровненных дюнах.

Ю. Д. Цинзерлинг (1932) и А. А. Ниценко (1961) считали, что среди лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых боров имеется небольшая часть временных сообществ, возникших на месте зеленомошников вследствие улучшения освещения после рубок или пожаров, в которых лишайники со временем сменяются, по мере смыкания древесного полога, мхами. Тем не менее, они считали, "что значительная часть наших лишайниковых боров временными ценозами не является" (Цинзерлинг, 1932 с. 97, 98).

Таким образом, анализ литературы показывает, что существует три конкурирующие гипотезы о взаимоотношении мхов и лишайников в бореальных лесах на дренированных песках: назовем их гипотезами Сернандера, Гордягина и Цинзерлинга. Нами впервые прямыми и косвенными методами была проведена проверка этих гипотез и доказана справедливость гипотезы А. Я. Гордягина (Нешатаев, 1995; 2002б).

До недавнего времени сведения о роли пожаров в поддержании биологического разнообразия таёжных ландшафтов были весьма противоречивы (Payette, 1992; Громцев, 1993; Горшков, 2001; Горшков и др., 2005; Горшков, Ставрова, 2005). Нами впервые на основе построения математических моделей динамики экосистем ландшафта площадью более 10 тыс. га была установлена роль пожаров в поддержании биологического разнообразия (Нешатаев, 2002б).

1.6. Изученность динамики растительности под влиянием гидролесомелиорации

В России к настоящему времени с целью лесовыращивания осушено около 4 млн. га, расположенных преимущественно в таёжной зоне европейской части (Minayeva, Sirin, 2005), в Финляндии – 4,9 млн. га, в Швеции – 1,5 млн. га, в Норвегии – 420 тыс. га, в Беларуси – 280

тыс. га, в Литве – 590 тыс. га, в Латвии – 500 тыс. га, в Эстонии – 460 тыс. га, в Канаде – 25 тыс. га, в США – 400 тыс. га (Minkkinen et al., 1999; 2008). Осушение с целью лесовыращивания проведено в этих странах (за исключением США) преимущественно в таёжной зоне.

Процессы формирования лесных биогеоценозов на осушаемых почвах и сукцессии, идущие в результате осушения болот и заболоченных лесов, давно привлекли внимание фитоценологов, болотоведов, лесоводов (Танфильев, 1889; Оппоков, 1911; Cajander, 1913; Какс, 1914; Сукачев, 1926 и др.).

В монографиях В. Э. Вомперского (1968) и Б. В. Бабикова (2004) по материалам многолетних наблюдений проанализированы основные экологические факторы, определяющие формирование и рост сосновых древостоев после осушения. Изучено влияние осушения на уровень грунтовых вод, а последних - на формирование и рост древостоев. Представлены данные круглогодичных многолетних исследований стока и осадков на основе уравнения водного баланса, показывающие влияние леса на водный режим почв и стока – на водное питание рек.

Сведения об изменении почв под влиянием осушения приведены в ряде работ (Boelter, 1965; Чертов, 1981; Зайдельман, 1991; Minkkinen et al, 1999, 2008; Ballard, 2000). Мною совместно с соавторами исследованы особенности трансформации почв под влиянием гидролесомелиорации (Красильников, Нешатаев, 1999; Нешатаев, 2005, Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

Сукцессии, идущие под влиянием осушения достаточно детально изучены в Ленинградской области (Соколов, 1926, 1928, 1929; Ниценко, 1954, 1961; Коновалова, Нешатаев, 1983; Осушение..., 1985; Дегтярев, Нешатаев, 1986; Нешатаев, 1986а, 1986б, 1987; Нешатаев, Коновалова, 1986; Neshatajev, 1989; Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005; Савицкая, Бодина, 2008) и в Прибалтике (Коллист, 1953; Мазинг, 1955, Аболинь, 1977, 1978; Буш, Аболинь, 1968; Буш, Залитис, 1977; Валк, 1982; Капустинскайте, 1977, 1978; Каразия, Капустинскайте, 1977; Lõchmus, 1981; Буш, 1972 и др.).

Ряд работ, посвященных этой проблеме, мы находим у шведских (Holmen, 1964) и финских исследователей (Heikurainen, 1953; Sarasto, 1957, 1961; Ruuhijarvi et al., 1979; Vasander, 1983).

Некоторые сведения о закономерностях сукцессий, идущих под влиянием гидролесомелиорации в Карелии приведены в работах Т. К. Юрковской (1963), Р. М. Морозовой, Г. Е. Пятецкого (1968), С. И. Грабовик (1985).

Слабо изучены особенности постмелиоративных сукцессий в восточных регионах европейской части России. Некоторые сведения об этих сукцессиях в условиях Вологодской и

Тверской областей содержатся в работе В. И. Денисенкова (1980), описания лесов на интенсивно осушенных торфяниках из Нижегородской области привел С. Я. Соколов (1931). Особенности трансформации лесоболотных биогеоценозов Среднего Урала под влиянием осушения рассматривают А. С. Чиндяев и А. В. Горяева (2008).

Анализ литературы показал, что в таежной и подтаежной зонах Европы при интенсивном осушении верховых торфяников формируются типы леса, близкие по структуре, составу и производительности древостоев к своим аналогам на минеральных нормально дренированных почвах. На осушенных верховых торфах образуются аналоги сосняков брусничных, на бедных переходных торфах формируются ельники, сходные с суходольными ельниками черничными, а на богатых переходных и низинных торфах сукцессия идет в сторону ельников кисличных.

Леса на осушенных торфах характеризуются существенными экологическими, лесоводственными и технологическими особенностями. Поэтому в настоящее время признается практическая целесообразность выделения особых типов леса на осушенных торфах. Такие типы выделены в Прибалтийских странах, Ленинградской области, Финляндии и некоторых других регионах (Буш, Аболинь, 1968; Буш, 1970; Каразия, Капустинская, 1977; Lõchmus, 1981; Хейкурайнен, 1983; Федорчук, Бурневский, 1986; Нешатаев, Федорчук, 1989). Нами с участием В. Н. Федорчука и М. Л. Кузнецовой впервые разработана типология лесов на осушенных местообитаниях для Северо-Запада РФ (Нешатаев, 1987; Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др. 2005) и даны рекомендации по учёту лесов на осушенных местообитаниях при лесоустройстве (Нешатаев и др., 2008).

Сопоставление единиц типологических классификаций для таежной и подтаежной зон Европы, выполненных в различных регионах, показало, что для интенсивно осушенных торфяников обычно выделяют от 2 до 5 серий типов леса, называемых, в зависимости от избранного подхода, типами леса, типами местообитаний, типами лесорастительных условий и т.п. (Нешатаев, Федорчук, 1989).

В связи с тем, что к настоящему времени леса на давно и интенсивно осушенных участках занимают достаточно большие площади, возникает задача планирования лесохозяйственных мероприятий в них. Для этого особенно важно знание особенностей естественного возобновления на вырубках осушенных лесов и разработка типологии вырубков лесов на осушенных почвах, которая должна являться базой для проектирования лесохозяйственных мероприятий на них. В то же время, следует признать, что эти вопросы до недавнего времени были слабо освещены в литературе (Neshatayev, 1991; Великанов, 1995; Нешатаев, Штак, 2016).

В Беларуси динамику растительности под влиянием осушения изучали И. Д. Юркевич и Е. Г. Петров (1968), В. И. Парфенов, Г. А. Ким (1976), В. С. Гельтман и Н. Ф. Ловчий (1981), Л. С. Балашев и др. (1982). Сведения о лесах на осушенных почвах этого региона приведены также в работах И. Д. Юркевича (1980) и др. Нами в рамках Российско-Белорусского проекта в 1999–2000 г. совместно с Н. А. Красильниковым, А. А. Кнize, Н. А. Пироговым, Н. А. Зеленкевич, М. А. Романовой, А.Н.Драндиной для Беларуси была уточнена типология лесов на осушенных местообитаниях (Красильников, Нешатаев, 1999).

1.7. Проблема классификация растительности и биогеоценозов с учетом их динамики

1.7.1. Краткая история вопроса

Обзор типологических исследований в СССР за почти 100-летний период дан в работе Л. П. Рысина (1982). Нами предложено выделить 5 периодов в истории лесной типологии Российской Империи–СССР–России (Нешатаев, 2016а,б), рассмотренных ниже.

1. Эмпирический период – до 1889 г.; когда Н. Генко впервые применил лесную типологию при лесоустройстве, используя народные названия типов леса.

2. Период становления научной лесной типологии в России – 1889–1917 гг.: работы А. А. Крюденера, А. Битриха, А. Я. Гордягина, В. Н. Сукачёва, Г. Ф. Морозова.

3. Период развития различных направлений (табл. 1.2) в лесной типологии (1918–1945 г.): эколого-фитоценотическое (Сукачёв, 1927, 1930, 1934); лесоводственно-экологическое (Е. В. Алексеев, П. С. Погребняк, Д. В. Воробьёв); генетическое (Б. А. Ивашкевич, Б. П. Колесников). Наличие различных подходов, направлений, школ в лесной типологии связано как со сложностью и высокой изменчивостью в пространстве и во времени объекта классификации, так и с различной оценкой роли динамики растительности и значения экологических факторов (таблица 1.2), с отсутствием чётко обозначенных целей и задач классификации (Федорчук, 1992, Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

Направления в лесной типологии и классификации лесной растительности (Нешатаев, 2007)

Характеристики классификаций	В.Н.Сукачев, И.С.Мелехов	J. Braun-Blanquet	Е.В. Алексеев, П.С.Погребняк, Д.В.Воробьев	A. Sjaander	Б.А. Ивашкевич, Б.П. Колесников, В.С.Ипаатов	В.Н. Федорчук, В.Ю.Нешатаев; С.П. Каразия
Вырубки и коренные леса относятся к одному типу ЛРУ	Нет	В зависимости от состава	Да	Да	Да	Да
Целевое назначение						
Лесохозяйственное	+	-	+	+	+	+
Фитоценоотическое	+	+	-	+	+	+
Признаки, используемые для распознавания типов лесорастительных условий (ЛРУ)						
Климат	-	-	+	-	+	+
Рельеф	-	-	(+)	-	+	-
Мощность органических горизонтов почвы	-	-	-	-	-	+
Мощность гумусового горизонта	-	-	-	-	-	+
Гранулометрический состав почвы		-	(+)	-	+	+
Виды-индикаторы	+	+	+	+	+	+
Виды-доминанты живого напочвенного покрова	+	(+)	(+)	+	+	(+)
Виды-доминанты древесного яруса	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Синтаксоны						
Основные	Тип леса	Асс.	Тип ЛРУ=цикл (серия) типов леса			
Низшие	Асс.	Вар.	Тип леса=тип ЛРУ + преобладающая порода; Ассоциация; субассоциация; вариант			

4. Период расцвета лесной типологии в СССР (1946–1991 г.): для него характерно биогеоценотическое понимание типа леса, согласование понятий «тип леса» и «тип лесорастительных условий» (ЛРУ), сближение направлений и школ на III Всесоюзном лесотипологическом совещании (г. Львов, 1982), создание Секции лесной типологии Научного совета по проблемам леса АН СССР, Секции лесоведения РБО, разработка концепции региональных кадастров типов леса (В. С. Гельтман, Н. Ф. Ловчий), разработка принципов создания региональных кадастров и определителей типов леса (Региональные кадастры типов леса, 1990);

внедрение результатов лесотипологических исследований в практику лесного хозяйства и лесоустройства.

К 1980-м годам большинство типологов СССР пришли к соглашению о том, что объектом классификации являются биогеоценозы на лесных землях и о том, что необходимо выделение единицы типологической классификации, объединяющей коренной (условно-коренной или длительно производный) тип леса и кратковременно производные типы леса и вырубки в сходных лесорастительных условиях. В соответствии с решениями 1 и 2-го лесотипологических совещаний такую единицу, с подачи В. Н. Сукачёва (1945), принято называть типом лесорастительных условий (ЛРУ). Используются также названия «серия типов леса» и «цикл типов леса». Существуют различные подходы к выделению типов ЛРУ, в том числе с использованием эдафической сетки, в соответствии с установками школы Алексева-Погребняка, по видам-доминантам и индикаторам согласно фитоценологической школе В. Н. Сукачёва.

В 1970-х — начале 1980-х гг. разрабатывались также классификации типов ЛРУ с использованием комплекса признаков почв (увлажнение, гранулометрический состав, тип гумуса и др.), рельефа и четвертичных отложений, наследующие идеи А. А. Крюденера (1916) и Н. Л. Благовидова (Благовидов, Бурков, 1959; Чертов, 1981). В этот период сложилось и получило развитие типологическое направление – комбинированный метод динамической классификации СПбНИИЛХ, охарактеризованный ниже.

Самостоятельное лесотипологическое направление сформировано в СПбНИИЛХ в Ленинградском (Санкт-Петербургском) НИИ лесного хозяйства (СПбНИИЛХ) В. Н. Федорчуком и его сотрудниками (Федорчук, Дыренков, 1975, Федорчук, 1976а,б; Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005 и др.). Предпосылки разработки комбинированного метода динамической типологии В.Н.Федорчука (СПбНИИЛХ) приведены в табл. 1.3. Близкая по своей методологии лесотипологическая классификация была разработана в Литовской ССР С. П. Каразией (1977).

Обобщённая характеристика комбинированного метода СПбНИИЛХ дана нами в руководстве, посвященном методам изучения лесных экосистем (Нешатаева, Ставрова, Нешатаев, 2002). Основной типологической единицей классификации СПбНИИЛХ является серия (семейство, цикл) типов леса, соответствующее понятию «тип лесорастительных условий». Типы леса выделяют в соответствии с решениями I и II Всесоюзных лесотипологических совещаний (1951, 1973) по В. Н. Сукачеву в пределах серий (типов лесорастительных условий) по преобладающей древесной породе.

Серия типов леса объединяет коренной или длительно производный тип леса и производные на его месте типы леса и вырубок. Однако сами понятия коренного и производного типов трактуются неоднозначно (Александрова, 1964; Маслов, 1999) и потребовали уточнения (см. главу 2). Особенно это касается условно-коренных типов на осушенных местообитаниях (Нешатаев, 1996; 2007) и спонтанных типов леса на заболоченных местообитаниях.

Одним из важнейших лостижений типологического направления СПбНИИЛХ следует считать разработку определителей типов лесорастительных условий. По меткому выражению канадских лесотипологов R. D. Pfister и S. F. Arno (1980), «классификация без определителя, это все равно, что небоскреб без лифта». Составление определителя и его апробация в полевых условиях позволяют выявить и исправить недостатки в установлении отличительных признаков типов леса. Определитель формализует и конкретизирует систему распознавания типологических единиц, делает ее рациональной. Такой определитель составлен для лесов Северо-Западных районов РФ (Федорчук и др., 2005).

Рекомендации по стандартизации характеристик типологических единиц содержатся в Основных положениях по составлению региональных кадастров типов леса (см. Федорчук и др., 2005).

Период завершился Всесоюзной конференцией «Лесная типология в кадастровой оценке лесных ресурсов» (Днепропетровск, 1991), явившейся, по сути, четвёртым (и последним) Всесоюзным лесотипологическим совещанием.

Таблица 1.3

Источники комбинированного типологического метода СПбНИИЛХ (Нешатаев, 2007)

Источники	Составные части метода
• Г. Ф. Морозов	Целевой (прагматический) подход, использование почвенных показателей
• В. Н. Сукачев	Системный биогеоценотический подход, методика типологического описания лесного биогеоценоза, значение динамики биогеоценозов при назначении лесохозяйственных мероприятий
• Л. Г. Раменский	Индикация экологических режимов с помощью шкал, точный учет проективного покрытия, одновременный учет признаков почв и растительности перекрестным методом
• Б. А. Ивашкевич, Б. П. Колесников	Динамическое понимание основного синтаксона
• J. Braun-Blanquet	Табличная обработка геоботанических описаний, выделение характерных и дифференцирующих видов
• E. Aichinger	Экологические группы видов
• Е. В. Алексеев, П. С. Погребняк, Д. В. Воробьев	Использование видов-индикаторов, разработка определителей

5. Современный период – период деградации лесной типологии и лесного хозяйства России – с 1992 г. по настоящее время (Рысин, 2008). Распад СССР стал причиной прекра-

щения работы Секции лесной типологии. К настоящему времени ушли из жизни многие ведущие лесотипологи: Б. П. Колесников, С. А. Дыренков, К. К. Буш, А. Г. Долуханов, Л. Б. Махатадзе, П. Н. Львов, В. Н. Смагин, Е. П. Смолоногов, В. А. Розенберг, И. П. Щербаков, Б. Ф. Остапенко, В. С. Гельтман, Д. С. Голод, Н. Г. Васильев, Л. П. Рысин, Г. В. Крылов, А. Г. Крылов и другие. Они были крупными, оригинально мыслящими учеными, членами Всесоюзного Ботанического общества.

В этот период был опубликован ряд монографий, обобщающих материалы лесотипологических исследований прошлых лет (Федорчук и др., 2005; Рысин, 2010, 2011; Рысин, Савельева, 2002, 2008; Рысин и др., 2012). Эти обобщения выполнены в русле принятых ранее положений о кадастрах типов леса (Лыхмус, 1990; Региональные кадастры типов леса, 1990; Федорчук, 1990; Рысин, Савельева, 2007).

В современный период в классификации лесной растительности РФ начинает преобладать флористический подход, не соответствующий биогеоценотическому пониманию типов леса. Отдельными учеными развёрнута необоснованная критика В. Н. Сукачева и его последователей, которым приписывается отождествление растительного сообщества и организма («организмизм»), догматизм («еловая догма»), предпринимаются попытки перенести закономерности травяных группировок на лес, доказать ненужность и бесполезность биогеоценологии, всячески принизить роль российских учёных и необоснованно возвысить роль иностранных (Миркин, Наумова, 2012).

Утверждены положения о создании лесных планов субъектов РФ, регламентов лесничеств, проектов освоения лесов, в которых нет упоминания о типах леса и типах ЛРУ. Утверждена лесоустроительная инструкция (Приказ Рослесхоза от 12.12.2011 г. N 516), согласно которой диагностическими признаками типов леса и типов ЛРУ являются «рельеф, почвенно-грунтовые условия, травянистые растения и кустарники – индикаторы этих условий» (словно деревья, кустарнички, мхи, лишайники не являются индикаторами). Утверждена лесоустроительная инструкция (Приказ МПР от 18.08.2014, N 367), согласно которой можно проводить «таксацию лесов способом актуализации материалов предыдущего лесоустройства», при этом «не актуализируется тип леса и тип ЛРУ»; отсутствуют диагностические признаки выделения типов леса и типов ЛРУ. Приказами Рослесхоза от 09.03.2011 N 61 и МПР от 18.08.2014 N 367 утверждены новые схемы лесорастительного районирования, согласно которым многие южнотаёжные районы отнесены к среднетаёжным, что значительно снижает требования к лесовосстановлению (в интересах лесозаготовителей). Закрыт ряд лесных ВУЗов (Нешатаев, 2016 б).

1.7.2. Современное состояние типологии таёжных лесов Европейской России

Нами проанализированы схемы типов леса, применяемые в настоящее время во всех субъектах Российской Федерации 14 филиалами ФГУП «Рослесинфорг» (Нешатаев, 2016 б).

Нами выбраны следующие критерии оценки качества типологических классификаций проанализированных схем типов леса (Нешатаев, 2016 б):

1. Полнота охвата диагнозами типов ЛРУ и типов леса всего разнообразия лесов, вырубок и гарей субъекта РФ;
2. Необходимость и достаточность выделения типов ЛРУ и типов леса (отсутствие излишних типов, излишней дробности классификации, усложняющих её применение и использование);
3. Степень учёта динамики лесной растительности в классификации (динамичность): увязка в единые типы ЛРУ коренных и производных типов, учёт динамических потенций внешне сходных типов леса на разных почвообразующих породах (например, ельники черничные на песках, суглинках и осушенных торфах) и др.

Оценка соответствия критериям дана по трехбалльной шкале: хорошая, удовлетворительная, неудовлетворительная. Ниже приведены характеристики типологических схем для таёжных районов европейской части РФ.

Типологические классификации, используемые Севзаплеспроектom для Северо-Западных регионов таёжной зоны европейской части РФ (Мурманская, Ленинградская, Псковская, Новгородская, Калининградская области, Республика Карелия)

В настоящее время на Северо-Западе используются схемы типов леса для еловых и сосновых лесов В. Н. Сукачёва с небольшими дополнениями и изменениями. Леса с преобладанием прочих древесных пород (берёза, осина, ольха серая, чёрная, ивы древесные, осокорь, дуб, ясень, клён и др.) предложено относить к типам ЛРУ хвойных лесов, руководствуясь диагнозами для вариантов типов леса, составленных по данным для спелых еловых и сосновых лесов (Нешатаев, 2016б). Наши исследования с соавторами (Федорчук и др., 2005) показали, что виды-доминанты, приведённые для типов ЛРУ по данным для спелых хвойных лесов, иные чем в лиственных, в том числе производных лесах, особенно в лесах на месте бывших сельскохозяйственных земель, широко представленных на Северо-Западе РФ. В схемах отсутствуют особые типы пойменных лесов (за исключением Мурманской области).

Для лесов на осушенных местообитаниях выделены варианты заболоченных лесов (кроме Калининградской и Мурманской областей), однако, как было показано ранее (Нешатаев, Федорчук, 1989), этого недостаточно, т.к. существуют леса на давно и интенсивно осушенных торфяниках, утратившие признаки заболоченных лесов, кроме торфа, и очень близкие к своим типам-аналогам на минеральных почвах. Если в Мурманской области леса на осушенных почвах редки, то в Калининградской области они играют существенную роль в лесном фонде (Нешатаев, 2016б).

Следует отметить, что в анализируемых схемах отсутствует увязка в единые типы ЛРУ коренных еловых и производных сосновых типов леса. Характерно также наличие избыточных, экологически близких типов леса, например, сосняк брусничный и сосняк верес-

ковый, ельник долгомошный и ельник черничный влажный (Нешатаев, Егоров, 2003; Нешатаев, 2016 б).

Таким образом, оценки полноты, необходимости и достаточности, динамичности схем типов леса Севзаплеспоекта неудовлетворительные (Нешатаев, 2016 б).

При лесоустройстве лесов Ленинградской области и Прионежского лесхоза Карелии в 1980–1983 гг. была использована типологическая схема ЛенНИИЛХ, разработанная с нашим участием, и подробно охарактеризованная В. Н. Федорчуком и др. (2005). Этой схемой предусмотрено для выделения типов ЛРУ использование видов-индикаторов и почвенных показателей, устойчивых в процессе возрастных и восстановительных смен после рубок, а также разделение кисличного и черничного типов ЛРУ на три: 1) на песках и супесях; 2) на суглинках и двучленных наносах (супесь на суглинке); 3) на осушенных торфах. Нами было показано различие динамики после пожаров и рубок на этих трёх типах земель (Нешатаев, 2012; Федорчук и др., 2005). Положительной стороной типологической классификации ЛенНИИЛХ является разделение заболоченных лесов, сходных по видовому составу живого напочвенного покрова, на типы и подтипы с учётом градаций мощности торфа или оторфованной подстилки (10–15, 16–30, более 30 см), что снижает затраты на проектирование гидромелиоративных мероприятий и проекты строительства лесных дорог (Нешатаев, Егоров, 2003; Нешатаев, 2016 б).

Типологические классификации, используемые Северлеспроектом для субъектов Северо-Восточных регионов таёжной зоны европейской части РФ (Вологодская, Архангельская области, Республика Коми)

На Северо-Востоке европейской части РФ используются схемы типов леса для еловых и сосновых лесов В. Н. Сукачёва с небольшими дополнениями и изменениями. Схемы типов леса имеют большое сходство с таковыми для Северо-Западных районов со всеми свойственными последним недостатками. Оценки полноты, необходимости и достаточности, динамичности схем типов леса Севлеспроекта неудовлетворительные (Нешатаев, 2016 б).

Типологические классификации, используемые Мослеспроектом для южнотаёжной подзоны и подзоны хвойно-широколиственных лесов центральных регионов европейской части РФ (Владимирская, Ивановская, Костромская и Московская области).

Используются схемы типов леса для еловых и сосновых лесов В. Н. Сукачёва с небольшими дополнениями и изменениями. Добавлены следующие типы: для Владимирской области – дубняк травяной, ольшаники приручьевой, пойменный, тростниковый, таволговый, болотноразнотравный; для Ивановской области – дубняк пойменный, ольшаник пойменный; для Костромской области – ольшаник болотнотравный; для Московской области – дубняки сложный и черничный, березняк приручьевой. Типы лесов осушенных местообитаний даны только для Московской области как варианты болотных лесов (Нешатаев, 2016 б).

По нашему мнению, для Владимирской области выделено избыточное количество типов леса, например, сосняк черничный и сосняк майниково-черничный, ольшаник тростниковый и болотноразнотравный. Для Московской области в схеме типов леса отсутствуют ельники долгомошные и сфагновые, типы черноольшаников, для Ивановской области черноольшаники отнесены к одному типу ЛРУ – пойменный. Составители типологических классификаций, по-видимому, считают ельники, сосняки, дубняки, черноольшаники и березняки болотнотравные коренными типами леса, а производные леса предлагают классифицировать, используя диагнозы, данные для коренных лесов. Таким образом, типологические классификации, используемые Мослеспроектом, имеют те же недостатки, что и в схемах Севзаплеспроекта и Севлеспроекта. Вывод: оценки полноты, необходимости и достаточности, динамичности схем типов леса Мослеспроекта неудовлетворительные (Нешатаев, 2016 б).

Типологические классификации, используемые Поволжским леспроектом и Казанским филиалом для юга таёжной зоны европейской части (Нижегородская, Пензенская, Пермская, Ульяновская области, Республики Татарстан, Удмуртия, Чувашия) и южного Урала (Оренбургская область)

Для Нижегородской и Пермской областей Поволжский леспроект использует классификацию лесов, считающихся коренными (сосняки, ельники, дубняки, некоторые болотнотравные и пойменные формации). Классификация производных осинников и березняков отсутствует, хотя во многих районах рассматриваемых субъектов России они преобладают. Классификация основана на принципах школы В. Н. Сукачева. Объединение коренных и производных типов леса в типы ЛРУ в явном виде в классификации отсутствует. Для Пермской области леса на осушенных местообитаниях в схеме типов леса не предусмотрены, хотя в Пермском крае они занимают десятки тысяч га. В Нижегородской области для сосняков, ельников, березняков выделено по одному типу на осушенных землях для каждой формации, что, по нашему мнению, явно недостаточно. Во-первых, при разной интенсивности осушения в одних и тех же исходных типах болот формируются разные типы ЛРУ, во-вторых, типы ЛРУ, возникающие после осушения, зависят от трофности торфа исходного типа болота или болотного леса. Оценки полноты, необходимости и достаточности, динамичности схем типов леса Нижегородской и Пермской областей неудовлетворительные (Нешатаев, 2016 б).

Классификация лесорастительных условий и типов леса Пензенской области, Республик Татарстан, Удмуртия, Чувашия основана на принципах школы В. Н. Сукачёва и включает последовательную характеристику типов леса по формациям и внутри формаций по типам ЛРУ и типам леса. Объединение коренных и производных типов леса в типы ЛРУ в явном виде в классификации отсутствует. Оценки качества классификаций по полноте, необходимости и достаточности хорошие, по динамичности – оценка неудовлетворительная (Нешатаев, 2016 б).

Большинство применяемых в РФ типологических схем имеют следующие недостатки (Нешатаев, Егоров, 2003; Нешатаев, 2016а, б; таб. 1.4):

- Недостаточный учет диагностических признаков производных типов леса и типов вырубок;
- Выделение излишних типов леса, слабо очерченных экологически и представляющих собой кратковременные фазы динамики одного и того же типа леса;
- Выделение типов по видам-доминантам живого напочвенного покрова с широкой экологической амплитудой;
- Объединение в один тип конвергирующих сообществ, различных типов лесорастительных условий;
- Недоучёт влияния почвообразующей породы (гранулометрического состава, наличия слоя торфа) на условия естественного возобновления деревьев после рубки, на вероятность возникновения лесного пожара, на степень трансформации местообитания после пожара;
- Выделение типа леса по классу бонитета древостоя без учета экологических свойств местообитания и растительности нижних ярусов;
- Однозначная привязка типа леса, выделенного по признакам растительности, к почвам определенного рода;
- Отсутствие количественных характеристик стабильных диагностических признаков типологических единиц, которые пригодны для их распознавания на всех этапах смен, и признаков, диагностирующих их отдельные возрастные фазы динамики;
- Отсутствие определителей и детальных описаний типологических единиц.

Таблица 1.4

Характерные недостатки типологических классификаций и последствия ошибок при проектировании лесохозяйственных мероприятий без учета динамических потенциалов местообитаний (по: Нешатаев, Егоров, 2003)

Возможности проектирования лесохозяйственных мероприятий	Характерные недостатки типологических классификаций	Последствия
Ошибки при выборе целевой породы (например, ель-сосна)	Не учитывается гранулометрический состав почвообразующих пород на нормально дренированных местообитаниях. Слабо учитывается потенциальное плодородие недостаточно дренированных местообитаний	Выход древесины на 30–40% меньше возможного
Недоучет площадей, нуждающихся в реконструкции и ремонте осушительных систем	Отсутствие типов леса на давно и интенсивно осушенных торфах	Вторичное заболачивание и значительные потери древесины
Проектирование параметров осушительной сети невозможно	В диагнозах типов леса слабо дренированных местообитаний не заданы градации мощности торфа	Требуются дополнительные изыскания

Выводы по главе 1

Анализ литературы по проблеме исследования сукцессий после сплошных рубок показал, что:

- Образующиеся после рубки сообщества весьма динамичны и разнообразны по видовому составу и преобладающим видам;
- Экологические ареалы видов-доминантов фитоценозов вырубок не совпадают с экологическими ареалами видов-доминантов коренных лесов;
- При классификации вырубок многие авторы объединяют в один тип вырубки внешне сходные биогеоценозы, принадлежащие различным типам лесорастительных условий;
- До недавнего времени большинство исследователей не придавало значения различиям гранулометрического состава при исследовании восстановительной динамики после рубки коренных лесов со сходным видовым составом и строением живого напочвенного покрова;
- До недавнего времени исследователи уделяли мало внимания восстановительной динамике после рубок на осушенных торфах;

- Не был изучен вопрос о динамическом статусе видов, участвующих в восстановительных сукцессиях после сплошных рубок.

Обзор литературы по проблеме изучения динамики растительности под влиянием пожаров показал следующее:

- Существует три конкурирующие гипотезы о взаимоотношении мхов и лишайников в бореальных лесах, периодически подвергающихся пожарам: назовем их гипотезами Сернандера, Гордягина и Цинзерлинга.

- До недавнего времени сведения о роли пожаров в поддержании биологического разнообразия таёжных ландшафтов были весьма противоречивы.

Обзор литературы по проблеме изучения динамики растительности под влиянием гидролесомелиорации позволяет сделать следующие выводы:

- В результате интенсивного осушения заболоченных лесов и болот наблюдается существенное изменение всех компонентов биогеоценозов: происходит мезофитизация и евтрофикация местообитаний, повышается производительность древесного яруса, нередко наблюдается тенденция к смене лиственных пород и сосны елью, в живом напочвенном покрове происходит смена гигрофитных видов на виды-мезофиты, при этом флористический состав и физиономия формирующихся после длительного осушения фитоценозов близки к коренным лесам на минеральных почвах;

- Большинство типологов, изучавших леса на интенсивно осушенных почвах, приходят к выводу о целесообразности отнесения их к особым типам леса, несмотря на их внешнее сходство с лесами-аналогами на минеральных почвах;

- Типологические классификации лесов на осушенных землях разработаны и используются в лесоустройстве в Ленинградской обл. РФ, в Финляндии и в странах Балтии;

- В Беларуси до проведенных нами работ имелись лишь отдельные исследования динамики растительности под влиянием гидролесомелиорации, отсутствовала научно обоснованная типология лесов на осушенных местообитаниях, при лесоустройстве леса на осушенных почвах относили к типам леса - аналогам, выделенным по материалам для неосушенных местообитаний.

Анализ проблем типологической классификации выявил следующее.

- Динамический подход к классификации лесной растительности обладает целым рядом преимуществ, по сравнению с другими, и в наибольшей степени соответствует задачам лесного хозяйства.

- Это, в первую очередь, относится к разделению на уровне серий и циклов биогеоценозов, сходных по флористическому составу и видам-доминантам, но отличающихся по своим динамическим потенциям.

- Согласно динамическому подходу, конвергирующие растительные сообщества с одинаковыми доминантами живого напочвенного покрова, но стремящиеся в ходе восстановительных смен к различным типам условно-коренного леса, относят к разным синтаксонам.

- Основным признаком, позволяющим дифференцировать конвергирующие синтаксоны, является наличие видов диагностических групп, устойчивых на различных фазах динамики, и стабильные показатели экотопа (гранулометрический состав и степень дренажа).

- Динамический подход, в отличие от флористических классификаций, в должной мере учитывает потенциальный уровень продуктивности биогеоценозов и их структуру.

- Динамические критерий дает объективные основания для установления уровня экологического и флористического сходства при выделении лесных растительных ассоциаций и типов леса.

- Традиционно считавшиеся биологически равноценными местообитания на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах являются таковыми на заключительной стадии сукцессии, сходство их реакции на рубки и пожары требует проверки, путем исследования закономерностей восстановительных смен.

- Возможно, что физиономически сходные сообщества на разных субстратах следует относить по динамическому критерию к разным конвергирующим циклам типов леса.

- Для разработки полноценной динамической классификации и проверки гипотез об изменении видового состава биогеоценозов требуется всестороннее исследование динамики растительности в различных лесорастительных условиях под воздействием таких факторов, как пожары, рубки, осушительная мелиорация.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Методологическая основа исследования

Основными объектами исследования являются фитоценозы, производные от лесных и болотных сообществ таёжной зоны или сменяемые ими в ходе сукцессии, а также их почвы.

В основу исследования положены следующие принципы:

- фитоценоз – относительно дискретная самоорганизующаяся система взаимодействующих популяций, находящаяся в тесной связи с экотопом и другими компонентами биогеоценоза;
- диалектическое понимание единства и противоречия дискретности и непрерывности биогеоценотического и растительного покрова;
- принцип познаваемости и классифицируемости фитоценозов и биогеоценозов по объективным критериям, определяемым целью классификации (Морозов, 1949).

Основные динамические категории лесных биогеоценозов и сообществ. Понятия «коренной» и «климаксовый» биогеоценоз не тождественны. Под коренными биогеоценозами мы понимаем естественные, ненарушенные спонтанные, девственные биогеоценозы (сообщества). Они могут быть серийными. Например, коренные сосняки сфагновые представляют собой стадии образования сфагновых биогеоценозов болот. Климаксовый биогеоценоз – экосистема, в которой продукция органического вещества и его расход находятся в состоянии подвижного равновесия (Одум, 1986). Климаксовый биогеоценоз теоретически может существовать в неизменном виде (флуктуации не в счёт) неограниченно долго, при условии стабильного климата, гидрологического режима, отсутствия внешних воздействий. Климаксовые биогеоценозы не обязательно являются естественными и коренными. Так, абсолютно разновозрастный еловый лес на давно осушенном торфянике может быть искусственным климаксовым биогеоценозом. Естественный сосняк сфагновый – это субклимакс, т.е. длительно существующее серийное сообщество. Еловый лес на осушенном торфянике отнесен к условно-коренным биогеоценозам, под которыми мы понимаем климаксовые биогеоценозы на трансформированных человеком местообитаниях, или с преобладанием заносных видов. Особое динамическое состояние – пирогенный субклимакс или длительно производное сообщество, поддерживаемое периодически повторяющимися пожарами. Кратковременно производный вторичный биогеоценоз сменяется в течение жизни одного поколения леса коренным сообществом.

Планирование наблюдений и экспериментов. Исследование было спланировано так, чтобы охватить три типа сукцессий: 1) восстановительные смены после пожаров; 2) восстановительные смены после рубок; 3) экзодинамические смены растительности под

влиянием осушения. Исследование послепожарной динамики было спланировано в условиях северной, средней и южной тайги. Восстановительные смены после рубок изучены в подзонах северной, средней, южной тайги и в подтайге. Размещение объектов исследований позволяет оценить особенности динамики растительности в различных ботанико-географических провинциях (таблица 2.1).

2.2. Районы исследований

Характеристика растительности районов исследования и их ботанико-географических различий хорошо известна из работ по геоботаническому районированию (Александрова, Юрковская, 1989). Природные условия охарактеризованы в работах по ландшафтному районированию (Исаченко, 1985). Ниже перечислены районы исследования по Геоботаническому районированию Нечерноземья европейской части РФ, опубликованного под редакцией В.Д. Александровой и Т. К. Юрковской (1989). Исследования проведены в следующих ботанико-географических районах: северная тайга – Кольско-Печорская подпровинция североευропейской таежной провинции (Мурманская обл., Северная Карелия), северная, южная, тайга, подтайга Уральско-Западносибирской таежной провинции (Республика Коми, Нижегородская обл., Пермская, Тюменская обл., Северный Татарстан); средняя тайга и южная тайга Валдайско-Онежской подпровинции североευропейской таежной провинции (Ленинградская, Псковская, Новгородская обл., Южная Карелия), подтайга Белорусско-Прибалтийской подпровинции североευропейской таежной провинции (Юг Псковской обл., Калининградская обл., Республика Беларусь).

На территории Русской равнины и Фенноскандии мы выделяем три градиента, влияющие на распределение лесных ассоциаций в бореальной зоне: 1) солнечная радиация – Север–Юг; 2) континентальность – Восток–Запад; 3) палеогеографический, вызванный оледенением и/или морской трансгрессией в плейстоцене (Удра, 1988; Кожаринов, 1994; Neshatayev, Golubev, 2011; Neshatayev, 2013), что нашло свое отражение в распространении пихты, лиственницы, кедра, высокотравья (Удра, 1988; Заугольнова и др., 2009; Смирнова и др., 2013). Используемое нами геоботаническое районирование в полной мере отражает все три градиента.

2.3. Маршрутные исследования

Использованы данные описаний почв и растительности 2,5 тыс. ПП размером 0,1–0,4 га. Определяемые на ПП показатели приведены в таблице 2.1. Определение классов бонитета проводили по шкале М. М. Орлова, расчет относительных полнот и запасов по местным таксационным таблицам. При бонитировке насаждений на осушенных местообитаниях следова-

ли методике В. Г. Рубцова и А. А. Книзе (1981), определяя класс бонитета лесорастительных условий.

Таблица 2.1.

Показатели, определяемые на ПП и точность их измерения (по Федорчук и др., 2005)

Показатели, ед. изм.	Метод	Статистические оценки			
		N	X	V,%	p,%
Полнота древостоя, м ² /га	Полнотомером Биттерлиха в 3–5 точках	3–5	19–40	5–14	2–7
Средняя высота дре- востоя элемента ле- са, м	Высотомером-эклиметром по 4–10 деревьям преоблада- ющего элемента, 1–3 для остальных	4–6	15–27	2–7	1–4
Количество подро- ста, тыс. шт./га	Подсчёт на 10 круговых площадках радиусом 1,79 м по категориям высоты	10	1,0–2,0	14–57	45–179
		10	2,1–3,0	17–28	54–90
		10	3,1–5,0	10–24	33–76
Проективное покры- тие видов ТЯ, МЯ, %	Глазомерно на 15–25 пло- щадках 1 м ² или сеточкой Раменского в 25 точках	15	20–40	37–71	9–20
		15	6–20	35–100	13–26
Мощность почвенных горизонтов, см:					
A ₀ , A ₀ T	Линейкой в 15–25 прикоп- ках и по периметру разреза в 20 точках с последующим вычислением среднего	15	1–6	11–48	3–12
		30	1–6	11–45	2–8
A ₁ , A ₁ A ₂ , A ₂		15	0–3	28–180	7–46
		30	0–3	66–131	12–24
ABh		15	9–15	15–42	4–11
		30	9–14	16–34	3–6
T, см	Зондировка в 5 точках	5	30–250	2–15	1–14

Примечание: N – количество замеров на каждой ПП, X – среднее значение, V – коэффициент вариации, p – относительная погрешность.

Для оценки лесоводственного эффекта использованы данные 174 ПП, заложенных в Ленинградской области и характеризующих насаждения на участках с давностью осушения 50–150 лет. ПП отнесены к типам леса на давно и интенсивно осушенных торфяных почвах, описанным в разделе 4.3. Для каждой пробной площади установлен тип исходного (до осушения) БГЦ. На каждой ПП по трем–пяти деревьям каждого элемента леса были определены их высота и возраст в момент осушения и их текущие высота и возраст. По 248 деревьям в возрасте 50–150 лет, выросшим после осушения на умеренно освещенных участках, определен класс бонитета, соответствующий условиям местопроизрастания, возникшим после осушения. На тех ПП, где такие деревья отсутствовали, класс бонитета, соответствующий условиям местопроизрастания, определен по методу А. А. Книзе (Книзе и др., 1981) по 274 деревьям.

Для 387 разрезов определены следующие аналитические показатели (по горизонтам): гранулометрический состав (методом пипетки по Качинскому), рН солевой (потенциометри-

чески), сумма обменных оснований – трилометрически по ускоренной методике, гидролитическая кислотность – по Каппену, углерод и азот органического вещества в подстилке и торфе – по Анстету в модификации В. В. Пономаревой и Т. А. Николаевой (1961), в минеральных горизонтах – по И. В. Тюрину с колориметрическим окончанием, зольность подстилki и торфа – сжиганием в муфельной печи при 450–500°C; степень насыщенности основаниями и отношение C:N. Для 127 ПП определены объемный вес по горизонтам и запасы азота (Федорчук и др., 2005).

2.4. Исследования на постоянных пробных площадях

Объекты: вырубки и осушаемые леса. 26 постоянных пробных площадей (ПП) размещено в средней, южной тайге и подтайге Валдайско-Онежской, Уральско-Западносибирской и Белорусско-Прибалтийской подпровинций. Продолжительность наблюдений 17–30 лет. Учеты проективного покрытия видов древостоя, подлеска, подростa, всходов, живого напочвенного покрова проводили на 15–25 стационарных площадках размером 1 м², с периодичностью 1–5 лет. Одновременно учитывали мощность верхних почвенных горизонтов на 20 прикопках, заложенных на каждой ПП. Отбирали смешанный из 20 прикопок образец каждого горизонта для лабораторных анализов. При первичной закладке ПП делали описание почвенного разреза глубиной 1,5 м, отбирали образцы из всех генетических горизонтов для последующего лабораторного анализа. Всего проведено 150 учетов, включающих 30 тыс. учетов на площадках размером 1 м². На 16 ПП в 1980–83 г. проведены подекадные замеры уровня грунтовых вод.

Исследования динамики биогеоценозов на осушенных землях после сплошных рубок проводили в 1986–2002 гг. на вырубках и в молодняках осушенных лесов Дивенского и Онцевского гидролесомелиоративных стационаров СПбНИИЛХ, заложенных д.б.н. Н. А. Красильниковым. Изучали динамику напочвенного покрова на вырубках ельника разнотравно-кисличного торфяного осушенного (РКТО), возникшего после осушения ельника болотно-травяного на низинных торфах, сосняка кисличного торфяного осушенного (КИСТО), сформировавшегося после осушения сосняка травяно-сфагнового на переходных торфах и сосняка чернично-брусничного (ЧБТО) на маломощных верховых торфах, сформировавшегося после осушения сосняка багульникового. Рассматриваемые насаждения находились к моменту рубки под влиянием осушения в течение 20–30 лет.

Рубка проведена зимой 1985–1986 гг. Технологическая схема разработана Н.А.Красильниковым (1998). Она предусматривала размещение лесосеки шириной 40 м посредине межканального пространства, сплошную рубку и прокладку нового канала по оси лесосеки. Таким образом, схема опыта предусматривала одновременную узколесосеч-

ную рубку и реконструкцию осушительной сети с увеличением интенсивности осушения. В 1990 г. на пробных площадях были проведены рубки осветления с выборкой 25% по числу стволов лиственных деревьев. В 1994 г. на вырубке в сериях типов леса РКТО и КИСТО проведена рубка ухода с выборкой 75% (по числу стволов) березы и ольхи.

Для каждого года наблюдения и каждой пробной площади были рассчитаны средние арифметические покрытия видов, их встречаемость по данным 25 учетных площадок размером 1 м², количество подроста по группам высот и породам, средняя высота подроста по породам.

Таксационные показатели лесов до рубки и на контроле на 1986 г., характеристики подроста, подлеска и живого напочвенного покрова по годам наблюдений приведены в таблицах в нашей работе (Федорчук и др., 2005, с. 270-276).

Для проверки гипотез о взаимовлиянии видов, групп видов и ярусов использовали уравнения вида 2.1:

$$P_{t+1} = s \cdot P_t + d \cdot (ДЯ+КЯ)_t + h \cdot ТЯ_t + m \cdot МЯ_t + f \cdot СБ + c, \quad (2.1)$$

где P_t – проективное покрытие вида, группы видов или яруса, $(ДЯ+КЯ)_t$, – суммарное покрытие древесного и кустарникового ярусов, $ТЯ_t$ – общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, $МЯ_t$ – то же мохово-лишайникового, индексы t и $t+1$ соответствуют времени, прошедшему с момента рубки, $СБ$ – средняя ступень богатства почв (по Л.Г.Раменскому) для заданного типа ЛРУ, s, d, h, m, f, c – коэффициенты уравнения.

При выборе вида уравнения мы исходили из следующих гипотетических соображений:

- 1) По мере увеличения проективное покрытие вида (группы видов) его дальнейший прирост снижается, поэтому коэффициент s имеет отрицательное значение и может быть назван коэффициентом самоограничения прироста;
- 2) Ежегодный прирост проективного покрытия вида (группы видов) также ограничивается достигнутым общим проективным покрытием того яруса, в котором находится вид (группа видов), поэтому коэффициент при проективном покрытии этого яруса также имеет отрицательное значение;
- 3) Вышележащие ярусы ограничивают прирост видов нижележащих ярусов (в основном путем затенения), поэтому коэффициенты при покрытиях вышележащих ярусов должны иметь отрицательные значения, а коэффициенты для нижележащих ярусов изначально принимаются равными 0;
- 4) В рассматриваемом диапазоне экологических условий увлажнение примерно одинаковое, поэтому ежегодный прирост покрытия зависит от почвенного богатства ($СБ$), при этом,

чем выше требования вида (группы видов, яруса) к условиям почвенного богатства, тем выше значение коэффициента при СБ (f);

- 5) При заданных условиях СБ имеется некоторое значение максимально возможного прироста проективного покрытия, которое равно $f \cdot \text{СБ} + c$.

Для верификации модели были использованы данные ежегодного изменения проективного покрытия видов, их групп и ярусов, полученные на трех постоянных пробных площадях в течение 16 лет наблюдений, а для черничного-торфяного осушенного типа ЛРУ материалы маршрутных исследований, на 32 ПП. Первоначальные коэффициенты уравнений были получены методом множественной регрессии. В случаях, когда они не удовлетворяли приведенным выше гипотетическим соображениям, производили их подгонку методом наискорейшего (градиентного) спуска (Айвазян и др., 1985). Для оценки качества аппроксимации использовали коэффициент корреляции между наблюдаемыми данными и моделируемыми значениями проективного покрытия (R), а также среднеквадратическую погрешность (SE).

2.5. Методы построения рядов динамики растительности

Прямые: наблюдения на ПП, анализ материалов исследований прошлых лет, в том числе картографических. При исследовании динамики под влияние рубок и гидроресомелиорации использовали анализ планов лесонасаждений 1896 г. на лесную дачу светлейшего князя Э. Витгенштейна, на территории которой позднее был образован Сиверский опытно-показательный лесхоз (Нешатаев, 1987). В ходе анализа динамики растительности после осушения и рубок на территорию Сиверского опытного лесхоза были использованы также планы лесонасаждений 1922 г. (Нешатаев, 1987).

Косвенные методы установления исходного состояния сообщества и давности воздействия: (по Александровой, 1964 с дополнениями):

- экологических рядов (сопоставление смежных сообществ с разной интенсивностью воздействия, но сходными стабильными показателями экотопа, например, смежных сообществ вырубок, молодняков и нерубленного леса, растительности у каналов и на межканальных пространствах, где интенсивность осушения ниже, и растительность обычно ближе к исходной),
- экологических реликтов (анализ состава видов болот и заболоченных лесов, сохранившихся после осушения, анализ состава видов, переживших пожар),
- анализа возрастной структуры и хода роста древостоев до и после воздействия,
- анализа ботанического состава верхних слоев торфяной залежи,

- инициальных видов (анализ состава видов, появляющихся на ранних стадиях сукцессии, когда еще сохраняются основные признаки исходного БГЦ),
- шрамов (Clements, 1916, 1928) в виде повреждений стволов деревьев пожаром, искривлений стволов, вызванных просадкой торфа при осушении, в сочетании с подсчетом годичных колец или годичных мутовок, образовавшихся после появления «шрама»,
- анализ косвенных свидетельств прошлой деятельности на ПП (наличие пней, каналов, каменных скоплений на бывших полях и др.)
- глазомерный анализ почвенных образцов на наличие углей, с использованием при необходимости лупы.

Для установления исходного состояния сообществ до осушения по комплексу признаков древостоя, составу торфа, инициальным и реликтовым видам нами был разработан специальный определитель (Нешатаев, 1986б), который позднее был опубликован в табличной форме в совместной работе с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой (Федорчук, 2005).

2.6. Методы анализа данных

Исследование зависимостей между объясняющими и результирующими показателями вели методами корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов (Айвазян и др., 1985; de Smith, 2015). Для анализа статистической достоверности и тесноты связи синтаксонов (фитоценонов), с показателями экотопа или классами давности воздействия использовали сопряженность (X^2), меру Дайса (D) и критерий χ^2 (Айвазян и др., 1985; de Smith, 2015).

Для анализа изменений видового состава использовали меру включения видового состава стадии сукцессии В (например, вырубок) в стадию сукцессии А (например, старовозрастного ельника) использовали показатель I:

$$I = 100 * (A \cap B) / A \quad (2.2)$$

где $A \cap B$ – количество видов общих для стадий А и В, А – количество видов на стадии А.

Для анализа биологического разнообразия использовали индекс Шеннона (Ю. Нешатаев, 1987):

$$H = - \sum (P_i \log_2 P_i), i = 1 \dots, n \quad (2.3)$$

где P_i – для сообществ – вероятность встречи i -ого вида в плоскости изучаемого яруса, равная проективному покрытию (сомкнутости) i -ого вида в долях от единицы; для ландшафтов – вероятность встречи i -ого типа растительных сообществ в составе ландшафта, вычисляемая как доля площади, занятой i -м типом от всей площади ландшафта.

Для анализа многомерных данных фитоценологических таблиц с целью предварительной сортировки описаний и видов использовали кластерный и факторный анализы (Дег-

тярёв, Нешатаев, 1986; de Smith, 2015), а также расчет баллов увлажнения (У) и богатства-засоления (БЗ) по Л. Г. Раменскому и др. (1956), ординацию видов и описаний методом взаимного усреднения (Hill, 1973), реализованные в ИСС ЕСОРНУТО™ (Нешатаев, 1991, 19956, 1997, 1999). Нами найдена тесная связь баллов У с временем подтопления корневых систем, а баллов БЗ – с запасом азота в корнеобитаемом слое (Neshatayev, 2010), что подтверждает адекватное отражение факторов баллами шкал Л. Г. Раменского.

Время существования стадий определяли по регрессионным уравнениям, описывающим смену видов-доминантов при смене одной стадии другой (рис. 2.1).

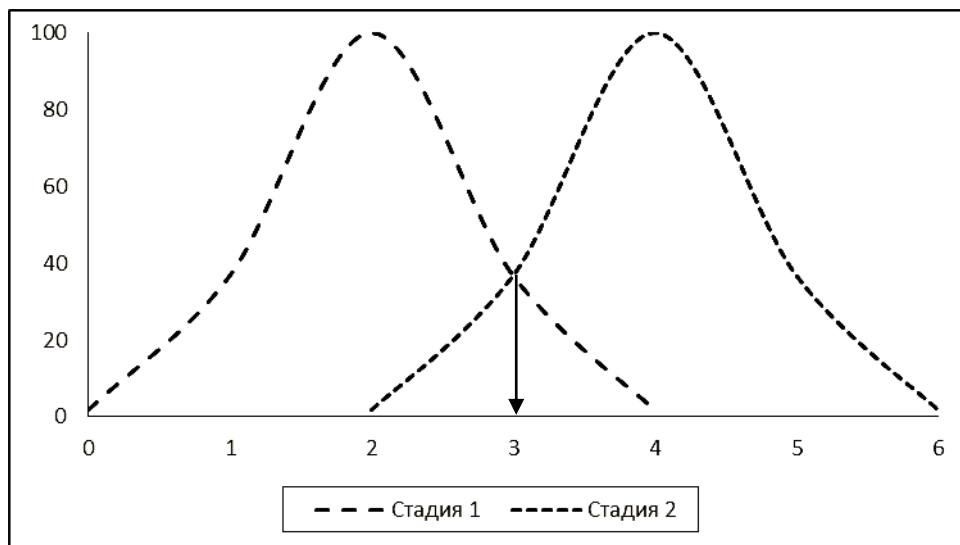


Рис. 2.1. Определение времени существования стадии 1, равного 3; по оси абсцисс – время, по оси ординат проективное покрытие доминантов разных стадий.

В сводных таблицах описаний растительности использованы баллы, близкие к расширенной 9-балльной шкале Хульта-Сернандера, полученные путём трансформации проективного покрытия по уравнению (Дегтярёв, Нешатаев, 1986):

$$Б = (75 * П)^{0,25}, \quad (2.4)$$

где Б – балл проективного покрытия, П – проективное покрытие в %. Уравнение 2.3 получено из уравнения, предложенного E. van der Maarel (1979) для решения обратной задачи перевода баллов в проективное покрытие:

$$П = 0,0133 * Б^4 \quad (2.5)$$

где обозначения те же, что и в уравнении 2.3. Обе трансформации Б-П и П-Б- реализованы в ИСС ЕСОРНУТО™ (Нешатаев, 1991, 19956, 1997, 1999).

2.7. Картографо-математические методы

В 1986, 1987 г. автор совместно с А. А. Дегтяревым, А. А. Добрышем, Б. Б. Коваленко, Т. В. Митруховой и А. В. Фридманом (Митрухова, Нешатаев, 1988; Neshatayev, 1991) с участием С. С. Холода (картографирование горных тундр) под руководством Т. К. Юрковской и с её участием по картографированию болот составил карту растительности лесного пояса Лапландского заповедника (ЛЗ) 1:50000 методом поле-камерального дешифрирования черно-белых аэрофотоснимков масштаба 1:40000. При картографировании растительности ЛЗ использовали данные 90 постоянных ПП, размещенных через каждые 200 м на трансекте длиной 30 км, еще 30 ПП на другом трансекте (рис. 2.2), данные картирования ключевых участков с площадью 1,0–1,4 тыс. га каждый с закладкой 100 ПП в каждом ключевом участке. Всего в 1986–1987 г. в лесах, на вырубках и гарях ЛЗ было выполнено 420 геоботанических, таксационных и почвенных описаний ПП. Описания почв и растительности, полученные в ходе картографирования растительности ЛЗ, карта ключевого участка и основные результаты картометрического анализа опубликованы в ряде наших работ с соавторами (Митрухова, Нешатаев, 1988; Neshatayev, 1991; Neshatayev, Neshatayeva, 1993b; 1995; Neshatayeva, Neshatayev, 1994; 1995; Нешатаев В.Ю., Нешатаева, 1999б; 2002).

В 2006–2007 г. автор совместно с А.А.Добрышем, М.В.Нешатаевым и А.О.Пестеровым было проведено повторное обследование трансекта длиной 90 км с повторным описанием верхних почвенных горизонтов, древостоев ТЯ и МЯ. Это позволило нам совместно с А. А. Добрышем, М. В. Нешатаевым, А. О. Пестеровым, с использованием данных по болотам Н. Ю. Нацваладзе и по тундрам С. С. Холода с техническим участием С. Н. Голубева актуализировать и издать карту растительности лесных земель восточной части Лапландского заповедника масштаба 1:50 000 площадью 180 тыс. га (Лапландский государственный природный биосферный заповедник, Восточная часть. Растительный покров. Масштаб 1:50000, 2009). Данные, полученные в ходе обследования и картометрических исследований, были положены в основу анализа динамики под влиянием пожаров (Neshatayev, 2008, Нешатаев и др., 2009; Нешатаев, 2014).

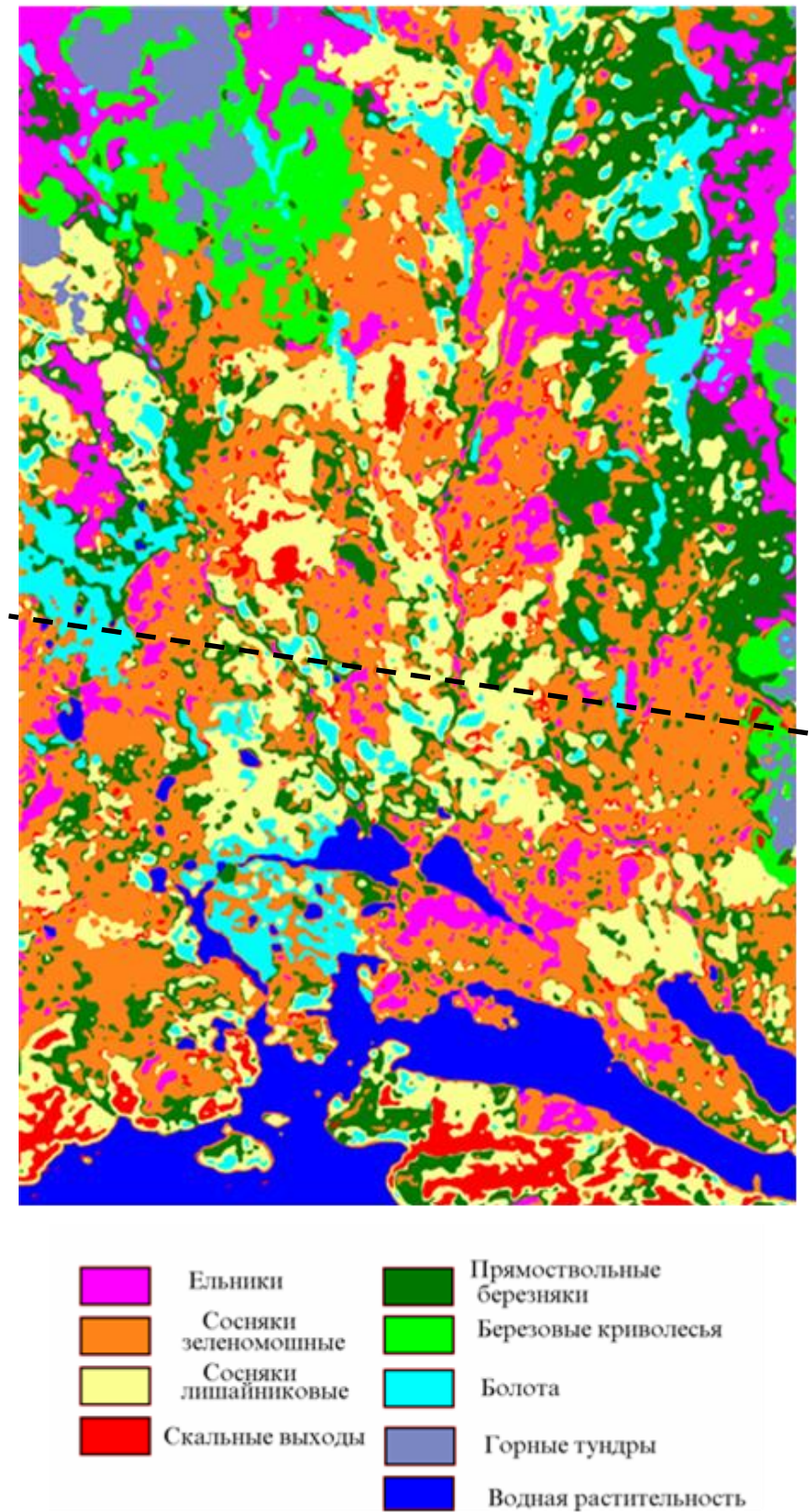


Рис. 2.2. Карта-схема растительности Лапландского заповедника (по: Nešatajev, 2008), составленная методом полуавтоматического дешифрирования космических изображений, пунктирная линия – направление профиля с 90 постоянными ПП (заложены в 1986, 1987 гг. и повторно обследованы в 2006, 2007 гг.).

На Кольском полуострове нами была также изучена растительность заповедника Пасвик (Нешатаев и др., 2011), долины р. Поной и свежие гари в среднем течении р. Варзуга (Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Neshatayeva, Neshatayev, 1993; Нешатаев, Нешатаева, 1999а).

Совместно с А. Ф. Потокиным, А. А. Добрышем и А. А. Егоровым и при участии И. В. Чернядьевой и И. Ф. Томаевой в 1995, 1997, 1999 г. нами проведено полевое обследование и картирование растительности ключевых участков и методом полуавтоматического дешифрирования космических изображений составлена геоботаническая карта Верхне-Тазовского государственного заповедника (ВТЗ) площадью 620 тыс. га, расположенного в Уральско-Западносибирской провинции (Нешатаев и др., 2000; Neshatayev, 2001; Растительность, флора..., 2002).

Распознавание контуров растительности ЛЗ в 2007 г. и ВТЗ в 1999–2000 г. вели по космическим изображениям Landsat 5 в инфракрасном, ближнем инфракрасном, красном, и зеленом диапазонах с помощью оригинального компьютерного алгоритма распознавания образов, разработанного совместно с М. В. Нешатаевым (М. Нешатаев, Нешатаев, 2012а,б). Разработанная методика позволила распознавать основные типы растительных сообществ и их послепожарные варианты трех групп давности пожара: 1) свежие гари, 2) гари 20–30-летнего возраста; 3) гари возраста 40 и более лет (Нешатаев и др. 2000; Neshatayev, 2001; М. Нешатаев, Нешатаев, 2012а,б). Применение оригинальной методики оценки точности геоботанических карт, основанной на евклидовой дистанции между центроидами закатируемых единиц растительности и наблюдаемых в природе при контрольном обследовании (Дегтярёв, Нешатаев, 1989) показало, что для карт заповедников погрешность распознавания не превышает 14% (Нешатаев и др., 2000).

Сравнение материалов картографирования и данных пробных площадей показало высокий уровень сходства как почв, так и растительности ЛЗ ВТЗ (Neshatayev, 2008). Особенно высокий уровень сходства оказался между нижними ярусами растительности. в то время как древостой ВТЗ отличался наличием кедра и лиственницы, отсутствующих в ЛЗ. В почвенном покрове ВТЗ также, как и в ЛЗ преобладали подзолы и иллювиально-железистые подзолы на песках и супесях, но отсутствовали камни, обильные в ЛЗ, а аллювиальные местообитания занимали более значительные площади. В целом, высокий уровень сходства водораздельных БГЦ этих двух заповедников (Neshatayev, 2008) позволил нам их выбрать в качестве ключевых участков-аналогов, исследование и картографирование растительности которых позволило проследить влияние фактора континентальности климата на частоту пожаров и особенности послепожарной динамики в условиях заповедной северотаёжной территории. Тот факт, что ВТЗ находится за Уралом, вовсе не умаляет его значение в плане изучения законо-

мерностей, присущих восточным районам европейской северотаёжной подзоны, т.к. он находится в одной Уральско-Западносибирской геоботанической провинции с восточными районами европейской части РФ.

По архивным материалам заповедников и методом шрамов по данным полевого обследования определены даты пожаров для выделов растительности (Neshatayev, 1991; Нешатаев, 2002а,б; Нешатаев и др., 2009). Метод шрамов заключается в подсчёте количества годичных колец, перекрывающих огневое повреждение ствола дерева (Clements, 1928).

Картометрический анализ включал определение распределения площадей, занятых разными типами леса, их послепожарными стадиями в их связи с рельефом, давностью и количеством пожаров прошлых лет.

По картам были определены вероятности повреждения растительности по типам леса и типам пожара, возобновления леса на горях по типам ЛРУ и преобладающим породам, вероятности формирования подроста тёмнохвойных пород под пологом лиственных и светлохвойных лесов, в зависимости от их окружения. В дальнейшем карты растительности северотаёжных заповедников и материалы картометрического анализа были использованы для оценки современного состояния и прогнозирования зависимости разнообразия растительности ландшафта с помощью математической модели. Более подробно о методе построения моделей рассказано в разделе 2.8.6.

2.8. Метод динамической классификации биогеоценозов

2.8.1. Назначение типологических классификаций как метода

Методические подходы к классификации биогеоценозов должны опираться на цели и задачи классификации и её возможное применение, как для дальнейших научных исследований, так и в практике лесного хозяйства. Назначение типологических классификаций как метода исследования лесных биогеоценозов (Нешатаев, 2007) перечислено ниже.

- Лаконичное объяснение природы лесных биогеоценозов и вырубок по их положению в системе.
- Генерация и проверка гипотез о закономерностях изменения в пространстве и во времени характеристик лесных биогеоценозов.
- Экстраполяция полученных знаний и выявленных закономерностей на объекты, сходные по положению в системе: всякое лесоводственное и лесохозяйственное исследование должно начинаться с привязки исследуемых объектов к имеющейся лесной типологии и заканчиваться указанием типологических единиц, для которых его результаты справедливы.

2.8.2. Задачи лесной типологии как экологической основы проектирования лесохозяйственных мероприятий

Мы разделяем точку зрения В. Н. Федорчука (1992), который считает, что основной целью типологической классификации является прогноз по положению в системе синтаксонов возможных состояний растительности и, в первую очередь, продуктивности и устойчивости древостоев в процессе возрастного развития насаждений в пределах одного типа ЛРУ. В этой связи он справедливо отмечает, что удобно иметь единицу, которая сохраняет свою типологическую принадлежность в течение периода лесовыращивания. Такой подход соответствует принципам динамической типологии. А. М. Крышень (2009) рассматривает динамическую типологию как основу для планомерной лесохозяйственной деятельности.

С этим мы не можем не согласиться и, развивая идеи В. Н. Федорчука, даём подробную характеристику целей и задач типологической классификации (Нешатаев, 2007) с позиций динамической типологии. В задачи типологической классификации входит обоснование на основе типологической принадлежности, отражающей прогноз текущих и возможных состояний растительности (Сукачев, 1945; Федорчук и др., 2005; Нешатаев, 2007) выбора:

- главной породы и целевого состава насаждений (древесных пород, выращивание которых в данных условиях наиболее целесообразно),
- способа мелиорации местообитания и оценка его возможной эффективности,
- способа восстановления леса после рубки,
- методов защиты леса от пожаров,
- возможных путей использования недревесной продукции леса,
- путей рекреационного и пастбищного использования леса,
- объектов особой охраны растений и животных.

2.8.3. Принципы и методы динамического подхода

Принципы динамического подхода сформулированы нами (Нешатаев, 2007) как обобщение имеющихся в литературе разрозненных высказываний и практики типологических классификаций. Они следующие:

- сходство местообитаний в пределах типа леса таково, что, несмотря на возможные смены доминантов за период лесовыращивания (80-120 лет), при отсутствии эндогенных изменений гидрологического режима и пожаров участок леса сохраняет свою принадлежность к одному и тому же синтаксону, характеризующемуся потенциальным типом леса;
- одинаковое воздействие на биогеоценозы одного типа имеет одинаковые последствия при одинаковом режиме поступления зачатков растений.

Различия динамического и иных подходов к классификации лесной растительности показаны нами (Нешатаев, 2007) на примере конвергенции растительности после рубок лесов трёх различных коренных типов (рис. 2.3, 2.4). После рубки лесов этих типов обычно преобладает вейник лесной (*Calamagrostis arundinaceae*), однако восстановление растительности после рубок идет в направлении исходного коренного типа. В соответствии с динамическим подходом, следует выделить три типа вейниковой вырубki и три типа производных березняков с обильным вейником (рис. 2.3). Иные подходы могут предполагать выделение одного типа, характеризуемого преобладанием вейника (рис. 2.4).

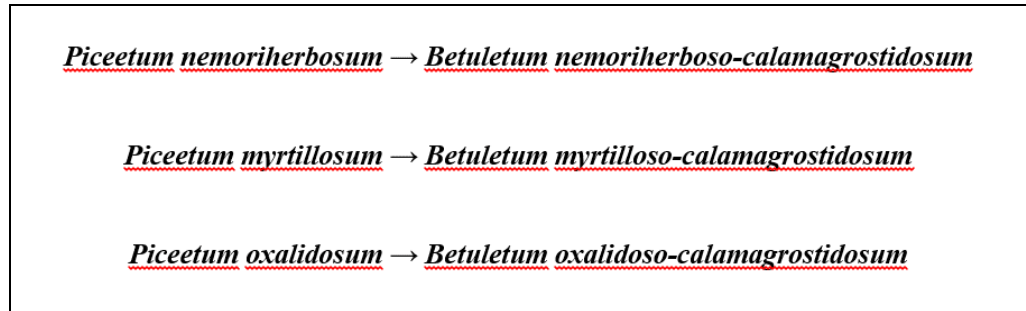


Рис. 2.3. Схема сукцессии после рубок, в соответствии с динамическим подходом (по Нешатаев, 2007)

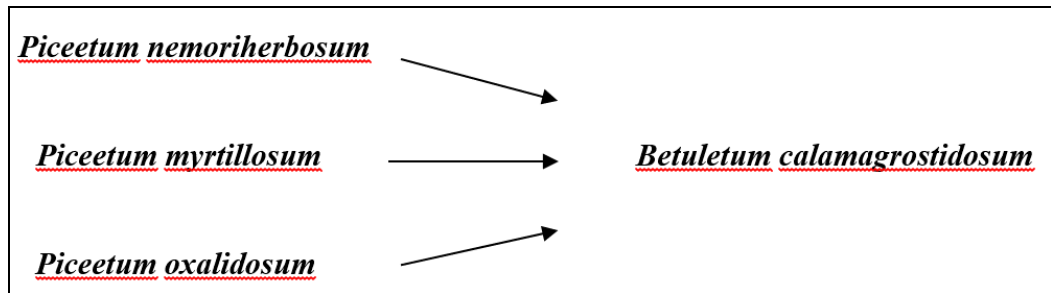


Рис. 2.4. Схема сукцессии после рубок, не отвечающая динамическому подходу (по Нешатаев, 2007)

Классификация биогеоценозов проведена на принципах самостоятельного лесотипологического направления, которое сформировалось в СПбНИИЛХ (Федорчук, 1974; Федорчук, Дыренков, 1975, Федорчук, Нешатаев, 1989, Федорчук и др., 2005). Классификацию биогеоценозов вели одновременно по признакам растительности и наиболее устойчивым признакам экотопа на основе следующих принципов (Нешатаев, 2003): 1) сжатия информации; 2) соответствия классификации ее целям и задачам; 3) иерархичности; 4) вероятностной (статистической) однозначности синтаксономических решений и дискретности единиц классификации; 5) вероятностной (статистической) достоверности содержательной характеристики синтаксонов; 6) оптимальности классификации (минимизация затрат на создание классификации, обучение пользователей при максимизации точности распознавания синтаксонов и достоверности диагностических признаков синтаксо-

нов); 8) увязки биогеоценотической и фитоценологической классификации; 9) преемственности и воспроизводимости результатов классификации 10) использования номенклатурных правил, обобщенных автором в традициях национальной классификации растительности (Нешатаев, 2001).

Принцип увязки биогеоценотической и фитоценологической классификации заключается в том, что растительность одного типа биогеоценоза может быть представлена несколькими ассоциациями, но одна и та же ассоциация не может характеризовать растительность более чем одного типа биогеоценоза.

Поскольку основной критерий классификации биогеоценозов, принятый нами – динамический, при выделении низших единиц фитоценотической классификации (ассоциаций и ниже) учитывали признаки местообитания, определяющие динамические потенции биогеоценозов, элементами которых являются классифицируемые растительные сообщества (Нешатаев, 1985; 1986а). Основное значение этого критерия классификации состоит в том, чтобы определить "динамические границы" типологических подразделений (Федорчук, 1995). Данные по динамике биогеоценозов – это не только основной исходный материал для прогнозирования хозяйственно ценных свойств лесов, они необходимы для достаточно полного выявления связей между экологическими факторами и признаками биогеоценозов и, следовательно, для определения действительных экологических границ намечаемых типологических группировок (Федорчук, 1995).

Классификация фитоценозов и биогеоценозов, основанная не только на сходстве состава и строения сообществ, но и на учете эдафических показателей, позволяет оценить положение сообщества в сукцессионных рядах и прогнозировать его изменение под воздействием внешних факторов. В частности, в работе рассмотрен вопрос о степени биологической равноценности местообитаний на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах на разных стадиях сукцессионной динамики.

Использованы следующие ранги синтаксонов. **Цикл (серия) типов биогеоценозов.** **Понятие цикла** дополнено нами для экотопов, трансформированных осушением (рис. 2.5). Цикл выделяется по ассоциации коренной растительности, длительно производной растительности или потенциальной условно-коренной растительности.

Типы биогеоценозов выделены в пределах циклов по видам-эдификаторам. Внутри типов различаются их **варианты**, характеризующиеся по растительным **ассоциациям**, которые выделены по составу доминантов подчинённых ярусов.

Циклы объединены в **группы биогеоценозов** по степени увлажнения/дренажа, наличию/отсутствию поёмности, вечной мерзлоты, устойчивости потенциальной формации или

группы формаций. Группы образуют **классы биогеоценозов** по потенциальной формации или группе формаций, наличию/отсутствию заболачивания, пойменного режима, осушенного слоя торфа, сильного атмосферного загрязнения, вечной мерзлоты, длительно производных пиропитных сообществ, уровню богатства почв элементами минерального питания.

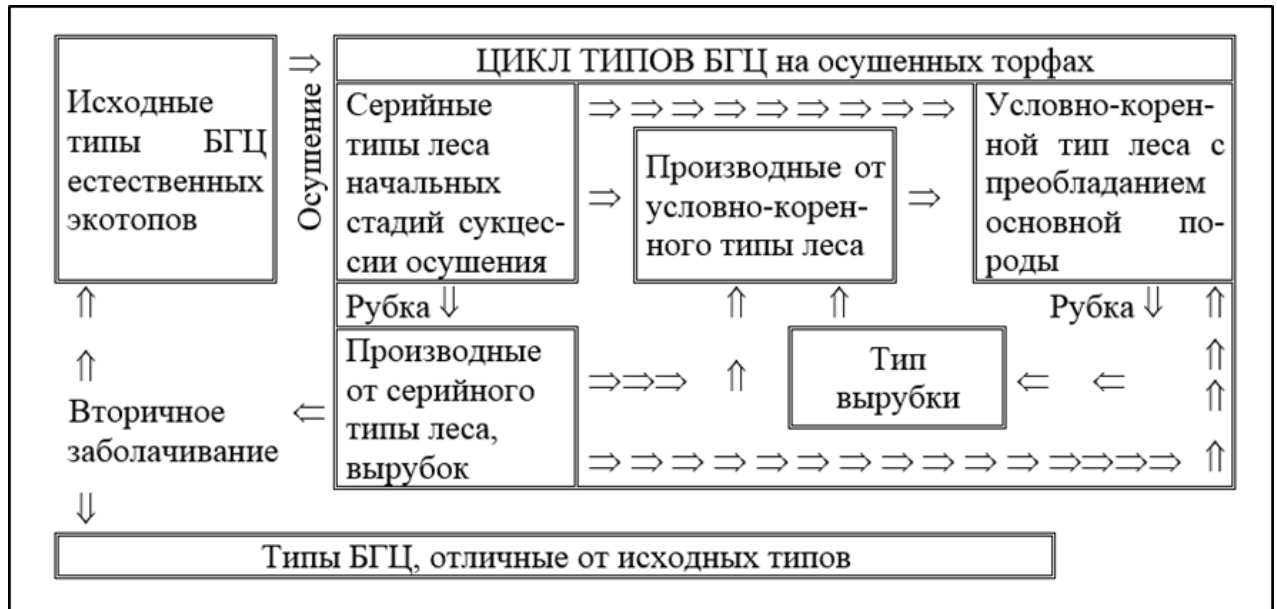


Рис. 2.5. Цикл (серия) типов биогеоценозов (БГЦ) применительно к лесам на осушенных торфях (по В.Ю.Нешатаев, 1996, 2007), стрелками показаны возможные направления смен

Этапы типологического анализа, которым мы следуем при выделении единиц классификации, показаны на рисунке 2.6. Сам процесс классифицирования идёт методом последовательных приближений к оптимальной классификации, отвечающей своим задачам.

При выделении синтаксонов в качестве основы для выявления границ между синтаксонами в составе растительности использовали индикаторные группы видов, получаемые при ручной табличной сортировке описаний и видов, или с помощью ИСС ЕСОРНУТО (Нешатаев, 1999) методом взаимного усреднения (reciprocal averaging) М. Hill (1973). В ряде случаев для выделения однородных групп видов и описаний использованы кластерный анализ и анализ главных компонент (Дегтярёв, Нешатаев, 1986). Экологическую однородность и своеобразие фитоценозов, выделенных с помощью групп индикаторных видов, контролировали с помощью ординации описаний по шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Одновременное использование табличного упорядочивания видов и описаний и ординации по Л. Г. Раменскому, а также привлечение почвенных показателей, позволяет выделять экологически хорошо очерченные синтаксоны (Федорчук, 1976) и группы индикаторных видов,

используемые нами для распознавания типов ЛРУ. Состав групп индикаторных видов опубликован нами совместно с соавторами (Федорчук и др., 2005) и приведен в Приложении.

Отметим, что разрабатываемые нами методические приемы классификации лесных экосистем нашли своё развитие при классификации сосняков из сосны Коха – кавказских аналогов европейских бореальных лесов (Абдурахманова и др., 2015) и таёжных лесов Камчатки (Нешатаева и др., 2009, 2016).

Синтаксономическую интерпретацию полученных фитоценозов вели с привлечением результатов анализа динамики. Это позволило нам выявить ряд конвергирующих ассоциаций (в смысле А. П. Шенникова, 1929), сходных по доминантам, но имеющих различные динамические потенции. Динамические потенции сообщества (возможности его смены другими типами растительных сообществ) определяются его местообитанием и проявляются в особенностях видового состава.

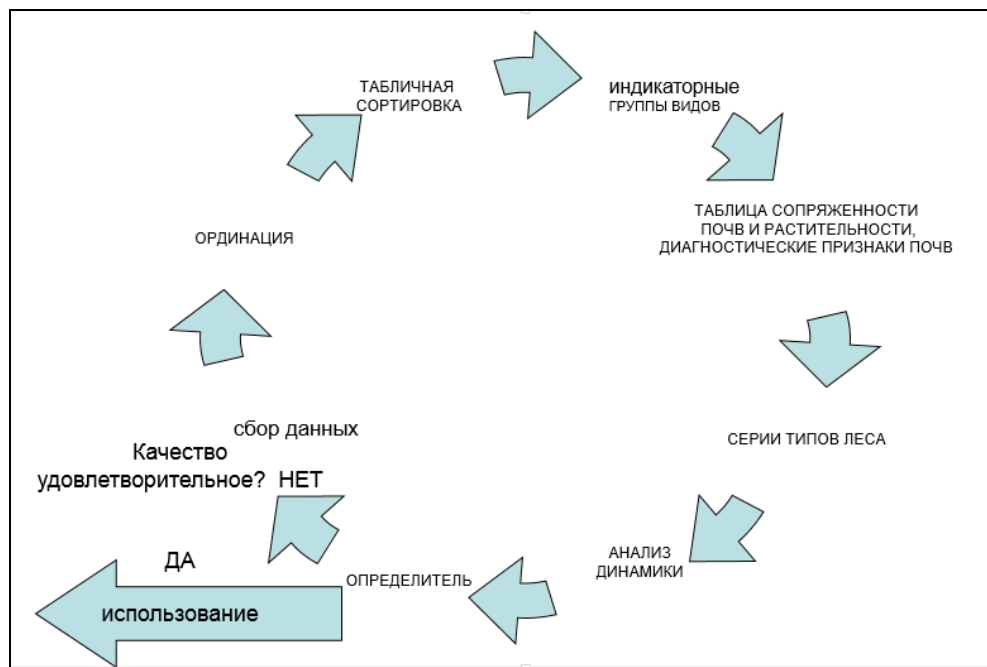


Рис. 2.6. Этапы разработки динамической классификации

2.8.4. Категории биогеоценозов и синтаксоны динамической классификации

Ниже приведены характеристики динамических категорий биогеоценозов и синтаксонов динамической классификации, основанные на литературных источниках (Clements, 1916, 1928; Александрова, 1964; Нешатаев, 2007, Маслов, 1999) и используемые в настоящей работе.

В **климаксовых** биогеоценозах соотношение видов теоретически может сохраняться бесконечно долго при условии стабильности климата, гидрологического режима, отсутствии внешних катастрофических нарушений, инвазии аллохтонных видов. Основным признаком

климаксового биогеоценоза является динамическое равновесие годовой продукции и годового расхода органического вещества (Одум, 1986).

Коренные биогеоценозы образованы аборигенными древесными породами и развиваются без воздействия человека (или при слабом воздействии, сопоставимом с деятельностью средних и мелких млекопитающих, собирательство дикоросов, охота и т.п.) и без катастрофических природных факторов в течение времени, сопоставимого с предельным биологическим возрастом этих пород (или превышающего этот возраст).

Условно-коренные биогеоценозы – климаксовые биогеоценозы на трансформированных человеком местообитаниях или с участием видов-интродуцентов.

Серийные биогеоценозы (сообщества) – это стадии сукцессии, не достигшие климакса. Заметим, что коренные биогеоценозы (сообщества) могут являться серийными, а климаксовые не обязательно коренными. Например, коренные сосняки сфагновые представляют собой стадии образования сфагновых биогеоценозов болот, а абсолютно разновозрастный еловый лес на искусственно осушенном торфянике близок к состоянию климакса.

Производные – это серийные биогеоценозы (сообщества) после пожаров и антропогенных нарушений и мелиораций. Различают кратковременно производные и длительно производные биогеоценозы (Сукачев, 1934). Длительность существования первых менее периода лесовыращивания хвойных пород (100–140 лет), вторых – более.

Субклимакс – длительно производный биогеоценоз.

Диаспорический субклимакс – субклимакс, в котором восстановление коренной породы невозможно, вследствие отсутствия источников её семян.

Потенциальная растительности – это климаксовая растительность, которая формируется при снятии воздействий рубок, пожаров, выпаса скота, рекреации, но при условии сохранения современного гидрологического режима, почвообразующей породы, атмосферного загрязнения и фауны.

Восстановленная – это коренная растительность, которая существовала бы к настоящему времени на территории, при условии отсутствия антропогенных воздействий.

На местообитаниях, слабо и обратимо трансформированных человеком, содержание понятий потенциальной и восстановленной растительности совпадает.

На местообитаниях, настолько измененных человеком (например, в результате осушения, подтопления, подсыпки или снятия грунта и т.п.), что климаксовая растительность не соответствует восстановленной, потенциальная растительность соответствует условно-коренным сообществам.

В случае совпадения восстановленной и потенциальной растительности основной синтаксон динамической классификации (серия, цикл типов леса) объединяет коренной тип леса и все кратковременно производные типы леса, гарей и вырубок на его месте. Например, ельник кисличный на дренированных суглинках, вейниковые вырубки и молодняки разных пород на его месте В.Н.Федорчук и др. (2005) относят к кисличной серии типов леса на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах.

В случае трансформации местообитаний пожарами в такой степени, что восстановление растительности занимает время большее, чем период лесовыращивания, основной синтаксон динамической классификации объединяет длительно производный тип леса и все кратковременно производные типы леса, гарей и вырубок на его месте. Например, полагая, что сосняки лишайниковые на дренированных песках формируются и существуют под влиянием периодических пожаров и могут сменяться зеленомошными ельниками за период времени больше 140 лет, В. Н. Федорчук и др. (2005) относят сосняки лишайниковые и вырубки на их месте к лишайниковой серии типов леса на сильно дренированных песках. Иной точки зрения придерживаются В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко и В. И. Трофимец (1991), объединяя сосняки лишайниковые и зеленомошные на сильно дренированных песках в один тип леса.

В случае лесов на интенсивно осушаемых торфяниках, в один синтаксон объединяются тип условно-коренного потенциального биогеоценоза, стадии его формирования в ходе сукцессии под влиянием осушения, вырубки лесов условно-коренного типа и вырубки лесов, являющихся стадиями формирования условно-коренного типа (рис. 2.5).

2.8.5. Преемственность и взаимная дополняемость классификационных подходов

В традициях русской геоботанической школы и типологического направления В. Н. Сукачева предусмотрено выделение двух «ортогональных» систем классификации лесных сообществ. Одна из них основана на сходстве ЛРУ и подчиненных ярусов (тип ЛРУ, серии или циклы ассоциаций). Другой путь принимает во внимание доминирующий вид древесного яруса (ассоциации, группы ассоциаций, формации, типы растительности). Номенклатурный кодекс русской и советской фитоценологической традиции, предложенный нами (Нешатаев, 1989, 2001), предусматривает правила наименования синтаксонов на принципах типификации и приоритета.

2.9. Математическое моделирование динамики разнообразия растительности на примере северотаёжных ландшафтов

Динамика разнообразия растительности северотаёжных ландшафтов в зависимости от частоты пожаров исследована с помощью нестационарной Марковской модели с переменными вероятностями по обобщённым данным, полученным для Лапландского и Верхне-

Тазовского заповедников на отрезках времени порядка сотен лет (Нешатаев 1989б; Нешатаев, 2002б). В основу модели положены вероятности пожаров в различных типах леса и вероятности смен послепожарных стадий. В ходе модельных экспериментов эти вероятности увеличивали в 2, 3, 4, 5 раз и полностью исключали пожары. Шаг моделирования принят равным 10 годам. Распределение площади, занятой определённой древесной породой или типом живого напочвенного покрова, определяли согласно уравнению 2.6:

$$S_{i,j+10} = S_{ij} * (1 - \sum P_{i,m} - \sum K_f * P_{i,n}) + \sum S_{k,j} * P_{k,i} \quad (2.6)$$

, где S_{ij} и $S_{i,j+10}$ - доля площади, занятой i -ым состоянием на шагах j и $j+10$, K_f - коэффициент частоты пожаров; $P_{i,m}$ - вероятность верхового или низового пожара, в результате которого i -ое состояние сменяется m - ым состоянием при $K_f=1$, $P_{i,n}$ - вероятность смены i -ого состояния n -ым состоянием в ходе восстановительной сукцессии, S_k - площадь k -ого состояния, P_{ki} - вероятность смены k -ого состояния i -ым состоянием, \sum - сумма. Состояние характеризуется преобладающей древесной породой, принадлежащей одной из двух групп возраста (ювенильная или генеративная), типом живого напочвенного покрова.

Вероятность возобновления той или иной древесной породы на гари находится в зависимости от количества её семян, поступающих на гари. Это количество связано с количеством деревьев данной породы, достигших генеративного возраста в окружении гари. Поэтому применили математический аппарат нестационарного Марковского процесса, когда вероятность перехода из состояния безлесной гари в тип леса с преобладанием определённой породы меняется в ходе модельного эксперимента и зависит от площади, занятой насаждениями с преобладанием деревьев генеративного возраста данной породы.

Входными данными являются: 1) современное распределение типов земель и присущих им стадий послепожарной динамики растительности; 2) коэффициент частоты пожаров, увеличивающий или уменьшающий частоту пожаров. Увеличение частоты пожаров в конкретном типе пропорционально его вероятности, определённой для последних 100–200 лет в Лапландском и Верхне-Тазовском заповедниках.

Для каждого типа земель и присущей ему стадии послепожарной динамики растительности характерны следующие смены: на безлесную гари в результате верхового или повального пожара, на другой тип живого напочвенного покрова в результате низового пожара, на следующую стадию (стадии) восстановления растительности после пожара, на другую формацию в результате смены древесных пород в ходе восстановительной сукцессии и, наконец, участок может остаться в неизменном состоянии. Вероятности возобновления той или иной древесной породы на гари зависят от типа земель и доли площади ландшафта, занятой безлесными экосистемами (пустоши, болота, водоёмы) и лесами с участием данной породы, до-

стигшими генеративного возраста. Хвойные породы способны давать семена в возрасте более 40 лет, березняки - в возрасте более 20 лет (Булыгин, Ярмишко, 2008).

Временной размер шага моделирования равен 10 годам. Для расчётов использовали Excel 2013 Microsoft Office.

Расчёты осуществляются в следующем порядке. После того, как задано исходное распределение площади ландшафта по растительным ассоциациям, производится расчет вероятности возобновления сосны на пустошах и гарях, непокрытых лесной растительностью, которая зависит от доли площади сосновых лесов от общей площади ландшафта на текущем шаге расчётов. Затем рассчитывается вероятность сохранения пустошей и гарей в безлесном состоянии, которая пропорциональна площади непокрытых лесом земель. Далее производится расчет вероятности возобновления берёзы и темнохвойных пород (ели и кедра), которые составляют с ранее рассчитанными вероятностями возобновления сосны и сохранения земель в безлесном состоянии полную вероятность. Возобновление на гарях ели возможно, при наличии в ландшафте ельников, но маловероятно, в силу повреждения всходов ели заморозками на открытых участках.

Далее в модели предусмотрено перемножение вектора-столбца, описывающего распределение площади моделируемого ландшафта по растительным ассоциациям, на матрицу вероятности переходов из ассоциации в ассоциацию. В результате получали расчет площадей, занятых участками растительных ассоциаций на следующем временном шаге моделирования.

Основу матрицы вероятности переходов составляют вероятности пожаров, зависящие от условий местопроизрастания и пожарной зрелости растительных сообществ, свойственной каждой растительной ассоциации. В результате пожаров лесные сообщества могут переходить как в состояние лесной ассоциации, так и безлесной, но всегда более ранней стадии восстановления живого напочвенного покрова. Вторая группа вероятностей – это вероятности перехода непокрытых лесом гарей в состояние лесного растительного сообщества, определяемые, в зависимости от наличия в ландшафте насаждений в генеративной стадии.

Идентификацию параметров модели проводили по данным полевого обследования и картографирования растительности. В качестве модельного северотаёжного ландшафта выбраны территории двух заповедников: 1) Верхне-Тазовского и 2) территория Пиренгского, Куписского, Чунозерского лесничеств Лапландского заповедника. Вероятность пожаров в ЛЗ за 1895–1987 г., оценена по результатам совмещенного анализа карты растительности и карты истории пожаров, на которой показаны пожары за период с 1895 по 1987 г. (Neshatayev, 1991). Составление карты истории пожаров было начато Н. М. Пушкиной в 1930-е годы, она

была оформлена Северо-Западным лесостроительным предприятием на 1983 г. и уточнена нами в ходе картографирования растительности в 1986, 1987 г. Карта хранится в архиве ЛЗ. Использованы данные 34542 выделов. В Верхне-Тазовском заповеднике историю пожаров изучили выборочно-статистическим методом на ключевых участках и трансектах на 862 ПП.

По данным о положении в рельефе, почвах, давности последнего пожара и частоте пожаров было получено множественное регрессионное уравнение связи этих параметров с соотношением мхов и лишайников. Использован пакет прикладных программ Statistica. Начальные коэффициенты при независимых переменных, полученные методом наименьших квадратов, уточняли в ходе итерационной процедуры подгонки параметров методом «наискорейшего спуска», минимизируя погрешность и максимизируя коэффициент детерминации. Полученные уравнения позволили определить по косвенным признакам исходный тип ЛРУ (таб. 2.2) до последнего пожара для каждой ПП и выдела и определить вероятность перехода из одного типа в другой.

Для идентификации параметров естественного возобновления древесных пород на гарях, возникших после верховых и повальных пожаров, по карте растительности ЛЗ (1987 г.) в 38 кварталах, затронутых пожарами, общей площадью 33906 га была проанализирована площадь молодняков по породам (они были показаны на карте отдельными номерами) и насаждений более старших возрастов, достигших генеративной спелости, с преобладанием разных пород, а также площадь невозобновившихся гарей, болот и вод. Анализ вели по группам из 4 кварталов площадью 3,5–4,0 тыс. га. При анализе сопоставляли возраст молодняков с давностью последнего пожара, и, если последняя оказывалась больше возраста на шаг модели, площадь молодняка принимали равной 0.

Вероятности возобновления ели, сосны, берёзы на гарях и сохранения гари в невозобновившемся состоянии образуют полную группу возможных событий на гари, поэтому их сумма их вероятностей должна быть равна 1. Поскольку уравнения регрессии, описывающие эти вероятности, имеют определенные погрешности, в ходе моделирования производится перерасчёт рассматриваемых вероятностей, путём умножения их на коэффициент, показывающий во сколько раз их сумма отличается от единицы:

$$P'_{ij} = P_{ij} / \sum P_{ij}, \quad (2.7)$$

где P'_{ij} – пересчитанная вероятность, P_{ij} – вероятность, рассчитанная по уравнению регрессии, \sum - знак суммы.

Таблица 2.2.

Признаки распознавания исходных типов ЛРУ на участках, пройденных пожаром в северной тайге

Тип ЛРУ	Превышение над базисом эрозии, м	Почвообразующая порода, почва	Вид предпоследнего пожара*	Количество пожаров**	Давность предпоследнего пожара, лет	Класс бонитета
CL	>1,5	Песок, супесь кварцевые, слабо и среднеподзолистая	В	2	<80	V-Va
CL	То же	То же	В	3	<190	V-Va
CL	То же	То же	Н	3	<140	V-Va
НС	То же	То же	В	1	<130	V-Va
НС	То же	То же	В	2	80-290	V-Va
НС	То же	То же	В	3	190-460	V-Va
НС	То же	То же	Н	1	<80	V-Va
НС	То же	То же	Н	2	40-250	V-Va
НС	То же	То же	Н	3	40-400	V-Va
EV	То же	То же	-	0	-	V
EV	То же	То же	В	1	≥130	V
EV	То же	То же	В	2	≥290	V
EV	То же	То же	Н	1	≥80	V
EV	То же	То же	Н	2	≥130	V
EV	То же	То же	Н	3	≥180	V
FH	То же	Сильно подзолистая грунтово-глееватая на супесях, обогащённых амфиболитами, или на суглинках	-	Разное	-	IV
FH	0,6 - 1,5	Сильно подзолистая грунтово-глееватая на кварцевых песках	-	Разное	-	IV
P, S, H	≤0,6	Торфяно- или торфянисто-глеевая	-	Разное	-	Va

* - Н – низовой, В – верховой или повальный; ** - определено по количеству огневых повреждений стволов деревьев прошлых лет, не считая последнего; *CL* – *Cladinosa*, *НС* – *Hylocomioso-Cladinosa*, *EV* *Empetroso-Vacciniosa*, *FH* – *Fruticuloso-Hylocomiosa*, *PS* – *Polytrichosa* + *Sphagnosa* (сохранившийся торф верхового типа), *H* – *Herbosa* (торф низинный).

Возникновение гари и её частичное заселение происходит за один шаг, поэтому вероятности перехода от леса, достигшего пожарной спелости, к молоднякам и невозобновившимся гарям представляет собой совмещение двух событий. В соответствии с законом о совмещении вероятностей, искомая вероятность определена как произведение вероятности

верхового или повального пожара в заданных лесорастительных условиях на вероятность образования молодняка определённой породы или сохранения гари в невозобновившемся состоянии:

$$P''_{ij} = P_f * P'_{ij} \quad (2.8)$$

P''_{kj} – вероятность перехода состояния k в состояние j в результате пожара, P_{ki} – вероятность образования гари i в результате пожара в состоянии k , P'_{ij} – пересчитанная вероятность образования типа j на гари i .

Ход восстановления живого напочвенного покрова после пожаров и характерные времена существования стадий сукцессии, в зависимости от интенсивности пожара, его давности, количества пожаров за время существования древостоя, уровня грунтовых вод и типа ЛРУ, количественно охарактеризовали с помощью уравнений регрессии.

Расчет вероятности перехода по данным о времени существования стадии осуществляли по уравнению:

$$P_{i,j} = \Delta t / T_i, \quad (2.9)$$

где $P_{i,j}$ – вероятность перехода из стадии i в стадию j в ходе восстановительной сукцессии после пожаров, Δt – временной шаг модели, T_i – время существования стадии i .

Вероятность смены лиственницы, сосны и берёзы тёмнохвойными породами (елью и кедром) определена с помощью имитационной модели, впервые разработанной для древесных пород ЛЗ (Нешатаев, 1989в). Модель основана на том, что при отсутствии пожаров наблюдается смена сосны и берёзы тёмнохвойными породами, т.к., в отличие от ели и кедра, сосна и берёза не могут возобновляться под пологом тёмнохвойного подроста или древостоя в количестве, достаточном для формирования древостоя со своим преобладанием (Морозов, 1949). Вероятность смены сосны и берёзы елью и кедром зависит от наличия подроста и возраста биологической спелости сосны и берёзы, в котором древостой с их преобладанием интенсивно отмирает. В этом возрасте соснового элемента леса первого яруса запас древесины ели, возобновившейся под пологом сосняка или березняка, становится равным запасу сосны и затем начинает превышать последний. В условиях северной тайги, при наличии источников семян ели и/или кедра, сосняки и лиственничники сменяются ельниками и кедровниками в возрасте 320–340 лет, березняки – 180–190 лет (Нешатаев, 1989в; 2002). При этом, максимальный возраст отдельных деревьев сосны и лиственницы может превышать 500 лет, берёзы – 250 лет.

Количество жизнеспособного крупного подроста ели/кедра, обеспечивающее смену сосны и берёзы елью/кедром было принято равным количеству крупного подроста ели, приведённому для Северо-таежного района европейской части РФ как достаточное для обеспе-

чения естественного лесовосстановления в Правилах лесовосстановления (в ред. Приказа Минприроды России от 05.11.2013 N 479). Для лесов на сильно дренированных песках оно составляет 1,5 тыс. шт./га, для остальных типов лесорастительных условий 1,2 тыс. шт./га.

Связь количества подроста ели, кедра в сосняках, лиственничниках березняках с площадью тёмнохвойных лесов проводили в 41 квартале (20 в ВТЗ и 21 в ЛЗ), каждый из которых имел размер около 2*4 км. В анализ была включена 41 ПП, заложенные в центрах кварталов. По геоботанической карте была определена доля площади генеративно спелых древостоев разных пород в составе кварталов. На каждой ПП закладывали 10–20 круговых площадок радиусом 1,79 м. При учёте подрост подразделяли по высоте – на три категории крупности: мелкий до 0,5 м, средний – 0,6 – 1,5 м и крупный – более 1,5 м. Для определения количества подроста применяются коэффициенты пересчета мелкого и среднего подроста в крупный. Для мелкого подроста применяется коэффициент 0,5, среднего – 0,8, крупного – 1,0. Жизнеспособный подрост ели характеризуется следующими признаками: густая хвоя, зеленая или темно-зеленая окраска хвои, заметно выраженная мутовчатость, островершинная или конусообразная симметричная густая или средней густоты крона протяженностью не менее 1/3 высоты ствола в группах и 1/2 высоты ствола - при одиночном размещении, прирост по высоте за последние 3 – 5 лет не утрачен, прирост вершинного побега не менее прироста боковых ветвей верхней половины кроны, прямые неповрежденные стволики, гладкая или мелкочешуйчатая кора.

2.10. Номенклатура видов

Латинские названия видов даны для осудистых растений согласно С. К. Черепанову (1995), для мхов – по М. С. Игнатову, Е. А. Игнатовой (2003, 2004), для печеночников – по Н. А. Константиновой и др. (1992), для лишайников – согласно сводке А. Nordin с соавторами (Santesson's checklist..., 2011), за исключением рода *Cladina*. При определении гербарных сборов сложных таксонов мы пользовались консультациями сотрудников БИН РАН по мхам: Е. О. Кузьминой, Л. Е. Курбатовой, И. В. Чернядьевой, по печёночникам – А. Д. Потёмкина, по лишайникам – А. А. Добрыша, за что выражаем им глубокую признательность.

ГЛАВА 3. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ДРЕНИРОВАННЫХ ПЕСКАХ

3.1. Характеристика местообитаний

Характеристики рассматриваемой группы местообитаний очерчены условиями пространства сосновых лесов с преобладанием лишайников. В средней и южной тайге для экотопов сосняков лишайниковых характерно отсутствие оглеения или его развитие на значительной глубине более 1,5 м, содержание физической глины менее 15%, почвообразующие породы кислые (рН 4.0–5.5) различного генезиса, без включений CaCO₃. Приурочены к положительным элементам рельефа с мощными песчаными или супесчаными отложениями, поверхность которых расположена над уровнем базиса эрозии на 1,5 м и более. По классификации Качинского рассматриваемые почвы относятся не только к пескам, но и к супесям. Местообитания соответствуют типу земель сильно и нормально дренированных песков О. Г. Чертова (1981). Их характеристики приведены в наших работах с соавторами (Нешатаев, 2002, 2006; Федорчук и др., 2005). Почвообразующей породой являются пески разного генезиса, реже – легкие супеси. Последние (доля физической глины до 15%) распространены, например, в северной части Карельского перешейка. Характерна большая мощность песчаного наноса (обычно более 2 м). Кислотно-основные свойства и гранулометрический состав почвообразующих пород показаны в таблице 3.1 по данным нашей работы с соавторами (Федорчук и др., 2005).

Таблица 3.1

Характеристика аналитических показателей почв сосняков лишайниковых, брусничных, сосняков и ельников черничных на дренированных песках в Ленинградской области

Показатель	Почвенный горизонт	Серия типов леса		
		<i>Cladinosa</i>	<i>Vacciniosa</i>	<i>Psammophytoso-Myrtillosa</i>
Содержание физической глины, %	В	4,5±1,12	6,3±0,56	8,6±1,38
	BC, C	4,7±1,14	7,6±1,14	7,0±1,63
Содержание ила, %	В	2,8±0,89	3,5±0,47	4,5±0,93
	BC, C	3,4±1,04	4,7±0,86	5,0±1,16
pH _{kcl}	В	4,8±0,09	4,7±0,10	4,6±0,08
	BC, C	4,9±0,08	4,9±0,05	4,7±0,23
Степень насыщенности основаниями, %	В	11,8±2,50	24,8±5,83	16,2±6,41
	BC, C	24,2±4,87	33,0±4,50	40,0±8,40
Количество определений	В	9	15	8
	BC, C	9	27	12

Примечание: даны средние значения ± погрешность (стандартная ошибка)

3.2. Коренная растительность на дренированных песках

В ряде наших работ с соавторами (Нешатаев, 1989а,б; 1995а; 1998а,б; Neshatayev, 1991; Neshatayev, Neshatayeva, 1993а; Нешатаев, Нешатаева, 1999; 2002; Нешатаев, 2002; Нешатаев В., Нешатаев М., 2006; Нешатаев и др., 2006; Федорчук и др., 2005) была проведе-

на проверка гипотезы А. Я. Гордягина (1900) и доказано, что на дренированных песках в условиях современного климата в таежной зоне Европы возможно существование темнохвойных лесов с зеленомошным покровом. Ниже приведены доказательства гипотезы А. Я. Гордягина.

На сильно дренированных песках на участках, где растительность и почвы развивались в течение 300 и более лет без воздействия пожаров, сплошных рубок и других нарушений, в таежной зоне представлены ассоциации темнохвойных лесов с зеленомошным покровом.

В северотаежной полосе они представлены ассоциациями *Piceetum obovatae empetrosum* Sambuk 1932 sensu lata (в Североевропейской провинции), и *Pinetum sibiricae empetroso-vaccinosum* Nesh. et al. 2002 (в Уральско-западносибирской провинции). Для них характерен кустарничково-зеленомошный покров с участием *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*. Характеристика ассоциаций коренных лесов северной тайги приведена в наших работах (Neshatayev, Neshatayeva, 1993а, 1994, 1995; Нешатаев, Нешатаева, 1999; Нешатаев и др., 2002в, Кукуричкин, Нешатаев, 2004). В среднетаежной полосе они представлены ассоциацией *Piceetum (abietis) vaccinosum* (Sukachev 1927) Uskov 1930, охарактеризованной как тип леса ельник брусничный на дренированных песках в нашей работе с соавторами (Федорчук и др., 2005). Он отличается от северотаежных ельников и кедровников отсутствием гипоарктических кустарничков, а от ельников-черничников – отсутствием видов таёжного мелкотравья и папоротников, приведенных в таблице 3.2. В южнотаежной полосе они представлены ассоциацией *Piceetum (abietis) psammophytoso-myrtillosum* Fedorchuk et al. 2005, охарактеризованной в нашей работе с соавторами как ельник черничный на нормально дренированных песках (Федорчук и др., 2005).

Характеристика коренных лесов на сильно дренированных песках приведена в таблице 3.2 по данным нашей работы с соавторами (Федорчук и др., 2005). Типологические описания биогеоценозов псаммофитно-черничной серии типов леса выполнены в еловых и сосновых древостоях, имеющих возраст преимущественно старше 70 лет. В составе древостоя ельников черничных на участках типологических описаний ель составляла обычно 70–100% по запасу. Среднетаежные ельники, имеющие естественный состав древостоя, высокий возраст и наиболее разновозрастную структуру (климаксовые и близкие к ним), сохранились в основном на востоке Ленинградской области (кл. уч. 6, 7, 10–14). В других ключевых участках среди охарактеризованных ельников явно преобладают условно одновозрастные древостои в возрасте 80–130 лет. Средний состав существующих древостоев Северо-Запада отражает результат лесохозяйственной деятельности за последние 70–100 лет. На территории Ленинградской области состав древостоев ельников псаммофитно-черничных 81–100-летнего возраста оценивается по материалам лесоустройства как 6,6Е 1,2С 1,5Б 0,7Ос (Федорчук и др., 2005).

Постоянство, сомкнутость (для древесного яруса и подлеска) и проективное покрытие видов коренных лесов на сильно дренированных песках.

Виды и показатели	Ассоциация				
	<i>Pinetum sibiricae empetroso-vacciniosum</i>	<i>Piceetum empetrosum</i>	<i>Piceetum vaccinosum</i>	<i>Piceetum psammophytoso-myrtillosum</i>	
1	2	3	4	5	6
Район исследований	ВТЗ	ЛЗ+П	КП	СЗ	К
Количество описаний	5	10	3	20	10
Древесный ярус	5.8	5.8	5.9	5.9	5.9
Класс бонитета	V-Va	V-Va	III-IV	II-III	I-II
<i>Pinus sibirica</i> a, b	5.7				
<i>Pinus sibirica</i> c	5.5				
<i>Larix sibirica</i> a, b	3.3				
<i>Picea obovata</i> a, b	4.2	5.7			
<i>Picea obovata</i> c	3.3	5.5			
<i>Picea abies</i> a, b			5.8	5.8	5.8
<i>Picea abies</i> c			5.4	5.4	5.4
<i>Quercus pubescens</i> a					3.3
<i>Quercus pubescens</i> c					3.3
<i>Tilia cordata</i> c					3.1
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	1.1	4.4	5.4	3.5	3.5
<i>Pinus sylvestris</i> c		1.1		1.1	
<i>Betula pendula</i> a, b				3.5	3.5
<i>Betula pendula</i> c				1.1	1.1
<i>Betula pubescens</i> a, b	5.5	1.1		1.2	1.2
<i>Betula pubescens</i> c	2.1			2.1	1.1
<i>Populus tremula</i> a, b				2.2	1.1
<i>Populus tremula</i> c				2.1	1.1
<i>Alnus incana</i> c				1.2	1.1
Подлесок, сомкнутость, %	2.1	4.2	4.1	5.2	5.2
<i>Juniperus communis</i>	2.1	4.2	4.1	4.1	4.1
<i>Sorbus aucuparia</i>		1.1	2.1	5.1	5.1
<i>Daphne mezereum</i>				2.2	3.2
<i>Frangula alnus</i>				2.1	4.1
<i>Salix cinerea</i>				1.1	1.1
Травяно-кустарничковый	5.6	5.7	5.6	5.6	5.6
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	5.3	5.6			
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1.1	4.5			
<i>Ledum palustre</i>	2.2	2.2			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5.5	5.4	5.4	5.4	5.4
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1.1	5.5	5.4	5.6	5.6
<i>Avenella flexuosa</i>		5.4	5.2	5.4	5.4

Таблица 3.2. Продолжение

1	2	3	4	5	
<i>Maianthemum bifolium</i>	1.1		1.1	5.4	5.4
<i>Linnaea borealis</i>		1.1		4.2	4.2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>				5.2	5.1
<i>Trientalis europaea</i>	1.1	1.1		4.1	4.1
<i>Oxalis acetosella</i>				3.2	4.2
<i>Dryopteris carthusiana</i>				3.1	4.2
<i>Melampyrum sylvaticum</i>				3.1	3.1
<i>Orthilia secunda</i>	1.1	1.1		3.1	3.1
<i>Luzula pilosa</i>	1.1	1.1	5.1	5.2	5.2
<i>Melampyrum pratense</i>			5.1	3.2	4.2
<i>Lycopodium annotinum</i>			2.1	3.1	4.1
<i>Goodyera repens</i>			2.1	2.2	3.2
<i>Hieracium vulgatum</i>				2.2	
<i>Hypopitys monotropa</i>				2.2	3.1
<i>Lycopodium complanatum</i>				2.2	1.1
<i>Solidago virgaurea</i>				2.1	3.1
<i>Convallaria majalis</i>				2.1	3.1
<i>Pteridium aquilinum</i>				2.1	3.1
<i>Rubus saxatilis</i>				2.1	2.1
<i>Calluna vulgaris</i>		1.1		1.1	
<i>Equisetum sylvaticum</i>		1.1		1.1	2.1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		1.1		1.1	2.1
<i>Stellaria graminea</i>				1.1	
<i>Anemone nemorosa</i>				1.1	1.1
<i>Angelica sylvestris</i>				1.1	2.1
<i>Calamagrostis epigeios</i>				1.1	1.1
<i>Carex digitata</i>				1.1	
<i>Dryopteris expansa</i>				1.1	2.1
<i>Huperzia selago</i>				1.1	2.1
<i>Listera cordata</i>				1.1	
<i>Lycopodium clavatum</i>				1.1	
<i>Melica nutans</i>				1.1	1.1
<i>Platanthera bifolia</i>				1.1	2.1
<i>Potentilla erecta</i>				1.1	
<i>Rubus idaeus</i>				1.1	3.1
<i>Veronica officinalis</i>				1.1	
<i>Chamerion angustifolium</i>		1.1	2.1		
Мохово-лишайник. ярус	5.9	5.8	5.9	5.8	5.8
<i>Dicranum congestum</i>		3.6		1.1	
<i>Pleurozium schreberi</i>	5.8	5.7	5.8	5.7	5.7
<i>Dicranum polysetum</i>	5.3		5.6	5.6	5.5
<i>Polytrichum commune</i>	2.2	2.2	2.4	5.2	2.1
<i>Hylocomium splendens</i>	2.2	2.6	5.6	5.6	5.6
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	3.3	3.3	4.2	5.4	5.4
<i>Pohlia nutans</i>	3.1	3.2	1.1	2.2	3.2

Таблица 3.2. Окончание

1	2	3	4	5	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1.1	1.1	2.2	2.4	3.2
<i>Polytrichum juniperinum</i>		2.4		1.1	1.1
<i>Ptilidium ciliare</i>	3.1	4.1		3.1	2.1
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	3.2	4.1			
<i>Barbilophozia barbata</i>				1.1	
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>				1.1	1.1
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>				1.1	1.1
<i>Brachythecium salebrosum</i>				1.1	1.1
<i>Plagiochila asplenioides</i>				1.1	2.1
<i>Lophozia trilobata</i>					2.1
<i>Leucobryum glaucum</i>					3.1
<i>Cladina arbuscula</i> *	4.1	4.3	4.1	1.1	
<i>Nephroma arcticum</i>	3.1	3.3			
<i>Cetraria islandica</i>	2.1	1.1	2.1		
<i>Cladina rangiferina</i>	4.1	5.3		1.1	
<i>Cladonia deformis</i>	5.1	3.2			
<i>Cladina stellaris</i>	3.1	4.3			
<i>Peltigera aphantosa</i>	4.1	1.2			
<i>Cladonia amaurocraea</i>	1.1	2.2			
<i>Cladonia sulphurina</i>	1.1				
<i>Cladonia cornuta</i>		1.1			
<i>Cladonia gracilis</i>			2.1		
БЗ по Л.Г.Раменскому	3,3	3,5	4,5	4,8	4,9
У по Л.Г.Раменскому	73	73	71,3	72	72
Мощность А ₀ , см	4,5±0,24	5,1±0,3	6,5±0,52	5,8±0,35	6,8±0,45
Мощность А ₁ , см	-	-	-	1,0±0,74	1,3±0,54
Мощность А ₁ А ₂ , см	0,5±0,12	0,4±0,09	1,9±1,87	1,9±0,80	0,9±0,70
Мощность А ₂ , см	±	6,8±1,05	2,6±1,70	7,7±1,86	5,3±1,72
Содержание физической глины в горизонте В, %	6,6±0,72	6,3±0,87	5,4±0,90	8,5±1,04	6,5±1,42

Примечание: ВТЗ – Верхне-Тазовский заповедник, Природный парк «Сибирские увалы», ЛЗ – Лапландский заповедник, П – долина р. Поной, КП – Карельский перешеек, СЗ - Ленинградская обл. и Прионежский р-н Карелии, К – Калининградская обл.; двойной линией обведены дифференцирующие виды ассоциаций; * - incl. *C. mitis*; цифры для видов обозначают следующее: первая (или единственная) – класс постоянства (1 – до 20%, 5 – более 80% описаний); вторая цифра (после точки) – класс проективного покрытия по шкале Ван дер Маареля.

Под пологом темнохвойных зеленомошных лесов на сильно дренированных песках преобладает подрост ели, пихты или кедра (табл. 3.2), что свидетельствует о возможности сохранения эдификаторной роли темнохвойных пород неограниченно длительное время при условии соответствия климата их экологической амплитуде.

Светлохвойные лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые и зеленомошные леса на сильно дренированных песках в области распространения темнохвойных пород имеют следы пожаров (табл.3.3), рубок или представляют собой стадии первичной сукцессии на дюнах и в нарушенных человеком местообитаниях. Таким образом, они не могут рассматриваться как климаксовые сообщества таёжной зоны Европы.

Таблица. 3.3

Количество почвенных разрезов (N) в сообществах сосновых лесов и наличие признаков былых пожаров в них в виде углей.

Ассоциация	Район	N		Источник
		Все-го	Из них с углями	
1	2	3	4	5
<i>Pinetum cladinosum stellaris</i>	ЛЗ	20	20	Нешатаев, Нешатаева, 2002
	П.	10	10	Neshatayev, Neshatayeva, 1993a
	ВТЗ	195	195	Нешатаев, 2002
<i>Pinetum hylocomioso-cladinosum</i>	ЛЗ	10	10	Нешатаев, Нешатаева, 2002
	П.	10	10	Neshatayev, Neshatayeva, 1993a
	ВТЗ	4	4	Нешатаев и др., 2002д
<i>Pinetum empetroso-myrttillosum</i>	ЛЗ	12	12	Нешатаев, Нешатаева, 2002
	П.	7	7	Neshatayev, Neshatayeva, 1993a
<i>Pinetum empetroso-vacciniosum</i>	ВТЗ	153	153	Нешатаев, 2002г
<i>Pinetum vaccinioso-cladinosum</i>	СЗ	23	23	Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005
<i>Pinetum vacciniosum</i>	СЗ	65	65	
<i>Pinetum psammophyto-myrttillosum</i>	СЗ	39	27*	

Примечание: ЛЗ – Лапландский заповедник, П – долина р. Поной, СЗ – Северо-Запад РФ, включая Южную Карелию, Псковскую и Новгородскую обл., * - на 12 участках без следов пожара насаждения возникли после рубки.

В светлохвойных лесах на дренированных песках могут присутствовать темнохвойные породы в подросте и в древесном ярусе (Нешатаев, Нешатаева, 2002; Нешатаев и др., 2002; Федорчук и др., 2005; Нешатаев В., Нешатаев М., 2006; Нешатаев и др., 2006, рис. 3.2). Количество подроста темнохвойных пород и доля его участия в составе древостоя увеличивается с увеличением давности пожара (Нешатаев В., Нешатаев М., 2006; Нешатаев и др., 2009). Эти закономерности описываются по данным 90 ПП из Лапландского заповедника следующими уравнениями:

$$GE=11.6/EXP(385/FR), \quad R^2=0.85, \quad SE=1.4, \quad F=514.3, \quad P<0.001; \quad (3.1)$$

$$E=100/EXP(315/FR), \quad R^2=0.82, \quad SE=14, \quad F=404.3, \quad P<0.001; \quad (3.2)$$

$$Ne= 3.6/EXP(385/FR), \quad R^2=0.87, \quad SE=0.4, \quad F=414.3, \quad P<0.001, \quad (3.3)$$

где GE – сумма площадей сечений ели, м²/га, E – доля ели по сумме площадей сечений, %; Ne – количество подроста ели, тыс. шт./га; FR - время сукцессии, лет.

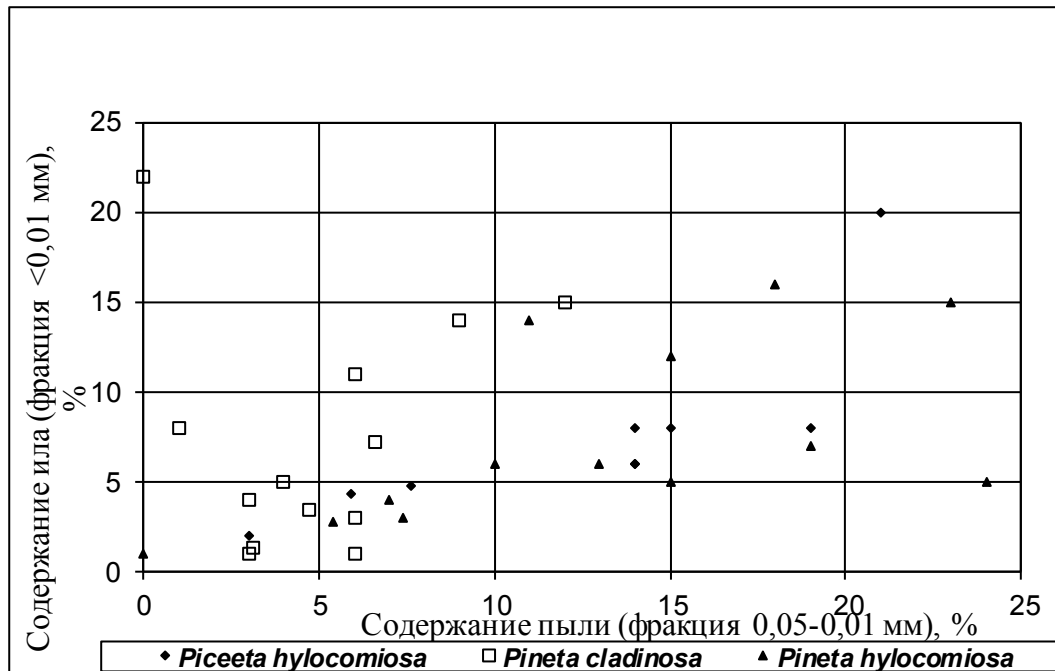


Рис. 3.1. Ординация лесных ассоциаций на сильно дренированных экотопах в осях содержания частиц ила и физической глины по литературным данным (Любимова, 1935; Чертов, Дыренков, 1971; Влияние ..., 1990, Федорчук и др., 1984; Переверзев, 2004), даны показатели для горизонтов с максимальным содержанием физической глины, признаки оглеения отсутствуют до глубины 1.5 м и более, содержание СаО $3,27 \pm 0,41\%$ (0,28-5,82 %).

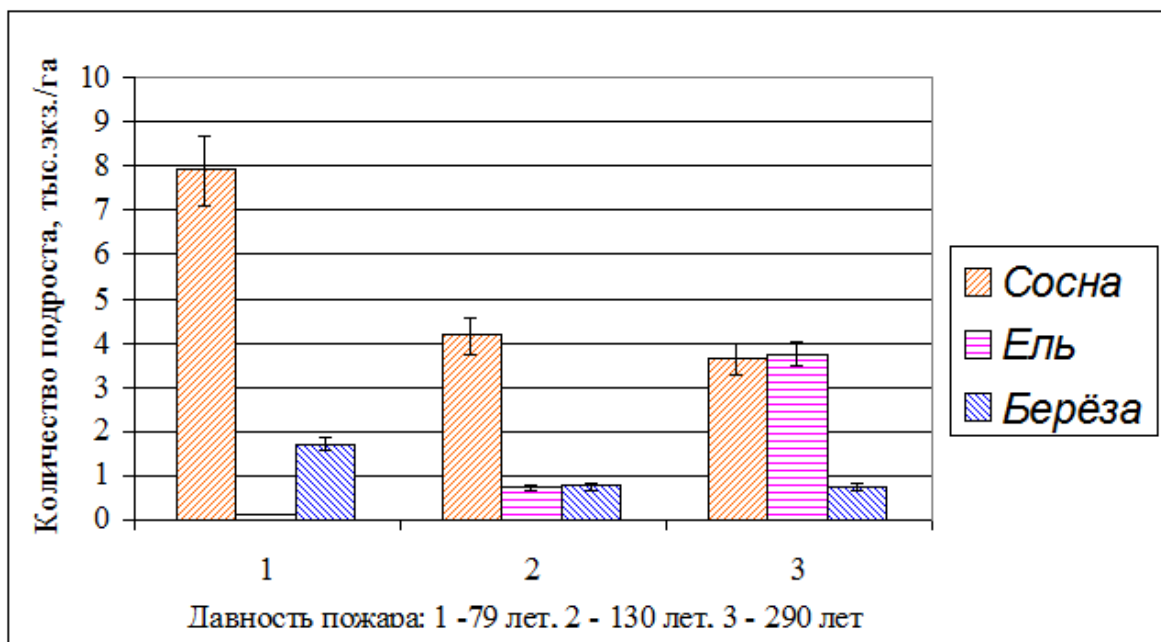


Рис. 3.2. Количество подроста различных пород на горях разных лет в Лапландском заповеднике на сильно дренированных песках по данным 9ПП (по 3 ПП на каждую давность пожара)

3.3. Динамика растительности на дренированных песках под влиянием пожаров

3.3.1. Связь частоты и интенсивности пожаров с ЛРУ в северной тайге

Пожарные характеристики сильно и нормально дренированных лесных земель ЛЗ и ВТЗ приведены табл. 3.4. Для ЛЗ пожарные характеристики определены по карте истории пожаров, охватывающей период с 1895 по 1987 г. После 1987 г. по 2016 г в ЛЗ пожары возникали, но их общая площадь не превышает 3 га.

Таблица 3.4

Пожарные характеристики сильно и нормально дренированных лесных земель ЛЗ (Neshataev, 1991) и ВТЗ (Нешатаев, 2002)

Показатели	ЛЗ		ВТЗ		t _{st}
	М	SD	М	SD	
<i>Cladinosa на сильно дренированных песках</i>					
Вероятность пожара за 10 лет	0,0675	0,0038	0,1083	0,2206	2,58
Количество пожаров за 120 лет на выдел	0,81	0,32	1,3	0,68	9,74
Относительная полнота сохранившихся деревьев, %	8	12	2	6	9,36
Время сукцессии, лет	148	43	92	37	17,77
Количество наблюдений (выделов)	636		195		
<i>Hylocomioso-Cladinosa и Empetroso-Vacciniosa на сильно дренированных песках</i>					
Вероятность пожара за 10 лет	0,0508	0,0031	0,0883	0,1523	3,44
Количество пожаров за 120 лет на выдел	0,61	0,19	1,06	0,36	16,75
Относительная полнота сохранившихся деревьев, %	11	13	7	14	3,55
Время сукцессии, лет	197	53	113	56	18,55
Количество наблюдений (выделов)	4147		153		
<i>Fruticuloso-Hylocomiosa на нормально дренированных песках и сунесях</i>					
Вероятность пожара за 10 лет	0,0383	0,0012	0,0833	0,2147	2,93
Количество пожаров за 120 лет на выдел	0,46	0,1	1	0,5	14,99
Относительная полнота сохранившихся деревьев, %	10	17	10	1	0*
Время сукцессии, лет	261	1082	120	94	3,25
Количество наблюдений (выделов)	5170		195		

Примечание: М – среднее, SD – стандартное отклонение, * - различие недостоверно с вероятностью 0,9 и более.

С 1895 по 1987 г. пожарами в ЛЗ было пройдено 38% территории заповедника. Наибольшая частота пожаров наблюдалась на дренированных песках. В таблице 3.4 приведена оценка показателей пожарной истории и для ВТЗ. Она выполнена по огневым повреждениям древостоев со средним возрастом 120 лет (Нешатаев, 2002). По данным таблиц 3.3–3.5 можно сделать определенный вывод о том, что леса на сильно дренированных песчаных почвах чаще подвергаются пожарам, чем леса на нормально и недостаточно дренированных почвах. Анализ данных показывает, что на участках с лишайниковым покровом (табл.3.4) частота и интенсивность пожаров были достоверно выше, чем на аналогичных местообитаниях с лишайниково-зеленомошным и зеленомошным покровом. Это подтверждает гипотезу А. Я. Гордягина в части существования сосняков лишайниковых в условиях периодического

пирогенного воздействия и опровергает мнение ряда исследователей о климаксовом характере сосняков лишайниковых на сильно дренированных песках. На основе построения доверительных интервалов по данным таблицы 3.4 для периода оборота огня можно утверждать, что 95% лесов с лишайниковым покровом не существуют без пожаров более 219 лет в Лапландском заповеднике, что согласуется с данными И. Ю. Баккал и др. (2005), приведшими максимальную давность пожара 210 лет. А. А. Корчагин (1954) приводит описание сосняка лишайникового из северной тайги с давностью последнего пожара 270 лет, в котором намечается тенденция к смене сосны елью, что подтверждает справедливость гипотезы А. Я. Гордягина.

На основании сравнения пожарной истории ЛЗ и ВТЗ (таб. 3.4) можно сделать вывод о том, что в континентальных условиях Уральско-Западносибирской провинции пожары возникали чаще, чем в Кольско-Карельской провинции с климатом переходным к морскому.

Таблица 3.5

Показатели горимости лесов Ленинградской обл. по данным Комитета по природным ресурсам Ленинградской обл.

Цикл типов леса	Площадь лесных земель, тыс. га	Среднее за 1965–2013 г.		
		Площадь пожаров за 10 лет, тыс. га	Вероятность пожара в течение 10 лет, %	Период оборота огня, лет
1	2	3	4	5
<i>Cladinosa+</i> <i>Petro phytoso-Cladinosa</i>	35,9	0,587	1,635	61
<i>Vaccininosa +</i> <i>Petro phytoso- Vaccininosa</i>	184	1,185	0,644	155
<i>Psammo phytoso-Myrtillosa</i>	341,1	0,886	0,260	385
<i>Myrtillosa</i>	471,2	0,497	0,105	952
<i>Psammo phytoso-Oxalidosa</i>	78,5	0,179	0,228	439
<i>Oxalidosa+Nemoriherbosa</i>	318,6	0,096	0,030	3333
<i>Myrtilloso-Polytrichosa</i>	217,7	0,335	0,154	649
<i>Sphagnoso-Ledosa</i>	31,4	0,120	0,382	262
<i>Myrtilloso-Sphagnosa +</i> <i>Nanoherboso-Sphagnosa</i>	83	0,287	0,346	289
<i>Fruticuloso- Sphagnosa</i>	53,9	0,587	1,089	92
<i>Sphagnosa</i>	83	0,808	0,973	103
<i>Caricoso-Eriophorosa</i>	6,7	0,000	0,000	>3000
<i>Caricoso-Sphagnosa</i>	51,6	0,018	0,035	2857
<i>Filipenduloso-Oxalidosa</i>	92	0,096	0,104	962
<i>Filipendulosa</i>	49,4	0,066	0,134	746
<i>Paludiherbosa</i>	20,2	0,012	0,059	1695
Прочие	125,7	0,227	0,181	552
ИТОГО	2244	5,985	0,267	375

3.3.2. Связь частоты и интенсивности пожаров с условиями местообитания в условиях средней и южной тайги

Показатели горимости лесов государственного лесного фонда (ГЛФ) по циклам типов леса Ленинградской обл. по данным лесоустройства приведены в таблице 3.5. В XVIII и XIX веках в европейской части России пожаров было больше, чем в XX веке, в связи с широким распространением подсечно-огневой системы земледелия, которая охватывала 50–75% лесных площадей, в основном, в подтайге, в южной и средней тайге. Результатом применения подсечной системы земледелия в подтайге, подзоне южной и средней тайги европейской части России вплоть до середины XX в. стало не только уничтожение ельников на самых плодородных почвах, но также широкое распространение сильных лесных пожаров в результате неконтролируемого распространения огня с подсек в окружающий лес (Федорчук, 1973; Исаченко, 1998; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005). Сокращение подсечного земледелия в конце XIX - начале XX в. привело к уменьшению количества лесных пожаров.

3.3.3. Разнообразие растительных сообществ северной тайги на дренированных песках и концепция пирогенной дивергенции растительности

Наши исследования почв и растительности Кольского полуострова, проведенные с рядом соавторов (Neshatayev, Neshatayeva, 1993a, b; 1994, 1995; Нешатаев, Нешатаева, 2002), Урала (Нешатаева, Нешатаев, 2005) и севера Западной Сибири (Нешатаев, 2002; Нешатаев и др., 2002; Кукуручкин, Нешатаев, 2004) показали, что леса и редколесья северной тайги на сильно дренированных песках представлены семью формациями и 16 ассоциациями. Не возобновившиеся гари представлены несомкнутыми группировками (агрегациями) пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*), кустарничковыми и лишайниковыми сообществами.

По характеру живого напочвенного покрова и динамическим особенностям ассоциации лесной и нелесной растительности отнесены к трем сериям ассоциаций, различающимся по соотношению мхов и лишайников при давности пожара более 20 лет. В серии **Cladinosa (CL)** доля лесных мхов (*Dicranum polysetum*, *D. fuscescens*, *D. congestum*, *D. bergeri*, *D. scoparium*, *Dicranum elongatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*) в общем проективном покрытии мохово-лишайникового яруса не превышает 33%, в **Empetroso-Vacciniosa (EV)** она выше 67%, **Hylocomioso-Cladinosa (HC)** занимает промежуточное положение (34-66%).

На свежих гарях с давностью пожара менее 20 лет на сильно выгоревших участках без сохранившейся подстилки возобновляются пионерные виды мохообразных (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*), а также *Arctostaphylos uva-ursi* и *Calluna vulgaris*. Последний вид встречается в западных районах. Эти виды на стадии коренного леса отсутствуют или встречаются очень редко по ветровальным и зоогенным нарушениям (табл. 3.2). Как показывают наши наблюдения на постоянных пробных площадях и

наблюдения других исследователей (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960; Горшков, 1995 и др.), в ходе дальнейшей сукцессии они заменяются трубчатými и бокальчатыми кладониями (*Cladonia gracilis*, *C. deformis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. furcata*, *C. borealis*, *C. chlorophaea*, *C. amaurocraea*). На негоревших или слабо затронутых огнем элементах мозаики гари сохраняются и хорошо возобновляются растения, присутствовавшие до пожара. Такие пятна приурочены обычно к понижениям нанорельефа и участкам ветровой тени, создаваемой микро-рельефом. Наконец, на горях встречаются участки с погибшими зелеными частями растений, но с частично сгоревшей подстилкой. На таких участках из сохранившихся после пожара подземных побегов возобновляются кустарнички и поселяются семенным путем травы: во всех районах это *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*, на Кольском п-ве к ним добавляются *Avenella flexuosa*, *Luzula pilosa*, а также кустарнички.

По результатам исследования свежей гари на р. Варзуга (юго-восточная часть Кольского п-ова) мощность подстилок, сохранившихся после пожара, тесно отрицательно скоррелирована ($R = -0,86$) со степенью поврежденности древостоя пожаром (рис. 3.3). Степень повреждения древостоя определена как отношение, выраженное в процентах, абсолютной полноты древостоя, сохранившегося после пожара, к абсолютной полноте, установленной нами для спелых сосняков северной тайги Кольского п-ова с максимальной сомкнутостью крон (80 %), равной 19 м²/га.

Степень сохранности древостоя, индицирующая сходство мощности подстилки, сохранившейся после пожара на свежих (до 10 лет) горях, дало нам объективное основание для присоединения к одному сукцессионному ряду более поздних стадий послепожарной сукцессии в пределах дренированных песков. На основании сходства видового состава, преобладающих видов и жизненных форм живого напочвенного покрова, и характеристик подстилок в растительных сообществах на дренированных песках было выделено 13 типов живого напочвенного покрова, которые были сгруппированы в три серии ассоциаций. Их основные характеристики приведены в таблице 3.6.

Уровень грунтовых вод закономерно уменьшается в ряду *Cladinosa – Empetroso-Vacciniosa* (табл. 3.10). Связь серий ассоциаций с высотой над уровнем моря, крутизной склона (SL), степенью отклонения экспозиции от северной (NS) и с произведением SL* NS оказалась недостоверной (табл. 3.7). Связь серий ассоциаций с морфологическими почвенными показателями оказалась достоверной для мощности подстилки и недостоверной для мощности подзолистого горизонта (табл. 3.10). Мощность подстилки возрастает в ряду *Cladinosa – Empetroso-Vacciniosa*. Концентрации и запасы азота в почве достоверно отличаются в почвах различных серий ассоциаций, возрастая в ряду *Cladinosa – Empetroso-Vacciniosa* (табл. 3.7). Показатели пожарной истории фитоценозов также тесно связаны с сериями ассоциаций: время сукцессии возрастает в ряду *Cladinosa – Empetroso-Vacciniosa*, а частота и интенсивность пожаров в этом ряду убывают (табл. 3.7).

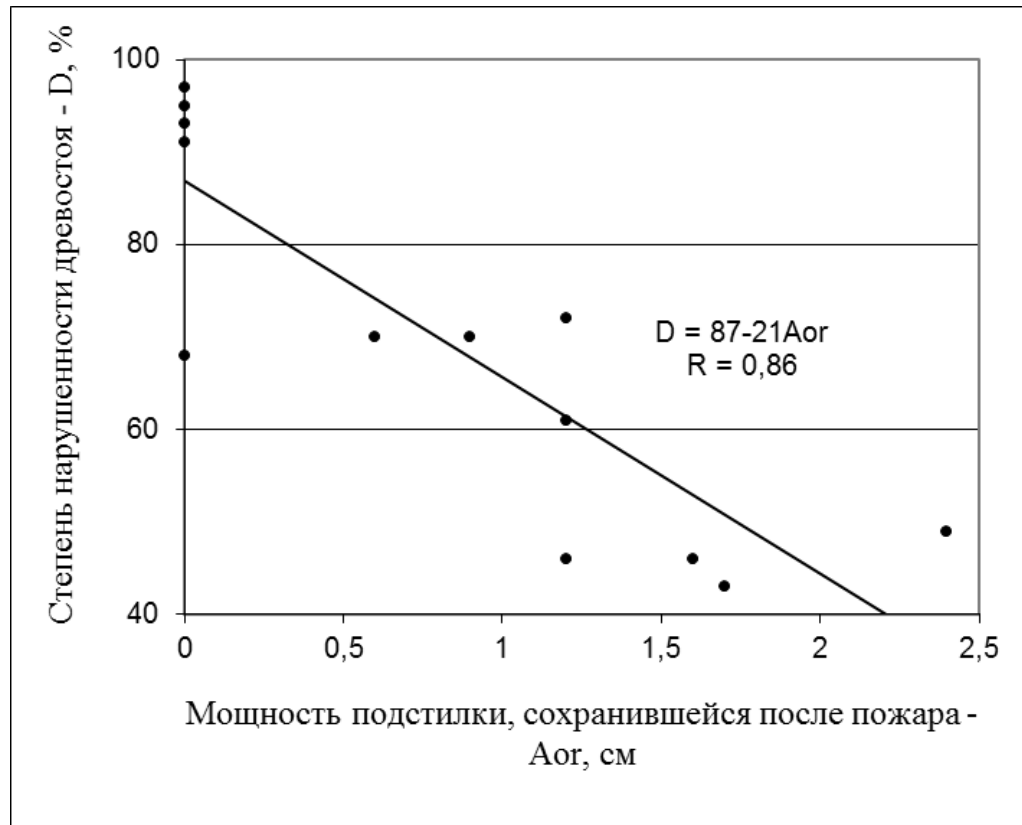


Рис. 3.3. Нарушенность древостоя и мощность сохранившейся после пожара подстилки на дренированных песках в условиях северной тайги (давность пожара 3 года)

Пропорция лишайников в мохово-лишайниковом покрове (LB, %) тесно связана с интенсивностью последнего пожара, временем сукцессии и уровнем грунтовых вод (Нешатаев и др., 2009):

$$LB = 1.858 * D / \ln FR + 8.8 * \ln EL, \quad R^2 = 0.75, SE = 5.8, F = 132, P < 0.001, \quad (3.4)$$

где D – интенсивность последнего пожара, %; FR – время сукцессии, лет; EL – уровень грунтовых вод (превышение над базисом эрозии), м.

Установлена связь мощности подстилки (A_0 , см) со временем сукцессии - FR , лет (Нешатаев и др., 2009):

$$A_0 = 0.630 * \ln FR \quad R^2 = 0.87, SE = 1.3, F = 583, P < 0.001. \quad (3.5)$$

Таблица 3.6

Характеристики вариантов серий ассоциаций на сильно дренированных песках северной тайги.

Показатели	Серия ассоциаций												
	<i>Cladinoso</i>					<i>Hylocomioso-Cladinoso</i>				<i>Empetroso-Vaccinoso</i>			
	Типы живого напочвенного покрова												
	<i>Rarefruticosum</i>	<i>Polytrichosum juniperini</i>	<i>Cladinosum cornutae</i>	<i>Cladinosum arbusculae</i>	<i>Cladinosum stellaris</i>	<i>Fruticosum</i>	<i>Fruticoso-Cladinosum</i>	<i>Pleurozioso - Cladinosum arbusculae</i>	<i>Pleurozioso - Cladinosum stellaris</i>	<i>Herboso-fruticosum</i>	<i>Polytrichosum Fruticosum</i>	<i>Dicranosum</i>	<i>Pleuroziosum</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Количество ПП	3	3	10	35	33	3	3	10	8	3	3	3	28
Количество определенных аналитических показателей	-	3	3	11	3	3	3	5	3	1	1	3	8
Время сукцессии, лет	1-8 (60)	8-25 (60)	15-45	30-80	55-210	1-15	20-35 (60)	51-120	95-310	1-15	15-53	25-4000	51-4000
Нарушенность древесной, %	93±2	95±3	97±3	68±3	91±3	72±7	70±6	61±8	70±8	49±7	46±7	43±7	46±7
Мощность A ₀ , см	0,0±0,0	0,1±0,0	0,8±0,1	2,7±0,6	3,0±0,1	1,2±0,2	1,3±0,1	2,6±0,3	3,3±0,1	2,8±0,2	1,7±0,3	4,6±0,6	5,6±0,5
Мощность A ₁ A ₂ , см	0,9±0,1	0,4±0,1	0,7±0,1	0,9±0,1	2,3±0,1	2,0±0,2	0,8±0,1	2,0±0,2	2,1±0,2	2,4±0,6	2,7±0,1	2,4±0,6	2,7±0,1
Мощность A ₂ , см	5,3±0,4	6,3±0,4	6,4±0,5	6,3±0,7	4,3±0,3	6,0±2,1	5,4±0,4	6,5±2,3	7,1±0,4	5,6±1,1	5,9±1,3	6,0±0,6	5,3±1,2
Содержание N в подстилке, %	-	0,4±0,1	0,5±0,1	0,6±0,1	0,7±0,1	0,9±0,2	0,7±0,2	0,7±0,1	0,8±0,1	0,8	0,62	1,3±0,1	1,0±0,0
Запас азота в A ₀ , кг/га	0±0	4±0	40±5	162±36	210±7	108±18	91±7	182±21	264±8	224±16	105±19	598±78	560±50
Запас азота в 20-см слое почвы, кг/га	127±10	92±6	145±11	272±30	422±29	301±105	205±15	366±130	449±25	438±86	343±76	802±80	783±177
Степень богатства по Раменскому	2,1±0,2	2,1±0,1	2,1±0,2	2,3±0,3	2,6±0,2	2,4±0,8	2,2±0,2	2,5±0,9	2,6±0,1	2,6±0,5	2,5±0,5	3,1±0,3	3,1±0,7

Таблица 3.6 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %	0-10	5-15	5-30	5-30	5-30	10-40	20-35	20-35	25-35	5-15	5-30	20-45	20-45
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> + <i>V. myrtillus</i>	<u>1-5</u>	<u>1-15</u>	<u>1-25</u>	<u>1-25</u>	<u>0-15</u>	<u>10-40</u>	<u>5-30</u>	<u>10-25</u>	<u>10-25</u>	1-5	<u>5-10</u>	<u>10-25</u>	<u>10-25</u>
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> + <i>Calluna vulgaris</i>	<u>1-5</u>	<u>1-15</u>	<u>0-15</u>	0-5	0-5	<u>1-5</u>	<u>1-10</u>	1-5	1-5	1-5	1-5	-	-
<i>Empetrum nigrum</i>	-	0-1	0-1	0-5	<u>0-15</u>	0-1	1-5	1-5	10-15	0-1	0-1	1-5	<u>10-25</u>
<i>Vaccinium uliginosum</i>		0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	-	1-5
<i>Poacea</i> + <i>Cyperacea</i> *	<1	0-1	0-1	0-1	0-1	<1	<1	<1	<1	1-5	1-5	1-5	<1
<i>Chamerion angustifolium</i>	<1	<1	<1	-	-	<1	<1	-	-	<u>1-5</u>	1-5	<1	<1
<i>Luzula pilosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0-1	0-1	0-5	<1
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %	0-10	10-60	60-90	70-90	80-95	1-30	30-60	40-85	80-87	10-40	40-81	70-80	46-98
Пропорция лишайников в покрытии яруса, %	0-2	2-67	67-98	67-98	67-98	0-2	33-67	33-67	33-67	0-2	1-33	1-33	1-33
Лишайники	<1	0-30	60-90	60-90	60-95	0-5	5-30	15-50	33-60	0-1	5-15	3-10	1-20
<i>Cf. C. cornuta, borealis</i> **	<1	<u>0-30</u>	<u>30-90</u>	5-30	1-10	0-1	<u>10-50</u>	<1-10	<1-8	0-1	0-10	1-10	0-1
<i>C. arbuscula</i> *** <i>C. rangiferina</i>	<1	0-1	1-30	<u>25-90</u>	1-30	0-5	5-10	<u>10-35</u>	5-10	0-1	1-5	1-3	1-20
<i>Cladina stellaris</i>	<1	0-1	1-10	1-30	<u>30-95</u>	0-5		0-10	<u>20-50</u>	0-1	<1	0-3	1-10
<i>Cladonia uncialis</i>	<1	0-1	5-10	1-5	1-5	0-5	1-5	0-10	<1	-	<1	-	0-1

Таблица 3.6 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Мхи		10-60				1-20	5-30	20-40	35-52	1-50	30-70	60-75	40-93
<i>Ceratodon purpureus</i>	1-10	1-10	0-1	0-1	0-1	1-5	0-1	-	-	1-5	-	-	-
<i>Pohlia nutans</i>	1-10	1-10	0-1	0-1	0-1	1-5	0-1	-	-	1-20	-	-	-
<i>Polytrichum piliferum</i>	1-5	1-15	0-5	<1	-	1	<1	-	-	0-1	-	-	-
<i>Polytrichum juniperinum</i>	<1	10-60	1-30	0-25	0-1	1-5	1-10	3-6	<1	1-10	30-70	0-5	0-5
<i>Dicranum****coll.</i>	<1	0-1	0-5	0-5	0-5	0-5	1-10	1-40	2-10	0-10	0-10	50-70	0-30
<i>Pleurozium schreberi</i>	<1	<1	0-10	1-20	0-33	0-5	1-10	5-40	30-50	0-10	0-10	5-15	30-80
<i>Polytrichum commune</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1-5	1-5	-	<1
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	<1	-	-	0-3	0-10

Примечание: в скобках дана давность верхового пожара для участков площадью более 100 га без возобновления деревьев; *

– во всех районах – *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*, на Кольском п-ве также *Avenella flexuosa*; ** – *Cladonia gracilis*, *C. deformis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. furcata*, *C. borealis*, *C. chlorophaea*, *C. amaurocraea*; *** – включая *C. arbuscula* ssp. *mitis*; **** – в Уральско–Западносибирской провинции – *Dicranum polysetum*, *D. fuscescens*, на Кольском п-ве – *D. congestum*, *D. scoparium*, *D. bergeri*; *Calluna vulgaris* в Уральско-Западносибирской провинции нами не отмечен; подчеркнуты и выделены жирным шрифтом доминанты живого напочвенного покрова; после знака ± показана погрешность (стандартная ошибка).

В таблице 3.9 приведено сравнение результатов обследования ПП 1987 и 2006 г. Пробные площади объединены в 3 группы сосняков по стадиям послепожарной восстановительной динамики. На всех ПП наблюдалось снижение суммы площадей сечений сосны старшего поколения за счет его отпада, составившего по числу стволов 0,9–1% в год и незначительное увеличение среднего диаметра при недостоверном изменении средней высоты (табл. 3.9). Для младшего поколения сосны характерно увеличение средней высоты и суммы площадей сечений за счет увеличения среднего диаметра и незначительного отпада по числу стволов (0,1–0,6% в год). Отмечено незначительное колебание численности подроста разных пород, увеличение его средней высоты (табл. 3.9; Нешатаев, Нешатаев, 2007; Нешатаев и др., 2009).

Общее количество подроста варьирует от 2 до 13 тыс. экз./га. В *Cladinosa* преобладает подрост сосны, в *Fruticoso-Hylocomiosa* – ели. На некоторых ПП представлена также береза. Подлесок из кустовидной осины присутствует в *Cladinosa* при полном отсутствии взрослых деревьев на расстоянии в несколько километров от ПП. С увеличением давности пожара количество подроста сосны и березы снижается, при этом увеличивается количество подроста ели и ее высота (Нешатаев, Нешатаев, 2007; Нешатаев и др., 2009). Это подтверждает концепцию импульсной стабильности сосновых лесов С. Н. Санникова (1992), связывающего возобновление сосны с пожарами. Полученные данные свидетельствуют также о возможном направлении послепожарной сукцессии от лишайниковых сосняков к зеленомошным ельникам (Нешатаев и др., 2009).

На ПП, представленных в 1987 г. стадиями *Cladinosum arbusculae*, *Cladinosum stellaris*, достоверно увеличилась мощность A_0 , A_1A_2 , увеличилось покрытие *Cladina stellaris*, *Pleurozium schreberi*, уменьшились мощность A_2 , покрытие трубчатых и бокальчатых кладоний (cf. *C. cornuta*, *C. borealis*), *C. uncialis*, *Polytrichum piliferum*. Для стадии *Pleurozioso-Cladinosum stellaris* отмечено увеличение роли *Pleurozium schreberi*.

Анализируемые показатели, их средние значения (M), ошибки средних (SE), статистика критерия Фишера (F) и вероятность принятия гипотезы о случайности связи серий ассоциаций с показателями (P) по данным, полученным на ПП в ЛЗ (Нешатаев и др., 2009)

Показатель, его условное обозначение, единица измерения	Серия ассоциаций						F	P
	<i>Cladinosa</i>		<i>Hylocomioso-Cladinosa</i>		<i>Empetroso-Vacciniosa</i>			
	M	SE	M	SE	M	SE		
Древостой								
G ели – GC, м ² /га	0.1	0.1	1.8	0.8	3.4	0.6	13	0.00
G сосны – GE, м ² /га	7.6	1.0	7.4	1.3	3.8	0.9	4	0.01
G березы - GB, м ² /га	0.4	0.2	1.5	0.4	2.6	0.4	11	0.00
GE+GC+GB - G, м ² /га	8.1	0.9	10.7	1.0	9.8	0.7	2	0.14
100*GE/G - E, %	1.4	0.8	19.2	7.6	33.6	5.7	14	0.00
Количество подроста								
Сосна – Nc, тыс. шт./га	6.0	1.3	5.1	1.7	0.8	0.3	8	0.00
Ель – Ne, тыс. шт./га	0.3	0.1	0.9	0.4	1.6	0.2	7	0.00
Береза – Nb, тыс. шт./га	4.0	1.5	5.2	2.3	5.0	0.8	0.2	0.81
Живой напочвенный покров								
Покрытие Lichenophyta - L, %	68.6	3.5	37.7	2.8	6.2	0.9	156	0.00
Покрытие Bryophyta - BR, %	7.7	1.2	33.0	2.3	65.9	3.5	144	0.00
100*L/(L+BR) – LB, %	89.2	1.7	53.1	1.8	9.0	1.3	755	0.00
Почва								
Мощность подстилки - A ₀ , см	2.1	0.1	2.9	0.1	4.5	0.2	69.	0.00
Мощность подзола - A ₂ , см	5.7	1.3	6.9	0.8	5.2	1.2	0.5	0.62
Рельеф								
Высота над ур. моря - AL, м	207	8	225	14	228	7	1.7	0.18
Уровень грунтовых вод – EL, м	38.1	7.4	28.1	7.0	16.1	3.5	3.8	0.03
Крутизна склона - SL, град.	2.9	1.1	4.6	2.1	2.6	0.7	0.6	0.54
Экспозиция - NS, баллы	2.0	0.1	1.9	0.1	2.0	0.2	0.0	0.96
SL*NS, град.*балл	5.8	1.1	8.7	2.1	5.2	0.7	0.0	0.96
Пожарная история								
Нарушенность – D, доля	0.82	0.03	0.66	0.07	0.46	0.07	125	0.00
Время сукцессии - FR, лет	78	7	404	210	1105	227	10	0.00
Количество пожаров – NF, шт.	2.0	0.0	1.2	0.1	0.7	0.1	80	0.00
Количество наблюдений (ПП)	34		32		35		101	-

Примечание: G - сумма площадей сечений,

Показатели древостоя и подроста сосняков на дренированных песках Лапландского заповедника с различными типами живого напочвенного покрова (по данным учетов на ПП в сентябре 2006 г., см. М. Нешатаев, Нешатаев 2007)

Показатели	Типы живого напочвенного покрова												
	<i>Cladinosum arbusculae</i>			<i>Cladinosum stellaris</i>				<i>Pleurozioso – Cladinosum stellaris</i>			<i>Pleuroziososum</i>		
Квартал	94	94	95	96	96	96	95	96	95	94	93	93	93
Пикет	1050	95	1800	400	600	1000	200	800	96	400	200	1000	400
Год пожара	1927	1927	1927	1870	1870	1870	1870	1870	1870	179-	171-	171-	171-
				-е	-е	-е	-е	-е	-е	е	е	е	е
Древостой													
Класс бонитета	5,3	4,9	4,8	5,0	4,7	5,4	5,2	4,5	5,2	5,2	5,4	6,0	5,3
Сумма G, м ² /га	12,9	4,3	6,3	7,9	11,9	12,0	15,1	12,0	18,5	5,0	6,4	5,7	8,7
Сосна I: А, лет	240	-	-	260	260	240	260	185	240	210	260	260	240
Сосна I: G, м ² /га	9,3	-	-	3,6	3,3	3,7	5,2	5,3	2,3	3,0	6,0	4,0	6,7
Сосна I: H, м	18,5	-	-	18,0	19,7	17,5	17,0	19,5	16,7	16,0	15,0	13,0	16,4
Сосна I: D, см	38,0	-	-	44,0	45,0	50,0	47,0	44,0	42,0	31,0	42,0	37,0	37,0
Сосна II: А, лет	80	75	75	130	105	180	70	160	160	55	160	60	160
Сосна II: G, м ² /га	3,3	4,3	6,3	3,5	8,3	8,3	9,8	5,3	16,0	1,0	0,3	0,3	0,3
Сосна II: H, м	9,0	10,9	11,3	14,9	14,5	15,2	11,6	14,5	15,4	7,0	14,0	7,0	15,0
Сосна II: D, см	17,0	20,0	20,0	26,0	25,0	27,0	15,0	23,0	21,0	8,0	18,0	9,0	18,0
Берёза: G, м ² /га	0,3	0,0	0,0	0,3	-	-	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,7	1,0
Берёза: H, м	-	-	-	5,0	-	-	9,0	16,0	13,0	6,0	6,0	5,0	5,0
Берёза: D, см	-	-	-	10,0	-	-	14,0	21,0	24,0	8,0	7,0	6,0	6,0
Ель: G, м ² /га	-	-	-	0,5	0,3	+	-	1,3	0,1	-	+	0,7	0,7
Ель: H, м	-	-	-	12,5	12,0	3,0	-	13,0	7,3	-	15,0	10,0	10,0
Ель: D, см	-	-	-	14,0	13,0	4,0	-	18,0	10,0	-	14,0	13,0	12,0
Подрост													
Сосна: N, тыс./га	8,4	5,9	9,4	5,9	2,4	5,0	5,8	5,5	4,2	0,3	5,0	2,4	3,5
Сосна: Pn,%	2,2	2,2	1,4	2,3	2,3	1,6	2,2	2,1	2,0	7,1	2,1	2,4	1,6
Сосна: H ср., м	0,4	0,4	0,2	0,4	0,6	0,3	0,4	0,3	0,4	0,8	0,5	0,7	0,5
Сосна: Ph,%	25	25	20	25	33	33	25	20	25	88	30	29	20
Ель: N, тыс./га	-	-	0,1	0,3	1,3	0,2	1,3	0,3	0,8	0,7	-	5,7	1,8
Ель: Pn,%	-	-	0,0	7	4	7	4	7	4	5	-	3	6
Ель: H, м	-	-	0,4	0,2	0,5	0,2	0,9	0,6	1,2	0,4	-	0,3	0,2
Ель: Ph,%	-	-	0	100	40	100	44	83	50	50	-	0	0
Берёза: N, тыс./га	4,6	0,3	0,2	1,0	0,1	-	1,4	-	0,1	1,1	0,1	1,1	1,0
Берёза: Pn,%	4	10	7	3	0,0	-	3	-	0,0	4	3	5	5
Берёза: H, м	1,4	1,5	1,1	1,3	1,5	-	1,4	-	0,8	2,2	1,2	1,2	2,3
Берёза: Ph,%	14	73	109	46	0,0	-	29	-	0	36	25	42	35
Осина: N, тыс./га	-	-	-	1,0	1,7	0,4	-	-	-	-	-	-	-
Осина: Pn,%	-	-	-	6	4	7	-	-	-	-	-	-	-
Осина: H, м	-	-	-	0,3	0,4	0,2	-	-	-	-	-	-	-
Осина: Ph,%	-	-	-	33	25	50	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: Pn, Ph – относительные погрешности среднего количества деревьев и высоты.

Средние значения и стандартные ошибки показателей почв и растительности в 1987 и 2006 г. на тех же ППП, что и в табл. 3.10 (Нешатаев, Нешатаев 2007).

Показатели	Типы живого напочвенного покрова					
	<i>Cladinosum arbusculae</i>		<i>Cladinosum stellaris</i>		<i>Pleurozioso – Cladinosum stellaris</i>	
	Год наблюдений					
	1987	2006	1987	2006	1987	2006
1	2	3	4	5	6	7
Давность пожара, лет	60	80	110	130	130-190	150-210
Мощность почвенных горизонтов, см						
A ₀	1,2±0,1	1,6±0,1	2,9±0,1	3±0,1	3,4±0,2	3,2±0,1
A ₁ A ₂	0,4±0,1	1,4±0,1	1,9±0,1	2,3±0,1	1,9±0,2	2,3±0,2
A ₂	5,8±0,4	4,4±0,3	4,8±0,3	4,3±0,3	7,7±0,5	6,8±0,4
Древесный ярус						
Сосна: А, лет	220±10	240±10	220±15	240±20	220±10	240±15
Сосна: Н, м	16,5±1	16,8±1	16,2±1	18,9±1	15,5±1	16,6±1
Сосна: D, см	36,3±14	38±14,4	44,4±17	46,3±18	38,3±15	40±15,4
Сосна: G, м ² /га	3,5±1,4	3,1±1,2	4,7±0,6	4,1±0,5	4,0±0,5	3,5±0,5
Сосна: А, лет	55±5	75±5	105±10	125±10	80±5	110±10
Сосна: Н, м	7,0±0,5	10,4±1	13,6±1	14,7±1	8,3±0,9	11,4±1
Сосна: D, см	16,1±3	19±3,4	22,6±4	25±4,5	14,3±3	18±3,3
Сосна: G, м ² /га	3,4±0,9	4,6±1,2	6,7±1,7	7,3±1,8	6,8±2,6	9±3,4
Берёза: А, лет	55±0	75±0	105±0	125±0	90±0	110±0
Берёза: Н, м	6,0±0,3	7,0±0,3	14,0±2	16,0±2,2	7,0±0,6	9,4±0,7
Берёза: D, см	6,5±0,6	9,5±0,8	18,0±2,3	21,0±2,7	12,0±2,6	15,4±3
Берёза: G, м ² /га	0,1±0,1	0,2±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,8±0,2	0,4±0,1
Ель: А, лет	-	-	105±5	125±5	105±15	125±15
Ель: Н, м	-	-	6,5±0,9	9,3±1,3	6±0,3	7,3±0,3
Ель: D, см	-	-	7,3±1,2	11,7±2	7,5±1,7	10±2,3
Ель: G, м ² /га	-	-	0,2±0,1	0,6±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1
Подрост						
Сосна: N, тыс./га	8,6±0,2	7,9±0,1	4,2±0,1	4,3±0,1	5,6±0,2	5,0±0,1
Сосна: Н, м	0,1±0,1	0,3±0,1	0,3±0,1	0,4±0,1	0,2±0,1	0,4±0,1
Ель: N, тыс./га	-	0,1±0,1	0,4±0,1	0,6±0,1	1,2±0,1	1,1±0,1
Ель: Н, м	-	0,1±0,1	0,3±0,1	0,4±0,1	0,2±0,1	1,1±0,1
Берёза: N, тыс./га	0,9±0,1	1,7±0,2	0,1±0,1	0,1±0,1	4,7±0,2	0,8±0,1
Берёза: Н, м	0,8±0,1	1,3±0,1	0,3±0,1	1,5±0,1	0,4±0,1	1,1±0,1
Проективное покрытие, %						
Травяно-кустарничковый ярус	15±0,6	15±0,6	10±0,5	12±0,8	25±3,3	27±3,6
<i>Empetrum nigrum</i>	1±0,1	2±0,2	4±0,1	5±0,2	10±1,5	11±1,8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2±0,1	3±0,2	1±0,1	2±0,1	15±3,4	11±3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1±0,1	2±0,2	2±0,1	3±0,2	3±0,3	2,8±0,3
<i>Calluna vulgaris</i>	8±0,4	7±0,3	4±0,5	2±0,3	3±0,4	1±0,2

Таблица 3.9 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	3±0,2	2±0,2	1±0,1	0,4±0,1	0,7±0,1	0,2±0,1
<i>Avenella flexuosa</i>	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,2±0,1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,1±0,1	0,1±0,1	-	-	-	0,8±0,1
Мохово-лишайниковый ярус	86±0,4	90±0,3	87±0,5	90±0,5	84±6,5	88±6,2
Лишайники	71±1,8	85±1,9	83±2,5	85±2,6	44±3,1	44±3,3
<i>Cladina stellaris</i>	2±0,2	4±0,4	60±5,2	77±6,7	23±20,4	25±22,1
<i>C. rangiferina</i>	13±7,9	16±9,8	5±0,9	6±1,2	5±2,3	9±4,1
<i>C. arbuscula</i> *	46±11,7	61±15,5	13±1	2±0,2	13±7,8	8±4,8
<i>Cladonia uncialis</i>	6±0,3	4±0,2	1±0,1	0,4±0,1	1±0,1	1±0,1
Cf. <i>C. cornuta, borealis</i> **	4±0,2	0,4±0,1	4±0,2	0,5±0,1	2±0,1	1±0,1
Мхи	6±1,3	5±1,1	4±0,8	5±1,1	40±0,8	35±1,3
<i>Pleurozium schreberi</i>	4±0,9	5±1,1	2±0,4	3±0,6	37±0,1	41±1,1
<i>Dicranum congestum</i>	0,1±0,1	0,2±0,1	1±0,1	0,1±0,1	2±0,4	2±0,5
<i>Polytrichum piliferum</i>	1±0,1	-	-	-	-	-
Пропорция лишайников в ярусе, %	97±1,3	95±1,3	96±1,5	94±1,4	52±0,4	50±1,2

Примечание: * *C. arbuscula* incl. *C. arbuscula* ssp. *mitis*, ** - *C. gracilis*, *C. deformis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. furcata*, *C. borealis*, *C. chlorophaea*, *C. amaurocraea*.

Данные прямых наблюдений 1987–2006 г. (табл. 3.7, 3.8) подтверждают выводы, полученные ранее косвенным путем, о смене в ходе послепожарной сукцессии политриховых мхов бокальчатыми и трубчатыми кладониями (cf. *C. cornuta*, *C. borealis*), бокальчатых и трубчатых кладоний кустистыми кладинами оленьей и лесной (*Cladina arbuscula* incl. *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. rangiferina*), кладин оленьей и лесной кладинной звездчатой (*Cladina stellaris*) в лишайниковой и зеленомошно-лишайниковой сериях. Достоверно также изменение соотношения мхов и лишайников в пользу зеленых мхов в ходе послепожарной сукцессии (табл. 3.8), увеличение количества подроста ели и её высоты, снижение количества подроста сосны и березы. Уменьшение количества подроста сосны и березы происходит преимущественно в результате их повреждения лосем (Нешатаев, Нешатаев, 2007; Нешатаев и др., 2009).

Исследования в Лапландском заповеднике также показали наличие тесной связи соотношения мхов и лишайников с давностью и интенсивностью пожаров (табл.3.10).

Таблица 3.10

Результаты регрессионного анализа связи пропорции мохообразных в моховом ярусе (В) с частотой пожаров (NF), относительной полнотой сохранившихся после пожара деревьев (KDF, %) и временем сукцессии (Т, лет) на песчаных сильно дренированных почвах (Нешатаев и др., 2009).

Переменные и константы	Коэффициенты	Стандартная ошибка	t-статистика	P-значение
Константа	63,80	2,95	21,6	$5,0 \cdot 10^{-66}$
NF	-20,96	2,21	-9,5	$3,6 \cdot 10^{-19}$
KDF	1,38	0,14	9,9	$1,7 \cdot 10^{-20}$
Т	-0,01	0,00	-3,5	$4,8 \cdot 10^{-4}$

Примечание: регрессионная статистика: множественный $R = 0,57$, $R^2 = 0,32$, $SE = 20,3$, F-статистика = 55, значимость $F = 4,9 \cdot 10^{-29}$, наблюдений 348.

3.3.4. Ряды послепожарной динамики на дренированных песках в условиях северной тайги

На основе приведенных выше данных построена обобщенная схема динамики северо-таежных экосистем Европы на сильно дренированных песках (рис. 3.4, Нешатаев, 2002, Нешатаев и др., 2009). Ниже приведены факты, положенные в основу схемы, справедливые для северной тайги Европы вне зоны вечной мерзлоты.

1. В отсутствие пожаров и других нарушений, на участках, не подверженных дефляции в течение по крайней мере 1000 лет, в северной тайге на дренированных песках без вечной мерзлоты в ходе вековых сукцессий сформировались темнохвойные леса с кустарничково-моховым покровом.

2. Все сосновые и березовые леса являются стадиями либо первичных сукцессий, либо стадиями восстановления после пожаров или иных нарушений.

3. Участки с одинаковыми по гранулометрическому и минералогическому составу почвообразующими породами, различающимися по соотношению мхов и лишайников в живом напочвенном покрове, существенно различаются по степени нарушенности их биотопов пожарами, по времени сукцессии, по составу и полноте древесного яруса.

4. Наибольшей нарушенностью лесной подстилки и древостоя пожарами, наименьшей длительностью существования без пожаров и наибольшей частотой пожаров отличаются сообщества с преобладанием в живом напочвенном покрове лишайников.

5. Наименьшей нарушенностью лесной подстилки и древостоя пожарами, наибольшей длительностью существования без пожаров и наименьшей частотой пожаров отличаются сообщества с преобладанием в живом напочвенном покрове лесных мхов.

6. Сообщества с примерно равным соотношением в живом напочвенном покрове лесных мхов и лишайников занимают по показателям нарушенности промежуточное положение между моховыми и лишайниковыми типами.

7. В зависимости от степени нарушенности лесной подстилки и древостоя пожарами можно условно выделить три ряда восстановления растительности после пожаров, характеризующиеся различным соотношением мхов и лишайников.

8. В лишайниковом, зеленомошно-лишайниковом рядах идет последовательная смена сначала политриховых мхов бокальчатыми и трубчатыми кладониями (с.ф. *C. cornuta*, *C. borealis*), затем бокальчатых и трубчатых кладоний кустистыми кладинами оленьей и лесной (*Cladina arbuscula* incl. ssp. *mitis*, *C. rangiferina*), далее кладин оленьей и лесной кладин звездчатой (*Cladina stellaris*), и, наконец, лишайников зелеными мхами.

9. По мере увеличения давности пожара все три ряда сходятся к одному зеленомошному, т.е. в конечном итоге происходит смена лишайникового и зеленомошно-лишайникового покрова зеленомошным.

10. В ходе сукцессии происходит увеличение мощности лесной подстилки, гумусосодержащего горизонта A_0A_1 и содержание в корнеобитаемом слое почвы азота.

11. В ходе сукцессии увеличивается роль темнохвойных пород в древостое (ели или кедра, в зависимости от провинциальных особенностей).

12. Заключительной стадией сукцессии на сильно дренированных песках в северной тайге Европы является темнохвойный лес с кустарничково-зеленомошным покровом.

13. Выделяемые три ряда лишайниковый, зеленомошно-лишайниковый и зеленомошный связаны между собой переходами.

Предлагаемая нами схема сукцессий после пожаров на дренированных песках содержит стадии восстановления живого напочвенного покрова, выявленные ранее Ф. В. Самбуком (1932), Н. М. Пушкиной (1960) В. В. Горшковым (1993) и др. Она имеет ряд важных отличий от схемы, предложенной Н. М. Пушкиной. Согласно Н. М. Пушкиной (1960) и ряду других исследователей (Горшков, 1993, 2001; Горшков и др., 1995), имеется четыре параллельных сукцессионных ряда, начинающихся и заканчивающихся сосняками или ельниками одной из трех серий ассоциаций (рис. 3.5, Нешатаев и др., 2009). В отличие от Н. М. Пушкиной и других исследователей, мы рассматриваем отдельно сукцессионные ряды на сильно дренированных песках и на иных местообитаниях, которые у Н. М. Пушкиной объединены в один зеленомошный ряд. В нашей схеме отсутствует стадия с преобладанием *Hylocomium splendens*, которая на сильно дренированных песках в северной тайге нами не встречена, а приурочена к нормально дренированным супесям, пескам, обогащенным амфиболитами, лёгким суглинкам и пескам, подстилаемым суглинками. Н. М. Пушкина рассматривает вариант с преобладанием *Hylocomium splendens* в качестве заключительной стадии восстановления еловых лесов в зеленомошном ряду (рис. 3.5; Нешатаев и др., 2009).

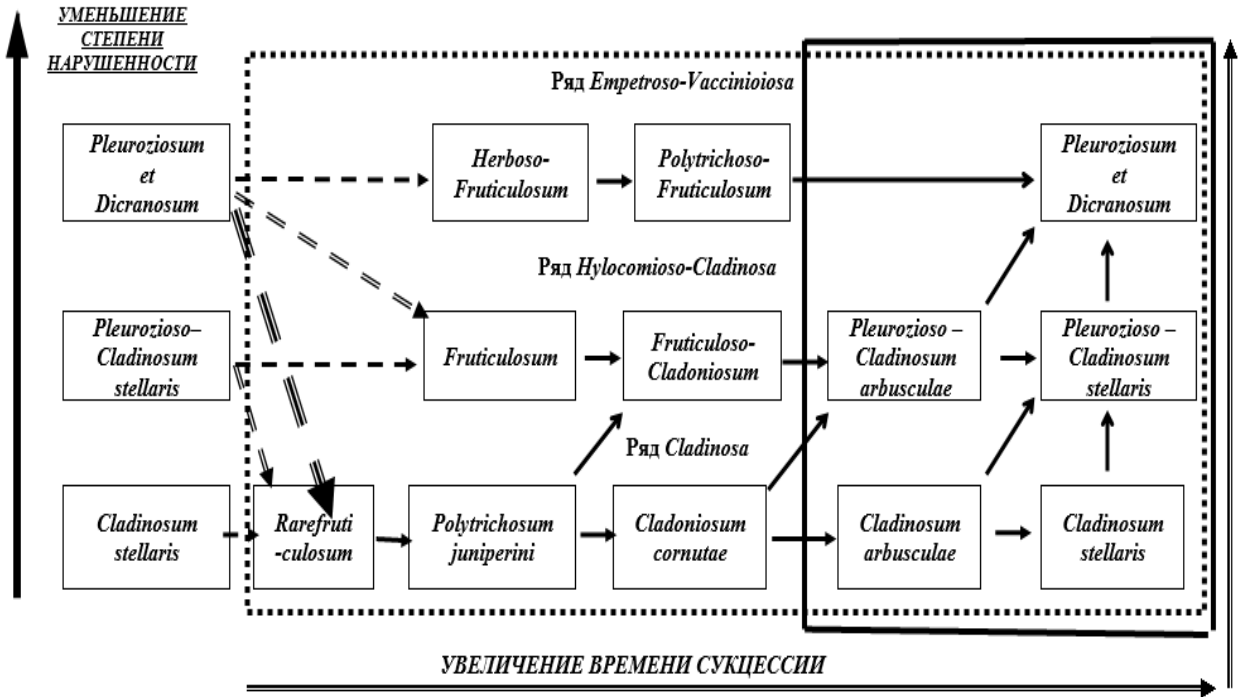


Рис. 3.4. Обобщенная схема восстановления северотаежных темнохвойных лесов на сильно дренированных песках в соответствии с концепцией пирогенной дивергенции растительности. Пунктирными стрелками показаны смены в результате пожара, одинарная линия - пожар слабой интенсивности, двойная – средней интенсивности, тройная – высокой интенсивности; сплошными линиями показаны направления восстановительных сукцессий после пожара. Фитоценоотические ареалы:

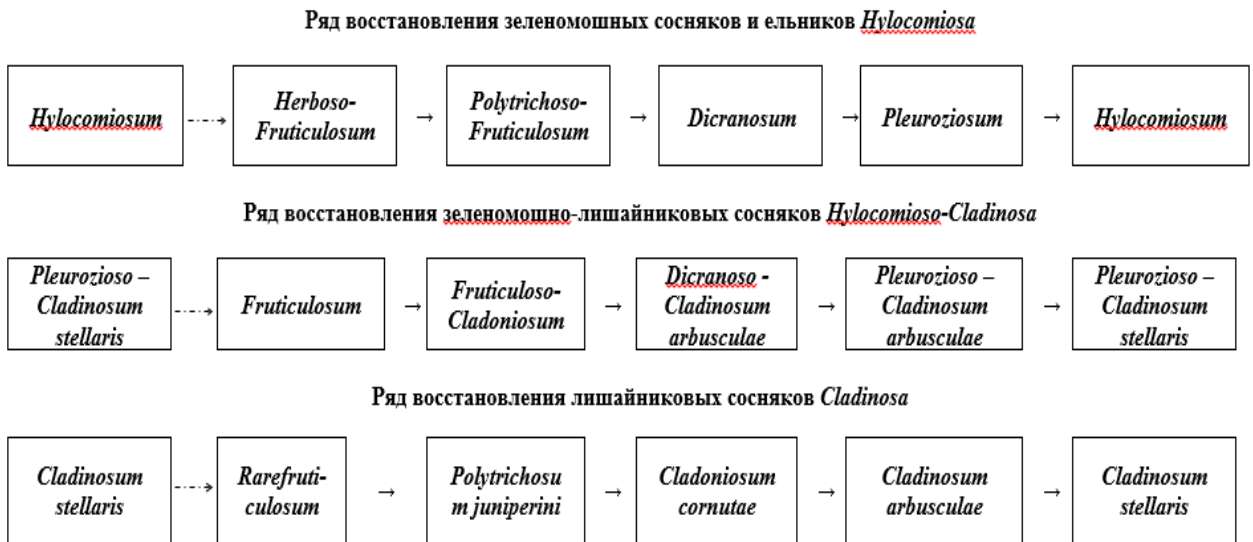


Рис. 3.5. Ряды восстановления северотаежных коренных ельников и сосняков на дренированных экотопах по Н.М.Пушкиной (1960).

Н. М. Пушкина (1960) считает обязательными стадии с преобладанием *Dicranum* sp. в зеленомошном ряду и с согосподством *Dicranum* sp. и *Cladina arbuscula* в зеленомошно-лишайниковом ряду, которые, по её мнению, предшествуют стадиям с обильным *Pleurozium schreberi* (рис. 3.5). Как показали наши исследования, варианты с согосподством *Dicranum* sp. встречаются довольно редко и представлены, как в ненарушенных пожарами ельниках Лапландского заповедника, так и на гарях разной давности (табл. 3.8).

Согласно предложенной нами концепции пирогенной дивергенции лесной растительности (Нешатаев, 1995а, 1998а,б, 2002), самым главным принципиальным отличием являются два следующих положения:

- На сильно дренированных песках разнообразие эколого-динамических рядов обусловлено различиями в интенсивности и частоте пожаров;
- В процессе сукцессии все динамические ряды сходятся к одному, характеризующемуся преобладанием темнохвойных пород и лесных мхов-мезофитов (*Pleurozium schreberi*, реже *Dicranum* sp. sp.).

Таким образом, сукцессия восстановления растительности после пожаров может быть представлена в виде трех последовательных рядов, характеризующихся различной степенью нарушенности почв и растительности пожаром, соотношением мхов и лишайников. Эти три ряда вливаются в единый ряд, начинающийся с лишайниковых стадий и заканчивающийся зеленомошной климаксовой стадией темнохвойного леса (рис. 3.4).

Данные, полученные нами на Кольском п-ове, свидетельствуют о большом разбросе проективных покрытий групп видов, показателей древостоя и подроста, характеризующих стадии сукцессии по отношению к давности пожара в ряду с сильной нарушенностью древостоя и подстилки пожарами (рис.3.6–3.7). Этот разброс характеризуется низкими коэффициентами детерминации рассматриваемых показателей, варьирующими от значений, достоверно не отличающихся от 0 (для суммы площадей сечений березы), до 0.59 для суммы площадей сечений ели (рис. 3.6).

Как видно из таблицы 3.11, виды по-разному реагируют на анализируемые показатели. Так, на обилие пионерных видов мхов оказывает положительное влияние интенсивность пожара. С интенсивностью пожара положительно скоррелирована полнота допожарного поколения сосны и отрицательно – полнота послепожарного поколения березы. Обратную зависимость на второй и третьей стадиях показывает группа бокальчатых и трубчатых кладоний и сходная с ними по экологии *Cladonia uncialis*.

На 4-й стадии сильные прямолинейные связи не установлены для анализируемых видов. Для *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina* это вполне объяснимо колоколообразным характером распределения их покрытия вдоль оси времени (рис. 3.7). На 4-й стадии роль трубча-

тых и бокальчатых кладоний в сообществе медленно снижается по мере увеличения давности пожара. Можно также предположить, что на четвертой стадии влияние интенсивности пожара становится минимальным, что подтверждается низкими значениями корреляции с этим фактором на следующей пятой стадии. Коэффициенты корреляции относительного покрытия *Cladina stellaris* и суммы *Cladina arbuscula* + *C.rangiferina* с давностью пожара свидетельствуют об идущей смене двух последних видов кладной звездчатой (Нешатаев и др., 2009).

Таблица 3.11

Коэффициенты корреляции между характеристиками фитоценотической роли видов мохово-лишайникового яруса и показателями пожарной истории для Кольского полуострова.

Сравниваемые показатели	Стадия	Сравниваемые показатели			
		Давность пожара, лет	Интенсивность пожара, %	Полнота допожарного по- ления сосны, м ² /га	Полнота послепожарного по- коления березы, м ² /га
Доля вида в мохово-лишайниковом ярусе в суммарном покрытии лишайников и пионерных мхов, в том числе:					
<i>Polytrichum piliferum</i> + <i>P.juniperinum</i>	2+3	0,54	0,97	-0,97	0,74
<i>Cladonia uncialis</i> + Cf. <i>Cladonia cornuta</i> , <i>C. borealis</i>	2+3	-0,92	-0,93	0,93	-0,60
	4	-0,26	0,44	-0,14	0,44
<i>Cladina arbuscula</i> + <i>C.rangiferina</i>	4	-0,05	0,37	0,09	0,37
<i>Cladina stellaris</i>	4	0,35	-0,53	-0,53	-0,53
	5	0,73	0,17	-0,19	-0,22
<i>Cladina arbuscula</i> + <i>C.rangiferina</i>	5	-0,74	-0,24	0,25	0,30

Примечание: стадии: 2 - *Polytrichosum juniperini*, 3 - *Cladoniosum cornutae*, 4 - *Cladinosum arbusculae*, 5 - *Cladinosum stellaris*.

Смены проективного покрытия видов в мохово-лишайниковом ярусе аппроксимируются уравнениями регрессии, описывающими кривые с распределением близким к нормальному, а для мхов и в целом для яруса – логистическими уравнениями. Ниже приведены уравнения регрессии (3.6-3.11), их графическое решение показано на рис. 3.7.

$$P_1 = 35 e^{-(10-t)^2/20} \text{ при } t < 11; P_1 = 35 e^{-(10-t)^2/350} \text{ при } t > 10; R^2 = 0.50, SE = 1.91; \quad (3.6)$$

$$P_2 = 35 e^{-(17-t)^2/20} \text{ при } t < 15; P_1 = 35 e^{-(10-t)^2/3000} + 200/t \text{ при } t > 14; R^2 = 0.54, SE = 1.75; \quad (3.7)$$

$$P_3 = 60 e^{-(44-t)^2/400} \text{ при } t < 45; P_1 = 60 e^{-(44-t)^2/10000} + 140/t \text{ при } t > 44; R^2 = 0.85, SE = 1.09; \quad (3.8)$$

$$P_4 = 75 e^{-(190-t)^2/8000} \text{ при } t < 191; P_1 = 35 e^{-(10-t)^2/8000} + 140/t$$

$$\text{при } t > 190; R^2 = 0.80, SE = 1.15; \quad (3.9)$$

$$P_5 = \frac{74 e^{0.165t}}{74 + e^{(0.165t-1)}}; R^2 = 0.64, SE = 1.29; \quad (3.10)$$

$$P_6 = \frac{88 e^{0.34t}}{80 + e^{(0.34t-1)}} + t/20; R^2 = 0.85, SE = 2.24; \quad (3.11)$$

где P_1 – проективное покрытие *Polytrichum juniperinum*+*P.piliferum*, P_2 – проективное покрытие *Cladonia cornuta*+*Cladonia uncialis*, P_3 – проективное покрытие *Cladina rangiferina*+*Cladina arbuscula*, P_4 – проективное покрытие *Cladina stellaris*, P_5 – проективное покрытие *Pleurozium schreberi*+*Dicranum congestum*, P_6 – общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса, t – давность последнего пожара, лет, R^2 – коэффициент детерминации, SE – среднеквадратическая погрешность (стандартная ошибка).

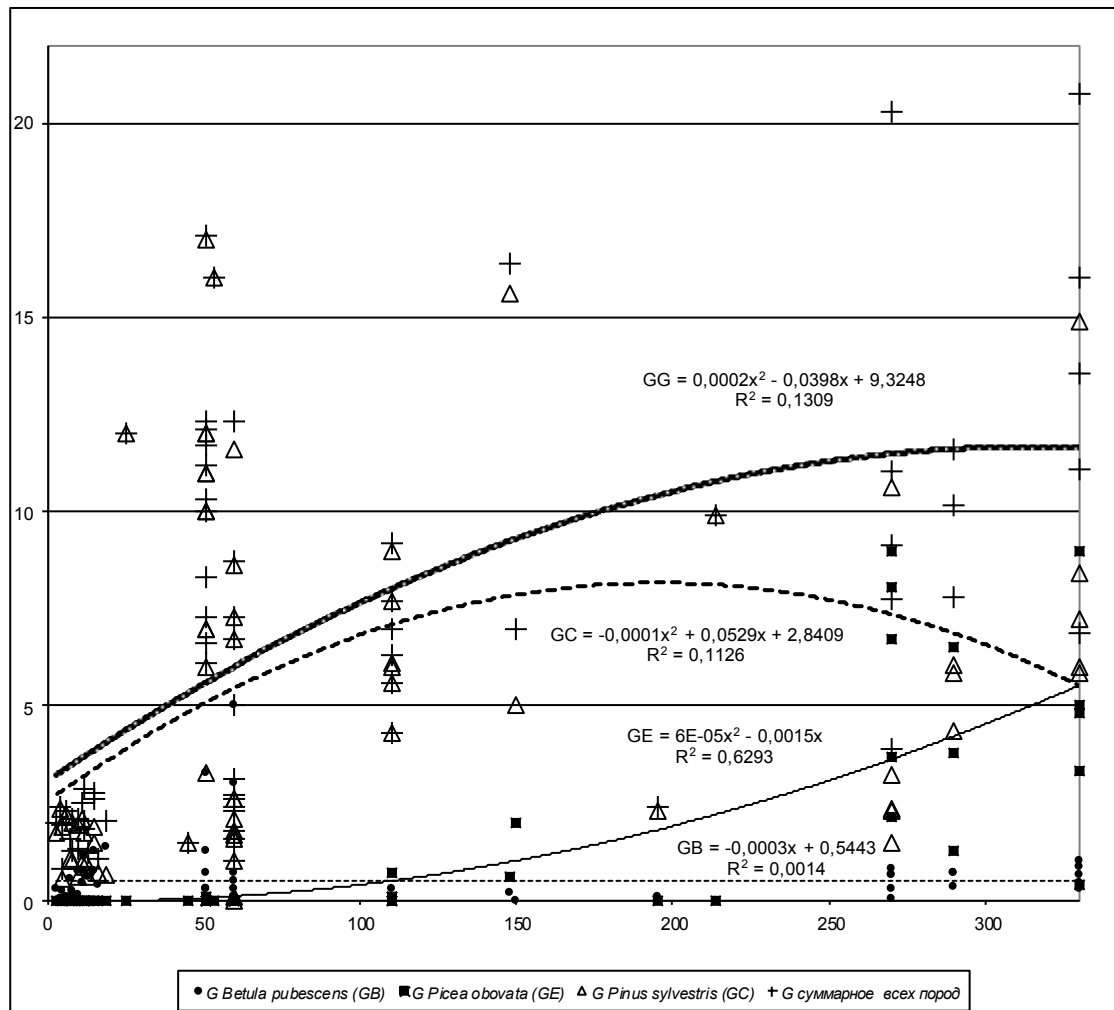


Рис. 3.6. Площади сечений видов древесного яруса ($\text{м}^2/\text{га}$) в зависимости от давности последнего пожара в ряду с сильной нарушенностью древостоя и подстилки пожарами на песчаных сильно дренированных почвах в ЛЗ

В целом, анализ данных по динамике живого напочвенного покрова свидетельствует о том, что характер восстановительных смен зависит не только от давности пожара, но также от степени нарушенности древостоя и подстилки прошедшим пожаром (рис. 3.7- 3.9), а также от характеристик подроста и древостоя, возникшего после пожара (Нешатаев и др., 2009).

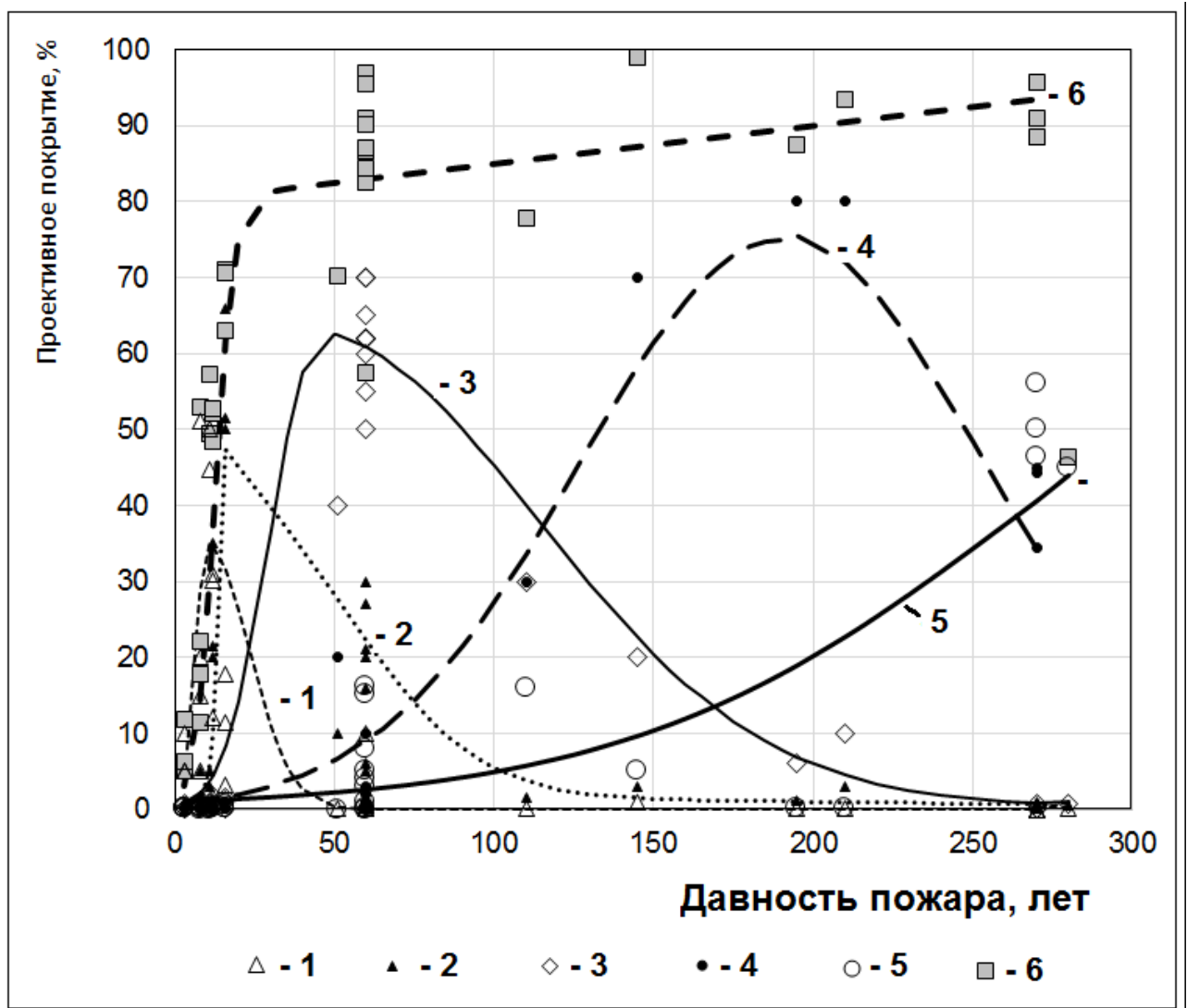


Рис. 3.7. Изменение проективного покрытия видов мохово-лишайникового яруса в зависимости от давности последнего пожара в ряду с сильной нарушенностью древостоя и подстилки пожарами по данным 92 ПП (Нешатаев и др., 2009), 1 – *Polytrichum juniperinum*+*P. piliferum*, 2 – *Cladonia cornuta*+*Cladonia uncialis*, 3 – *Cladina rangiferina*+*Cladina arbuscula*, 4 – *Cladina stellaris*, 5 – *Pleurozium schreberi*+*Dicranum congestum*, 6 – мохово-лишайниковый ярус.

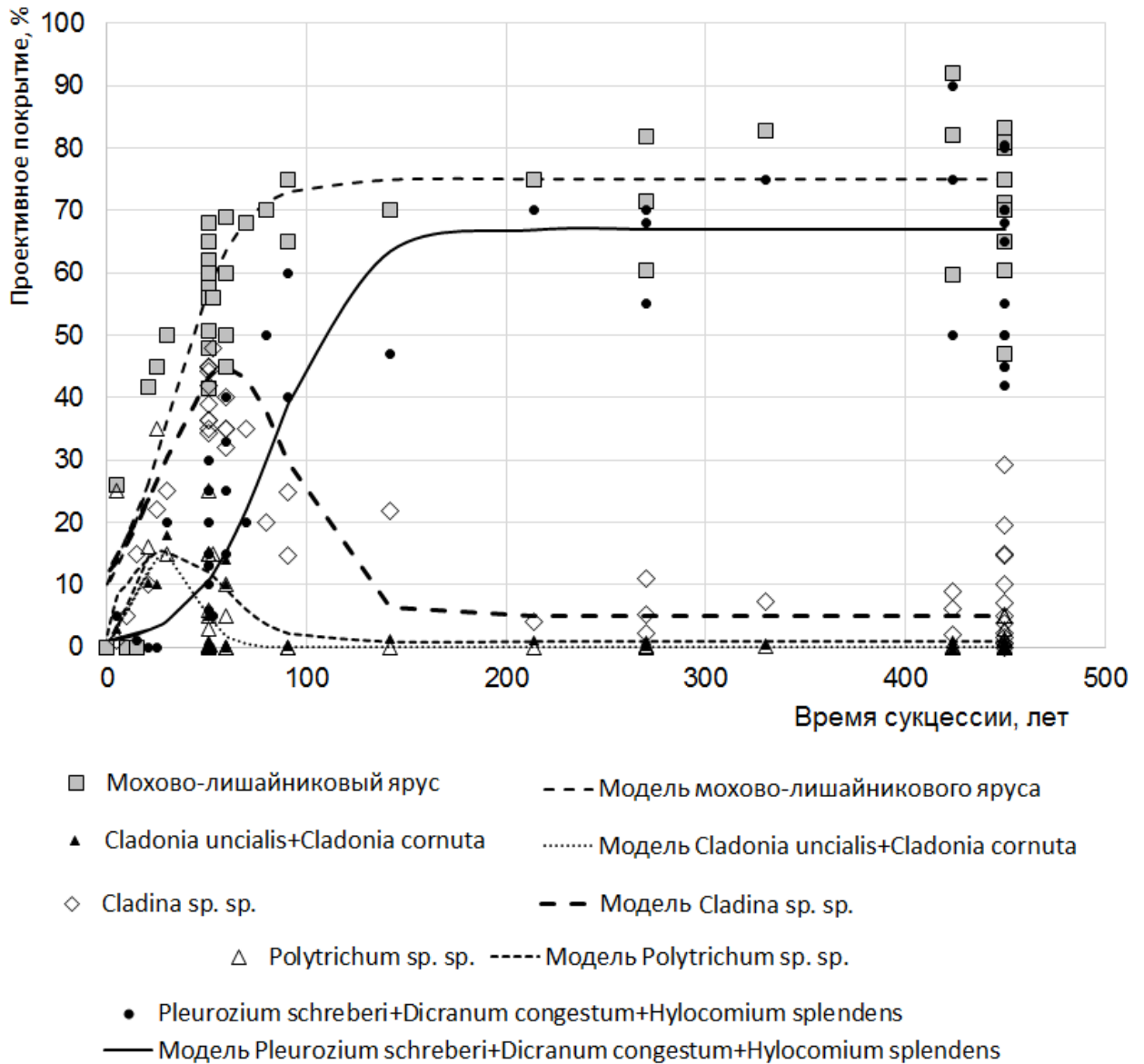


Рис. 3.8. Изменение проективного покрытия видов мохово-лишайникового яруса в зависимости от давности последнего пожара в ряду со средней нарушенностью древостоя и подстилки пожарами.

$$P_1 = 2t \text{ при } t < 6; P_1 = 35 e^{-(30-t)^2/1550} + 1-15/t \text{ при } t > 5; R^2 = 0.29, SE=1.36;$$

$$P_2 = t+0.1 \text{ при } t < 6; P_2 = 15 e^{-(30-t)^2/400} + t + 0.1 \text{ при } t > 5; R^2 = 0.23, SE=0.67;$$

$$P_3 + P_4 = 40 e^{-(50-t)^2/2000} + 5; R^2 = 0.71, SE=0.29;$$

$$P_5 = \frac{67 e^{0.05t}}{67 + e^{0.05t}}; R^2 = 0.78, SE=4.56;$$

$$P_6 = \frac{750 e^{0.064t}}{75+10 e^{(0.06t-1)}}; R^2 = 0.70, SE=3.48,$$

где условные обозначения такие же, как на рис. 3.7.

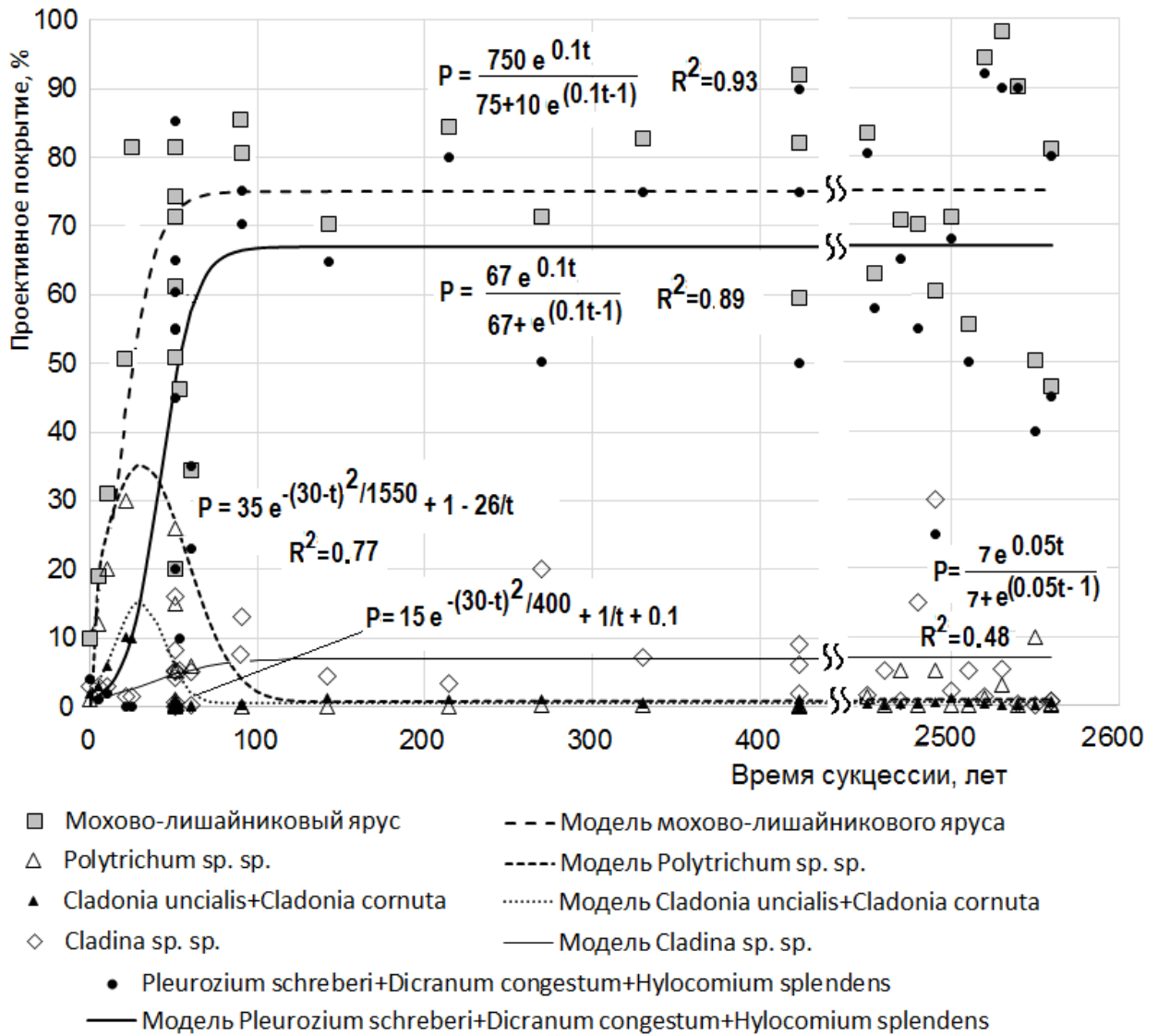


Рис. 3.9. Изменение проективного покрытия видов мохово-лишайникового яруса в зависимости от давности последнего пожара в ряду со слабой нарушенностью древостоя и подстилки пожарами.

Для выяснения других причин варьирования проективного покрытия видов, помимо давности пожара, был проведен анализ корреляций между относительными проективными покрытиями видов-доминантов, показателями пожарной истории и характеристиками древостоя в пределах стадий (таб. 3.11). В таблице приведены только те показатели, коэффициент корреляция с которыми был значимо (на уровне 0.01) выше 0.67, хотя бы на какой-либо стадии с какой-нибудь из рассматриваемых групп видов.

Особое место занимают крупные гари после поавальных и верховых пожаров, на которых возобновление древесных пород, особенно хвойных, затруднено. Так, на части обширной гари верхового пожара 1927 г. общей площадью 780 га в кварталах 90, 91, 106, 107 Лапландского заповедника на 1987 г. лес (березовый) возобновился на площади 672 га (86%), а на 108 га (14%) были представлены редкокустарничково-кладониевая (*Cladonietum cornutae fruticulosum*), политриховая (*Polytrichetum juniperini rarefruticulosum*), вересково-зеленомошно-лишайниковая (*Callunetum hylocomioso-cladinosum*) пустоши с редкой березой, сомкнутость крон которой не превышала 10%. Отсутствие возобновления на этой гари можно объяснить отсутствием налета семян древесных растений и, возможно, повреждением всходов деревьев заморозками, поскольку участок находится в чашеобразной котловине, где может скапливаться холодный воздух. Таким образом, через 60 лет после пожара на этом участке сукцессия находилась на 1–2 стадиях. На основании наших данных можно сделать заключение, что скорость сукцессии во многом зависит от того, насколько успешно происходит заселение гари древесными растениями (Нешатаев и др., 2009).

В таблице 3.12 приведены сведения о естественном возобновлении на участках, пройденных поавальными и верховыми пожарами с 1895 по 1987 г. в Лапландском заповеднике (Neshatayev, 1991; Нешатаев и др., 2009). Как видно из таблицы, на сильно дренированных местообитаниях в Лапландском заповеднике не возобновившимися осталось 8,6% гарей, а на участках, где возобновление прошло успешно, преобладает сосна, реже – береза (около 8% гарей).

В результате анализа возобновления гарей после верховых и поавальных пожаров по карте растительности ЛЗ по группам из 4-х кварталов были выявлены следующие вероятности переходов за 10 лет:

- 1) Вероятность образования сосновых молодняков (Pг,c), в зависимости от доли сосняков, достигших генеративной спелости, в составе ландшафта (Sc) (рис. 3.10);
- 2) Вероятность образования берёзовых молодняков (Pг,б), в зависимости от доли сосняков, достигших генеративной спелости, в составе ландшафта (Sc) (рис. 3.11);
- 3) Вероятность образования еловых молодняков (Pг,e), в зависимости от доли зрелых ельников, достигших генеративной спелости, в составе ландшафта (Se) (рис. 3.12).
- 4) Вероятность сохранения гари в невозобновившемся состоянии пустоши, в зависимости от доли в ландшафте свежих (текущего шага) и старых гарей, пустошей и нелесных земель (рис.3.13).

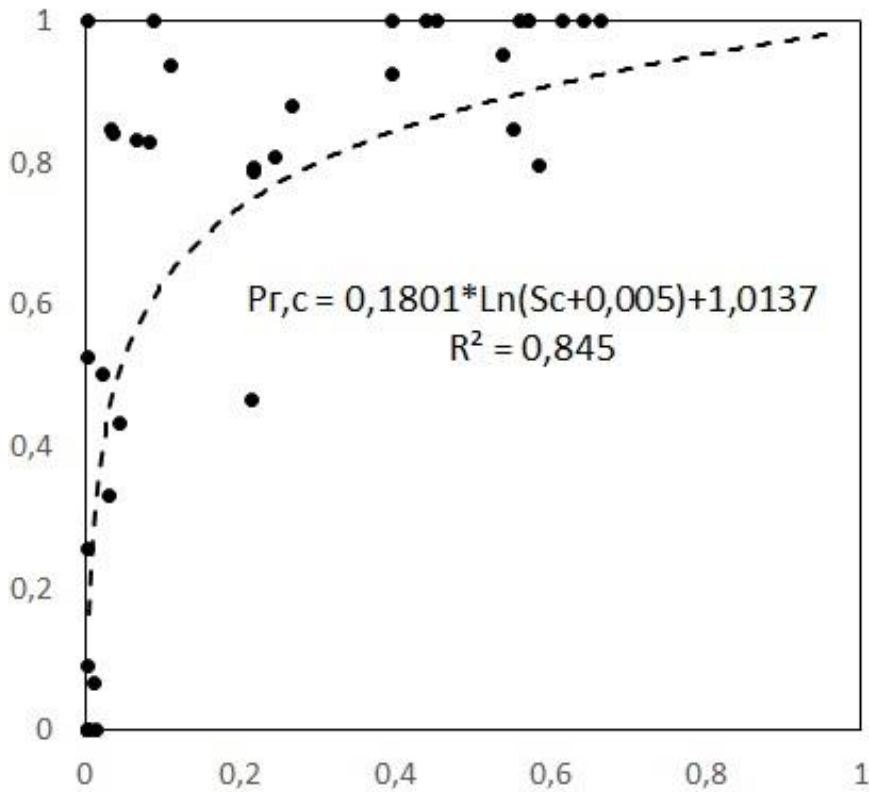


Рис. 3.10. Вероятность образования сосновых молодняков ($P_{r,c}$) в зависимости от доли сосняков, достигших генеративной спелости, в составе ландшафта (Sc)

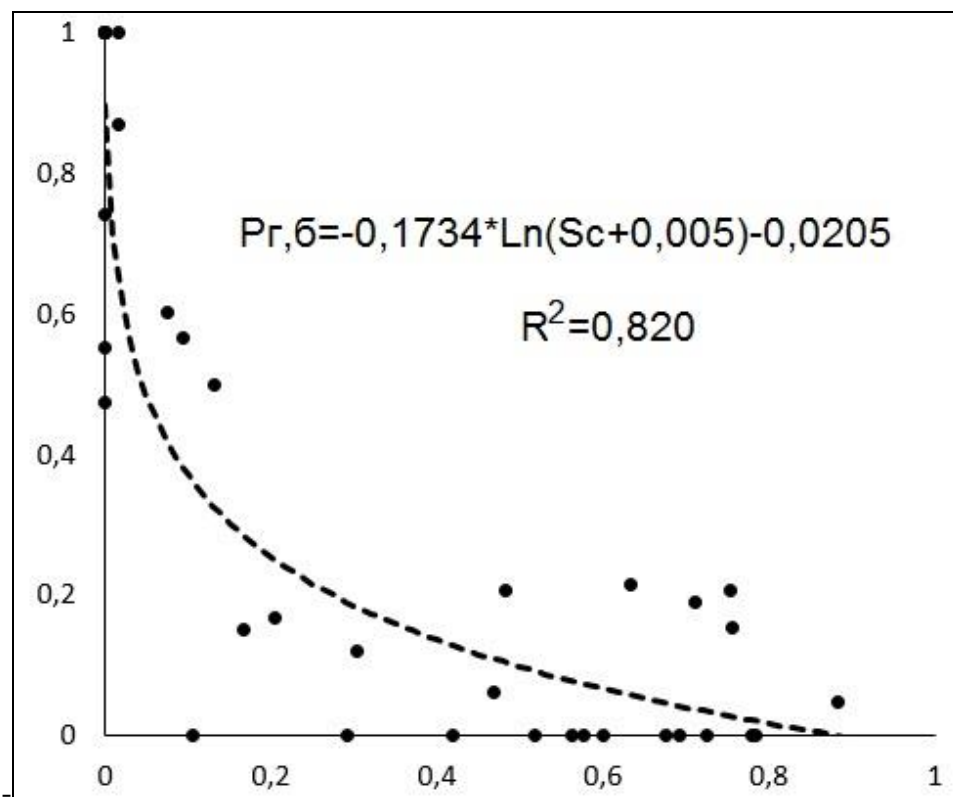


Рис. 3.11. Вероятность образования берёзовых молодняков ($P_{r,б}$) в зависимости от доли сосняков, достигших генеративной спелости, в составе ландшафта (Sc).

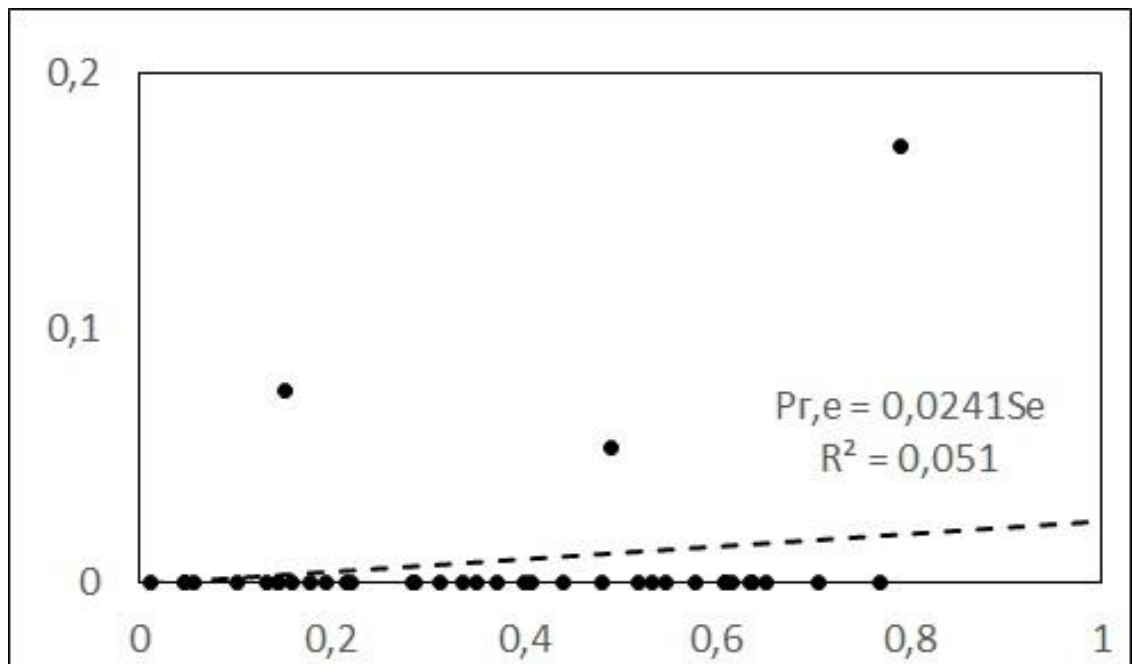


Рис. 3.12. Вероятность образования еловых молодняков ($P_{r,e}$) в зависимости от доли зрелых ельников, достигших генеративной спелости, в составе ландшафта (S_e).

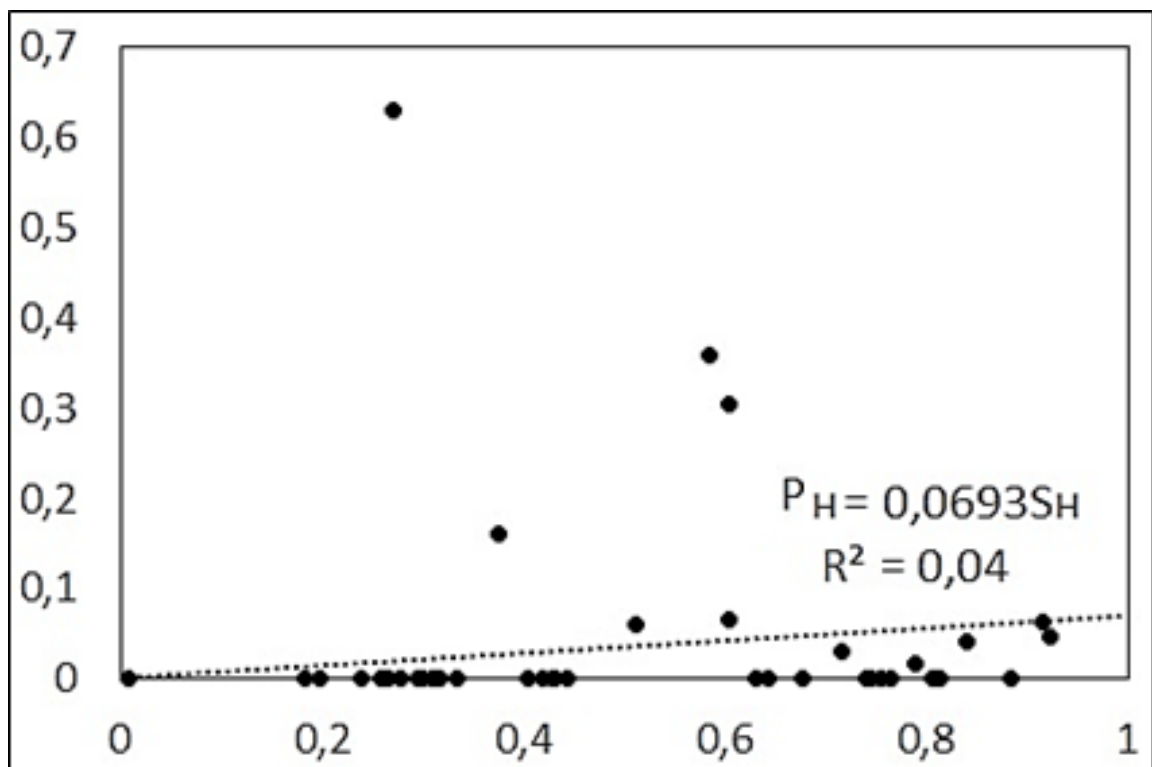


Рис. 3.13. Вероятность сохранения гари в невозобновившемся состоянии пустоши (P_n) в зависимости от доли в ландшафте нелесных земель и невозобновившихся гарей (S_n).

Аналогичные данные по Верхне-Тазовскому заповеднику приведены в нашей работе (Нешатаев, 2002) и в таблице 3.13

Таблица 3.12

Естественное возобновление на участках, пройденных повальными и верховыми пожарами с 1895 по 1987 г. в Лапландском заповеднике (по Neshatayev, 1991)

Серии ассоциаций	Площадь, пройденная верховыми и повальными пожарами								
	Всего, га	Невозобновившиеся гари		Лесные формации на возобновившихся гарях					
		га	%	Ельники		Сосняки		Березняки	
				га	%	га	%	га	%
<i>Petrophytoso-Cladinosa</i>	460	59	12,83	-	-	398	86,52	3	0,65
<i>Cladinosa</i>	3022	187	6,19	-	-	2431	80,44	404	13,37
<i>Hylocomioso-Cladinosa</i> и <i>Empetroso-Vacciniosa</i>	3160	322	10,19	-	-	2601	82,31	237	7,5
Итого на дренированных песках и скалах	6642	568	8,55	-	-	5430	81,75	644	9,7
<i>Fruticuloso-Hylocomiosa</i>	20889	114	0,55	38	0,18	3825	18,31	16912	80,96
<i>Polytrichosa</i>	179	80	44,69	9	5,03	90	50,28	-	-
<i>Sphagnosa girgensohnii</i> , <i>Sphagnosa</i>	35	-	-	-	-	35	100	-	-
<i>Herboso-Filipendulosa</i> , <i>Herboso-Sphagnosa</i>	38	-	-	-	-	-	-	38	100
Итого	27783	762	2,74	47	0,17	9380	33,76	17594	63,33

Как видно из таблиц 3.12 и 3.13, на гарях на сильно дренированных песках в северной тайге и в Европе, и в Западной Сибири преобладает сосна, с вероятностью 6—35% возобновляется береза и около 8% гарей за 40-60 лет остаются невозобновившимся. Ель на открытых гарях редко преобладает в возобновлении, хотя в литературе есть упоминание о возможности такого явления (Мелехов, 1948). В то же время, при наличии на расстоянии не более 100 м взрослой ели, на рассматриваемых местообитаниях ель практически всегда присутствует в составе подроста (рис. 3.2).

3.3.5. Разнообразие послепожарных стадий на дренированных песках в средней и южной тайге

Характеристика климаксовых еловых лесов средней и южной тайги дана в разделе 3.2. Биогеоценозы со следами пожаров в почве и на стволах деревьев представлены в средне- и южнотаёжной подзонах, в основном, сосняками лишайниковыми и брусничными на дренированных песках. В каждом из этих типов по доминантам травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов выделено несколько вариантов живого напочвенного покрова. Сводные таблицы описаний спелых сосняков брусничных и лишайниковых с давностью пожара более 30 лет приведены ниже (табл. 3.14- 3.15) по данным, собранным и опубликованным совместно с соавторами (Федорчук и др., 2005).

Состав (доли) древостоев послепожарных молодняков и непокрытых лесом гарей на дренированных песчаных и супесчаных почвах по данным ПП в ВТЗ (по Нешатаев, 2002)

Порода	Статистики			
	Среднее	Погрешность	Минимум	Максимум
1	2	3	4	5
<i>Cladinosa на дренированных песках (N=24)</i>				
Сосна	7,96	0,66	0	10
Лиственница	0,08	0,08	0	2
Кедр	0,5	0,35	0	8
Ель	0	0	0	0
Береза пушистая	0,63	0,27	0	5
Осина	0	0	0	0
Нет возобновления	0,83	0,95	0	10
<i>Empetroso-Vacciniosa на дренированных песках (N=13)</i>				
Сосна	5,69	1,03	0	10
Лиственница	0	0	0	0
Кедр	0,08	0,08	0	1
Ель	0	0	0	0
Береза пушистая	3,46	0,94	0	10
Осина	0	0	0	0
Нет возобновления	0,77	0,85	0	10
<i>Fruticulosо-Hylocomiosa на дренированных супесях (N=20)</i>				
Сосна	0,4	0,17	0	3
Лиственница	0	0	0	0
Кедр	0,25	0,14	0	2
Ель	0	0	0	0
Береза пушистая	9,05	0,32	6	10
Осина	0,3	0,16	0	2
Нет возобновления	0	0	0	0

Во всех рассматриваемых циклах преобладают сосновые древостои. В большинстве ландшафтов они составляют от 80 до 100% площади, занятой лесами цикла. Лишь в южной Карелии площадь сосняков брусничных менее 40%; здесь преобладают еловые леса, а около 20% площади заняты березняками (Федорчук и др., 2005).

Состав сосновых древостоев лишайникового цикла практически чистый, с небольшой примесью березы. В составе сосняков брусничных обычно имеется 10–20% березы и ели. В ельниках брусничных имеется примесь сосны, обычно 10–30% (Федорчук и др., 2005).

Таблица 3.14

Постоянство, сомкнутость (для деревьев) и проективное покрытие видов растений сосняков лишайниковых

Виды и показатели	Подзона				
	Среднетаёжная		Южнотаёжная	Средне- и южнотаёжная	Подтаёжная
	Лесорастительный район по С. А. Дырленкову				
	Пашско-Сяьский		Лужско-Нарвский	Ленинградская обл.	Себежско-Усвяцкий
	Видовая группа ландшафтов по А. Г. Исаченко (1995)				
	Камы и озёрно-ледниковые	Озёрно-ледниковые	Камы и озёрно-ледниковые	Камы и озёрно-ледниковые	Возвышенный зандровый
1	2	3	4	5	6
Количество описаний	4	5	10	20	3
Древесный ярус, %	61	47	52	53	55
Травяно-кустарничковый ярус, %	7	8	5	6	0,2
Мохово-лишайниковый ярус, %	76	87	80	81	79
У по Л.Г.Раменскому	65,2	63,2	64,0	64,2	59,3
БЗ по Л.Г.Раменскому	3,4	3,7	3,6	3,6	3,0
Среднее количество видов	22	26	26	25	26
<i>Pinus sylvestris a, b</i>	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵ .6	5 ⁵ .6
<i>Pinus sylvestris c</i>	5	5		3.2	4.1
<i>Picea abies c</i>	2	2		1.+	2.+
<i>Betula pendula a, b</i>	2	1	3	2.+	5.+
<i>Betula pendula c</i>	3			1.+	4.+
<i>Betula pubescens a, b</i>	2			1.+	
<i>Betula pubescens c</i>		1		1.+	
<i>Populus tremula a, b</i>			1	1.+	
<i>Juniperus communis</i>		1	3	2.+	5.+
<i>Frangula alnus</i>		1		1.+	2.+
<i>Salix cinerea</i>		1		1.+	
<i>Salix aurita</i>	2			1.+	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3		4	3.+	5.+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5	5 ³	5 ¹	5 ² .2	5.+
<i>Pleurozium schreberi</i>	5 ²	5 ¹	5 ²	5 ² .4	5 ⁴ .4
<i>Hylocomium splendens</i>	2		1	1.+	
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	3	1	2	2.+	4.1
<i>Dicranum polysetum</i>	5	5	5	5.2	5.4
<i>Cladina arbuscula</i>	5 ⁴	5 ³	5 ³	5 ³ .5	5 ² .4
<i>Cladina rangiferina</i>	5 ⁴	5 ³	5 ¹	5 ² .4	5.4
<i>Cladina stellaris</i>	3	5	4	4.1	5.1
<i>Cetraria islandica</i>	5	5	5	5.1	4.+

1	2	3	4	5	6
<i>Lycopodium complanatum</i>	5	5	1	3.1	4.+
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	5	5	5 ²	5 ^{1.2}	4.1
<i>Carex ericetorum</i>	5	5	5	5.+	5.+
<i>Cladonia amaurocraea</i>	5	4	4	4.1	
<i>Cladonia uncialis</i>	4	3	5	4.1	5.1
<i>Calluna vulgaris</i>	5 ²	5 ²	5 ⁵	5 ^{2.2}	5.1
<i>Stereocaulon tomentosum</i>		1		1.+	
<i>Stereocaulon paschale</i>					2.+
<i>Festuca ovina</i>		1	5	3.+	5.+
<i>Antennaria dioica</i>		2	1	1.+	
<i>Thymus serpyllum</i>		3	2	2.+	
<i>Pulsatilla latifolia</i>			2	1.+	
<i>Koeleria glauca</i>			1	1.+	2.+
<i>Avenella flexuosa</i>			3	2.+	
<i>Melampyrum pratense</i>	2	5	3	3.1	2.+
<i>Convallaria majalis</i>		1	1	1.+	5.+
<i>Solidago virgaurea</i>		2	4	3.+	
<i>Hypopitys monotropa</i>					5.+
<i>Chamaerion angustifolium</i>			1	1.+	
<i>Hieracium umbellatum</i>		2	4	3.+	
<i>Calamagrostis epigeios</i>			1	1.+	2.+
<i>Rumex acetosella</i>			2	1.+	
<i>Veronica sp. sp.</i>				1.+	
<i>Senecio sylvaticus</i>					2.+
<i>Empetrum nigrum</i>		2	1	1.+	
<i>Vaccinium uliginosum</i>			1	1.+	
<i>Cladonia pyxidata</i>		3	1	2.+	2.+
<i>Cladonia phyllophora</i>	4	3	4	4.1	(5.1)
<i>Cladonia coccifera</i>		1		1.+	
<i>Cladonia verticillata</i>	2	4	2	2.+	5.+
<i>Cladonia gracilis</i>	4	5	3	4.1	4.+
<i>Cladonia fimbriata</i>		2	1	1.+	
<i>Cladonia deformis</i>	4	4	4	4.+	
<i>Cladonia cornuta</i>	2	2	1	1.+	
<i>Polytrichum piliferum</i>	2	3	3	3.1	2.+
<i>P. juniperinum</i>	5	5	2	4.1	2.+
<i>Pohlia nutans</i>	4		1	2.+	2.+
<i>Ceratodon purpureus</i>			2	1.+	

Примечания. Цифры обозначают следующее: первая (или единственная) – класс постоянства (1 – до 20%, 5 – более 80% описаний); верхняя (верхний индекс) – постоянство случаев доминирования вида в ярусе (по такой же шкале); вторая цифра (после точки) – класс проективного покрытия (+ – менее 0.1%, 1 – 0,1-1%, 2 – 1,1-5%, 3 – 5,1-10%, 4 – 10,1-25%, 5 – 25,1-50%, 6 – 50,1-75%, 7 – более 75%), цифры в скобках – вид отмечен на участке описания, но не на учетных площадках; для деревьев приняты обозначения: а – верхний полог древостоя, б – нижний, с – подрост; растения, имеющие постоянство 1-го класса (до 20%) в одной или двух колонках: *Polygonatum odoratum* (6, 7), *Chimaphila umbellata* (6, 7), *Scorzonera humilis* (6, 7), *Hieracium vulgatum* (6, 7), *Gypsophila paniculata* (6, 7), *Cladonia crispata* (6, 7), *Cladonia furcata* (5, 6), *Peltigera sp. sp.* (6, 7), *Dicranum sp. sp.* (6, 7), *Bryum sp. sp.* (6, 7), *Cladina mitis* (5, 6), *Pyrola minor* (7), *Ptilium crista-castrensis* (7), *Cladonia cenotea* (7).

Производительность 70–110-летних сосновых древостоев оценивается в лишайниковом цикле 3–4 классами бонитета, в брусничном – 2–3 классами (в Карелии – до 4-го). Сумма площадей сечений варьирует в сосняках лишайниковых от 10 до 17 м²/га, в сосняках брусничных от 16 до 24 м²/га. Относительная полнота в сосняках лишайниковых в среднем составляет 0,4, варьируя от 0,3 до 0,5, в сосняках брусничных от 0,5 до 0,7. Еловые древостои имеют 3–4 класс бонитета и ниже. Их относительная полнота 0,5–0,7 (Федорчук и др., 2005).

В сосняках лишайниковых обычно имеется сосновый подрост с небольшой примесью березы и ели. В сосняках брусничных имеется сосновый, еловый или сосново-еловый подрост с примесью березы или ольхи серой. Сосновый подрост формируется обычно в менее сомкнутых древостоях и в тех биогеоценозах, где подстилка более тонкая и нарушена пожаром. В сосняках с нижним пологом ели, как и в ельниках, в подросте преобладает, как правило, ель (Федорчук и др., 2005).

Среднее число видов в сообществах всех серий различается не существенно и составляет 21–31 вид сосудистых растений, мхов и лишайников (табл. 3.14, 3.15). Лишь в ельниках брусничных видовое разнообразие меньше: по данным для северной части Карельского перешейка оно составляет 16 видов (Федорчук и др., 2005).

Варианты доминирования растений в нижних ярусах сосняков лишайниковых и давности пожара для них приведены в таблице 3.16 по материалам, полученным совместно с соавторами (Федорчук и др., 2005) в северо-западных районах РФ.

В сосняках брусничных в травяно-кустарничковом ярусе обычно господствует брусника, часто в сочетании с черникой (иногда с вереском и марьянником луговым), в моховом ярусе обычно преобладает *Pleurozium schreberi*, реже виды рода *Dicranum*. Преобладание вереска наблюдали при давности пожара менее 40 лет. Встречаются также варианты с обильной *Festuca ovina* и *Avenella flexuosa* (Федорчук и др., 2005). На побережье Финского залива, Онежского и Ладожского озер узкой полосой встречаются воронично-брусничные сосняки с *Empetrum nigrum*.

Таблица 3.15
Флористический состав, постоянство, сомкнутость (для деревьев) и проективное покрытие видов растений сосняков брусничных в Ленинградской обл.

Виды и показатели	Подзона							
	Средне-таёжная	Южнотаёжная						Под-таёжная
	Район исследований и видовая группа ландшафтов по А. Г. Исаченко (1995)							
	Южная Карелия, Шокшинская гряда и Олонецкая возв.	Выборгский, гряды с выходами гранитов	Пашко-Сясьский р-н, камовые и оз.-ледниковые	Пашко-Сясьский р-н, озёрно-ледниковые	Лидско-Соминский р-н, возвышенный задровый	Лужско-Нарвский, камовые и озерно-ледниковые	Ленинградская область	Себежо-Усвяцкий, возвышенные задровые
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество описаний	4	8	10	10	20	9	57	8
Древесный ярус, %	61	68	68	68	69	73	69	61
Травяно-кустарничковый ярус, %	33	16	19	13	24	9	18	16
Мохово-лишайниковый ярус, %	78	78	91	94	79	98	87	89
У по Л.Г.Раменскому	68.8	70.5	67.5	66.9	69.4	69.3	68.8	71.5
БЗ по Л.Г.Раменскому	3.6	4.4	3.8	4.0	3.9	3.9	4.0	3.6
Среднее количество видов	25	25	21	22	26	23	24	23
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	5 ⁵ .6	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵ .6	5 ⁵ .6
c	5.+	3	3	4			2.1	2.+
<i>Picea abies</i> a, b	2.+	5	1	1		3	2.2	1.+
c	2.+	4	3	5	3		3.1	4.1
<i>Betula pendula</i> a, b	3.+	4	2		3	3	3.1	3.+
c	5.+	4	3	1	1		2.+	5.+
<i>Betula pubescens</i> a, b		1	1	1	1		1.1	
c		1	1	1			1.+	
<i>Populus tremula</i> a, b		1				2	1.+	
c		2	1	1	2		1.+	
<i>Alnus incana</i> c	2.+	2		1	3		2.1	
<i>Sorbus aucuparia</i>	2.+	4	1		3	4	3.+	2.+
<i>Juniperus communis</i>	5.+	4	3	2	3	5	4.+	4.+
<i>Frangula alnus</i>		1		1	2	2	1.+	3.+
<i>Salix caprea</i>			1		1	1	1.+	1.+
<i>Salix nigricans</i>					1		1.+	
<i>Salix aurita</i>			1				1.+	
<i>Salix rosmarinifolia</i>					2		1.+	

Окончание таблицы 3.15

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5.3	5 ⁴	4	4 ¹	5	5 ²	5 ^{1.2}	5.2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5 ^{5.4}	5 ²	5 ⁵	5 ⁴	5 ⁴	5 ⁴	5 ^{4.4}	5 ^{5.5}
<i>Pleurozium schreberi</i>	5 ^{5.6}	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ⁵	5 ^{5.6}	5 ^{5.6}
<i>Hylocomium splendens</i>	5.2	4	4	5	4	5	4.2	5 ^{1.3}
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	5.1	2	3	3	3	1	3.1	2.2
<i>Dicranum polysetum</i>	5.4	5	5	5 ¹	5	5	5 ^{1.4}	5.4
<i>Cladina arbuscula</i>	5.2	4	5	5	5	5	5.2	5.1
<i>Cladina rangiferina</i>	5.2	2	5	5	5	4	5.2	5.1
<i>Cladina stellaris</i>	5.2	2	2	3	2	3	3.1	
<i>Cetraria islandica</i>	5.1	4	5	4	3	4	4.1	
<i>Lycopodium complanatum</i>		2	2	5	1	4	2.1	3 ^{1.1}
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>		2	1				1.+	2.+
<i>Carex ericetorum</i>			1	2	2	1	1.+	3.+
<i>Cladonia amaurocraea</i>	2.+		1		1		1.+	
<i>Cladonia uncialis</i>				1	2	1	1.+	
<i>Calluna vulgaris</i>	5.2	5	5	5 ¹	5	5	5 ^{1.2}	5.1
<i>Festuca ovina</i>	2.+		1		5	4	3.+	4.+
<i>Antennaria dioica</i>				1	2	1	1.+	
<i>Thymus serpyllum</i>				1	2	1	1.+	
<i>Pulsatilla latifolia</i>		1			2	3	2.+	2.+
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	3.1	2	1		2	5	2.1	2.2
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	2.+				1	1	1.+	
<i>Dicranum congestum</i>							1.+	
<i>Ptilidium ciliare</i>			1	1	2	2	1.+	
<i>Brachythecium sp. sp.</i>		1			1		1.+	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>		1					1.+	
<i>Polytrichum commune</i>			1	1			1.+	
<i>Aulacomnium palustre</i>	2.+			1	1		1.+	1.1

Примечания. 1. См. примечание к табл. 3.14. Растения, имеющие постоянство 1-го класса (до 20%) в одной или двух колонках: *Orthilia secunda* (5, 10), *Pyrola rotundifolia* (5, 10), *Pyrola minor* (5, 10), *Stereocaulon tomentosum* (5, 10), *Racomitrium microcarpum* (5, 10), *Ptilidium sp. sp.*, (5, 10), *Mnium sp. sp.*, (5, 10), *Cladonia cornuta* (5, 10), *Cladonia bellidiflora* (5, 10), *Carex nigra* (6, 10), *Cladonia crispata* (6, 10), *Cerastium cholosteoides* (7, 10), *Aulacomnium palustre*, (7, 10), *Dicranum sp. sp.* (7, 10), *Peltigera sp. sp.* (8, 10), *Veronica officinalis* (8, 10), *Veronica chamaedrys* (8, 10), *Equisetum hyemale* (8, 10), *Viola canina* (8, 10), *Trifolium repens* (8, 10), *Hieracium pilosella* (8, 10), *Phleum pratense* (6, 10), *Trifolium medium* (8, 10), *Chimaphila umbellata* (11), *Koeleria glauca* (11), *Agrostis tenuis* (11), *Carex cinerea* (11), *Carex leporina* (11), *Anthoxantum odoratum* (11), *Milium effusum* (11), *Maianthemum bifolium* (12).

Наиболее постоянным видом подлеска является можжевельник, в сосняках брусничных также и рябина. Сомкнутый ярус подлеска обычно не формируется. Ярус мхов и лишайников развит хорошо (проективное покрытие 70–90%, в ельниках до 95%). Ярус трав и кустарничков очень разрежен в лишайниковом сосняке: среднее покрытие менее 10%. В брусничных сосняках его покрытие больше, оно составляет в среднем для разных ключевых участков от 9 до 33% (Федорчук и др., 2005).

Характеристики вариантов сосняков лишайниковых

Преобладающие виды живого напочвенного покрова	Давность пожара, лет			N
	Средняя*	Минимальная	Максимальная	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina stellaris</i> – <i>Pleurozium schreberi</i>	88 ± 4,2	80	116	7
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina stellaris</i>	81 ± 8,0	70	105	16
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina arbuscula</i> – <i>Pleurozium schreberi</i>	44 ± 4,4	28	68	12
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina rangiferina</i> – <i>Pleurozium schreberi</i>	52 ± 1,0	55	64	7
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina stellaris</i>	81 ± 8,0	70	105	16
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina arbuscula</i>	36 ± 1,1	35	45	9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Cladina rangiferina</i>	36 ± 2,2	28	50	11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – c.f. <i>Cladonia cornuta-coccifera</i> (<i>C. amaurocraea</i> , <i>C. coccifera</i> , <i>C. cornuta</i>), <i>C. deformis</i> , <i>C. fimbriata</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. phyllophora</i> , <i>C. pyxidata</i> , <i>C. uncialis</i> , <i>C. verticillata</i>)	22 ± 0,8	20	29	12
<i>Calluna vulgaris</i> – <i>Cladina arbuscula</i>	26 ± 0,6	24	31	14
<i>Calluna vulgaris</i> – <i>Cladina rangiferina</i>	36 ± 2,0	30	52	9
<i>Calluna vulgaris</i> – <i>Cetraria islandica</i>	20 ± 0,8	18	26	15
<i>Calluna vulgaris</i> – c.f. <i>Cladonia cornuta</i>	10 ± 0,7	9	15	9
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> – c.f. <i>Cladonia cornuta</i>	11 ± 0,5	10	15	8
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> – <i>Polytrichum juniperinum</i>	9 ± 0,4	8	12	9

Примечание: * для среднего значения приведена погрешность (стандартная ошибка), N – количество наблюдений

3.3.6. Ряды послепожарной динамики на дренированных песках в условиях средней и южной тайги

Обобщенная схема динамики средне- и южнотаежных экосистем Европы на сильно дренированных песках (рис. 3.8) построена на тех же принципах, что и для северной тайги (см. раздел 3.2.3). В ходе сукцессии так же, как и в северной тайге, происходит смена сосны елью, лишайников мхами, увеличивается сомкнутость древостоя, в почве накапливается гумус, возрастает её плодородие и наименьшая влагоёмкость. В среднетаёжной подзоне сукцессия завершается ельником брусничным, в южнотаёжной – ельником черничным, отличающимся участием *Dryopteris carthusiana*, *Calamagrostis arundinacea* и видов таёжного мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Melampyrum sylvaticum*, *Orthilia secunda*). Эти виды индицируют более богатые условия местообитания, что проявляется в оценках по Раменскому и запасах азота в корнеобитаемом слое.

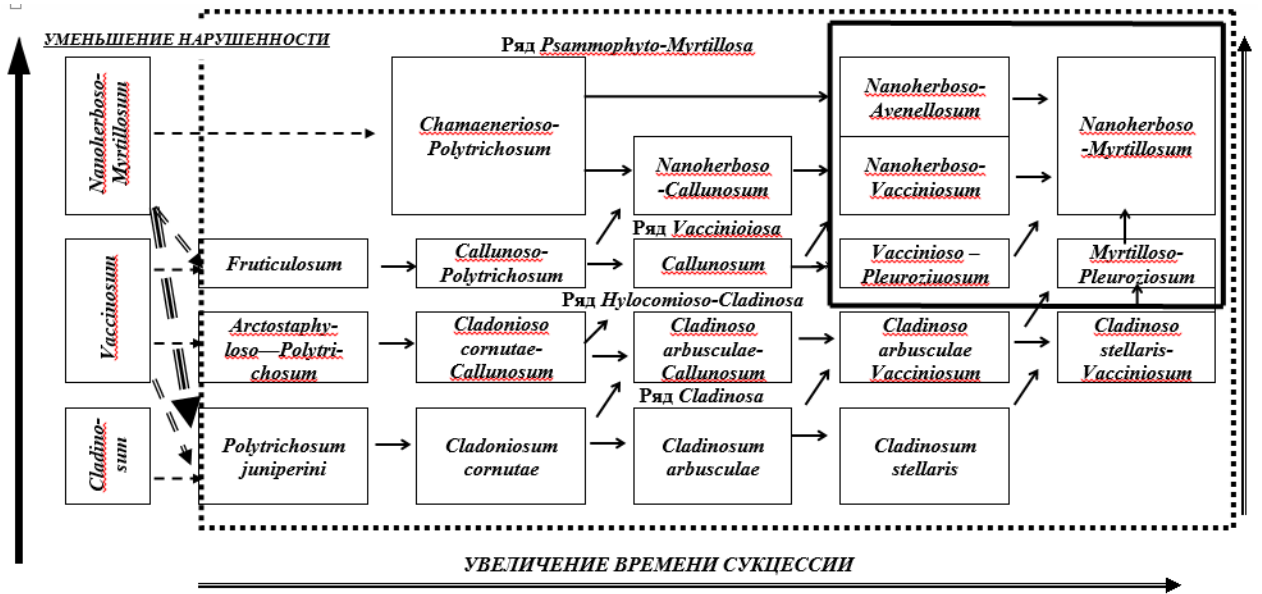
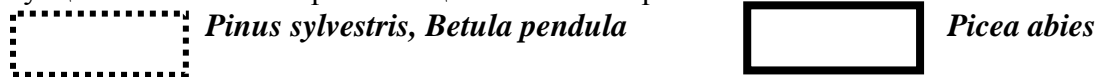


Рис. 3.14. Обобщенная схема восстановления южно-таежных темнохвойных лесов на сильно дренированных песках в соответствии с концепцией пирогенной дивергенции растительности. Пунктирными стрелками показаны смены в результате пожара, одинарная линия – пожар слабой интенсивности, двойная – средней интенсивности, тройная – высокой интенсивности; сплошными линиями показаны направления восстановительных сукцессий после пожара. Фитоценотический ареал:



Сосняки лишайникового и брусничного циклов представляют собой устойчивые производные леса. Их длительное существование поддерживается периодическими пожарами. В изученном районе сосняки лишайниковые на песках формируются, видимо, только в результате сильной дигрессии почвы на месте сосняков брусничных. То, что многие лишайниковые сосняки располагаются на вершинах и верхних частях склонов холмов, может быть связано с более вероятным возникновением пожаров на таких местоположениях. При длительном отсутствии пожаров брусничные сосновые леса постепенно переходят в сосново-еловые с преобладанием в древостое ели. Формирование на месте рассматриваемых групп биогеоценозов лесов черничных серий – процесс, видимо, еще более длительный. Он обусловлен постепенным обогащением верхних горизонтов почвы органическим веществом, появлением в связи с этим видов группы майника, повышением производительности древостоя, увеличением его сомкнутости.

Основным фактором, ограничивающим производительность древостоев на песчаных и супесчаных почвах, считается уровень снабжения элементами питания (Орлов и др., 1974). Для сосняков лишайниковых и брусничных таким фактором является также дефицит влаги. Есть сведения, что данный фактор действует не непосредственно на рост сосны, а косвенно, ингибируя деятельность микроорганизмов и грибов в верхних горизонтах

почвы, а также являясь причиной слабого роста травянистых растений в этих условиях. Более жесткий водный режим в сосняках лишайниковых может быть обусловлен как меньшим содержанием высокодисперсных фракций в иллювиальном горизонте почв, так и меньшим содержанием органического вещества.

Роль органического вещества в песчаных почвах очень велика. Оно в значительной степени определяет, как режим питания, так и режим влажности (Чертов, 1981; Федорец, Бахмет, 2003). В свою очередь, особенности гумусового профиля почв могут зависеть от гранулометрического состава и других свойств почвообразующей породы, а также от состава растительности. Выделенные серии типов леса – лишайниковая, брусничная, псаммофитно-черничная – отличаются не только по физическим и химическим свойствам минеральной части почв, а главным образом по мощности гумусосодержащих горизонтов и запасам углерода в них (Федорчук и др., 2005).

Таблица 3.16 показывает, что по содержанию физической глины, ила и кислотнo-основным свойствам сосняки лишайниковые, брусничные и черничные различаются не существенно, хотя некоторая тенденция повышения роли физической глины и ила в ряду от лишайниковой серии к псаммофитно-черничной существует (Федорчук и др., 2005).

В то же время, при сравнении морфометрических и некоторых аналитических показателей почв (табл. 3.17) обнаруживается и роль органического вещества. Наибольшие отличия проявляются в мощности и свойствах подстилки (Федорчук и др., 2005). Это позволяет говорить о существенной роли пожаров в формировании указанных серий. Ранее проведенные расчеты запасов углерода и азота в горизонтах от A_0 до ABh (Федорчук с соавт., 1984) показали следующее: запасы углерода в сосняках лишайниковом, брусничном, псаммофитно-черничном составляют соответственно 24, 30 и 40 т/га, азота – 1.6, 1.9 и 2.4 т/га.

В формировании лесов лишайниковых, брусничных и черничных велика роль пожаров. Рубеж между брусничным и черничным циклами очень важен в том смысле, что он соответствует границе экологического ареала ели. В псаммофитно-черничной серии ель способна образовывать устойчивые древостои и формировать типичные экосистемы темнохвойной тайги. В то же время, внедрение ели в сосняки брусничные убыстряет процессы накопления органики (особенно в форме подстилки) и изменения других свойств, в результате которых биогеоценозы можно относить к черничной серии (Федорчук и др., 2005). Индикаторами этих свойств служат, в частности, виды группы таёжного мелкотравья.

Средняя мощность почвенных горизонтов и содержание углерода и азота в почве сосняков лишайниковых, брусничных и черничных на песках в Ленинградской области (по: Федорчук и др., 2005)

Показатель	Почвенный горизонт	Серия типов леса		
		Псаммофитно-черничная	Брусничная на песках	Лишайниковая на песках
Содержание физической глины, %	В	8,6±1,38	6,3±0,56	4,5±1,12
	ВС, С	7,0±1,63	7,6±1,14	4,7±1,14
Содержание ила, %	В	4,5±0,93	3,5±0,47	2,8±0,89
	ВС, С	5,0±1,16	4,7±0,86	3,4±1,04
рН _{кcl}	В	4,6±0,08	4,7±0,10	4,8±0,09
	ВС, С	4,7±0,23	4,9±0,05	4,9±0,08
Степень насыщенности основаниями, %	В	16,2±6,41	24,8±5,83	11,8±2,50
	ВС, С	40,0±8,40	33,0±4,50	24,2±4,87
Мощность, см	A ₀	5,5±0,24	4,8±0,14	2,0±0,17
	A ₁	0,6±0,37	-	-
	A ₁ A ₂	2,2±0,52	1,8±0,23	3,3±0,54
	A ₂	3,5±0,87	0,8±0,19	0,2±0,18
	ABh	6,4±1,08	8,7±0,61	7,7±0,81
Содержание углерода органического вещества, %	A ₀	33,8±1,37	34,5±1,07	25,0±2,10
	A ₁	3,6±0,98	-	-
	A ₁ A ₂	1,1±0,32	1,9±0,19	2,2±0,20
	ABh	1,8±0,25	1,4±0,15	1,2±0,22
Содержание азота, %	A ₀	1,0±0,08	0,94±0,05	0,79±0,086
	A ₁	0,2±0,05	-	-
	A ₁ A ₂	0,10±0,01	0,07±0,01	0,15±0,030
	ABh	0,10±0,03	0,14±0,05	0,12±0,028
Запас азота в 30-см слое, т/га	От A ₀ до ABh	2,4±0,26	1,9±0,34	1,6±0,27
Количество определенных	A ₀ , A ₁ , AB	13	17	9
	В	9	17	9
	ВС, С	13	27	9

3.4. Динамика растительности на дренированных песках после сплошных рубок

3.4.1. Динамика растительности после сплошных рубок северотаежных сосняков воронично-брусничных и лишайниковых

На вырубках, как правило, возобновляется сосна, реже береза, отмечено увеличение общего покрытия травяно-кустарничкового яруса, лишайников (вплоть до смены зеленомошного покрова лишайниковым), вереска, осоки верещатниковой и толокнянки. Видовой состав вырубок практически не меняется, по сравнению с исходными сообществами, лишь незначительно увеличивается встречаемость *Carex ericetorum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamerion angustifolium*, *Avenella flexuosa* (Федорчук и др., 2005).

Состав мохово-лишайникового яруса зависит от стадии послепожарного восстановления. В ходе рубки при использовании современной трелёвочной техники часть мхов и лишайников подвергается механическому сдиранию. На содранных участках разрастаются пионерные мохообразные: многоволосники (*Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*), бриумы, возможно успешное возобновление сосны в семенные годы при наличии стены соснового леса в генеративной стадии. Через 35 лет после рубки отмечено разрастание лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*). При этом граница, отделяющая доминирование лишайников от доминирования мхов, нередко прямолинейна и проходит по границе отвода лесосеки, что еще раз подтверждает возможность смены мхов лишайниками и обратного процесса. Интересно, что через 35 лет после рубки вокруг пней сохраняется реликтовое фитогенное поле в виде более густого покрова из кустарничков с участием мхов, чем на бывшем межкроновом пространстве, где разрастаются лишайники. В результате рубки и трелёвки мощность подстилки значительно уменьшается и восстанавливается через 50–60 лет (Федорчук и др., 2005).

3.4.2. Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных сосняков брусничных и лишайниковых на песках

Раздел написан по материалам, полученным и опубликованным в ходе совместных исследований (Федорчук и др., 2005). После рубок сосняков брусничных и лишайниковых в составе нового древостоя обычно господствует сосна. В сосняках лишайниковых преобладающие виды живого напочвенного покрова одинаковы как в 70–100-летних сосняках, так и в 30–40-летних (брусника, вереск, плеуроциум, кладины, кладонии, см. табл. 3.18). Среднее число видов растений, оценки по экологическим шкалам и мощность верхних почвенных горизонтов также одинаковые. В молодняках (до 25 лет) сосняков брусничных, наряду с сохранением брусники в качестве доминанта травяно-кустарничкового яруса, часто преобладает также вереск (*Calluna vulgaris*), реже – овсяница овечья (*Festuca ovina*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*), луговик (*Avenella flexuosa*). В 30–40-летних сосняках, как и в более старых, преобладают брусника и марьянник луговой. В мохово-лишайниковом ярусе молодняков господствует плеуроциум, но в некоторых случаях отмечено разрастание лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*), а также дикранумов (чаще *Dicranum polysetum*) и видов рода *Polytrichum* (*P. juniperinum*, *P. piliferum*).

Встречаемость и проективное покрытие видов в сосняках брусничных и лишайниковых различной давности рубки в условиях южной тайги (по Федорчук и др., 2005)

Виды и показатели	Тип леса									
	<i>Pinetum vacciniosum</i>								<i>Pinetum cladinosum</i>	
Давность рубки, лет	3-7	10-20	20-25	30-40	60-90	90	100-110	120-130	33-40	75-105
Количество описаний	6	4	8	7	6	4	8	7	3	3
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сомкнутость ДЯ, %	20	70	65	77	67	72	74	66	67	60
Пр. покр. ТЯ, %	23	28	28	15	27	24	24	20	13	80
Пр. покр. МЯ, %	10	54	75	79	90	90	82	87	73	79
У по Л.Г.Раменскому	66,5	68,2	68,0	67,5	70,5	69,5	70,0	68,5	65,6	66,3
БЗ по Л.Г.Раменскому	5,0	4,4	4,3	4,3	4,0	4,1	4,1	4,0	3,5	3,5
Среднее количество видов	38	38	29	34	24	25	25	28	23	23
Древесный ярус и подлесок										
<i>Pinus sylvestris</i>	5 ^{5.3}	5 ^{5.5}	5 ^{5.6}	5 ^{5.7}	5 ^{5.6}	5 ^{5.6}	5 ^{5.7}	5 ^{5.6}	5 ^{5.6}	5 ^{5.6}
<i>Picea abies</i>	1.+	4.+	4.+	2.+	2.+	5.1	5.2	5.3	4.+	2.+
<i>Betula pendula</i>	5.2	5.1	4.4	4.4	3.+	5.7	3.2	4.+	2.+	4.+
<i>Betula pubescens</i>							1.+			
<i>Populus tremula</i>	2.1	4.+	1.+	3.+		3.+	2.+			
<i>Alnus incana</i>	2.+	3.+		3.+	1.+	3.+		3.+		
<i>Sorbus aucuparia</i>	1.+	4.+	1.+	3.+	2.+	3.+	2.+	3.+		
<i>Juniperus communis</i>		3.+	2.+	5.+	3.+	4.+	4.+	5.+		
<i>Frangula alnus</i>	1.+	3.+		1.+	2.+	2.+	2.+	1.+		
<i>Salix rosmarinifolia</i>	1.+			3.+	1.+	2.+		2.+		
<i>Salix cinerea</i>		2.+	2.+							
<i>Salix starkeana</i>			2.+							
<i>Salix aurita</i>		2.+					1.+	1.+		(2.+)
<i>Salix caprea</i>	1.+	4.+	1.+	2.+		(2.+)	2.+	2.+		
<i>Salix myrsinifolia</i>		2.+	1.+	1.+	1.+	2.+				
Травяно-кустарничковый ярус										
<i>Calluna vulgaris</i>	5 ^{2.1}	5 ^{3.6}	5 ^{4.7}	5.1	5.+	5.1	5.2	5.+	5 ^{2.4}	5 ^{2.3}
<i>Lycopodium complanatum</i>	1.+			2.+			1.+		3.3	5.1
<i>Festuca ovina</i>	5 ^{2.8}	2.+	3.+	4.+	5.+	3.+	2.+	5.+		
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	3.+	2.+	3.+	1.+	1.+			(2.+)	4.+	5.+
<i>Carex ericetorum</i>	5.1	2.+	2.+	3.+	(1.+)			2.+	5.+	5.+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5.+	5.+	4.1	4.+	5 ^{1.1}	5.1	5.4	5.2	4.+	4.+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5 ^{2.5}	5 ^{1.6}	5 ^{2.1}	5 ^{3.9}	5 ^{3.3}	5 ^{5.4}	5 ^{5.4}	5 ^{5.3}	5 ^{4.6}	5 ^{4.5}
<i>Maianthemum bifolium</i>		3.+	2.+	1.+			2.+			

Продолжение таблицы 3.18

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Carex leporina</i>	2.1									
<i>Agrostis</i> sp. sp.	1.+		2.+							
<i>Ranunculus acris</i>		2.+								
<i>Ranunculus repens</i>		2.+								
<i>Leucanthemum vulgare</i>		2.+								
<i>Alchemilla vulgaris</i>		2.+								
<i>Polygonatum odoratum</i>	1.+									
<i>Vicia crassa</i>	1.+	2.+								
<i>Galeopsis</i> sp. sp.	1.+									
<i>Viola tricolor</i>	2.+									
<i>Luzula multiflora</i>	2.+									
<i>Luzula campestris</i>	1.+									
<i>Moehringia trinervia</i>	1.+									
<i>Cerastium holosteoides</i>							1.+	1.+		
<i>Neottia nidus-avis</i>				1.+						
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>		2.+		1.+						
<i>Viscaria vulgaris</i>	1.+									
<i>Senecio</i> sp. sp.	2.+									
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1.+	3.+	2.+	(1.+)	2.+	4.+	2.+	3.+		
<i>Molinia caerulea</i>	1.+	2.+								
<i>Carex nigra</i>							1.+	1.+		
Мохово-лишайниковый ярус										
<i>Cladina arbuscula</i>	5 ^{1.} +	5 ^{1.5}	5 ^{2.1}	5 ^{1.4}	5.+	5.+	4.+	5.1	5 ^{4.6}	5 ^{5.6}
<i>Cladina rangiferina</i>	5.+	5.1	5 ^{2.2}	5 ^{1.7}	5.+	5.1	5.+	5.2	5 ^{4.4}	5 ^{5.7}
<i>Cladina stellaris</i>	2.+	2.+	1.+		1.+	2.+	2.+	3.+	2.+	2.+
<i>Cetraria islandica</i>	3.+	4.+	4.+	3.+	3.+	4.+	2.+	4.+	4.+	5.+
<i>Cladonia gracilis</i>		4.+	4.+	3.+				2.+	5.+	4.+
<i>Cladonia phyllophora</i>		3.+	4.+	3.+	2.+	2.+	2.+	3.+	5.+	5.+
<i>Cladonia deformis</i>	1.+	3.+	2.+	1.+				(1.+)	5.+	4.+
<i>Cladonia cornuta</i>		3.+	2.+	1.+				(1.+)	2.+	2.+
<i>Cladonia verticillata</i>			2.+	2.+						2.+
<i>Cladonia coccifera</i>			2.+						4.+	
<i>Cladonia pyxidata</i>	1.+		2.+	1.+	1.+			(1.+)	2.+	
<i>Cladonia</i> sp. sp.		4.1	3.+	2.+			2.+	1.+	4.+	4.+
<i>Cladonia amaurocraea</i>			3.+	(1.+)	(1.+)		1.+	(1.+)	5.+	5.+
<i>Cladonia uncialis</i>	1.+		2.+	2.+			1.+	(1.+)	4.+	4.+
<i>Pleurozium schreberi</i>	5 ^{2.4}	5 ^{4.3}	5 ^{4.4}	5 ^{3.6}	5 ^{5.8}	5 ^{5.6}	5 ^{5.5}	5 ^{5.7}	5 ^{2.2}	5 ^{2.2}
<i>Hylocomium splendens</i>			1.+	3.+	3.+	5.6	5 ^{1.1}	4.1		2.+
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	2.+			4.+	2.+	4.+	4.+	3.+	2.+	4.+
<i>Dicranum polysetum</i>	4 ^{1.3}	4.6	5.4	5.4	5.1	5.17	5.13	5.8	5.1	5.3
<i>Pohlia nutans</i>	3.+	2.+	2.+	1.+				1.+	5.+	4.+
<i>Polytrichum juniperinum</i>	5 ^{1.2}	5.3	5.+	5.1	1.2	4.+	3.+	4.1	5.+	5.+
<i>Polytrichum piliferum</i>	5.+	2.2	4.+	2.+			2.+	(1.+)	5.+	2.+
<i>Polytrichum commune</i>		4.2	2.+	2.+		2.+	(1.+)	2.+		
<i>Aulacomnium palustre</i>			2.+							

Окончание таблицы 3.18

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Sphagnum girgensohnii</i>			1.+							
<i>Atrichum undulatum</i>	1.+									
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>				1.+			1.+			
<i>Ptilidium ciliare</i>	1.+						2.+	1.+		
<i>Dicranum congestum</i>	1.+									
<i>Ptilium crista-castrensis</i>				2.+	3.+	4.+	2.+	2.+		
<i>Ceratodon purpureus</i>	1.+									
<i>Peltigera aphyta</i>	1.+	2.+	2.1	3.+	1.+	2.+	2.+	2.+		

Примечания. 1. См. примечание к табл. 3.14.

На вырубках и в сосновых молодняках (до 10–15 лет) регулярно встречаются виды растений, которые в 70–130-летних древостоях не отмечались. К таким видам относятся малина (*Rubus idaeus*), щучка (*Deschampsia cespitosa*), ястребинка волосистая (*Hieracium pilosella*), ожика многоцветковая (*Luzula multiflora*), тысячелистник (*Achillea millefolium*), некоторые виды лишайников, *Polytrichum piliferum* и др.

В южной тайге и подтайге на вырубках и в малосомкнутых молодняках довольно часто разрастаются также крестовник лесной (*Senecio sylvaticus*), лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus*), ежевика (*Rubus caesius*), др.

Общее число видов растений максимально в молодняках до 20-летнего возраста. Оценки увлажнения по экологическим шкалам в молодняках несколько ниже, чем во взрослых лесах, а оценки активного богатства почвы – несколько выше. Это говорит о том, что имеется некоторая тенденция к ухудшению водного режима (иссушению) и к улучшению трофического. Данные о переменности увлажнения, полученные по тем же шкалам Л. Г. Раменского, показывают увеличение переменности, что свидетельствует о менее устойчивом характере увлажнения на вырубках и в молодняках, по сравнению с лесами более старшего возраста. Особенности водного режима в начальных фазах возрастной динамики сосновых лесов отчасти связаны, видимо, с уменьшением мощности лесной подстилки. Мощность других верхних горизонтов почвы в сосняках брусничных разного возраста различается мало (Федорчук и др., 2005).

Для сосняков брусничных, имеющих древостои разного возраста, характерно постоянное присутствие диагностических видов только группы черники-брусники. Диагностические виды, отнесенные к другим группам, встречаются нерегулярно. В молодняках иногда увеличивается постоянство некоторых растений группы толокнянки, особенно толокнянки и осоки верещатниковой (Федорчук и др., 2005). Этот факт отчасти подтверждает соображение о том, что происхождение многих сосняков лишайниковых, в которых ука-

занные виды играют диагностическую роль, связано с деградацией сосняков брусничных (Федорчук и др., 1984). Деградация, в том числе в результате рубок и пожаров, заключается в нарушении целостности подстилки, полога древостоя, минерализации поверхности почвы (Федорчук и др., 2005).

3.4.3. Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, сосняков, березняков черничных на песках

После сплошной рубки хвойных насаждений без сохранения подроста ели с вероятностью 0.5–0.6 на вырубках возобновляются хвойные породы, преобладавшие до рубки; при рубке березняков и осинников, а также 40% ельников и 50% сосняков – береза или осина (табл. 3.19). При содействии естественному возобновлению доля вырубков сосняков черничных, возобновившихся сосной, возрастает до 0.8. Ель преобладает на 80% вырубков ельников и на 20% вырубков березняков и осинников, проведенных с сохранением подроста.

На вырубках преобладают *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Avenella flexuosa*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Chamerion angustifolium*, *Melampyrum pratense* (Федорчук и др., 2005).

В первые 5–10 лет проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает наибольшей величины (60–70 %), проективное покрытие мохово-лишайникового яруса снижается до 5–10%, а сомкнутость древесного яруса составляет 40–60 %. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают те же виды, что и на вырубках, а также иногда малина, в редком моховом – *Pleurozium schreberi*, *Brachytecium* sp.sp. Характер живого напочвенного покрова практически не отличается в молодняках с преобладанием ели и лиственных пород. В 10–20 лет начинают проявляться различия в средообразующем влиянии ели и лиственных пород, среди доминантов в ельниках отмечена черника, дикран, плевроций, а в березняках и осинниках – вейники, луговик, костяника, иван–чай, малина и те же виды мхов (Федорчук и др., 2005).

Таблица 3.19
Возобновление древесных пород на сплошных вырубках в Ленинградской области черничного цикла на дренированных песках и супесях

До рубки	Преобладающая порода				N
	После рубки				
	Ель	Сосна	Берёза	Осина	
Ель*	$\frac{52}{78}$	$\frac{12}{2}$	$\frac{32}{19}$	$\frac{4}{1}$	$\frac{100}{100}$
Сосна	5	53	41	1	100
Берёза	1	2	86	11	100
Осина	1	1	15	83	100

Примечание: * – числитель рубки без сохранения подроста, знаменатель – с сохранением подроста, N – количество учтённых выделов.

В возрасте около 20 лет полнота древостоя повышается до 0.7, и проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса снижается до 25–35 %, доминируют луговик, вей-

ник, черника. В возрасте 30–40 лет в ельниках отмечено минимальное покрытие травяно-кустарничкового яруса (около 10%), что связано с их максимальной сомкнутостью в этом возрасте. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует черника, в моховом ярусе – *Pleurozium schreberi*, его покрытие составляет около 30–40% (Федорчук и др., 2005).

По мере взросления древостоя и уменьшения его относительной полноты проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса увеличивается до 15–25%, преобладают черника, луговик, реже майник. Покрытие мохового яруса к возрасту 100–130 лет увеличивается до 60–80%. В березняках и осинниках старше 10 лет проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса уменьшается, в отличие от ельников, плавно (без минимума в 30–40 лет) до 25–35% к 75–100 годам проективное покрытие мохово-лишайникового яруса, состоящему из *Pleurozium schreberi*, к этому возрасту увеличивается до 10–20% (Федорчук и др., 2005).

В сосновых лесах, возникших на вырубках, сукцессия имеет характер промежуточный между восстановлением ельников и образованием производных березняков. В них преобладают те же виды, что в ельниках и мелколиственных молодняках, за исключением вереска, который характерен для 10–25-летних сосняков. В сосняках также обычен луговик и более быстрое восстановление мохового покрова, чем в березняках (Федорчук и др., 2005).

К числу растений, которые не встречаются в старовозрастных и средневозрастных лесах, но появляются в молодняках, относятся: *Achillea millefolium*, *Rumex acetosella*, *Luzula multiflora*, *Stellaria graminea*, *Hypericum perforatum*, *H. maculatum*, *Moehringia trinervia*, *Agrostis* sp. sp., *Carex pallescens* и др. (Федорчук и др., 2005).

Для лесов псаммофитно-черничного цикла, имеющих древостой разного возраста, характерно постоянное присутствие диагностических видов группы черники-брусники и майника (*Dryopteris carthusiana*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, *Pteridium aquilinum*, *Calamagrostis arundinacea*). Диагностические виды, отнесенные к другим группам, встречаются нерегулярно (Федорчук и др., 2005).

3.4.4. Изменение обилия видов древесных растений с разным микоризным статусом в ходе восстановления южнотаежных сосняков брусничных

Изменение суммарного проективного покрытия видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу, в ходе восстановительной сукцессии после рубки сосняков брусничных на нормально дренированных песках показано на рис. 3.9 по материалам статьи, написанной в соавторстве с Д. В. Весёлкиным (Весёлкин, Нешатаев, 2014). Из рисунка видно, что арбускулярномикоризные и эктомикоризные виды (AM/ECM), к которым относятся *Alnus incana*, *Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Salix cinerea*, *Ribes spicatum* играют ничтожно малую роль в ходе восстановительной сукцессии. То же относится к факультативным микоризообразователям (поМ/М: *Frangula alnus*, *Sor-*

bus aucuparia). Среднеэктомикоризные виды (ЕСМ1), к которым относятся два вида берёз (*Betula pendula* и *Betula pubescens*), имеют максимальное проективное покрытие крон в 10–20% при давности рубки 10–60 лет. Наибольшее значение на всех этапах восстановительной сукцессии имеют высокоэктомикоризные виды (ЕСМ2) *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, при этом ель встречается в основном в подросте, а сосна является основным доминантом древостоя.

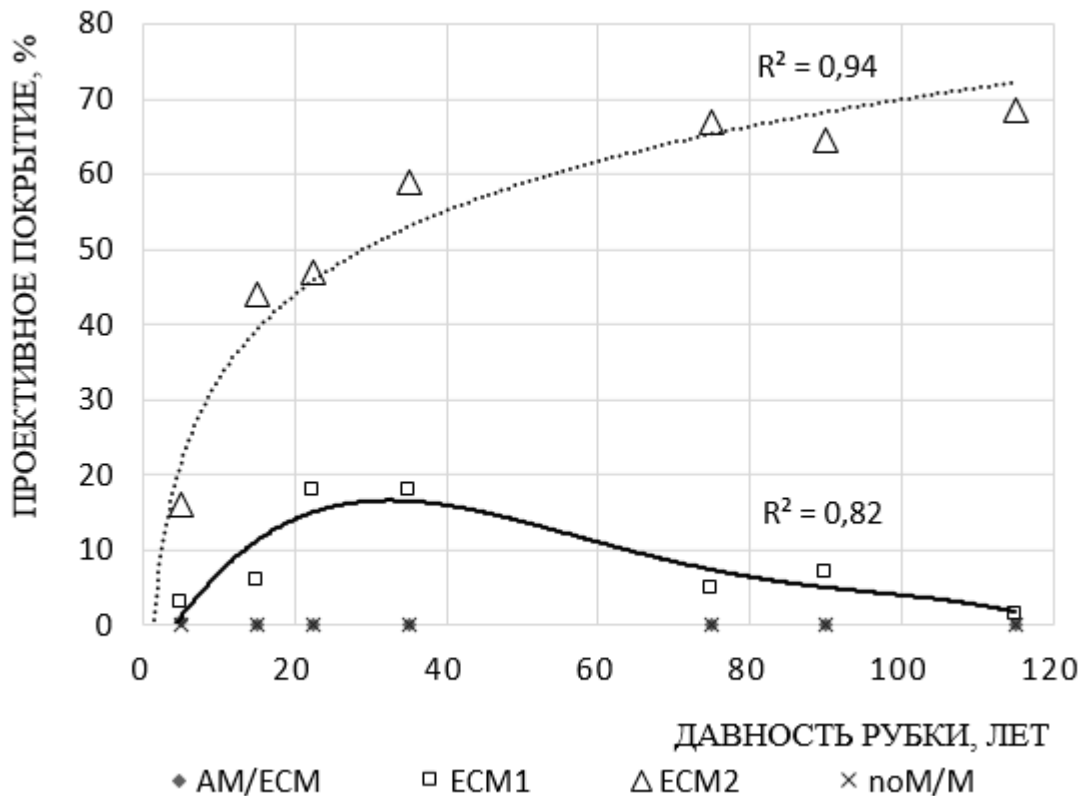


Рис. 3.15. Изменение суммарного проективного покрытия видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу, в ходе восстановительной сукцессии после рубки сосняков брусничных на нормально дренированных песках. Обозначения групп видов: AM – арбускулярные микоризы; ЕСМ – эктомикоризный (ЕСМ1 – средне-, ЕСМ2 – высоко-); noM/M – факультативно микоризный (По: Весёлкин, Нешатаев, 2014).

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА НОРМАЛЬНО ДРЕНИРОВАННЫХ СУГЛИНКАХ И ДВУЧЛЕННЫХ НАНОСАХ

4.1. Характеристика местообитаний на дренированных суглинках и двучленных наносах

Признаки недостаточного дренажа (оглеение на глубине до 1,5 м, оторфованная подстилка, развитый нанорельеф, виды-гигрофиты) отсутствуют. Содержание физической глины колеблется в довольно широких пределах (23–60%), илистой фракции – от 10 до 21%. В верхней части почвенного профиля часто расположен слой с более легким механическим составом (супесь или легкий суглинок). Мощность такого слоя на двучленных наносах колеблется примерно от 25 до 50 см и отличается в разных ландшафтных районах. Характерным является наличие контактно-осветленного горизонта мощностью 10–25 см.

В отличие от песков, суглинки обладают очень важным свойством – чрезвычайно тонкой пористостью, вследствие которой они ведут себя как тонкомолекулярные сита, создающие сопротивление для прохождения через них растворов высокомолекулярных соединений (Пономарева, 1964). В суглинках также более высокая площадь поверхности почвенных частиц, обеспечивающая удержание коллоидов и воды в теле почвы. Вследствие этого в суглинистых почвах гумус накапливается в верхних горизонтах интенсивнее, чем в песчаных, а наименьшая влагоёмкость значительно выше, чем в песках (Роде, Смирнов, 1972).

Двучленные отложения (супесь-суглинок) близки по своим свойствам к суглинкам. Почвообразующей породой чаще всего служит моренный валунный суглинок. Широко представлены и двучленные наносы (супесь на моренном суглинке). В Южной Карелии (в пределах Балтийского щита и на примыкающих к нему территориях) преобладает кислая фенно-скандинавская морена, а в более южных обычно встречается морена, обогащенная местным материалом. Например, на востоке Ленинградской области (Валдайско-Онежская гряда) морена включает дочетвертичные известняки карбонового возраста, в юго-западных районах области – девонские песчаники или ордовикские известняки. В связи с этим, физико-химические свойства моренных суглинков и характеристика почвы в разных ландшафтах несколько различаются. Особое место среди них занимает тип земель *карбонатные суглинки дренированных равнин* (Чертов, 1981).

4.2 Коренная растительность на дренированных суглинках и двучленных отложениях

Общепризнано, что коренной растительностью на дренированных бескарбонатных суглинках и двучленных наносах в таежной области Европы являются темнохвойные леса из *Picea abies*, *P. obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* (Растительность ..., 1980). В южной тайге и подтайге встречаются коренные широколиственные леса, которые являются ре-

ликами более тёплых периодов голоцена (Добровольский, Нешатаев, 2007а, б, в; 2008). В северотаежной полосе темнохвойные леса представлены ассоциациями цикла *Fruticuloso-Hylocomiosa*, в средней тайге на плакорах преобладают леса черничного цикла *Myrtillosa* в южнотаежной полосе – кисличного цикла *Oxalidosa*. В подтайге преобладающим циклом на плакорах является дубравнотравный цикл *Nemoriherbosa*.

Отличительные признаки коренных лесов на нормально дренированных суглинистых почвах и двучленных наносах приведены в таблице 4.1.

Таблица 4.1

Отличительные признаки ассоциаций коренных лесов на нормально дренированных суглинках, двучленных наносах и песках с глубиной оглеения более 1,5 м (+ – признак выражен всегда, (+) – иногда).

Показатели	<i>Fruticulo- so- Hylo- comiosa</i>	<i>Myrtillosa</i>	<i>Oxalidosa</i>	<i>Nemori- herbosa</i>
	Количество ПП			
	32	82	111	110
1	2	3	4	5
Преобладающие древесные породы и класс бонитета				
<i>Picea obovata</i>	4-5	2-3	1-2	1-1a
<i>Pinus sibirica</i>	5	3-4	2-3	
<i>Picea abies</i>		2-3	1-2	1-1a
<i>Abies sibirica</i>		2-3	1-2	1-1a
<i>Quercus robur</i>		3-4	2-3	2-3
<i>Tilia cordata</i>			2-3	1-2
<i>Fraxinus excelsior</i>				2
Почвенные характеристики				
Мощность $A_0 \leq 3$ см			+	+
Мощность A_0 4-10 см	+	+	(+)	
Мощность A_2 , см	>5	>5	4-5	<4
Мощность $A_1+A_1A_2 > 5$ см			+	+
Мощность $A_1+A_1A_2 > 10$ см			(+)	+
Включения $CaCO_3$ на глубине до 1,5 м			(+)	(+)
Признаки грунтового оглеения	(+)	(+)	(+)	
Константность и константность доминирования (верхний индекс), баллы				
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	3 ¹			
<i>Ledum palustre</i>	5 ²			
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4 ²			
<i>Carex globularis</i>	1	1	1	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	3	4	2	1
<i>Polytrichum commune</i>	3	4	2	1
<i>Sphagnum magellanicum</i>	1	1	1	

Таблица 4.1 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4 ³	5 ⁵	5 ¹	4 ¹
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5 ³	5	5	4
<i>Pleurozium schreberi</i>	5 ⁴	5 ⁴	5 ²	5 ¹
<i>Hylocomium splendens</i>	3 ²	5 ²	5 ¹	4
<i>Dicranum</i> sp. sp.	5 ¹	5 ¹	5 ¹	4 ¹
<i>Maianthemum bifolium</i>	2	5 ¹	5 ¹	5
<i>Trientalis europaea</i>	2	5	5	4
<i>Rubus saxatilis</i>		4	5	5 ²
<i>Luzula pilosa</i>	1	5	5	5
<i>Oxalis acetosella</i>		4 ¹	5 ⁴	5 ³
<i>Melica nutans</i>		1	3	4
<i>Viola riviniana</i>		1	5	5
<i>Carex digitata</i>		1	4	5
<i>Pyrola rotundifolia</i>	1	1	3 ¹	3
<i>Paris quadrifolia</i>		1	4	4
<i>Aegopodium podagraria</i>		1	3	5 ¹
<i>Athyrium filix-femina</i>		1	4	4 ¹
<i>Dryopteris expansa</i>		2	3 ¹	3 ¹
<i>Deschampsia cespitosa</i>		1	4	3
<i>Rubus idaeus</i>		2	4	3
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	2	4 ¹	4
<i>Plagiochila asplenioides</i>		2	3 ¹	4 ²
<i>Pulmonaria obscura</i>		1	1	4 ¹
<i>Stellaria holostea</i>		1	2	5 ¹
<i>Actaea spicata</i>		1	2	4
<i>Lathyrus vernus</i>		1	1	4
<i>Ranunculus cassubicus</i>			1	3

На дренированных суглинках, обогащенных карбонатом кальция, в таежной области вне области распространения широколиственных пород коренные темнохвойные леса представлены циклами *Oxalidos* и *Nemoriherbosa*. Причем ельники кисличные на таких почвообразующих породах встречаются и в северной тайге (Чертовской, 1978).

В темнохвойных лесах кустарничково-зеленомошного цикла (*Fruticuloso-Hylocomiosa*) имеется хорошо развитый покров из лесных мхов-мезофитов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*), в травяно-кустарничковом ярусе доминируют хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) или кустарнички: (*Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*), в том числе гипоарктические (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) (табл. 4.1). От *Empetroso-Vacciniosa* эти леса отличаются присутствием видов таежного мелкотравья, *Calamagrostis purpurea* s.l., высоким обилием *Hylocomium splendens* (при давности пожара более 50 лет), или присутствием видов-индикаторов недостаточного дренажа – *Carex globularis*, *Sphagnum girgensohnii*, имеющих покрытие до 10% (табл. 4.1).

В травяно-кустарничковом ярусе темнохвойных лесов черничного цикла *Myrtillosa*

обычно преобладает *Vaccinium myrtillus*, в моховом ярусе – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *D. majus*; в составе фитоценоза встречаются виды группы черники-брусники (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *D. polysetum*) и майника (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*); отсутствуют или встречаются единично виды растений, относящиеся к другим индикаторным группам (табл. 4.1.).

В травяно-кустарничковом ярусе сомкнутых ельников *Piceetum oxalidosum* преобладает кислица, иногда – кислица в сочетании с черникой; наряду с видами группы черники-брусники и майника встречаются виды группы перловника (*Melica nutans*, *Viola riviniana*, *Carex digitata*, *Pyrola rotundifolia*, *Paris quadrifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*), в южных районах в составе сообществ регулярно встречаются отдельные неморальные виды (*Dryopteris filix-mas*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea* и др.). Во влажных вариантах представлены виды группы папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Deschampsia cespitosa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Plagiochila asplenioides*, *Rubus idaeus*).

Для лесов цикла *Nemoriherbosa* характерно высокое обилие, наряду с видами групп перловника и майника, неморальных видов группы медуницы (*Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Actaea spicata*, *Lathyrus vernus*), отсутствие или незначительная роль видов группы таволги (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Viola epipsila*, *Cirsium oleraceum*) и других растений, приуроченных к сырым почвам.

В Уральско-Западносибирской провинции распространены коренные ельники и пихтарники высокотравные (Рысин, Савельева, 2002; Рысин и др., 2008; Заугольнова и др., 2009), которые мы рассматриваем как подтипы ельников и пихтарников кисличных и дубравнотравных типов леса. Дифференцирующими видами уральско-западносибирских подтипов являются *Actaea erythrocarpa*, *Atragene sibirica*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum minus* для кисличной и дубравнотравной серий типов леса. Для восточных подтипов дубравнотравной серии типов леса дополнительными диагностическими видами являются: *Adoxa moschatellina*, *Campanula trachelium*, *Carex rhizina*, *Lilium martagon*, *Pulmonaria mollis*, *Viola collina*.

В южной тайге и подтайге в области распространения широколиственных пород при отсутствии явных антропогенных нарушений на дренированных суглинках встречаются, не только темнохвойные (*Piceeta abietis*, *P. obovatae*, *Abieteta sibirici*), но и широколиственные леса (*Querceta roboris*, *Fraxineta excelsioris*, *Acereta platanoidis*, *Tilieta cor-*

datae). Широколиственные леса особенно часто встречаются на суглинках, обогащенных карбонатом кальция.

В атлантическое время голоцена, 5—7 тыс. лет назад, когда климат был более теплый и влажный, леса из дуба и других широколиственных пород были распространены значительно шире по территории Северо-Запада, доходя до южной Карелии (Елина и др., 2000). В последовавшее за этим похолодание широколиственные леса отступили на юг и сохранились южнотаежной подзоне, главным образом, в специфичных неплакорных местообитаниях: по берегу Финского залива, Онежского и Ладожского озёр, в поймах рек, на моренных холмах, сложенных известняковой щебенкой, и на так называемых звонцовых возвышенностях с тяжелыми глинами озерно-ледникового происхождения (Цинзерлинг, 1932; Василевич, Бибилова, 2001, 2002; Кравченко, 2007). Сокращение площадей, занятых широколиственными породами, шло интенсивно в агрикультурное время в результате создания на их месте пашен подсечно-огневым методом (Исаченко, 1998). Анализ интенсивности отпада широколиственных пород в окрестностях Санкт-Петербурга (Добровольский, Нешатаев, 2007б, 2008; Drobyshev et al., 2009) и последующее моделирование динамики древостоев широколиственных пород методом марковской цепи с переменными вероятностями переходов (Добровольский, Нешатаев, 2007а,в) показало возможности длительного (более 400 лет) существования широколиственных насаждений в южно-таежной подзоне на Северо-Западе РФ.

4.3. Послепожарная динамика на дренированных суглинках и двучленных наносах

4.3.1. Особенности лесных пожаров на дренированных суглинках и двучленных наносах

Более высокая влагоемкость суглинков, по сравнению с песками, обуславливает меньшую горимость лесов на почвах тяжёлого гранулометрического состава и на супесчаных почвах, подстилаемых суглинками, по сравнению с песками. Пожары в темнохвойных формациях на рассматриваемых местообитаниях обычно имеют характер верховых или низовых повальных, сопровождающихся гибелью древостоя на корню, с последующим отпадом погибших деревьев и восстановлением темнохвойных лесов через стадию лиственного или светлохвойного леса. Как правило, на суглинках и двучленных наносах наблюдается неполное сгорание подстилки, вследствие более высокой влажности верхних почвенных горизонтов, по сравнению с песками и супесями.

4.3.2. Разнообразие послепожарных производных растительных сообществ северной тайги на дренированных суглинках и двучленных наносах

Наши исследования почв и растительности Кольского полуострова (Neshatayev, Neshatayeva, 1993a, b; 1994, 1995; Нешатаев, Нешатаева, 2002), Полярного Урала (Нешатаева, Нешатаев, 2006) и севера Западной Сибири (Нешатаев, 2002; Нешатаев и др., 2002; Кукуричкин, Нешатаев, 2004) показали, что производные леса и редколесья северной тайги на дренированных суглинках и супесях, подстилаемых суглинками, могут быть отнесены к 4 формациям и 7 ассоциациям кустарничково-зеленомошного цикла (***Fruticulosohylocomiosum***): ***Laricetum fruticosum*** (Sambuk 1932) em. Nesh. et al. 2002; ***Pinetum fruticosum*** Sambuk 1932, ***Betuletum empetroso-myrtillosum*** Neshatayev, Neshatayeva 1993; ***Betuletum lerchenfeldiosum*** Neshatayev, Neshatayeva 1993; ***Betuletum calamagrostidosum*** Leskov 1940 em. Nesh. et al. 2002; ***Betuletum equisetosum*** Leskov 1940 em. Nesh. et al. 2002; ***Tremuletum fruticosohylocomiosum*** Nesh. et al. 2002.

Невозобновившиеся гари представлены несомкнутыми группировками (агрегациями) пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Marschandia polymorpha*), моховищами из многоволосников (*Polytrichum commune*, *P. juniperinum*), кустарничковыми (*Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*) и травяными сообществами с преобладанием иванчая (*Chamerion angustifolium*), хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum*), вейников (*Calamagrostis purpurea*, *C. epigeios*) и луговика (*Avenella flexuosa*). Луговиковые сообщества широко распространены на Кольском п-ове и отсутствуют в Уральско-Западносибирской провинции, а пурпурновейниковые, наоборот, характерны для восточных районов и отсутствуют в западных. Перечисленные выше виды могут преобладать в живом напочвенном покрове молодняков, возникших на гаях и в насаждениях, пройденных низовым пожаром.

Травяно-кустарничковый ярус с обильными вейниками и луговиком отмечен только для березняков надпойменных терасс. Эти сообщества характеризуются более высокими оценками почвенного богатства, по сравнению с типичными кустарничково-зеленомошными вариантами. Сообщества с обильным хвощом (*Equisetum sylvaticum*) представляют собой влажные варианты рассматриваемого цикла. Хвощ может быть обилен, как в коренных лесах, так и при давности пожара менее 10 лет.

Таблица 4.2

Проективное покрытие видов и другие диагностические признаки вариантов кустарничково-зеленомошного цикла ассоциаций на дренированных суглинках и двучленных наносах северной тайги.

Показатели	Стадия									
	<i>Rareherboso-fruticulosum</i>	<i>Polytrichosa</i>					<i>Hylocomiosa</i>			
		Вариант								
		<i>Polytrichoso-Fruticulosum</i>	<i>Chamaemorosum</i>	<i>Avenellosum</i>	<i>Calamagrostidosum</i>	<i>Equisetosum</i>	<i>Dicranosum</i>	<i>Pleuroziosum</i>	<i>Hylocomiosm</i>	<i>Equisetosohylocomiosum</i>
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.
Количество ПП	3	3	3	3	3	3	3	28	5	3
Количество определений аналитических показателей	1	1	--	-	-	-	3	8	-	-
Время сукцессии, лет	1-15	15-53	12	12	12	7	25-4000	51-4000	65-4000	51-4000
Мощность А ₀ , сохранившейся после пожара, см	2,4±0,2	1,6±0,3	1,8±0,5	0,3±0,2	0,4±0,3	2,8±0,3	0,7±0,6	1,2±0,2	1,8±0,5	2,2±0,3
Нарушенность древостоя, %	49±7	46±7	49±4	85±3	80±2	30±3	43±7	46±7	50±5	42±3
Мощность А ₀ , см	2,8±0,2	1,7±0,3	2,1±0,5	0,9±0,1	0,8±0,6	2,9±0,4	4,6±0,6	5,6±0,5	2,6±0,6	2,3±0,4
Мощность А ₁ А ₂ , см	2,4±0,6	2,7±0,1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2,4±0,6	2,7±0,1	н.д.	н.д.
Мощность А ₂ , см	5,6±1,1	5,9±1,3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	6,0±0,6	5,3±1,2	н.д.	н.д.
Содержание N в подстилке, %	0,8	0,62	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1,3±0,1	1,0±0,0	н.д.	н.д.
Запас азота в А ₀ , кг/га	224±16	105±19	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	598±78	560±50	н.д.	н.д.
Запас азота в 20-см слое почвы, кг/га	438±86	343±76	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	802±80	783±177	н.д.	н.д.
БЗ по Л.Г.Раменскому	2,6±0,5	2,5±0,5	3,2±0,4	3,1±0,2	3,8±0,3	3,3±0,1	3,1±0,3	3,1±0,7	3,5±0,3	3,7±0,2

Окончание таблицы 4.2

1	11	12					13	14		
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %	5-15	5-30	10-15	10-30	10-20	5-20	20-45	20-45	20-45	1-5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> + <i>V. myrtillus</i>	1-5	<u>5-10</u>	0-1	0-1	0-1	0-1	<u>10-25</u>	<u>10-25</u>	<u>10-25</u>	1-5
<i>Empetrum nigrum</i>	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	1-5	<u>10-25</u>	<u>10-25</u>	1-5
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0-1	0-1	0-1	+	0-1	0-1	-	1-5	1-5	1-5
<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	0-5	<u>5-25</u>	0-1	0-1	-	-	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i>	-	-	0-1	0-1	<u>0-10</u>	-	-	-	-	-
<i>C. purpurea</i>	-	-	0-1	0-1	<u>0-10</u>	-	-	-	-	-
<i>Chamerion angustifolium</i>	<u>1-5</u>	1-5	<u>5-10</u>	1-5	1-5	1-5	<1	0-1	0-1	0-1
<i>Luzula pilosa</i>	0-1	0-1	0-1	1	1-5	0-1	0-5	<1	<1	0-1
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0-1	0-1	0-1	<1	0-1	5-20	0-5	0-1	0-1	<u>15-40</u>
<i>Geranium</i> sp. sp.*	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %	10-40	40-80	40-80	40-80	40-80	40-80	50-98	50-98	50-98	50-98
<i>Ceratodon purpureus</i>	1-5	1-5	1-5	1-5	1-5	1-5	-	-	-	-
<i>Pohlia nutans</i>	<u>1-20</u>	1-5	1-5	1-5	1-5	1-5	-	-	-	-
<i>Marschantia polymorpha</i>	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	-	-	-	-
<i>Polytrichum juniperinum</i>	<u>1-10</u>	<u>30-70</u>	<u>30-70</u>	<u>30-70</u>	<u>30-70</u>	<u>30-70</u>	0-5	0-5	0-5	0-5
<i>Polytrichum commune</i>	1-5	<u>5-50</u>	<u>5-50</u>	<u>5-50</u>	<u>5-50</u>	<u>5-50</u>	-	<1	<1	0-10
<i>Dicranum</i> coll.**	0-10	0-10	0-10	0-10	0-10	0-10	<u>50-70</u>	0-30	0-30	0-30
<i>Pleurozium schreberi</i>	0-10	0-10	0-10	0-10	0-10	0-10	5-15	<u>30-80</u>	0-30	<u>30-80</u>
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	0-1	0-1	0-5	0-5	0-5	0-5	0-5	0-5	0-5	1-5
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	-	-	-	-	0-3	0-10	<u>30-80</u>	<u>30-80</u>

Примечание: подчеркнуты и выделены жирным шрифтом доминанты живого напочвенного покрова, после знака ± показана погрешность (стандартная ошибка); * – в Уральско-Западносибирской провинции: *Geranium krylovii*, *G. albiflora*, на Кольском п-ове - *G. sylvaticum*;

** – в Уральско-Западносибирской провинции: *Dicranum polysetum*, *D. fuscescens*, на Кольском п-ове - *D. congestum*, *D. scoparium*, *D. bergeri*.

По составу доминантов живого напочвенного покрова нами выделено 10 вариантов кустарничково-зеленомошного цикла ассоциаций, охарактеризованных в таблице 4.2. Гари заселяются преимущественно березой и осиной, реже сосной (табл. 4.3). По данным наших исследований, в составе послепожарных молодняков на дренированных суглинках осина встречается чаще, чем на супесчаных почвах (табл.4.4, 4.5; Neshatayev, Neshatayeva, 1993, Нешатаев, 2002; Нешатаева, Нешатаев, 2005). Ряд восстановления живого напочвенного покрова сходен с таковым для дренированных песков северной тайги, на участках, слабо поврежденных пожаром (рис. 4.1).

В отличие от сукцессии на песках, здесь на заключительной стадии представлены сообщества с переобладанием в моховом покрове *Hylocomium splendens*. Другое отличие заключается в бóльшей роли травянистых растений и полукустарничков, по сравнению с рядами на дренированных песках. На начальных стадиях встречаются вейники, герани, луговик, овсяница, а начиная с долгомошной стадии – таежное мелкотравье (*Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Goodyera repens*).



Рис. 4.1. Стадии восстановления живого напочвенного покрова после пожаров в лесах на дренированных суглинках и двучленных отложениях в условиях северной тайги Европейской России

Начальная редкотравно-кустарничковая стадия длится около 10 лет. В дальнейшем восстанавливается кустарничковый покров из черники и брусники. В ряде случаев на участках, сильно повреждённых огнём, временно увеличивается покрытие трав. Преобладание хвоща связано с влажным вариантом рассматриваемого экотопа. Преобладание многоволосников (*Polytrichum juniperinum*, *Polytrichum commune*) наблюдали в северной тайге на территории ЛЗ при давности пожара до 60 лет. В дальнейшем многоволосниковая стадия при давности пожара более 25 лет сменяется стадией с преобладанием типичных лесных мхов-мезофитов (*Dicranum* sp. sp., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*).

По данным В. В. Фурьева и Д. М. Киреева (1979), процесс смены производных лесов кедровниками на суглинках занимает в условиях южной тайги Уральско-Западносибирской провинции более 150 лет. В северной тайге ранее эта смена была практически не изучена.

По данным анализа возраста и состава насаждений, эта смена занимает в северной тайге Уральско-Западносибирской провинции около 150 (140–160) лет для мелколиственных насаж-

дений и около 270 лет для светлохвойных (Нешатаев, 2002; Нешатаева, Нешатаев, 2005). Оценка времени, необходимого для смены, хорошо согласуется с максимальной продолжительностью жизни для сосны и лиственницы – порядка 300 лет, а для осины и березы – порядка 150 лет (Булыгин, Ярмишко, 2000).

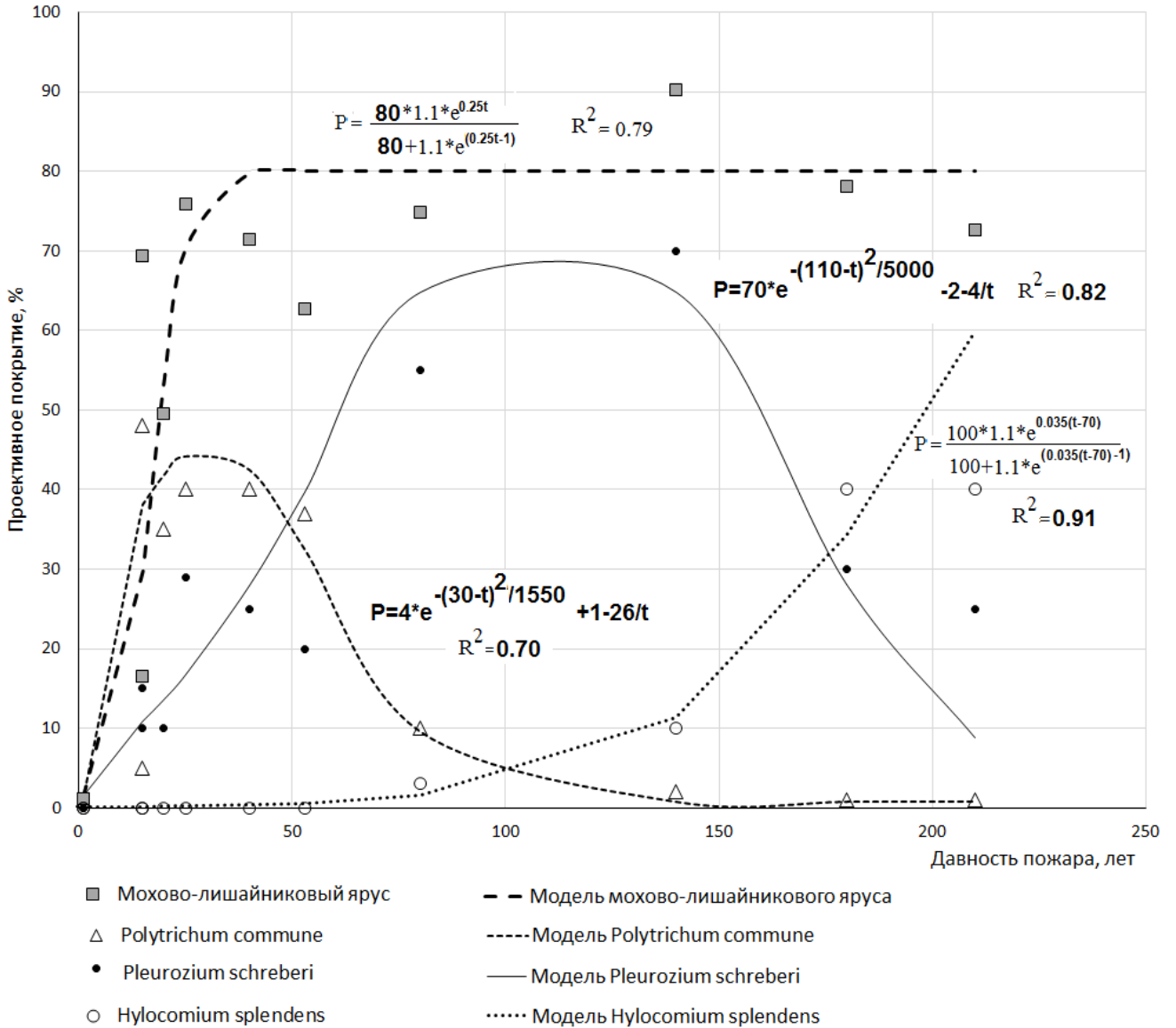


Рис. 4.2. Смены в мохово-лишайниковом ярусе после пожаров в лесах на дренированных суглинках и двучленных отложениях в условиях северной тайги Европейской России

Таблица 4.3

Состав (доли) послепожарных молодняков (возраст 5-40 лет) на дренированных суходольных суглинистых почвах в условиях северной тайги

Статистики	Виды деревьев					
	С	Лц	К	Е	Б	Ос
Кольско-Карельская провинция (N=23)						
Среднее	1,2	-	-	0,1	8,6	0,1
Погрешность	0,64	-	-	0,1	1,5	0,1
Min	0	-	-	0	5,6	0
Max	2,48	-	-	0,3	10	0,3
Уральско-Западносибирская провинция (N=13)						
Среднее	2	0,33	0,33	0	5,67	1,67
Погрешность	0,89	0,21	0,33	0	1,36	0,33
Min	0,22	0	0	0	2,95	1,01
Max	3,78	0,75	0,99	0	8,39	2,33

Таблица 4.4

Сопряженность сосняков с гранулометрическим составом почв нормально дренированных местообитаний в условиях северной тайги (в числителе – мера Дайса, в знаменателе – частота совместных встреч)

Гранулометрический состав почв	Преобладающие древесные породы		
	Сосна	Прочие	Все
Песчаный	0.69/108	0.41/72	180
Супесчаный и суглинистый	0.21/55	0.66/70	125
Всего	135	170	305

$\chi^2 = 7.59$, $F = 0.007222$, есть достоверная разница при уровне значимости 0.01

Таблица 4.5

Сопряженность участия осины в составе древостоя с гранулометрическим составом почв нормально дренированных местообитаний в условиях северной тайги (в числителе – мера Дайса, в знаменателе – частота совместных встреч)

Гранулометрический состав почв	Состав древостоя		
	Без осины	С осинной	Все
Супесчаный	0.79/76	0.46/36	112
Суглинистый	0.09/4	0.31/9	13
Всего	80	45	125

$\chi^2 = 6.95$, $F = 0.013147$, есть достоверная разница при уровне значимости 0.01

4.3.3. Разнообразие послепожарных производных растительных сообществ средней и южной тайги на дренированных суглинках и двучленных наносах

Описания почв и растительности гарей и молодняков, возникших после верховых и по-вальных пожаров, выполнены на дренированных суглинках и двучленных наносах в южных районах Ленинградской обл.

При установлении исходной типологической принадлежности до пожара мы руководствовались мощностью почвенных горизонтов (в см), свойственной еловым лесам определенной серии типов леса, полагая их относительно стабильными:

	<i>Myrtillosa</i>	<i>Oxalidosa</i>	<i>Nemoriherbosa</i>
A ₁ +A ₁ A ₂	<5	5-10	>10
A ₂	>5	4-5	<4

Почвенные показатели, свойственные коренным лесам приведены в нашей работе с соавторами (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

При отнесении участков к определенному циклу ассоциаций мы руководствовались следующими показателями. На участках полного прогорания подстилки мхи и таёжное мелкотравье (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Gymnocarpium dryopteris*), корневые системы которого располагаются в подстилке, погибают. Черника обычно погибает в результате пожара, а брусника может частично сохраняться в виде подземных побегов и отрастать после пожара на участках со слабым прогоранием. Способностью переживать пожар обладают также лесные растения с глубокой корневой системой: *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Equisetum sylvaticum*.

На начальных стадиях восстановления растительности после пожаров (табл. 4.6) в травяно-кустарничковом ярусе преобладают растения, обладающие способностью к массовому заселению свободных субстратов, благодаря высокой семенной продуктивности и вегетативной подвижности. Это вейники (*Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*), овсяничка-луговик (*Avenella flexuosa*), кипрей (*Chamerion angustifolium*), малина (*Rubus idaeus*). Моховой покров формируют *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia nutans*, *Bryum* sp. sp.

Из древесных растений на рассматриваемых экотопах возобновляются сосна, лиственница, береза, осина и серая ольха, рябина, черемуха, крушина, ивы козья, серая, ушастая, филиколистная.

Из числа видов, свойственных лесным сообществам на первых этапах восстановления растительности, появляются *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Milium effusum*, *Deschampsia cespitosa*, возобновляющиеся семенным путем (табл. 4.6).

Кроме указанных видов, на гарях в первые годы после пожара возобновляются семенным путём следующие виды (табл. 4.6), обычно отсутствующие в лесных сообществах: *Juncus*

conglomeratus, *Erigeron canadensis*, *Juncus effusus*, *Potentilla erecta*, *Carex cinerea*, *Juncus filiformis*, *Cirsium palustre*, *Cirsium heterophyllum*, *Carex nigra*, *Ranunculus repens*, *Veronica officinalis*, *Veronica chamaedrys*, *Angelica sylvestris*, *Galeopsis bifida*, *Galeopsis speciosum.*, *Galeopsis tetrahit*, *Trollius europaeus*, *Luzula multiflora*, *Carex pallescens*, *Fragaria vesca*, *Hieracium umbellatum*, *Carex echinata*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Stellaria graminea*, *Agrostis tenuis*, *Taraxacum officinale*, *Juncus bufonius*, *Tussilago farfara*, *Carex leporina*, *Epilobium palustre*, *Epilobium montanum*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Carex flava*, *Rumex acetosella*, *Trifolium hybridum*.

Таблица 4.6

Постоянство и проективное покрытие видов на горях и в молодняках, возникших на горях, на дренированных суглинках и двучленных наносах в Ленинградской обл.

Виды и показатели	Цикл					
	<i>Myrtillosa</i>		<i>Oxalidosa</i>		<i>Nemoriherbosa</i>	
1	2	3	4	5	6	7
Количество пробных площадей	13	14	11	14	12	10
Давность пожара	3-10	15-20	3-10	15-20	3-10	15-20
Мощность A_0	0,2±0,1	2,2±0,2	0,1±0,1	1,4±0,2	0,0±0,1	0,6±0,2
Мощность $A_1+A_1A_2$	3,3±0,6	3,4±0,9	6,8±0,8	7,4±0,9	13,3±0,6	12,0±2,5
Мощность A_2	8,2±1,1	7,6±1,2	4,6±0,1	4,2±0,2	3,3±1,1	3,8±2,2
Среднее количество видов	29	29	32	30	29	31
Древесный ярус, %	23	72	26	68	20	69
<i>Betula pendula</i>	4.4	4.6	4.4	4.6	4.3	5.5
<i>Betula pubescens</i>	4.4	4.6	4.4	4.5	4.4	5.6
<i>Populus tremula</i>	4.4	4.6	4.4	4.7	4.4	5.7
<i>Alnus incana</i>	3.4	3.4	4.4	2.4	5.5	2.4
<i>Pinus sylvestris</i>	3.4	3.4	1.3	2.3		1.3
<i>Picea abies</i>	1.3	3.4		2.4		1.3
Подлесок, %	15	25	15	20	13	21
<i>Salix caprea</i>	5.4	5.5	5.4	5.5	5.4	5.5
<i>Sorbus aucuparia</i>	5.4	5.5	5.4	5.5	5.5	5.5
<i>Salix cinerea</i>	3.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4
<i>Salix aurita</i>	2.3	1.2	1.2			
<i>Salix phylicifolia</i>	1.3		1.3			
<i>Padus avium</i>	3.4	2.4	4.4	2.4	4.4	4.5
<i>Frangula alnus</i>	1.3	3.4	1.3	3.3	1.3	4.3
Травяно-кустарничковый ярус, %	57	27	69	24	63	28
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5.7	5.5	5.7	5.5	5.7	15
<i>Calamagrostis epigeios</i>	4.5	3.4	4.5	3.4	4.3	1.3
<i>Avenella flexuosa</i>	4.4	5.5	3.3	3.2	1.2	1.2
<i>Chamerion angustifolium</i>	5.5	5.3	5.5	5.3	5.5	5.3
<i>Rubus idaeus</i>	3.3	5.2	4.4	5.2	5.4	5.3
<i>Luzula pilosa</i>	3.3	5.2	3.4	5.2	3.3	5.3
<i>Rubus saxatilis</i>	3.4	4.2	3.3	4.2	3.5	4.3

Таблица 4.6 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Solidago virgaurea</i>	3.3	5.2	3.3	5.2	3.3	5.3
<i>Milium effusum</i>	1.2	1.1	1.2	1.1	1.2	1.2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1.2	1.1	1.2	1.1	1.2	1.2
<i>Convallaria majalis</i>	1.2	2.2	1.2	2.2	5.3	5.3
<i>Pteridium aquilinum</i>	3.2	3.2	3.2	3.2	3.3	3.2
<i>Equisetum sylvaticum</i>	3.2	3.2	3.2	3.2	1.2	1.2
<i>Aegopodium podagraria</i>			3.2	3.2	5.3	5.4
<i>Agrostis tenuis</i>	2.2	1.1	1.2		3.3	1.2
<i>Angelica sylvestris</i>	3.2	1.1	2.2		5.3	5.3
<i>Antriscus sylvestris</i>			1.2	1.1	5.3	5.3
<i>Geum urbanum</i>			1.2		5.3	5.3
<i>Urtica dioica</i>			2.2	4.2	4.3	4.3
<i>Dactylis glomerata</i>					3.3	2.2
<i>Carex cinerea</i>	2.2		2.2		1.2	
<i>Carex echinata</i>	1.2		3.2			
<i>Carex flava</i>	1.2		2.2	1.1		
<i>Carex leporina</i>	3.2	1.1	1.2			
<i>Carex nigra</i>	3.2		1.2			
<i>Carex pallescens</i>	3.2		2.2		1.2	
<i>Cirsium heterophyllum</i>		1.1	3.2	1.1	2.2	1.2
<i>Cirsium arvense</i>			3.2		5.3	3.2
<i>Cirsium palustre</i>	3.2		3.2		1.2	
<i>Epilobium montanum</i>	4.3	1.1	3.2	1.1	1.2	
<i>Epilobium palustre</i>	4.3	1.1	4.2		1.2	
<i>Erigeron canadensis</i>	2.2		3.2		1.2	
<i>Fragaria vesca</i>	1.2		4.2		4.3	5.3
<i>Galeopsis bifida</i>	1.2		3.2		5.3	3.2
<i>Galeopsis speciosum.</i>			2.2		5.3	1.2
<i>Galeopsis tetrahit</i>		1.1	1.2		2.2	1.2
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	1.2		3.2		1.2	
<i>Hieracium murorum</i>	1.2	1.1	1.2			
<i>Hieracium umbellatum</i>	2.2	1.1	1.2		1.2	
<i>Juncus bufonius</i>	3.2		2.2			
<i>Juncus conglomeratus</i>	3.2	1.1	3.2			
<i>Juncus effusus</i>	3.2	1.1	3.2	1.1		
<i>Juncus filiformis</i>	1.2					1.2
<i>Luzula multiflora</i>	2.2	1.1	3.2	1.1	2.2	1.2
<i>Plantago major</i>	2.2	1.1	2.2		3.3	0
<i>Poa annua</i>		1.1	3.2	1.1	4.3	3.2
<i>Potentilla erecta</i>	3.2		2.2			0
<i>Ranunculus repens</i>		1.1	3.2			
<i>Rumex acetosella</i>	4.3		2.2		1.2	0
<i>Stellaria graminea</i>	3.2		4.2	4.2	3.3	3.2
<i>Taraxacum officinale</i>	1.2		4.2	1.1	3.3	2.2
<i>Trifolium hybridum</i>		1.1	1.2	1.1	3.3	0
<i>Trollius europaeus</i>			3.2	1.1	4.3	
<i>Tussilago farfara</i>	3.2		3.2	1.1	1.2	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	1.2	1.1	3.2	1.1	3.3	4.3

Таблица 4.6 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Veronica officinalis</i>			4.2	4.2	5.3	5.3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1.2	3.2		1.1		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1.2	4.2		2.2		
<i>Melampyrum pratense</i>	1.2	3.2		1.1		1.2
<i>Maianthemum bifolium</i>		2.2		3.2		2.2
<i>Trientalis europaea</i>		2.2		4.2		3.2
<i>Oxalis acetosella</i>		2.2		3.2		1.2
<i>Melica nutans</i>		1.1	3.2	4.2	4.3	5.3
<i>Paris quadrifolia</i>				1.1		3.2
<i>Viola riviniana</i>				3.2		4.3
<i>Carex digitata</i>				1.1		3.2
<i>Pyrola rotundifolia</i>				1.1		2.2
<i>Athyrium filix-femina</i>		1.1		1.1		1.2
<i>Dryopteris expansa</i>		1.1		2.2		1.2
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		1.1		1.1		1.2
<i>Pulmonaria obscura</i>						2.2
<i>Stellaria holostea</i>				1.1		4.3
<i>Actaea spicata</i>						2.2
<i>Lathyrus vernus</i>				1.1	1.2	5.3
<i>Ranunculus cassubicus</i>						2.2
Мохово-лишайниковый ярус, %	23	5	20	4	5	2
<i>Marchantia polymorpha</i>	3.4	1.2	3.4			
<i>Funaria hygrometrica</i>	4.4	1.2	3.4		3.3	
<i>Ceratodon purpureus</i>	3.4	1.2	2.3		2.3	
<i>Leptobryum pyriforme</i>	1.3	1.2				
<i>Pohlia nutans</i>	3.4	2.2	4.4	2.2	3.3	
<i>Bryum</i> sp. sp.	1.3	1.2	2.3	5.3	3.3	4.3
<i>Polytrichum commune</i>	5.5	4.3	3.5	3.2	1.2	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	5.4	4.3	1.3	1.2	1.2	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>		2.2				
<i>Pleurozium schreberi</i>		5.3		5.3		
<i>Hylocomium splendens</i>		1.2		1.2		
<i>Dicranum</i> sp. sp.		3.2		2.2		
<i>Plagiochila asplenioides</i>				2.2		
<i>Plagiomnium medium</i>				2.2		
<i>Brachythecium</i> sp. sp.		5.3		5.3		5.3

При давности пожара 15–20 лет, при наличии источников семян древесных растений, формируются сомкнутые молодняки и наблюдается частичное восстановление видового состава растений нижних ярусов, свойственного коренным лесам (табл. 4.6). Дальнейшая сукцессия практически не отличается от рядов, наблюдаемых после рубок, рассмотренных в разделе 4.4 настоящей главы. Среднее количество видов в ходе сукцессии за первые три года резко увеличивается, но в дальнейшем меняется незначительно, за счет выпадения видов начальной стадии сукцессии и восстановления семенным путём видов, свойственных коренным лесам (табл. 4.6).

Наиболее быстрыми темпами накопление подстилки идёт в лесах черничного цикла (табл. 4.6), однако её мощность через 15–20 лет после пожара составляет всего около 30 % мощности подстилки в условно коренных ельниках, приведённой в таблице 4.1.

4.4. Динамика растительности на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах после сплошных рубок

4.4.1. Динамика растительности после сплошных рубок северотаежных ельников, сосняков, березняков чернично-вороничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах

Живой напочвенный покров на вырубках и в молодняках чаще всего луговиковый или кустарничково-зеленомошный, а в случае огневой очистки лесосек – кипрейный. После рубки ельников обычно формируются двухъярусные березняки и осинники с елью, при сохранении подроста – еловые молодняки с примесью березы и осины. После рубки сосняков с оставлением семенников формируются лиственнично-сосновые древостои с примесью ели. Во влажных вариантах в первые 3–15 лет возможно временное увеличение проективного покрытия сфагнов и *Polytrichum commune*.

4.4.2. Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, сосняков, березняков черничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах

Динамику растительности после сплошных рубок лесов черничного цикла в южнотаежной подзоне наблюдали на 4-х постоянных ПП в течение 21–23 года (табл. 4.7). Данные наблюдений на постоянных пробных площадях приведены в таблицах 4.7–4.9).

Таблица 4.7

Характеристика постоянных ПП черничного цикла

№ ПП Площадь, га	Год и месяц рубки	Таксационные показатели древостоя до рубки				Площадь минерализации поверхности почвы после рубки, %
		Ярус, состав, возраст, лет	Относительная полнота	Запас, м ³ /га	Класс бонитета	
<u>745</u> 0,054	<u>1978</u> 11	I 7Е (100+140) 2Б 1Ос (90) II 10Е (90-95)	0,54 0,11	290 15	2	0
<u>747</u> 0,066	<u>1978</u> 5	I 6Е(120+160) 3Ос 1С+Б (55) II 10Е (55)	0,6 0,10	270 10	3	0
<u>811</u> 0,15	<u>1981</u> 10	I 10Б+С (100) II 10Е (95)	0,780, 47	420 185	1а	45
<u>812</u> 0,12	<u>1981</u> 10	I 8Б 2С (100) II 10Е (95)	0,75 0,32	370 120	1а	20
<u>859</u> 0,09	<u>1983</u> 10	I 6Ос 2Б (50) 2Е (65-85) II 10Е (45)	0,59 0,2	270 35	1а	45

Проективное покрытие растений на постоянных ПП 745, 747 в разные годы наблюдений, %

Ярусы и виды	ПП 745				ПП 747			
	Время после рубки, лет							
	0	6	14	23	0,2	6	14	23
	1978	1984	1992	2001	1978	1984	1992	2001
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Древесный ярус	65	21	35	70	+	44	57	61
<i>Pinus sylvestris</i>	-	+	+	0,2	-	-	-	0,1
<i>Picea abies</i>	49	1,8	6,3	17	+	9,1	15,3	25
<i>Betula pubescens</i>	11	7,7	11,1	12,7	+	4	3,2	3,4
<i>Populus tremula</i>	5	10,5	16,3	36,7	-	29,3	36	29,3
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	1,1	1,6	3,3	5	2	2,7	3,1
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1
Травяно-кустарничковый ярус	28,3	51,5	43,8	35,0	10,1	40,8	31,9	10,5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	11,8	0,1	0,2	0,2	2,5	1,3	3,4	2,8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3,5	1,1	2,3	4,9	0,3	1	2,5	1,1
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,7	0,2	1,6	0,5	0,2	1,1	2,3	0,6
<i>Trientalis europaea</i>	0,3	0,2	1,7	0,7	0,3	0,4	2	0,6
<i>Rubus saxatilis</i>	0,2	0,5	1,5	2,4	0,1	1	0,9	0,8
<i>Luzula pilosa</i>	0,4	1,7	1,7	0,3	0,4	1,3	1,3	0,4
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,7	0,8	1,2	2,2	0,2	0,6	1,4	1,1
<i>Oxalis acetosella</i>	2,2	+	+	0,2				
<i>Linnaea borealis</i>	0,7	0,3	0,3	0,1				
<i>Orthila secunda</i>	+				+	0,1	0,1	0,1
<i>Avenella flexuosa</i>	4,6	28,9	18,1	12,1	0,4	6,1	5,1	0,1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2,6	13,6	10,1	11,7	4,2	22,3	11,4	2,9
<i>Solidago virgaurea</i>	0,1	0,4	0,9	0,9	(+)	(+)	(+)	+
<i>Melampyrum pratense</i>	0,5	0,8	4,9	0,2	0,1	0,2	0,9	+
<i>Convallaria majalis</i>		+	0,2	0,1				
<i>Deschampsia cespitosa</i>	+	0,2	0,2	0,2		0,6	0,6	0,1
<i>Rubus idaeus</i>		0,1			0,1	0,3	0,2	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,2	0,3	0,3	0,3	(+)	+	0,2	0,3
<i>Lycopodium annotinum</i>			+	+	0,3	1	0,8	0,2
<i>Pteridium aquilinum</i>		0,1	2,1			0,2	0,1	
<i>Melampyrum sylvaticum</i>				0,1				+
<i>Melampyrum nemorosum</i>					1	0,9	0,4	
<i>Anemone nemorosa</i>		+	0,2				0,4	
<i>Fragaria vesca</i>					0,1	0,1	0,2	0,1
<i>Angelica sylvestris</i>			0,1	0,2	(+)	0,6	0,9	+
<i>Chamerion angustifolium</i>		5,3	1,9	0,1	0,1	3,2	0,2	
<i>Potentilla erecta</i>					(+)	0,1	0,1	
<i>Calamagrostis epigeios</i>						0,4	0,1	
<i>Carex cinerea</i>		+	(+)		(+)	+	+	
<i>Carex pallescens</i>					+		0,1	
<i>Rumex acetosella</i>					(+)	+		

Таблица 4.8 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Juncus effusus</i>		(+)	(+)	+		+	+	
<i>Viola riviniana</i>			(+)		0,1	0,3	+	+
<i>Veronica officinalis</i>					(+)	+	(+)	
<i>Veronica chamaedrys</i>						(+)	(+)	
<i>Galeopsis</i> sp.					0,1	+		
<i>Hypericum maculatum</i>						+	(+)	
<i>Agrostis tenuis</i>			+	+		0,1	0,1	+
Мохово-лишайниковый ярус	25,3	2,9	6,9	8,5	6,8	4,6	10,5	4,7
<i>Pleurozium schreberi</i>	10,8	<u>1,1</u>	<u>4</u>	<u>2,7</u>	<u>5,5</u>	<u>1,2</u>	<u>1,2</u>	<u>1,5</u>
<i>Hylocomium splendens</i>	<u>11,5</u>	0,3	0,3	2,4	(+)	+	0,1	0,2
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	0,8	0,2	+		0,2	0,3	0,9	0,3
<i>Dicranum polysetum</i>	(+)	0,1	0,2	0,1		0,6	0,5	0,4
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,6	+	0,1	+				
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	0,5	0,6	1,2	2,2	0,2	0,5	2,3	0,5
<i>Sphagnum nemoreum</i>	(+)							
<i>Polytrichum commune</i>	(+)	+	(+)		(+)	+	0,1	0,1
<i>Polytrichum juniperinum</i>		+	+			0,1	+	
<i>Aulacomnium palustre</i>						0,1	0,3	
<i>Pohlia nutans</i>	+		+	+	0,1	0,1	(+)	
<i>Atrichum undulatum</i>						+	(+)	
<i>Brachythecium salebrosum</i>			0,1	1,1		+	0,3	
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	0,2	0,6	0,8		0,4	1,1	3,2	1,2
<i>Brachythecium rivulare</i>							0,1	
<i>Brachythecium</i> sp.				+				+
<i>Rhodobryum roseum</i>	0,1	+	+	+	+	0,1	0,1	0,3
<i>Sanionia uncinata</i>		+	0,1		0,2	0,1	0,1	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>		+	+	+	0,1	0,3	1,2	0,2
<i>Isoperigium pulchellum</i>	(+)				0,1		(+)	
<i>Cirriphyllum</i> sp. sp.						0,1		
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>							0,1	
<i>Plagiochila asplenioides</i>	0,8							
<i>Ptilidium ciliare</i>	0,1	+						
<i>Plagiothecium</i> sp. sp.			+			+		+
<i>Cladonia</i> sp. sp.			+			+	+	
Количество видов	31	36	42	32	38	56	56	38

Примечание. 0 – наблюдения проводили до рубки древостоя; + – проективное покрытие меньше 0.1%; (+) – значение покрытия тех видов растений, которые не встречены на учётных площадках, но встречены в пределах ПП.

С покрытием менее 0.1% встретились следующие виды: в столбце 3: *Taraxacum officinale*, в столбце 4: *Tritomaria quinqueidentata*, в столбце 6: *Epilobium montanum*, в столбце 7: *Carex leporina*, *Carex echinata*, *Phleum pratense*, *Ditrichum* sp. sp., *Cladonia pyxidata*, *Galium mollugo*, в столбце 8: *Trollius europaeus*, *Anthoxantum odoratum*, *Gentiana pneumonante*, *Moehringia trinervia*, *Climacium dendroides*, в столбце 9: *Carex vaginata*, *Melica nutans*, *Peltigera* sp. sp., *Abietinella abietina*, *Brachythecium campestre*, *Sciuro-hypnum reflexum*.

Проективное покрытие растений на постоянных пробных площадях 811, 812 в разные годы наблюдений, %

Ярусы и виды	ПП 811				ПП 812			
	Время после рубки, лет / год наблюдений							
	0	5	11	20	0	5	11	20
	1981	1986	1992	2001	1981	1986	1992	2001
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Древесный ярус и подлесок	99	6,3	15,7	32,4	9	3,6	7,2	19,9
<i>Pinus sylvestris</i>	2	-	-	-	15	-	-	0,05
<i>Picea abies</i>	47	-	-	-	32	-	-	-
<i>Betula pubescens</i>	78	3,2	5,6	14,2	60	1,2	4	11,55
<i>Populus tremula</i>	-	0,5	0,5	0,8	-	0,5	1,2	2,85
<i>Frangula alnus</i>	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	0,3	0,4	-	1,6	1,4	0,9	1
<i>Salix caprea</i>	-	2,3	9,2	17,4	+	0,1	0,1	0,7
<i>Alnus incana</i>	-	+	+	+	-	+	+	1,25
<i>Malus domestica</i>	-	+	+	-	-	0,4	1,0	2,5
Травяно-кустарничковый ярус	31,9	43,8	45,2	50,4	30,1	55,1	50,4	55,1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3,6	0,3	0,1	+	15	0,2	0,1	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,6	0,6	0,6	1,9	0,8	0,4	1,2	1,7
<i>Maianthemum bifolium</i>	4,4	0,8	0,2	0,3	2,6	0,1	+	+
<i>Trientalis europaea</i>	0,4	1,1	0,6	0,2	0,9	0,6	0,1	+
<i>Rubus saxatilis</i>	3,2	7,6	5,8	3	2,1	2,1	1,6	1,2
<i>Luzula pilosa</i>	0,3	4,4	4,2	0,6	0,3	3	2,5	0,6
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,5	0,2	0,2	1,2	0,3	0,5	0,4	+
<i>Oxalis acetosella</i>	8,5	1,1	+	+	4,3	1,2	+	+
<i>Avenella flexuosa</i>	0,3	12,4	12,3	15,8	0,1	33,6	30,2	33,3
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	4,4	8,1	8,1	9,7	4,2	10,9	5,6	9
<i>Solidago virgaurea</i>	2,1	0,5	0,4	0,1	2	1,6	0,5	
<i>Melampyrum pratense</i>	0,3	0,1	+	0,7	0,5	0,1	+	+
<i>Convallaria majalis</i>	5,2	1	0,8	0,4	(+)			
<i>Lycopodium clavatum</i>				+				+
<i>Deschampsia cespitosa</i>	(+)	1,6	6,7	4		0,1	0,8	3,1
<i>Rubus idaeus</i>		0,2	0,1	+		0,4	+	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	(+)				(+)			
<i>Cirsium heterophyllum</i>	(+)	0,1	0,7	1,4	(+)	+	0,1	0,3
<i>Lycopodium annotinum</i>	(+)		(+)		+			
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	0,1	0,4					
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	+	0,9	1,4	0,2	+	0,4	1,6	1,1
<i>Anemone nemorosa</i>	3,6			+	0,5			
<i>Fragaria vesca</i>	(+)	+	+	+		(+)		
<i>Angelica sylvestris</i>	+		(+)					0,2
<i>Equisetum sylvaticum</i>	(+)	+				+		
<i>Chamerion angustifolium</i>		5,2	4,5	1,9		5,6	6,4	3,1
<i>Potentilla erecta</i>		0,1	0,3	1,5		+	0,1	1,1
<i>Calamagrostis epigeios</i>		2,2	1,6	1,8			(+)	
<i>Hieracium umbellatum</i>	+	0,1	0,3			(+)	0,1	
<i>Hieracium murorum</i>		0,2	0,2			(+)		

Таблица 4.9 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Scorzonera humilis</i>	(+)	(+)	0,2	+	(+)	+	0,1	0,1
<i>Carex cinerea</i>		0,2				+		
<i>Carex pallescens</i>		0,1		+		0,1		
<i>Carex leporina</i>		0,3	0,1		+	0,2	1,6	+
<i>Carex echinata</i>						+	(+)	
<i>Carex nigra</i>		+	0,6	0,1		+		
<i>Juncus effusus</i>		0,6	0,2	+		0,3	0,4	
<i>Juncus filiformis</i>		(+)	+	+		+	+	+
<i>Viola riviniana</i>	+	0,3	0,5	0,2	(+)	+	+	+
<i>Veronica officinalis</i>		0,3	+		(+)	0,3	0,3	
<i>Veronica chamaedrys</i>		0,1	0,1					+
<i>Milium effusum</i>	0,4	0,3	0,2					
<i>Melampyrum nemorosum</i>				0,3				+
<i>Pteridium aquilinum</i>				3,6				
<i>Juncus conglomeratus</i>				0,4				0,1
<i>Hieracium umbellatum</i>				0,8				
<i>Angelica sylvestris</i>				0,2				
<i>Agrostis tenuis</i>		0,3	0,2	0,7		(+)		
<i>Taraxacum officinale</i>		0,1	+	+				
<i>Galium mollugo</i>		(+)	(+)					
<i>Cirsium palustre</i>		0,2	0,2			(+)	0,1	0,1
<i>Ranunculus repens</i>		0,1	+			+	0,1	0,1
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>		0,1				(+)	+	
<i>Luzula multiflora</i>		+	+	+		+	+	+
<i>Lathyrus pratensis</i>		(+)	(+)					
<i>Tussilago farfara</i>		+	(+)					
<i>Scirpus sylvaticus</i>		(+)	(+)	+				
<i>Galeopsis</i> sp. sp.			+				(+)	
Мохово-лишайниковый ярус	2,8	4,9	9,5	4,8	4,6	2,4	7,6	1,7
<i>Pleurozium schreberi</i>	1,4	0,1	0,8	0,9	1,8	0,1	2,4	1,3
<i>Hylocomium splendens</i>	0,6	0,1			0,3	+	+	
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	+	+	0,2		0,1	+	+	
<i>Dicranum polysetum</i>	+	+	+		(+)	+		+
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,5	+	0,1		+	+	+	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>					(+)	+		
<i>Sphagnum girgensohnii</i>				0,1	(+)	0,1	0,2	0,1
<i>Sphagnum</i> sp. sp.		+	+					
<i>Polytrichum commune</i>		1,6	4	3,6	(+)	0,2	0,2	0,3
<i>Polytrichum juniperinum</i>		+	+			0,2	0,3	
<i>Aulacomnium palustre</i>			0,1	+				
<i>Pohlia nutans</i>	(+)	0,6	0,7			0,1	+	
<i>Atrichum undulatum</i>		+	+		(+)	+		
<i>Brachythecium salebrosum</i>		0,1	2,2	+		0,1	1,7	+
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	0,3	2,3	1,1	0,2	2,2	1,4	2,6	+
<i>Brachythecium velutinum</i>		0,1	0,2			0,2	0,1	
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	+	0,1	+		+	+	
<i>Sanionia uncinata</i>	(+)	+	0,1		0,2			

Таблица 4.9 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Mniaceae</i>		+	+	+				
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	(+)	+			(+)	+	+	
<i>Isopterigium pulchellum</i>		+			+	+		
<i>Peltigera</i> sp. sp.		0,1	0,1		(+)		+	
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>		+				+	0,1	
<i>Ptilidium ciliare</i>	(+)				(+)			
<i>Plagiothecium laetum</i>			+				0,1	
Количество видов	46	77	67	50	37	57	52	36

Примечание. 0 – наблюдения проводили до рубки древостоя; + - проективное покрытие меньше 0.1%; (+) – значение покрытия тех видов растений, которые не встречены на учётных площадках, но встречены в пределах ПП;

С покрытием менее 0.1% встретились следующие виды: в столбце 2 – *Athyrium filix-femina*, *Climacium dendroides*, *Dicranum congestum*, *Goodyera repens*, *Orthila secunda*, *Pyrola minor*, *Rhizomnium punctatum*, *Succisa pratensis*, в столбце 3 – *Artemisia vulgaris*, *Carex flava*, *Epilobium montanum*, *Epilobium palustre*, *Hypericum maculatum*, *Juncus buffonius*, *Leucanthemum vulgare*, *Plagiomnium medium*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Trifolium medium*, в столбце 4 – *Cladonia* sp. sp., *Marchantia polymorpha*, *Rhinanthus vernalis*, *Trollius europaeus*, в столбце 5 – *Carex panicea*, *Galium palustre*, *Melica nutans*, в столбце 7 – *Bryum* sp. sp., в столбце 8 – *Cladonia pyxidata*, *Lophozia* sp. sp., в столбце 9 – *Luzula pallescens* (*L. pallidula*).

На вырубках преобладают *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Chamerion angustifolium*. Не отмечено молодняков и вырубков лесов на суглинистых почвах с обильным вереском, орляком, марьянником, встречающихся на вырубках лесов на дренированных песках.

Видовой состав и проективное покрытие видов производных сосняков и лиственных насаждений разного возраста приведено в таблице 4.10.

По данным лесоустройства Ленинградской обл., после рубок сосняков без сохранения подроста ели сосной возобновляется только около 10 % вырубков, остальные – березой. После рубок ельников доля еловых молодняков составляет 40 % в случае рубок как с сохранением, так и без сохранения подроста. При содействии естественному возобновлению доля вырубков сосняков черничных, возобновившихся сосной, возрастает до 0,8. Ель преобладает на 80 % вырубков ельников, проведенных с сохранением подроста, и на 20 % вырубков березняков и осинников.

В первые 10 лет проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает наибольшей величины (70–80 %), проективное покрытие мохово-лишайникового яруса снижается до 5–10 %, а сомкнутость древесного яруса достигает 40–60 %. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают те же виды, что и на вырубках, а также иногда малина, в редком мохово-лишайниковом ярусе – *Pleurozium schreberi*, *Brachytecium* sp.sp. Характер живого напочвенного покрова практически не отличается в молодняках с преобладанием ели и лиственных пород. Роль растений еловых лесов (черники, кислицы, лесных мхов и др.) уменьшается после рубки,

увеличивается постоянство и проективное покрытие некоторых видов мхов (*Polytrichum*, *Aulacomnium palustre*), а также напочвенных лишайников. Во влажных вариантах наблюдается временное увеличение покрытия сфагновых мхов в первые 3–6 лет после рубки. При смыкании полога молодняков постоянство и покрытие сфагнов уменьшается.

Через 10–20 лет начинают проявляться различия в средообразующем влиянии ели и лиственных пород. В ельниках среди доминантов отмечены черника, дикран, плевроций, а в березняках и осинниках – вейники, луговик, костяника, иван–чай, малина, *Pleurozium schreberi*, *Brachytecium* sp.sp., *Dicranum* sp. sp.

В возрасте около 20 лет полнота повышается до 0,7, и проективное покрытие травяно–кустарничкового яруса снижается до 25–35 %, доминируют луговик, вейник лесной, черника. В возрасте 30–40 лет в ельниках отмечено минимальное покрытие травяно–кустарничкового яруса (около 10%), что связано с их максимальной сомкнутостью в этом возрасте. В травяно–кустарничковом ярусе доминирует черника, в моховом ярусе – *Pleurozium schreberi*, его проективное покрытие около 30–40 %. По мере взросления древостоя и уменьшения его относительной полноты, проективное покрытие травяно–кустарничкового яруса увеличивается до 15–25 %, преобладают черника, луговик, реже майник. Покрытие мохово–лишайникового яруса к возрасту 100–130 лет увеличивается до 60–80 %. В березняках и осинниках старше 10 лет проективное покрытие травяно–кустарничкового яруса уменьшается, в отличие от ельников, плавно (без минимума в 30–40 лет) до 25–35 % к 75–100 годам. Проективное покрытие мохово–лишайникового яруса, состоящего из *Pleurozium schreberi*, к этому возрасту увеличивается до 10–20 %. В сосновых лесах, возникших на вырубках, характер сукцессии несколько отличается как от вырубков, возобновившихся как елью, так и березой. В сосняках также выражен минимум проективного покрытия в 30–40 лет, но в меньшей степени, чем в ельниках. В отличие от молодняков и вырубков псаммофитно–черничного цикла, в 10–20–летних сосняках черничных на суглинках отсутствует или редко встречается и никогда не преобладает вереск.

Состав видов в сосновых молодняках такой же, как в ельниках и мелколиственных молодняках: характерно постоянное присутствие диагностических видов группы черники–брусники и майника (*Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*), а диагностические виды, отнесенные к другим группам, встречаются нерегулярно. Общее количество видов в 5–50–летних березняках и осинниках на суглинистых почвах увеличивается весьма существенно, по сравнению с исходными ельниками, иногда в 1,5 раза и более (таб. 4.11).

Таблица 4.10

Постоянство (С), сомкнутость крон и проективное покрытие (Р) видов ельников и производных сосняков и лиственных насаждений черничного (на суглинках) типа разного возраста по данным смежных ПП из Ленинградской обл. (по Федорчук и др., 2005).

Ярусы, виды, показатели	Преобладающие породы									
	Береза, Осина				Сосна		Ель			
Количество описаний ПП	32		20		20		20		20	
Время после рубки, лет	10±1		51±3		71±3		110±3		111±2	
Среднее количество видов	41±1,6		33±0		33,6±0,7		37,6±0,8		27,4±0,8	
Показатели	С	Р	С	Р	С	Р	С	Р	С	Р
Древесный ярус		45±6		81±5		84±5		90±4		64±5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Травяно-кустарничковый ярус		65±3,9		35±0,7		23±0,69		29±0,87		34±1,7
Мохово-лишайниковый ярус		10±0,9		20±0,4		13±0,4		44±1,3		49±2,9
<i>Betula pendula</i> a, b	100	19±0,76	100	21±0,84	30	10±3,4	65	3±0,51	75	6±0,9
<i>Betula pubescens</i> a, b	100	5,15±0,618	45	3±0,75	70	3±0,48	50	12±2,76	40	2±0,6
<i>Picea abies</i> a, b	77	7,37±1,621	100	19±0,95	100	34±1,7	100	17±0,68	100	58±5,8
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	37	0,52±0,202	40	1±0,28	75	3±0,42	100	64±3,2	30	1±0,36
<i>Populus tremula</i> a, b	96	20,83±3,749	80	36±4,32	85	38±3,8	100	3±0,12	90	3±0,3
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	38	0,03±0,016	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Acer platanoides</i> a, b	10	0,00±0	10	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Alnus incana</i> a, b	31	0,06±0,039	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	20	0,01±0,005
<i>Populus tremula</i> c	0	0,00±0	0	0,00±0	100	0,00±0	80	0,00±0	35	0,02±0,006
<i>Picea abies</i> c	0	0,00±0	0	0,00±0	100	1±0,05	80	7±0,84	80	3±0,39
<i>Betula pubescens</i> c	0	0,00±0	0	0,00±0	20	0,00±0	40	0,00±0	0	0,00±0
<i>Betula pendula</i> c	0	0,00±0	0	0,00±0	20	0,3±0,138	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Alnus incana</i> c	0	0,00±0	0	0,00±0	25	0,00±0	45	0,00±0	15	0,01±0,005
<i>Corylus avellana</i>	20	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Frangula alnus</i>	47	0,08±0,025	65	0,1±0,017	45	0,00±0	55	0,00±0	15	0,01±0,006

Таблица 4.10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Juniperus communis</i>	40	0,1±0,028	30	0,1±0,035	0	0,00±0	65	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Lonicera xylosteum</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Malus sylvestris</i>	15	0,00±0	10	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Ribes spicatum</i>	10	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,01±0,006
<i>Rosa acicularis</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	30	0,02±0,007
<i>Salix aurita</i>	15	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Salix caprea</i>	23	2,29±1,444	0	0,00±0	40	0,00±0	20	0,00±0	15	0,01±0,005
<i>Salix cinerea</i>	15	0,00±0	5	0,00±0	0	0,00±0	50	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Sorbus aucuparia</i>	96	1,88±0,263	100	2±0,08	100	1±0,05	100	1±0,03	100	1±0,06
<i>Malus domestica</i>	38	0,31±0,2	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Avenella flexuosa</i>	100	12,02±1,562	100	0,00±0	100	0,00±0	100	1±0,04	90	0,03±0,003
<i>Huperzia selago</i>	10	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Melampyrum pratense</i>	95	1,32±0,447	100	1±0,03	85	1±0,11	100	1±0,05	65	1±0,19
<i>Vaccinium myrtillus</i>	100	3,93±0,826	100	15±0,6	100	7±0,35	100	17±0,68	90	18±1,8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	100	3,25±0,423	100	2±0,1	100	3±0,15	100	3±0,12	90	3±0,3
<i>Dryopteris carthusiana</i>	83	1,39±0,277	70	0,1±0,016	95	1±0,07	55	1±0,21	75	1±0,15
<i>Fragaria vesca</i>	100	5±0,2	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Linnaea borealis</i>	34	0,53±0,221	35	0,00±0	0	0,00±0	70	1±0,15	65	1±0,19
<i>Luzula pilosa</i>	90	4,86±0,826	100	0,2±0,01	80	1±0,12	100	0,00±0	75	1±0,15
<i>Lycopodium clavatum</i>	28	0,05±0,026	45	0,1±0,026	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Maianthemum bifolium</i>	100	1,81±0,307	100	3±0,12	100	3±0,12	100	3±0,12	90	7±0,7
<i>Oxalis acetosella</i>	85	1,11±0,321	100	3±0,12	80	3±0,36	100	0,00±0	95	3±0,27
<i>Pteridium aquilinum</i>	57	0,3±0,119	60	0,1±0,019	20	0,3±0,135	60	1±0,19	5	0,01±0,01
<i>Rubus saxatilis</i>	80	3,1±0,712	85	3±0,3	85	3±0,3	100	3±0,15	90	1±0,1
<i>Solidago virgaurea</i>	96	3,71±0,668	100	4±0,2	100	1±0,03	100	1±0,05	90	1±0,11
<i>Trientalis europaea</i>	100	1,83±0,274	100	1±0,04	100	1±0,04	100	1±0,04	80	1±0,13

Таблица 4.10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	100	17,91±1,612	100	3±0,12	100	3±0,12	100	3±0,15	90	3±0,33
<i>Convallaria majalis</i>	68	1,1±0,307	100	1±0,03	35	0,5±0,155	50	1±0,23	5	0,11±0,107
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	0,00±0	10	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	20	0,5±0,267	45	0,1±0,026	55	0,00±0	30	0,00±0	40	0,02±0,006
<i>Fragaria vesca</i>	62	0,05±0,017	90	2±0,16	40	0,00±0	40	1±0,28	15	0,01±0,006
<i>Goodyera repens</i>	5	0,00±0	10	0,00±0	0	0,00±0	70	0,00±0	40	0,02±0,006
<i>Lycopodium annotinum</i>	40	0,09±0,041	60	0,00±0	55	0,00±0	25	0,00±0	60	0,02±0,004
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	66	1,22±0,318	60	0,3±0,057	100	0,00±0	90	0,00±0	80	1±0,14
<i>Orthilia secunda</i>	30	0,1±0,035	100	1±0,05	75	0,00±0	65	0,00±0	65	1±0,18
<i>Platanthera bifolia</i>	40	0,1±0,028	5	0,00±0	0	0,00±0	55	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Orthilia secunda</i>	31	0,03±0,012	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex digitata</i>	30	0,00±0	40	0,00±0	0	0,00±0	20	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Melica nutans</i>	18	0,00±0,002	25	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,01±0,006
<i>Milium effusum</i>	18	0,52±0,296	10	0,00±0	0	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0
<i>Paris quadrifolia</i>	45	0,1±0,026	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,01±0,006
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	25	0,3±0,12	0	0,00±0
<i>Veronica chamaedrys</i>	42	0,01±0,004	10	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Veronica officinalis</i>	47	0,04±0,014	65	0,1±0,017	0	0,00±0	50	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Viola riviniana</i>	70	0,07±0,017	25	0,00±0	65	0,00±0	80	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Anemone nemorosa</i>	26	0,13±0,067	15	0,1±0,055	70	1±0,16	0	0,00±0	35	1±0,32
<i>Circaea alpina</i>	35	0,1±0,031	35	0,1±0,031	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,01±0,005
<i>Cirsium heterophyllum</i>	73	3,1±0,9	100	0,1±0,004	50	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Crepis paludosa</i>	10	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Deschampsia cespitosa</i>	96	0,8±0,176	100	0,1±0,004	20	0,00±0	25	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Dryopteris expansa</i>	60	0,2±0,038	65	0,00±0	25	0,00±0	50	0,00±0	25	0,4±0,156

Таблица 4.10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	62	0,26±0,062	55	0,4±0,084	75	1±0,14	40	0,00±0	50	1±0,25
<i>Lysimachia vulgaris</i>	20	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Rubus idaeus</i>	85	2,56±0,435	60	0,3±0,057	0	0,00±0	25	0,00±0	30	0,02±0,007
<i>Phegopteris connectilis</i>	15	0,00±0	35	0,1±0,031	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Athyrium filix-femina</i>	30	0,00±0	25	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0	30	0,02±0,007
<i>Ranunculus repens</i>	38	0,03±0,012	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Galium palustre</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Scirpus sylvaticus</i>	23	0,01±0,006	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Trollius europaeus</i>	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Pyrola media</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0
<i>Pyrola minor</i>	45	0,1±0,025	95	1±0,07	50	0,00±0	20	0,3±0,135	15	0,01±0,005
<i>Geranium sylvaticum</i>	20	0,1±0,046	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Hieracium umbellatum</i>	32	0,05±0,026	10	0,00±0	15	0,00±0	40	0,00±0	0	0,00±0
<i>Prunella vulgaris</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	60	0,00±0	0	0,00±0
<i>Angelica sylvestris</i>	60	2,09±0,669	25	1±0,39	10	0,00±0	25	0,00±0	5	0,09±0,087
<i>Hieracium murorum</i>	12	0,03±0,021	35	0,00±0	0	0,00±0	30	0,00±0	20	0,01±0,005
<i>Potentilla erecta</i>	15	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0	75	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Scorzonera humilis</i>	23	0,04±0,017	0	0,00±0	35	0,00±0	45	0,00±0	15	0,01±0,005
<i>Chamerion angustifolium</i>	96	3,94±0,552	40	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Calamagrostis epigeios</i>	46	0,47±0,227	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Luzula multiflora</i>	46	0,02±0,007	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Moneses uniflora</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Trifolium medium</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Anthoxantum odoratum</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex cinerea</i>	54	0,04±0,015	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex globularis</i>	60	0,1±0,019	40	0,1±0,028	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0

Таблица 4.10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Carex vaginata</i>	14	0,00±0,001	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Cirsium palustre</i>	38	0,05±0,021	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex pallescens</i>	38	0,03±0,012	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex sp. sp.</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	30	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex echinata</i>	23	0,01±0,006	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex flava</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex leporina</i>	46	0,18±0,122	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex nigra</i>	31	0,06±0,046	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Carex panicea</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Juncus filiformis</i>	51	0,06±0,016	35	0,1±0,031	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Listera cordata</i>	30	0,00±0	10	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Viola palustris</i>	35	0,1±0,031	40	0,1±0,028	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,01±0,006
<i>Juncus buffonius</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Juncus conglomeratus</i>	15	0,04±0,031	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Juncus effusus</i>	77	0,14±0,051	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Moehringia trinervia</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Gentiana pneumonante</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	23	0,02±0,009	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Luzula pallescens (pallidula)</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Potentilla erecta</i>	69	0,26±0,131	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Rhinanthus vernalis</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Lathyrus pratensis</i>	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Galium mollugo</i>	23	0,01±0,006	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Hypericum maculatum</i>	23	0,01±0,006	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Melampyrum nemorosum</i>	19	0,1±0,072	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Taraxacum officinale</i>	31	0,02±0,009	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0

Таблица 4.10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Tussilago farfara</i>	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Agrostis tenuis</i>	69	0,12±0,054	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Phleum pratense</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Epilobium montanum</i>	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Plantago major</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Poa annua</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Galeopsis sp. sp.</i>	31	0,02±0,009	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Artemisia vulgaris</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Epilobium palustre</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Rumex acetosella</i>	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Dicranum polysetum</i>	89	0,23±0,046	100	1±0,04	90	0,00±0	100	3±0,15	95	3±0,21
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	89	0,24±0,052	100	1±0,04	100	3±0,12	100	3±0,12	95	3±0,27
<i>Hylocomium splendens</i>	64	0,64±0,281	100	7±0,28	100	3±0,12	100	17±0,68	100	18±1,26
<i>Pleurozium schreberi</i>	100	2,38±0,357	100	6±0,3	100	3±0,15	100	18±0,9	90	17±1,7
<i>Plagiochila asplenioides</i>	60	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0	55	0,00±0	15	0,23±0,124
<i>Rhodobryum roseum</i>	66	0,04±0,01	15	0,00±0	20	0,00±0	45	0,00±0	15	0,25±0,145
<i>Dicranum congestum</i>	20	0,00±0	30	0,00±0	40	0,00±0	75	0,00±0	25	0,01±0,004
<i>Ptilidium ciliare</i>	54	0,15±0,081	100	0,3±0,012	90	1±0,09	85	0,00±0	55	0,02±0,004
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	14	0,00±0,001	30	0,1±0,035	30	0,00±0	45	1±0,25	40	1±0,29
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	60	0,52±0,124	100	2±0,08	100	1±0,04	50	1±0,23	95	3±0,24
<i>Plagiothecium sp. sp.</i>	24	0,01±0,006	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	36	0,03±0,017	25	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Polytrichum commune</i>	84	0,9±0,287	70	0,00±0	70	1±0,15	80	1±0,12	50	0,02±0,005
<i>Sphagnum angustifolium</i>	0	0,00±0	10	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	85	3,81±0,876	85	2±0,2	90	1±0,09	65	0,00±0	75	3±0,48

Таблица 4.10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Sphagnum magellanicum</i>	20	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Sphagnum nemoreum</i>	10	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	20	0,01±0,005
<i>Sphagnum squarrosum</i>	35	0,1±0,031	50	0,1±0,023	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Sphagnum wulfianum</i>	15	0,00±0	35	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Aulacomnium palustre</i>	18	0,02±0,016	15	0,00±0	0	0,00±0	20	0,00±0	10	0,01±0,007
<i>Sphagnum</i> sp. sp.	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	54	0,63±0,244	10	0,1±0,067	30	0,4±0,136	40	0,00±0	20	0,33±0,155
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	12	0,00±0,001	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Brachythecium salebrosum</i>	49	0,22±0,102	30	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Climacium dendroides</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	35	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Isopterigium pulcherrimum</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Mnium cuspidatum</i>	10	0,00±0	15	0,00±0	50	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Plagiomnium medium</i>	45	0,1±0,026	45	0,1±0,025	20	0,00±0	0	0,00±0	5	0,01±0,01
<i>Rhizomnium punctatum</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	5	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Pohlia nutans</i>	42	0,07±0,035	30	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	20	0,01±0,005
<i>Pohlia</i> sp sp.	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Brachythecium s. l.</i> sp. sp.	13	0,05±0,037	40	1±0,28	0	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0
<i>Drepanocladus</i> sp. sp.	0	0,00±0	0	0,00±0	25	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Mnium s.l.</i> sp. sp.	25	0,00±0	50	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	25	0,02±0,008
<i>Peltigera</i> sp. sp.	31	0,02±0,011	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Atrichum undulatum</i>	38	0,02±0,007	0	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Brachythecium rivulare</i>	8	0,01±0,008	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Brachythecium velutinum</i>	31	0,05±0,022	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Sanionia uncinata</i>	54	0,05±0,017	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	46	0,13±0,092	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Plagiomnium medium</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0

Таблица 4.10 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Mniaceae</i>	54	0,04±0,015	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	31	0,02±0,011	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Brachythecium campestre</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Bryum</i> sp. sp.	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cirriphyllum</i> sp. sp.	8	0,01±0,008	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Ditrichum</i> sp. sp.	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Marschatiophyta</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Isopterigium pulchellum</i>	31	0,02±0,009	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Lophozia</i> sp. sp.	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Marchantia polymorpha</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Abietinella abietina</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	8	0,00±0,004	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Rhytidiadelphus calvescens</i>	25	0,00±0	30	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cetraria islandica</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cladina arbuscula</i>	30	0,00±0	35	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cladina rangiferina</i>	15	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cladonia deformis</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cladonia gracilis</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	30	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cladonia pyxidata</i>	15	0,01±0,005	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,00±0	0	0,00±0
<i>Cladonia</i> sp. sp.	31	0,02±0,007	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Peltigera aptosa</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	20	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0
<i>Peltigera canina</i>	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	0	0,00±0	15	0,01±0,006

Примечание: ± указана погрешность (стандартная ошибка) среднего значения.

Таблица 4.11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Frangula alnus</i>	2,7	3,8	2,2	2,9	2,9	5	-1,7	-1,7
<i>Juniperus communis</i>	2,7	1,6	-1,5	4,4	3,1	2,5	-1,4	-1,4
<i>Lonicera xylosteum</i>	-1,5	-1,5	-1,5	-1,5	-1,4	-1,4	-1,4	-1,4
<i>Malus sylvestris</i>	2,4	1,5	2,2	0	0	0	0	0
<i>Ribes spicatum</i>	-0,5	0	-1,9	-1,9	-1,8	-1,8	-1,8	-1,8
<i>Rosa acicularis</i>	-2,9	-2,9	-2,9	-2,9	-2,8	-2,8	-2,8	-2,8
<i>Salix aurita</i>	2,4	2,6	0	0	0	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0,7	-1,9	1,8	0,4	1,6	-1,9	-1,9	-1,9
<i>Salix cinerea</i>	0,5	-0,6	-1,5	3,1	-1,5	-1,5	-1,5	-1,5
<i>Sorbus aucuparia</i>	-1,2	0	0	0	3,3	10	0	0
<i>Malus domestica</i>	4,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Avenella flexuosa</i>	1,5	1,5	1,5	1,5	7,7	-10	-10	24,2
<i>Huperzia selago</i>	0,7	1,5	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Melampyrum pratense</i>	2,6	3,3	1,5	3,3	0,6	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1,5	1,5	1,5	1,5	-7,1	-1,6	-6	-0,5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1,5	1,5	1,5	1,5	0,5	-3,2	0	0
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,7	-0,4	1,8	-1,4	1,2	-6	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	>44	0	0	0	25	0	0	0
<i>Linnaea borealis</i>	-2,3	-2	-6,1	0,3	-1,6	-5,3	-5,3	0
<i>Luzula pilosa</i>	1,4	2,6	0,4	2,6	4,6	-5,3	0	-6,7
<i>Lycopodium clavatum</i>	2,5	3,3	-1	-1	1,6	3,2	-1	-1
<i>Maianthemum bifolium</i>	1,5	1,5	1,5	1,5	-6,8	-5,6	-5,6	-5,6
<i>Oxalis acetosella</i>	-1,3	1	-1,5	1	-4,5	0	0	-11
<i>Pteridium aquilinum</i>	5,2	4,6	1,5	4,6	2,5	4,2	2,1	5,2
<i>Rubus saxatilis</i>	-1	-0,5	-0,5	1,5	2,9	6,3	6,3	11,1
<i>Solidago virgaurea</i>	0,8	1,5	1,5	1,5	4	13,1	0	0
<i>Trientalis europaea</i>	2,2	2,2	2,2	2,2	2,7	0	0	0
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1,5	1,5	1,5	1,5	9,1	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	6,6	19,5	2,6	3,7	3	8	2,1	3,5
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	1,5	0	0	0	0	0	0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-1,5	0,3	1	-0,7	1,8	3	-3,6	-3,6
<i>Fragaria vesca</i>	4	7,2	1,8	1,8	2,5	12,4	-1,8	3,5
<i>Goodyera repens</i>	-3	-2,3	-3,7	2	-3,6	-3,6	-3,6	-3,6
<i>Lycopodium annotinum</i>	-1,4	0	-0,3	-2,4	1,8	-4,8	-4,8	-4,8
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	-1,1	-1,4	2,2	0,9	0,6	-4,6	-7,1	-7,1
<i>Orthilia secunda</i>	-2,6	3,3	0,7	0	-4,9	0	-5,6	-5,6
<i>Platanthera bifolia</i>	3,5	0	-1	4,1	3	-1	-1	-1
<i>Orthilia secunda</i>	3,8	0	0	0	2,2	0	0	0
<i>Carex digitata</i>	2,6	2,9	-1	1,5	-1	-1	-1	-1
<i>Melica nutans</i>	0,3	0,8	-1,9	-1,9	-1	-1,8	-1,8	-1,8
<i>Milium effusum</i>	2,7	1,5	0	2,2	1,8	0	0	0

Таблица 4.11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Paris quadrifolia</i>	2,5	0	-1,9	-1,9	3,4	-1,8	-1,8	-1,8
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0	0	0	2,6	0	0	0	2,5
<i>Veronica chamaedrys</i>	3,7	0,6	-1	-1	0,3	-1	-1	-1
<i>Veronica officinalis</i>	4,2	5,1	-1	3,7	1,9	4,6	-1	-1
<i>Viola riviniana</i>	6,9	1,8	5,1	7,4	2,8	-1	-1	-1
<i>Anemone nemorosa</i>	-0,7	-1,5	2,4	-3,3	-2,7	-2,8	0	-3,1
<i>Circaea alpina</i>	1,7	1,5	-1,9	-1,9	2,9	2,9	-1,9	-1,9
<i>Cirsium heterophyllum</i>	7,4	19,5	3,7	-1	3,4	8,6	-1	-1
<i>Crepis paludosa</i>	0	0,5	-1,5	-1,5	-1,5	-1,5	-1,5	-1,5
<i>Deschampsia cespitosa</i>	15,2	19,5	1,5	1,8	4,5	8,6	-1	-1
<i>Dryopteris expansa</i>	2,7	2,8	0	1,7	-1,2	-2,6	-2,6	-2,6
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,9	0,3	1,7	-0,6	-2,9	-2,3	0	-4
<i>Lysimachia vulgaris</i>	2,8	1,9	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus idaeus</i>	4,6	2	-2,9	-0,4	5,8	4,9	-2,9	-2,9
<i>Phegopteris connectilis</i>	1,3	2,6	-1	-1	-1	2,8	-1	-1
<i>Athyrium filix-femina</i>	0	-0,4	-0,7	-2,9	-2,8	-2,8	-2,8	-2,8
<i>Ranunculus repens</i>	4,4	0	0	0	2,6	0	0	0
<i>Galium palustre</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Scirpus sylvaticus</i>	3,1	0	0	0	1,9	0	0	0
<i>Trollius europaeus</i>	2,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Pyrola media</i>	0	0	0	2,6	0	0	0	0
<i>Pyrola minor</i>	2,5	8,6	2,5	0,4	3,5	14,1	-1,9	2,1
<i>Geranium sylvaticum</i>	2,8	1,9	0	0	2,2	0	0	0
<i>Hieracium umbellatum</i>	3,9	1,5	1,9	3,7	2	0	0	0
<i>Prunella vulgaris</i>	0	0	0	5,5	0	0	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	5,5	1,8	0,6	1,8	3	2,3	-1	-1
<i>Hieracium murorum</i>	-0,8	1,1	-2,2	0,7	1,2	-2,1	-2,1	-2,1
<i>Potentilla erecta</i>	1,3	1,8	-1	6,5	-1	-1	-1	-1
<i>Scorzonera humilis</i>	0,7	-1,9	1,5	2,2	1,8	-1,9	-1,9	-1,9
<i>Chamerion angustifolium</i>	15,2	2,9	-1	-1	7,1	-1	-1	-1
<i>Calamagrostis epigeios</i>	5,2	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Luzula multiflora</i>	5,2	0	0	0	3,2	0	0	0
<i>Moneses uniflora</i>	0	0	1,9	0	0	0	0	0
<i>Trifolium medium</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Anthoxantum odoratum</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Carex cinerea</i>	6,1	0	0	0	2,6	0	0	0
<i>Carex globularis</i>	6,9	3,7	0	0	5,3	3,6	0	0
<i>Carex vaginata</i>	0,4	0,9	-1,5	-1,5	-1,2	-1,5	-1,5	-1,5
<i>Cirsium palustre</i>	4,4	0	0	0	2,4	0	0	0
<i>Carex pallescens</i>	4,4	0	0	0	2,6	0	0	0
<i>Carex sp. sp.</i>	0	0	2,9	0	0	0	0	0
<i>Carex echinata</i>	3,1	0	0	0	1,9	0	0	0

Таблица 4.11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Carex flava</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Carex leporina</i>	5,2	0	0	0	1,4	0	0	0
<i>Carex nigra</i>	3,8	0	0	0	1,4	0	0	0
<i>Carex panicea</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Juncus filiformis</i>	4,6	2,6	-1	-1	2,8	2,8	-1	-1
<i>Listera cordata</i>	3,7	1,5	0	0	0	0	0	0
<i>Viola palustris</i>	1,7	1,8	-1,9	-1,9	2,9	3,1	-1,8	-1,8
<i>Juncus buffonius</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Juncus conglomeratus</i>	2,4	0	0	0	1,2	0	0	0
<i>Juncus effusus</i>	10,4	0	0	0	2,7	0	0	0
<i>Moehringia trinervia</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Gentiana pneumonante</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	3,1	0	0	0	1,8	0	0	0
<i>Luzula pallescens (L. pallidula)</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Potentilla erecta</i>	8,4	0	0	0	2	0	0	0
<i>Rhinanthus vernalis</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	2,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Galium mollugo</i>	3,1	0	0	0	1,9	0	0	0
<i>Hypericum maculatum</i>	3,1	0	0	0	1,9	0	0	0
<i>Melampyrum nemorosum</i>	2,7	0	0	0	1,4	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	3,8	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Tussilago farfara</i>	2,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Agrostis tenuis</i>	8,4	0	0	0	2,3	0	0	0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phelium pratense</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Epilobium montanum</i>	2,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Plantago major</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Poa annua</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Galeopsis sp. sp.</i>	3,8	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Artemisia vulgaris</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Epilobium palustre</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rumex acetosella</i>	2,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Dicranum polysetum</i>	-0,8	1	-0,6	1	-12,9	-9,4	-14	0
<i>Dicranum scoparium+D. majus</i>	-0,8	1	1	1	-10	-7,3	0	0
<i>Hylocomium splendens</i>	-4,2	0	0	0	-13,4	-8,5	-12	-0,7
<i>Pleurozium schreberi</i>	1,5	1,5	1,5	1,5	-8,4	-6,4	-8,2	0,5
<i>Plagiochila asplenioides</i>	3,8	0,8	-1,9	2,9	-1,9	-1,9	-1,9	-1,9
<i>Rhodobryum roseum</i>	4,4	0	0,4	2,2	-1,5	-1,7	-1,7	-1,7
<i>Dicranum congestum</i>	-0,4	0,4	1	3,7	-2,4	-2,4	-2,4	-2,4
<i>Ptilidium ciliare</i>	-0,1	4	2,7	2,2	1,6	21,9	10,9	-4,5
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-2,1	-0,7	-0,7	0,3	-3,4	-3,1	-3,4	0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	-3,5	1	1	-3,7	-9,2	-4	-8,2	-6

Таблица 4.11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Plagiothecium</i> sp. sp.	3,2	2,2	0	0	1,9	0	0	0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	4,2	2,6	0	0	1,9	0	0	0
<i>Polytrichum commune</i>	2,6	1,3	1,3	2,1	3,1	-4,2	6,5	8,2
<i>Sphagnum angustifolium</i>	0	1,5	0	0	0	0	0	0
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	0,9	0,8	1,3	-0,7	0,8	-1,9	-4,1	-6,3
<i>Sphagnum magellanicum</i>	2,8	2,6	0	0	0	0	0	0
<i>Sphagnum nemoreum</i>	-1	0	-2,2	-2,2	-2,2	-2,2	-2,2	-2,2
<i>Sphagnum squarrosum</i>	3,1	3,7	-1	-1	2,8	3,6	-1	-1
<i>Sphagnum wulfianum</i>	2,4	3,3	0	0	0	0	0	0
<i>Aulacomnium palustre</i>	0,8	0,5	-1,5	0,9	0,6	-1,4	-1,4	-1,4
<i>Sphagnum</i> sp. sp.	2,4	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	2,7	-0,9	0,7	1,4	1	-1,4	0,3	-2,1
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	2,1	2,2	0	0	1,3	0	0	0
<i>Brachythecium salebrosum</i>	4,4	2,2	-1	-1	2,1	-1	-1	-1
<i>Climacium dendroides</i>	1,7	0	3,3	0	1	0	0	0
<i>Isopterigium pulcherrimum</i>	0	0	1,9	0	0	0	0	0
<i>Mnium cuspidatum</i>	1,9	1,9	4,5	0	0	0	0	0
<i>Plagiomnium medium</i>	4	3,3	1,5	-1	3,2	3,4	-1	-1
<i>Rhizomnium punctatum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pohlia nutans</i>	1,8	0,7	-2,2	-2,2	1,7	-2,2	-2,2	-2,2
<i>Pohlia</i> sp. sp.	0	0	1,9	0	0	0	0	0
<i>Brachythecium s.l.</i> sp. sp.	2,2	3,7	0	2,2	1,4	3,6	0	0
<i>Sanionia uncinata</i>	0	0	2,6	0	0	0	0	0
<i>Mniaceae</i>	6,1	1,7	-2,6	-2,6	-2,4	-2,4	-2,4	-2,4
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	5,2	0	0	0	1,5	0	0	0
<i>Plagiomnium medium</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Peltigera</i> sp. sp.	3,8	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Atrichum undulatum</i>	4,4	0	1,9	0	2,7	0	0	0
<i>Brachythecium rivulare</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Brachythecium velutinum</i>	3,8	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Sanionia uncinata</i>	6,1	0	0	0	3,1	0	0	0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	3,8	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Brachythecium campestre</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Bryum</i> sp. sp.	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cirriphyllum</i> sp. sp.	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ditrichum</i> sp. sp.	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Marschatiophyta</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Isopterigium pulchellum</i>	3,8	0	0	0	2,1	0	0	0
<i>Lophozia</i> sp. sp.	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Marchantia polymorpha</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Abietinella abietina</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0

Таблица 4.11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	1,7	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rhytidiadelphus calvescens</i>	3,3	2,9	0	0	0	0	0	0
<i>Cetraria islandica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladina arbuscula</i>	3,7	3,3	0	0	0	0	0	0
<i>Cladina rangiferina</i>	2,4	1,9	0	0	0	0	0	0
<i>Cladonia deformis</i>	0	0	0	1,9	0	0	0	0
<i>Cladonia gracilis</i>	0	0	0	2,9	0	0	0	0
<i>Cladonia pyxidata</i>	2,4	0	0	1,9	1,5	0	0	0
<i>Cladonia</i> sp. sp.	3,8	0	0	0	2,3	0	0	0
<i>Peltigera aphotosa</i>	0	0	2,2	0	0	0	0	0
<i>Peltigera</i> sp. sp.	-1,9	-1,9	-1,9	-1,9	-1,8	-1,8	-1,8	-1,8

Характерно внедрение на вырубку сорных и луговых растений (*Juncus buffonius*, *Juncus conglomeratus*, *Juncus effusus*, *Moehringia trinervia*, *Gentiana pneumonante*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Luzula pallescens* (*L. pallidula*), *Potentilla erecta*, *Rhinanthus vernalis*, *Lathyrus pratensis*, *Galium mollugo*, *Hypericum maculatum*, *Melampyrum nemorosum*, *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*, *Agrostis tenuis*, *Leucanthemum vulgare*, *Phleum pratense*, *Epilobium montanum*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Galeopsis* sp. sp., *Artemisia vulgaris*, *Epilobium palustre*, *Rumex acetosella*). Встречаемость и покрытие этих растений невысокие, и на стадии средне-возрастного леса они, как правило, выпадают из состава сообществ.

Динамика проективного покрытия ярусов и количества видов в ходе сукцессии после рубки лесов черничного цикла на суглинках и двучленных наносах, по данным постоянных пробных площадей, показаны на рисунке 4.3.

Средние ступени увлажнения в ельниках черничных на суглинках колеблются в пределах 72–74, богатства – в пределах 5–6, в мелколиственных лесах соответственно 72–73 и 6–6,5, в сосняках ступени богатства несколько ниже – 4,5–5,5.

Мощность подстилки в лесах, восстанавливающихся после сплошной рубки, существенно уменьшается (рис. 4.6, 4.7), а мощность гумусового горизонта имеет тенденцию к увеличению (рис. 4.6, 4.7). Общие запасы азота в 20-см слое и подстилке уменьшаются, а в гумусовосодержащих горизонтах (A_1 , A_1A_2) увеличиваются (рис. 4.8, 4.9). Это связано с выносом азота на начальных этапах сукцессии со стоком и аккумуляцией азота в растениях, по мере увеличения общей фитомассы фитоценоза, в основном за счет древостоя.

Эти изменения верхних горизонтов почвы, наряду с данными индикации методом Л.Г. Раменского, свидетельствуют об улучшении условий питания растений, но степень такого изменения невелика.

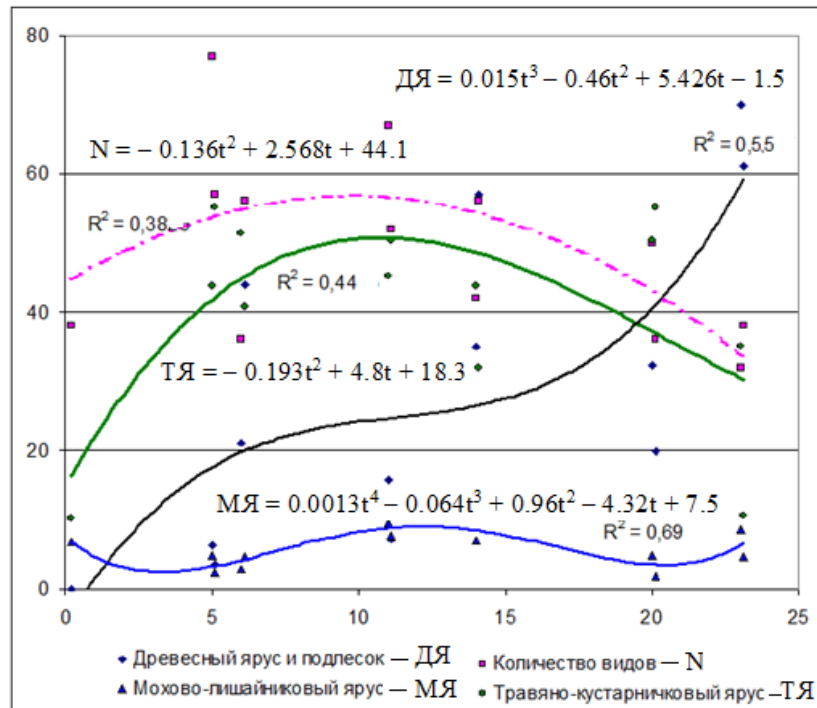


Рис. 4.3. Динамика проективного покрытия ярусов (%) и количества видов в ходе сукцессии на вырубках черничного цикла на суглинках и двучленных наносах по данным постоянных пробных площадей. По оси абсцисс – время после рубки, лет.

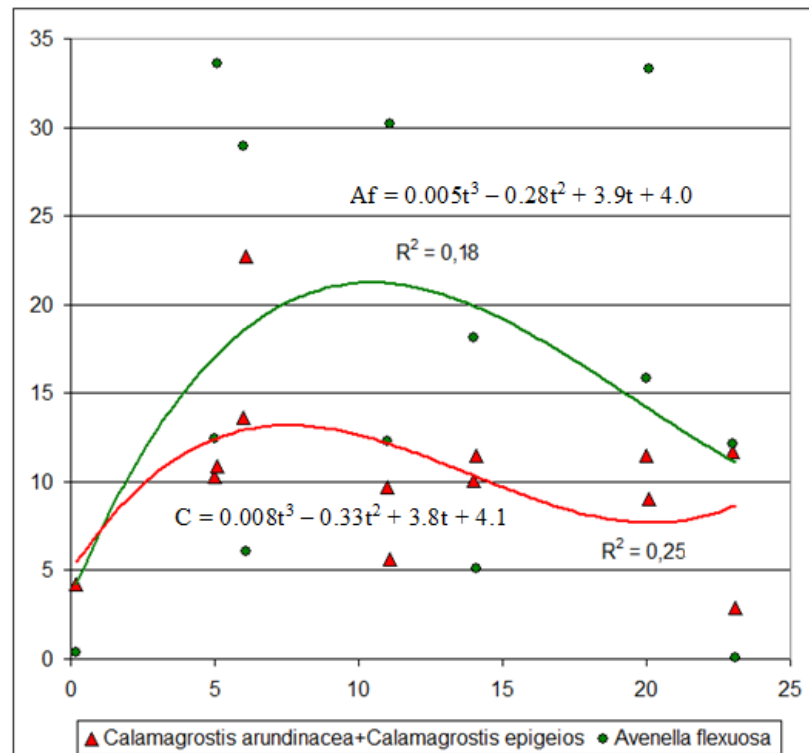


Рис. 4.4. Динамика проективного покрытия вейников и луговика в ходе сукцессии на вырубках черничного цикла на суглинках и двучленных наносах по данным постоянных пробных площадей. По оси абсцисс – время после рубки, лет.

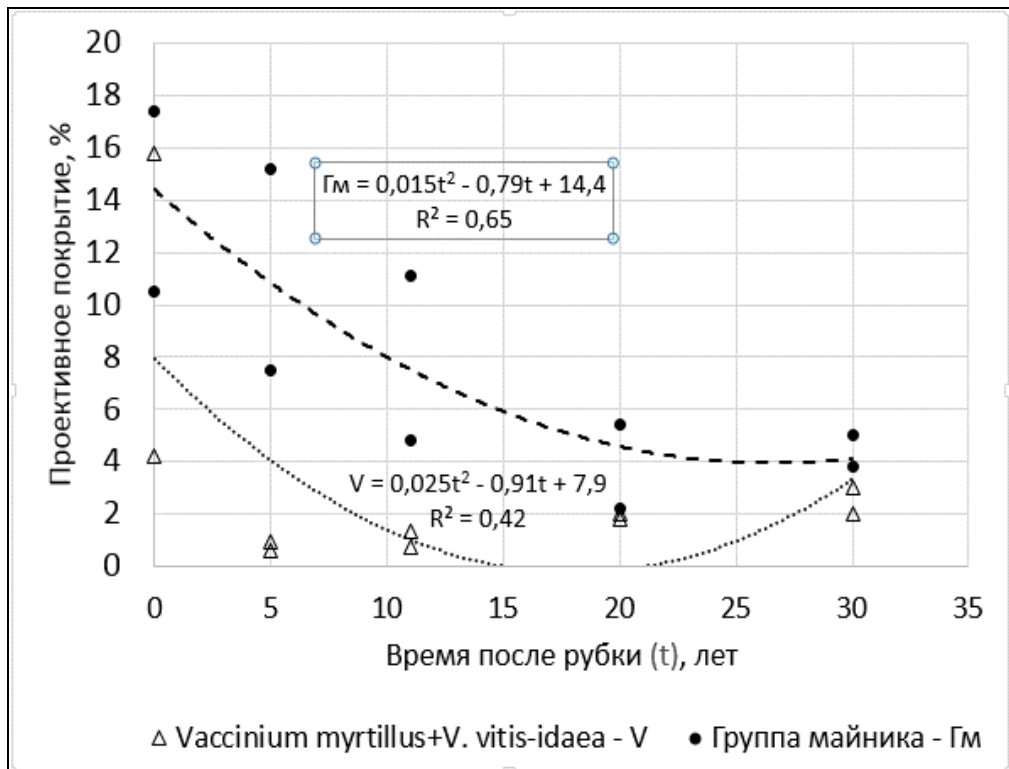


Рис. 4.5. Динамика проективного покрытия (%) черники, брусники, и видов группы майника в ходе сукцессии на вырубках черничного цикла на суглинках и двучленных наносах по данным постоянных пробных площадей.

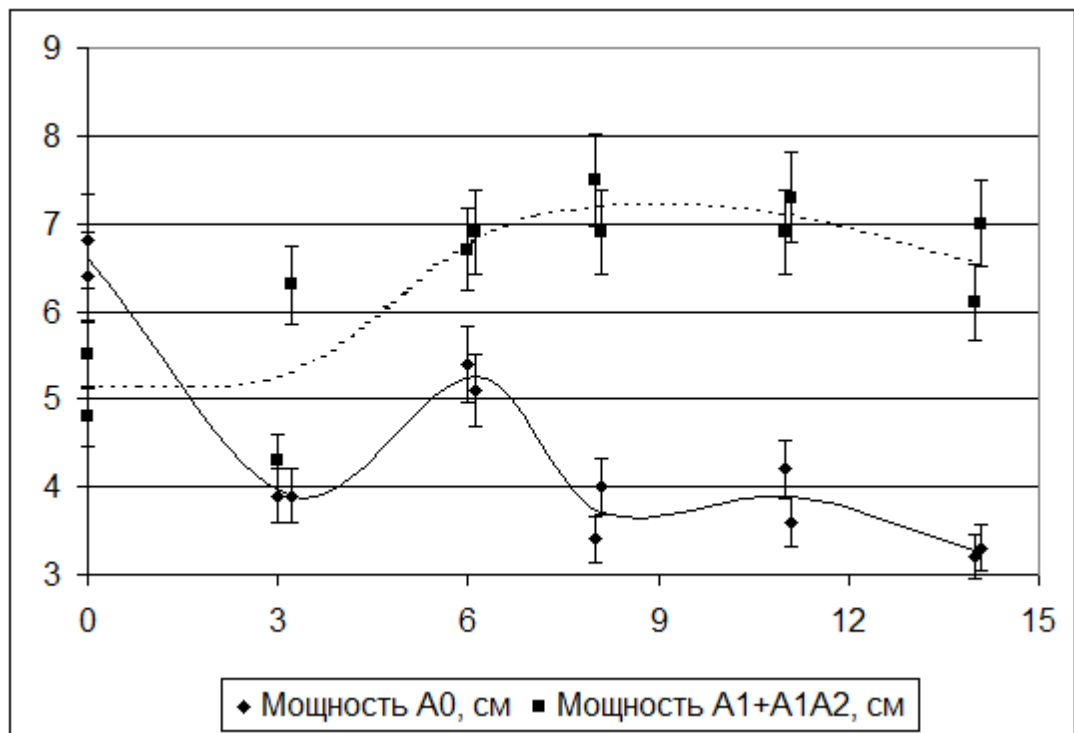


Рис. 4.6. Изменение мощности верхних почвенных горизонтов после рубки ельника черничного на двучленных наносах на постоянных пробных площадях 745 и 747, по оси абсцисс – время после рубки, лет, по оси ординат – мощность, см.

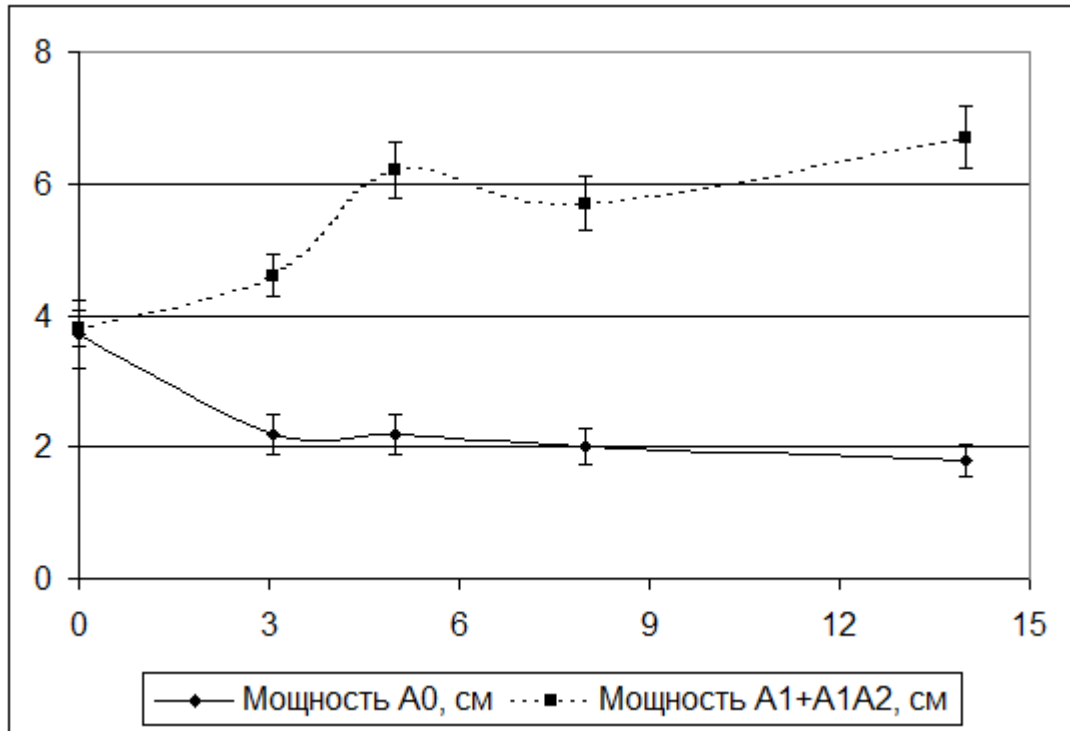


Рис. 4.7. Изменение мощности верхних почвенных горизонтов после рубки березняка черничного на суглинках на постоянной пробной площади 811. По оси абсцисс – время после рубки, лет, по оси ординат – мощность, см.

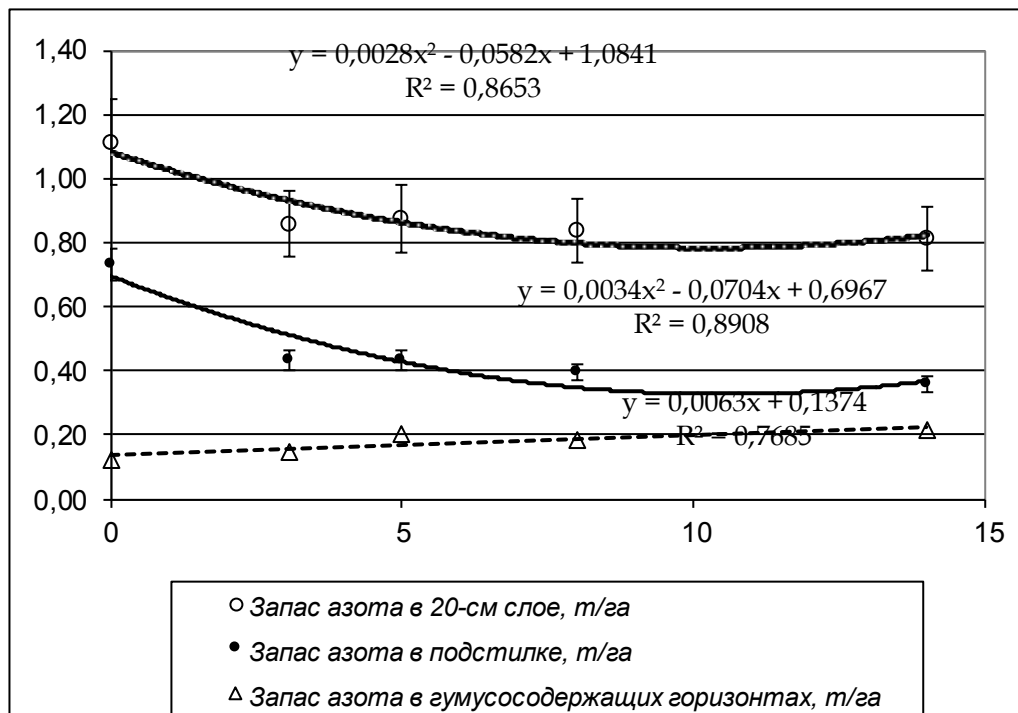


Рис. 4.8. Изменение запасов азота в почве после рубки ельника черничного на двучленных наносах на постоянных пробных площадях 745 и 747. По оси абсцисс – время после рубки, лет, по оси ординат – масса, т/га.

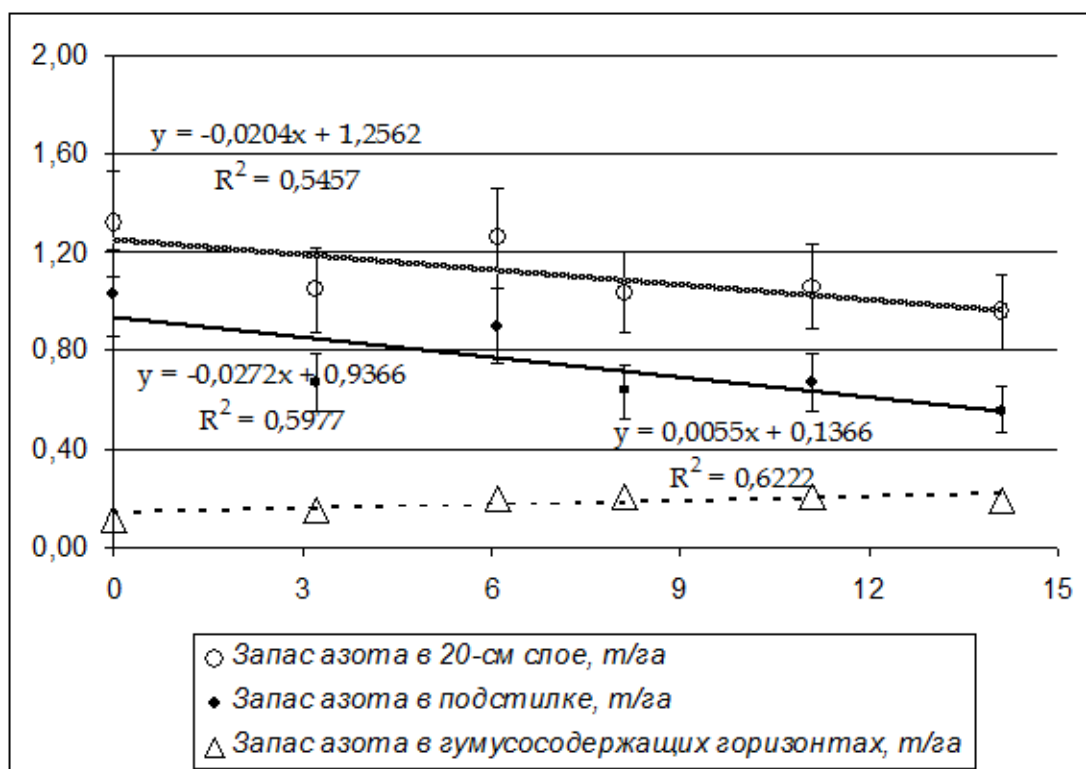


Рис. 4.9. Изменение запасов азота в почве после рубки березняка черничного на суглинках на постоянной пробной площади 811, по оси абсцисс – время после рубки, лет, по оси ординат – масса, т/га.

4.4.3. Изменение обилия видов древесных растений с разным микоризным статусом в ходе восстановления южнотаежных ельников на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах

Изменение суммарного проективного покрытия видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу, в ходе восстановительной сукцессии после рубки ельников черничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах показано на рис. 4.14. Группа слабоэктомикоризных видов и видов, образующих арбускулярные микоризы и (AM/ECM), включает в сукцессионном ряду восстановления ельников черничных на суглинках и двучленных наносах *Alnus incana*, *Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Salix cinerea*, *Ribes spicatum*.

В рассматриваемом ряду эта группа может играть заметную роль на стадии молодняка и до 80 лет, когда происходит отпад основной массы осины и ивы козьей, лидирующих в этой группе. К среднемикоризным видам отнесены березы (*Betula pendula*, *Betula pubescens*). Динамика проективного покрытия их крон сходна с таковой группы слабомикоризных и арбускулярномикоризных древесных растений (рис. 4.10). Роль высокомикоризных растений, к которым отнесены ель и сосна (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*), неуклонно возрастает и достигает максимума на заключительной стадии елового леса. При этом, сосна значительно уступает

ели по своему проективному покрытию. Факультативно-микоризные растения *Acer platanoides*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Sorbus aucuparia* не имеют обычно большого обилия в рассматриваемом сукцессионном ряду, за исключением рябины. В молодняках рябина может достигать покрытия до 10 % при низкой численности лося, для которого она является излюбленным зимним кормом.

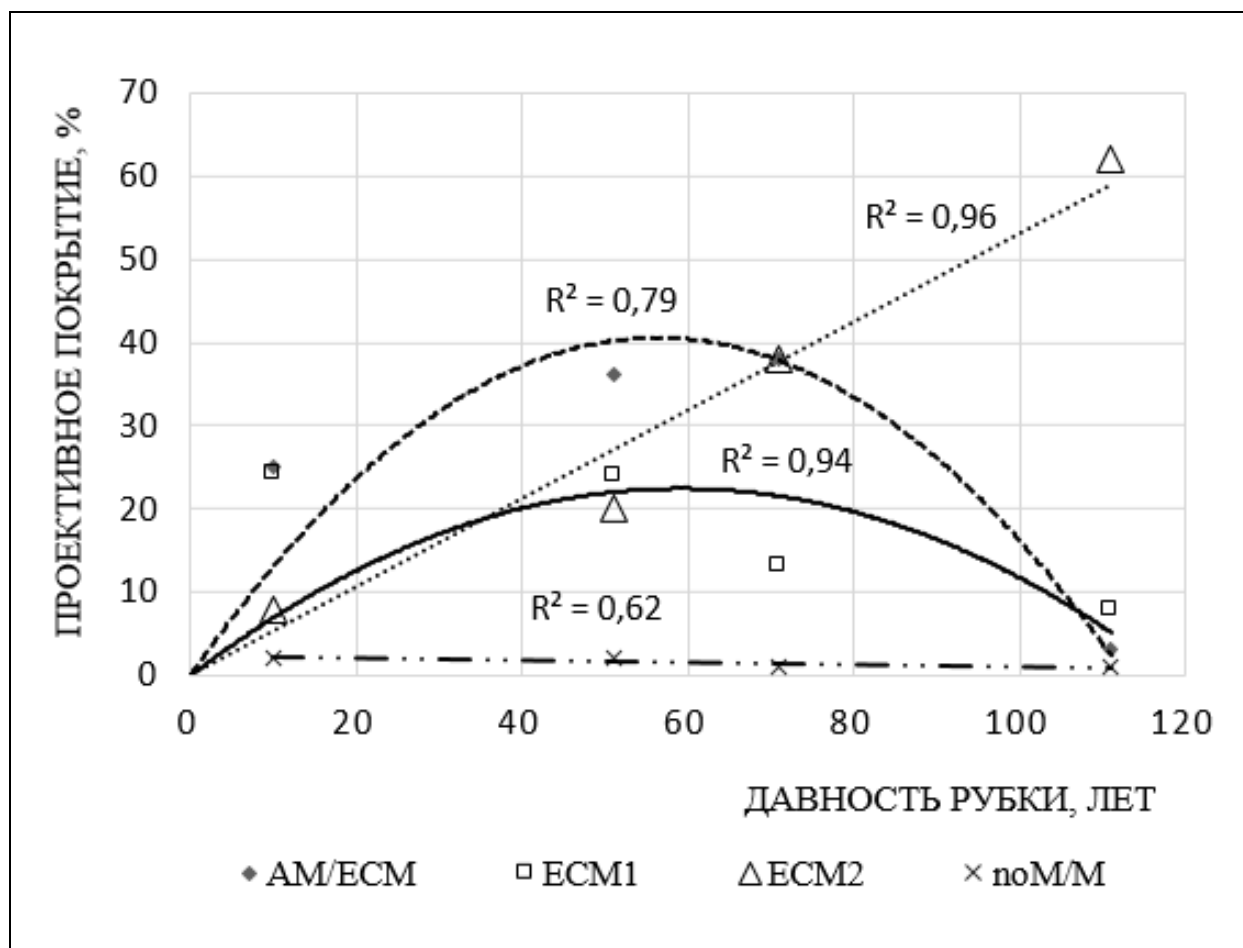


Рис. 4.10. Изменение суммарного проективного покрытия видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу, в ходе восстановительной сукцессии после рубки ельников черничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах.

Обозначения групп видов: AM – арбускулярные микоризы; ЕСМ – эктомикоризный (ЕСМ1 – средне-; ЕСМ2 – высоко-); noM/M – факультативно микоризный (По: Весёлкин, Нешатаев, 2014).

4.4.4. Динамика растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, сосняков, березняков кисличных на нормально дренированных бескарбонатных суглинках и двучленных наносах

Наблюдения за динамикой растительности южнотаёжного осинника с берёзой и елью кисличного на нормально дренированных суглинках после сплошных рубок проведены на постоянной пробной площади № 859 (0,09 га), расположенной в опытном лесхозе «Сиверский лес». Данные наблюдений приведены в таблице 4.12. Рубка проведена в октябре 1983 г. До рубки древостой имел следующие таксационные показатели:

Ярус, состав, возраст, лет	Относительная полнота	Запас, м ³ /га	Класс боните- та
I 6Ос ₅₀ 2Б ₅₀ 2Е ₆₅₋₈₅	0,59	270	1а
II 10Е ₄₅	0,2	35	

После рубки площадь минерализованной поверхности почвы составляла 45 %.

Таблица 4.12

Проективное покрытие растений после рубки осинника кисличного на постоянной пробной площади 859 в разные годы наблюдений, %

Ярусы и виды	Время после рубки, лет			
	Год наблюдений			
	0	6	9	18
	1983	1989	1992	2001
1	2	3	4	5
Древесный ярус и подлесок	19,5	25,7	40,6	99,1
<i>Pinus sylvestris</i>	-	+	+	-
<i>Picea abies</i>	-	+	0,2	5,1
<i>Betula pubescens</i>	+	5	11,8	38
<i>Populus tremula</i>	19,7	10,2	14,2	4,3
<i>Sorbus aucuparia</i>	0,5	1,2	1,0	4,7
<i>Salix caprea</i>	0,1	5,0	6,8	30,6
<i>Alnus incana</i>	0,2	4,3	6,6	16,3
Травяно-кустарничковый ярус	26,6	59,5	48,5	24,3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,1			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	(+)			
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,4	0,1	0,2	0,1
<i>Trientalis europaea</i>	0,1	0,5	0,4	+
<i>Rubus saxatilis</i>	5	8	7,4	4
<i>Luzula pilosa</i>	+	0,6	0,4	+
<i>Dryopteris carthusiana</i>	2,6	2,3	1,4	0,9
<i>Oxalis acetosella</i>	9,8	1,2	0,6	0,5
<i>Orthila secunda</i>	(+)			
<i>Avenella flexuosa</i>	(+)	0,1	0,1	0,1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1,4	7,9	10,8	10,4
<i>Solidago virgaurea</i>	0,5	0,2	0,3	0,1
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,1	17,4	12,6	4,4
<i>Rubus idaeus</i>	4	6,2	2,9	0,1
<i>Dryopteris expansa</i>	(+)			
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3	1	0,6	+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	(+)	2,6	1	+
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,1	+	+	0,1
<i>Lycopodium annotinum</i>	+		+	
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	+	0,3	0,7	
<i>Melampyrum nemorosum</i>			0,1	

Таблица 4.12 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Anemone nemorosa</i>	0,1		0,2	
<i>Fragaria vesca</i>	0,2	0,5	0,2	0,2
<i>Angelica sylvestris</i>	0,4	1,1	3,2	2,1
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0,1	0,6	0,4	0,1
<i>Geranium sylvaticum</i>	(+)	0,1	0,1	
<i>Convallaria majalis</i>	0,5	0,2	0,4	1,5
<i>Pyrola minor</i>	(+)		(+)	
<i>Succisa pratensis</i>	(+)	+		
<i>Chamerion angustifolium</i>	(+)	7,8	6,4	
<i>Potentilla erecta</i>		0,2	+	
<i>Calamagrostis epigeios</i>		4,8	4,2	0,2
<i>Hieracium umbellatum</i>		+		
<i>Hieracium murorum</i>	(+)			
<i>Carex cinerea</i>		+	(+)	
<i>Carex pallescens</i>			+	
<i>Carex leporina</i>		0,1		
<i>Juncus effusus</i>		0,1	0,1	
<i>Juncus filiformis</i>		(+)		
<i>Viola riviniana</i>	0,1	0,2	0,2	0,2
<i>Veronica officinalis</i>		0,4	+	
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,1	1,2	0,4	0,1
<i>Milium effusum</i>	0,1	0,4	0,6	0,5
<i>Melica nutans</i>	+	0,1	0,2	
<i>Paris quadrifolia</i>	+	+	0,1	
<i>Stellaria nemorum</i>	0,1	+		
<i>Pyrola rotundifolia</i>	(+)			
<i>Carex digitata</i>	(+)			
<i>Actaea spicata</i>	(+)			
<i>Hypericum maculatum</i>	(+)	+		
<i>Agrostis tenuis</i>		0,7	0,4	
<i>Taraxacum officinale</i>		0,2	+	
<i>Galium mollugo</i>		+		
<i>Leontodon hispidus</i>		+		
<i>Trifolium repens</i>		+		
<i>Cirsium sp. sp.</i>		0,3		
<i>Moehringia trinervia</i>	+		+	
<i>Cirsium palustre</i>		0,4	+	
<i>Ranunculus repens</i>	0,1	1	0,1	
<i>Geum rivale</i>		+	(+)	
<i>Epilobium montanum</i>		+		
<i>Poa annua</i>	0,1	+		
<i>Melampyrum nemorosum</i>				+
Мохово-лишайниковый ярус	2,7	6	5,3	2,5
<i>Pleurozium schreberi</i>	0,1	+	0,1	0,2
<i>Hylocomium splendens</i>	+			
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	+		+	
<i>Dicranum polysetum</i>	(+)			

Таблица 4.12 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,1	0,1	0,1	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	(+)			
<i>Polytrichum juniperinum</i>		+		
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+	1,7	1,3	
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	1,4	1,7	1,5	0,6
<i>Brachythecium</i> s. l. sp. sp.			0,2	+
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	0,1	0,1	+
<i>Sanionia uncinata</i>	0,4	0,2	0,2	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	0,4	0,8	0,7	
<i>Plagiomnium medium</i>	0,3	1,2	1	
<i>Mnium</i> sp. sp.		0,2	+	1,6
<i>Calliegron</i> sp. sp.		0,2	0,2	
<i>Isoperigium pulchellum</i>				(+)
<i>Peltigera</i> sp. sp.	(+)	+	+	0,1
<i>Climacium dendroides</i>	(+)			
<i>Plagiothecium</i> sp. sp.	+			
Количество видов	58	60	58	29

Видовой состав и проективное покрытие видов в коренных ельниках кисличных и производных сообществах разного возраста приведены в таблице 4.13. По данным лесоустройства Ленинградской обл. 1981–1983 г., после сплошной рубки сосняков без сохранения подроста ели на вырубках возобновляются береза (20 % выделов) и осина (80 %), при рубке ельников ель возобновилась на 20 % выделов при рубке без сохранения подроста и на 40 % при сохранении ее подроста, остальные выделы возобновляются осинкой и березой, при рубке березняков и осинников возобновляются, как правило, береза или осина (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

Анализ полученных данных позволяет в целом охарактеризовать смены, идущие после сплошных рубок лесов кисличного цикла. На вырубках и в молодняках возраста до 15 лет преобладают *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata* (юго-восточные р-ны), *Deshampsia cespitosa*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Cirsium heterophyllum*, *Chamerion angustifolium*.

Так же, как и в черничных циклах, максимальное покрытие травяно-кустарничкового яруса (75–80%) наблюдается в возрасте около 10 лет (рис. 4.10). В еловых молодняках оно снижается в возрасте 30–40 лет до 20–30%, а затем возрастает до 40 % за счет увеличения покрытия кислицы, начиная с возраста 20–30 лет. В разреженных еловых лесах в возрасте 100 и более лет иногда отмечается доминирование костяники и вейника. В березняках и осинниках наблюдается плавное снижение покрытия травяно-кустарничкового яруса до 40–50 %. В березняках старше 30 лет (до 130 лет) отмечено доминирование *Calamagrostis arun-*

dinacea, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis*, *Gymnocarpium dryopteris*, а, начиная с возраста 50–70 лет, также и *Oxalis acetosella*. Покрытие мохово-лишайникового яруса снижается к 5–7 годам после рубки до 5 % (рис. 4.10). В ельниках его максимальные значения наблюдаются в 50–70 лет (30–40 %), а затем снижаются до 20–30 % в возрасте 100–130 лет. В березняках на протяжении 75–100 лет покрытие мохового яруса остается постоянным (около 5 %). На всех стадиях в березняках отмечено высокое обилие в мохово-лишайниковом ярусе видов рода *Brachythecium* s.l., а в ельниках – *Pleurozium schreberi*. Доминирование *Hylocomium splendens* отмечено в ельниках старше 30 лет.

Количество видов увеличивается незначительно. Оно максимально в спелых березняках. На вырубках и в молодняках в большинстве случаев (при постоянстве более 50 %) увеличивается постоянство и проективное покрытие следующих видов: *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex digitata*, *Chamerion angustifolium*, *Convallaria majalis*, *Deschampsia cespitosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Fragaria vesca*, *Geranium sylvaticum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pteridium aquilinum*, *Pyrola minor*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus idaeus*, *Solidago virgaurea*, *Veronica chamaedrys* (табл. 4. 13, 4.14)

Достоверное увеличение проективного покрытия при сходном постоянстве отмечено для *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*, *Ptilidium ciliare*, *Trientalis europaea* (табл. 4. 14). Постоянство отдельных видов, входящих в диагностические группы видов группы черники-брусники, майника и перловника, несколько меняется в процессе восстановления древостоя после рубки. Так, проективное покрытие и встречаемость майника и кислицы существенно уменьшается на вырубках. Однако среднее число видов каждой диагностической группы в процессе возрастных и восстановительных смен остается почти без изменений.

Ступени увлажнения и богатства в еловых и мелколиственных лесах практически одинаковы. Для примерно 80 % сообществ характерны ступени увлажнения 72–73 и активного богатства почвы 6–7. На карбонатных суглинках (для кальцефитно-кисличного цикла) оценка богатства несколько выше: до ступени 8. Эти оценки, как и другие показатели, свидетельствуют, что леса кисличных циклов формируются на почвах с более благоприятным трофическим режимом, по сравнению с черничными. Оценки увлажнения показывают, что леса на дренированных суглинках более обеспечены влагой, по сравнению с лесами кисличными и черничными на дренированных супесях и песках. Как справедливо отмечает В.Н.Федорчук (1987), ель достигает здесь своего локального экологического оптимума.

Таблица 4.13

Постоянство (С), сомкнутость крон и проективное покрытие (Р) видов ельников и производных сосняков и лиственных насаждений кисличного (на суглинках) типа разного возраста (по данным смежных ПП из Ленинградской обл.).

Ярусы, виды, показатели	Преобладающие породы									
	Береза, Осина				Сосна		Ель			
Количество описаний ПП	20		20		20		20		20	
Время после рубки, лет	8±0,6		28±2,8		71±2,8		117±2,3		110±2,2	
Среднее количество видов	48,9±0,978		42,1±0,842		61,8±0,618		60,2±1,204		47,5±0,95	
У по Л.Г.Раменскому	72,5±0,01		73,3±0,01		72,3±0,01		72,0±0,01		72,9±0,01	
БЗ по Л.Г.Раменскому	6,5±0,1		5,8±0,1		6,9±0,1		6,5±0,1		5,8±0,1	
Показатели	С	Р	С	Р	С	Р	С	Р	С	Р
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Древесный ярус	100	47,5±0,95	100	74±2,22	100	81±3,24	100	77±3,08	100	74±2,96
Травяно-кустарничковый ярус	100	68±1,36	100	71±1,42	100	45±0,9	100	51±1,02	100	35±0,7
Мохово-лишайниковый ярус	100	7±0,42	100	14±1,12	100	11±0,55	100	12±0,36	100	50±1
<i>Betula pendula</i> a, b	100	18±0,72	80	18±2,16	90	27±2,43	75	7±0,98	75	7±0,98
<i>Betula pubescens</i> a, b	70	2±0,32	20	4±1,84	15	2±1,08	70	3±0,48	25	1±0,4
<i>Picea abies</i> a, b	100	1±0,05	100	16±0,48	100	19±0,76	50	5±1,15	100	62±3,1
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	30	0,5±0,175	40	2±0,56	45	1±0,25	100	58±2,9	65	2±0,34
<i>Populus tremula</i> a, b	100	26±1,04	25	34±13,26	100	32±1,6	55	4±0,84	45	2±0,5
<i>Picea abies</i> c		-	100	6±0,3	85	1±0,1	60	1±0,19	100	3±0,15
<i>Sorbus aucuparia</i>	100	3±0,12	100	6±0,24	65	2±0,34	100	3±0,12	100	3±0,12
<i>Avenella flexuosa</i>	80	6±0,72	95	11±0,77	35	0±0	60	0±0	100	1±0,04
<i>Huperzia selago</i>	35	0±0	40	0,1±0,028	0	0±0	0	0±0	15	0±0
<i>Melampyrum pratense</i>	65	1±0,17	60	1±0,19	20	0,3±0,138	75	1±0,14	60	1±0,19
<i>Vaccinium myrtillus</i>	90	1±0,08	100	3±0,12	100	3±0,12	100	8±0,32	100	7±0,28
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	95	1±0,07	85	2±0,22	100	1±0,04	100	3±0,12	100	1±0,04

Таблица 4.13 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Dryopteris carthusiana</i>	100	1±0,05	100	2±0,1	100	1±0,05	100	3±0,12	100	1±0,03
<i>Linnaea borealis</i>	35	0,5±0,155	35	1±0,31	0	0±0	40	0±0	25	0,4±0,156
<i>Luzula pilosa</i>	75	5±0,7	60	3±0,57	100	1±0,04	100	1±0,05	100	1±0,04
<i>Lycopodium clavatum</i>	30	0±0	30	0,1±0,035	0	0±0	0	0±0	50	0±0
<i>Maianthemum bifolium</i>	85	1±0,1	85	1±0,1	100	3±0,12	100	3±0,12	100	3±0,12
<i>Oxalis acetosella</i>	100	3±0,12	100	4±0,12	100	18±0,72	100	17±0,51	100	17±0,68
<i>Pteridium aquilinum</i>	65	1±0,18	75	2±0,28	45	2±0,52	0	0±0	50	1±0,23
<i>Rubus saxatilis</i>	100	6±0,24	100	9±0,45	100	7±0,28	100	7±0,28	100	3±0,12
<i>Solidago virgaurea</i>	95	7±0,42	100	7±0,28	100	3±0,12	100	1±0,04	85	1±0,1
<i>Trientalis europaea</i>	95	2±0,12	100	2±0,08	100	1±0,05	100	1±0,04	100	1±0,05
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	100	18±0,72	100	16±0,64	100	3±0,15	100	3±0,15	100	3±0,12
<i>Convallaria majalis</i>	100	2±0,08	100	3±0,15	80	3±0,36	50	1±0,23	85	1±0,1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	10	0,1±0,067	0	0±0	35	0±0	30	0±0	10	0±0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	60	2±0,38	55	1±0,21	90	1±0,09	65	0±0	20	0±0
<i>Fragaria vesca</i>	100	14±0,56	100	6±0,24	100	1±0,04	100	1±0,03	85	1±0,11
<i>Goodyera repens</i>	35	0±0	0	0±0	0	0±0	50	1±0,23	30	0±0
<i>Lycopodium annotinum</i>	10	0,1±0,067	25	0,2±0,078	0	0±0	40	0,5±0,14	90	1±0,08
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	20	0,3±0,138	50	1±0,23	75	1±0,14	50	1±0,23	90	1±0,09
<i>Orthilia secunda</i>	20	0,2±0,09	40	0,5±0,145	85	0±0	75	1±0,14	100	3±0,12
<i>Platanthera bifolia</i>	25	0±0	35	0,1±0,031	0	0±0	45	0±0	25	0±0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0±0	0	0±0	80	1±0,12	0	0±0	10	0,1±0,068
<i>Fragaria moschata</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	35	0±0	0	0±0
<i>Carex digitata</i>	65	0,1±0,017	60	1±0,19	60	0±0	85	0±0	0	0±0
<i>Lathyrus vernus</i>	5	0±0	0	0±0	45	0±0	0	0±0	35	0±0
<i>Melica nutans</i>	45	0,1±0,025	55	0,1±0,021	75	0±0	60	0±0	45	0±0
<i>Milium effusum</i>	30	1±0,35	25	1±0,4	85	1±0,1	65	0±0	55	0±0

Таблица 4.13 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Paris quadrifolia</i>	50	0±0	35	0±0	100	0±0	45	1±0,25	45	0±0
<i>Pulmonaria obscura</i>	0	0±0	0	0±0	30	0,5±0,175	0	0±0	0	0±0
<i>Pyrola rotundifolia</i>	70	0,3±0,045	65	0,4±0,068	75	1±0,14	100	1±0,05	50	0±0
<i>Stellaria holostea</i>	0	0±0	0	0±0	60	1±0,19	45	0±0	0	0±0
<i>Veronica chamaedrys</i>	70	0,1±0,016	80	0,1±0,012	85	1±0,11	55	0±0	35	0±0
<i>Veronica officinalis</i>	60	0±0	95	0,1±0,007	40	0±0	75	0±0	85	0±0
<i>Viola riviniana</i>	100	0±0	100	0,1±0,004	100	1±0,05	100	1±0,03	65	0±0
<i>Dactylis glomerata</i>	0	0±0	35	1±0,31	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Geum urbanum</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	25	0±0
<i>Galeobdolon luteum</i>	30	0±0	15	0±0	0	0±0	75	3±0,42	30	0±0
<i>Ranunculus cassubicus</i>	0	0±0	0	0±0	65	0±0	40	0±0	0	0±0
<i>Stellaria media</i>	25	0±0	40	0,1±0,028	0	0±0	0	0±0	20	0±0
<i>Stellaria nemorum</i>	5	0±0	30	0,1±0,035	65	0±0	25	0,3±0,117	15	0±0
<i>Aegopodium podagraria</i>	85	4±0,4	100	8±0,4	85	1±0,11	25	0,3±0,117	75	0±0
<i>Anemone nemorosa</i>	85	1±0,1	90	2±0,18	80	1±0,12	50	2±0,46	80	1±0,12
<i>Actaea spicata</i>	15	0±0	5	0,1±0,097	40	0±0	45	1±0,26	20	0,3±0,135
<i>Asarum europaeum</i>	0	0±0	0	0±0	25	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Antriscus sylvestris</i>	20	0±0	25	0±0	55	0±0	30	0±0	20	0±0
<i>Succisa pratensis</i>	45	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Circaea alpina</i>	40	0±0	25	0±0	70	0±0	0	0±0	25	0±0
<i>Cirsium heterophyllum</i>	0	0±0	0	0±0	85	1±0,1	45	0±0	0	0±0
<i>Crepis paludosa</i>	35	0±0	15	0±0	70	1±0,15	35	0±0	15	0±0
<i>Deschampsia cespitosa</i>	100	0,1±0,004	100	0,1±0,003	100	1±0,05	80	0±0	45	0±0
<i>Dryopteris expansa</i>	0	0±0	10	0±0	85	0±0	0	0±0	60	1±0,2
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	85	1±0,1	90	1±0,09	100	3±0,12	30	2±0,68	95	3±0,18
<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0±0	0	0±0	10	0±0	0	0±0	0	0±0

Таблица 4.13 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Rubus idaeus</i>	100	9±0,36	100	6±0,24	90	1±0,09	90	1±0,09	60	1±0,19
<i>Phegopteris connectilis</i>	5	0±0	10	0±0	30	0±0	0	0±0	20	0±0
<i>Athyrium filix-femina</i>	70	0,1±0,016	65	0,2±0,034	100	1±0,05	30	0±0	50	0±0
<i>Aconitum septentrionale</i>	5	0±0	15	0±0	35	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Equisetum pratense</i>	25	0±0	40	0,1±0,028	0	0±0	0	0±0	30	0±0
<i>Ranunculus repens</i>	15	0±0	35	0,1±0,031	35	0±0	55	1±0,21	20	0±0
<i>Trollius europaeus</i>	0	0±0	30	0,1±0,035	15	0±0	50	0±0	0	0±0
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	0	0±0	0	0±0	15	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Geum rivale</i>	20	0±0	5	0±0	25	0±0	65	0±0	20	0±0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0	0±0	20	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Cirsium oleraceum</i>	0	0±0	0	0±0	15	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Pyrola minor</i>	65	0,2±0,034	80	0,4±0,052	40	1±0,28	65	0±0	10	0±0
<i>Scrophularia nodosa</i>	15	0±0	5	0±0	0	0±0	0	0±0	25	0±0
<i>Stachys sylvatica</i>	0	0±0	0	0±0	40	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Urtica dioica</i>	20	0±0	15	0±0	40	0±0	55	0±0	30	0±0
<i>Geranium sylvaticum</i>	60	1±0,19	60	2±0,38	50	0±0	50	1±0,23	10	0±0
<i>Hieracium umbellatum</i>	20	0±0	5	0±0	20	0±0	50	0±0	10	0±0
<i>Prunella vulgaris</i>	15	0±0	10	0±0	70	0±0	0	0±0	15	0±0
<i>Ranunculus acris</i>	35	0±0	40	0,1±0,028	55	0±0	40	0±0	20	0±0
<i>Angelica sylvestris</i>	100	1±0,05	100	1±0,04	100	1±0,03	65	0±0	25	0±0
<i>Festuca ovina</i>	35	0±0	30	0±0	0	0±0	0	0±0	25	0±0
<i>Calamagrostis epigeios</i>	75	6±0,84	40	2±0,58	75	0,1±0,015	40	0±0	0	0±0
<i>Hieracium murorum</i>	5	0±0	40	0,1±0,028	15	0±0	35	0±0	20	0±0
<i>Hieracium vulgatum</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	20	0±0
<i>Potentilla erecta</i>	20	0±0	15	0±0	0	0±0	50	0±0	65	0±0
<i>Scorzonera humilis</i>	25	0±0	50	0,1±0,023	0	0±0	0	0±0	35	0±0

Таблица 4.13 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Chamerion angustifolium</i>	100	6±0,24	100	10±0,4	75	0,1±0,015	75	0±0	40	0±0
<i>Moneses uniflora</i>	0	0±0	0	0±0	5	0±0	40	0±0	5	0±0
<i>Stellaria graminea</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	45	0±0	0	0±0
<i>Succissa pratensis</i>	0	0±0	40	0,1±0,029	0	0±0	0	0±0	15	0±0
<i>Calamagrostis canescens</i>	0	0±0	0	0±0	65	1±0,17	0	0±0	0	0±0
<i>Carex cinerea</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	45	0±0	0	0±0
<i>Carex digitata</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	85	1±0,11
<i>Carex vaginata</i>	0	0±0	0	0±0	45	0±0	30	0±0	30	0±0
<i>Cirsium palustre</i>	0	0±0	0	0±0	20	0±0	40	0±0	0	0±0
<i>Carex loliacea</i>	0	0±0	10	0±0	0	0±0	0	0±0	20	0±0
<i>Carex pallescens</i>	0	0±0	5	0±0	50	0±0	25	0±0	25	0±0
<i>Viola palustris</i>	20	0±0	20	0±0	0	0±0	65	1±0,17	25	0±0
<i>Moehringia trinervia</i>	0	0±0	15	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Mycelis muralis</i>	30	0±0	35	0,1±0,032	0	0±0	0	0±0	25	0±0
<i>Campanula persicifolia</i>	45	0,1±0,025	55	0,2±0,042	0	0±0	0	0±0	15	0±0
<i>Galium mollugo</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	40	0±0	0	0±0
<i>Galium triflorum</i>	0	0±0	0	0±0	30	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Hypericum maculatum</i>	20	0±0	0	0±0	0	0±0	65	0±0	25	0±0
<i>Melampyrum nemorosum</i>	40	0±0	35	0,1±0,031	0	0±0	0	0±0	25	0±0
<i>Taraxacum officinale</i>	15	0±0	10	0±0	0	0±0	65	0±0	10	0±0
<i>Tussilago farfara</i>	0	0±0	10	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0±0	20	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Agrostis sp. sp.</i>	0	0±0	0	0±0	20	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Alchemilla vulgaris</i>	0	0±0	0	0±0	30	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Chimaphila umbellata</i>	20	0±0	25	0±0	0	0±0	0	0±0	30	0±0
<i>Vicia cracca</i>	0	0±0	0	0±0	45	0±0	0	0±0	0	0±0

Таблица 4.13 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Epilobium montanum</i>	0	0±0	20	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Galeopsis bifida</i>	20	0±0	15	0±0	0	0±0	0	0±0	30	0±0
<i>Galeopsis</i> sp. sp.	0	0±0	0	0±0	0	0±0	30	0±0	0	0±0
<i>Dicranum polysetum</i>	65	0,1±0,017	75	0,2±0,028	40	0±0	85	1±0,1	80	3±0,36
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	85	0,1±0,01	90	0,3±0,027	100	1±0,05	100	0±0	100	3±0,12
<i>Hylocomium splendens</i>	60	1±0,19	25	1±0,39	80	1±0,12	100	1±0,04	100	17±0,85
<i>Pleurozium schreberi</i>	75	2±0,28	65	3±0,51	100	1±0,04	100	3±0,15	100	17±0,85
<i>Plagiochila asplenioides</i>	30	0±0	35	0±0	50	1±0,23	0	0±0	40	1±0,28
<i>Rhodobryum roseum</i>	65	0±0	35	0±0	70	0±0	85	1±0,1	90	1±0,08
<i>Dicranum congestum</i>	0	0±0	0	0±0	15	0±0	35	0±0	0	0±0
<i>Ptilidium ciliare</i>	65	0,1±0,017	55	0,1±0,021	25	0±0	65	0±0	65	0±0
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	45	1±0,25
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	65	1±0,17	60	2±0,38	100	1±0,05	90	3±0,27	100	3±0,12
<i>Plagiothecium</i> sp. sp.	25	0±0	30	0,1±0,035	0	0±0	0	0±0	10	0±0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	35	0±0	35	0,1±0,031	0	0±0	0	0±0	30	0±0
<i>Polytrichum commune</i>	15	0,1±0,055	55	1±0,21	0	0±0	55	1±0,21	35	0±0
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	5	0±0	15	0±0	35	0±0	60	0±0	45	0±0
<i>Sphagnum squarrosum</i>	0	0±0	0	0±0	20	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	60	1±0,19	80	5±0,6	85	1±0,1	55	1±0,21	85	3±0,3
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	20	0,2±0,092	25	0±0	0	0±0	45	0±0	30	0±0
<i>Brachythecium salebrosum</i>	25	0,3±0,117	45	1±0,26	35	0,5±0,155	45	1±0,26	35	0,5±0,155
<i>Climacium dendroides</i>	15	0±0	15	0±0	70	0±0	70	1±0,15	15	0±0
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	0	0±0	25	0±0	0	0±0	45	0±0	35	0±0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	55	0,1±0,021	45	0,1±0,025	100	1±0,04	0	0±0	20	0±0
<i>Plagiomnium medium</i>	30	0±0	50	0,1±0,023	75	3±0,45	45	0±0	30	0±0
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	20	0±0	20	0,1±0,046	65	0±0	0	0±0	25	0,4±0,156

Таблица 4.13 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Brachythecium</i> s. l. sp. sp.	0	0±0	0	0±0	65	1±0,17	0	0±0	0	0±0
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	20	0,2±0,09	35	1±0,32	20	0±0	0	0±0	10	0,2±0,134
<i>Mniaceae</i>	30	0,1±0,035	40	0,2±0,056	15	0,2±0,108	0	0±0	50	1±0,23
<i>Plagiomnium undulatum</i>	0	0±0	0	0±0	20	0,3±0,138	50	0±0	0	0±0
<i>Peltigera</i> sp. sp.	25	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0
<i>Sanionia uncinata</i>	0	0±0	0	0±0	50	1±0,23	0	0±0	0	0±0
<i>Atrichum undulatum</i>	25	0±0	10	0±0	15	0,2±0,106	55	0±0	20	0±0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	25	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	10	0±0
<i>Isopterygiopsis pulchella</i> .	0	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0	30	0±0
<i>Neckera pennata</i>	30	0±0	15	0±0	0	0±0	0	0±0	15	0±0
<i>Rhytidiadelphus calvescens</i>	20	0±0	10	0±0	0	0±0	0	0±0	20	0±0
<i>Calliergon cordifolium</i>	0	0±0	0	0±0	0	0±0	40	0±0	0	0±0
<i>Peltigera</i> sp. sp.	0	0±0	35	0,1±0,032	0	0±0	0	0±0	30	0±0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	0	0±0	10	0±0	0	0±0	0	0±0	0	0±0

Таблица 4.14

Значения статистики Стьюдента для разности средних показателей видового состава производных сообществ кисличного (на суглинках и двучленных наносах) цикла и показателей условно-коренных ельников кисличных Ленинградской обл.

Виды	Сравниваемые показатели							
	Постоянство, %				Проективное покрытие, %			
	Количество степеней свободы							
	39	39	39	39	39	39	39	39
	Преобладающие породы							
	Б, Ос		С		Б, Ос		С	
	Среднее время после рубки, лет							
	8	28	71	117	8	28	71	117
	1	2	3	4	5	6	7	8
Древесный ярус	-	-	-	-	-8,5	0	1,6	0,7
Травяно-кустарничковый ярус	-	-	-	-	21,6	22,7	8,8	12,9
Мохово-лишайниковый ярус	-	-	-	-	-39,6	-24	-34,2	-35,8
Среднее количество видов	-	-	-	-	1	-4,3	12,6	8,3
Время после рубки, лет	-	-	-	-	-44,5	-23	-10,9	2,2
<i>Betula pendula</i> a, b	5,8	0,8	2,8	0	9	4,6	7,6	0
<i>Betula pubescens</i> a, b	7,1	-0,8	-1,8	7,1	2	1,6	0,9	3,2
<i>Picea abies</i> a, b	0	0	0	-10	-19,7	-14,7	-13,5	-17,2
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	-5,3	-3,7	-2,9	7,3	-3,9	0	-2,4	19,2
<i>Populus tremula</i> a, b	11,1	-3	11,1	1,4	20,8	2,4	17,9	2
<i>Picea abies</i> c	-	0	-4,2	-8,2	-20	8,9	-11,1	-8,3
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	-7,3	0	0	11,2	-2,8	0
<i>Avenella flexuosa</i>	-5	-2,3	-13,6	-8,2	6,9	13	-25	-25
<i>Huperzia selago</i>	3,4	4,1	-4,2	-4,2	0	3,6	0	0
<i>Melampyrum pratense</i>	0,7	0	-6,3	2,3	0	0	-3	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-3,3	0	0	0	-20,6	-13,1	-13,1	2,4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	-2,3	-4,2	0	0	0	4,5	0	15,8
<i>Hypericum maculatum</i>	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0	0	0	0	0	9,6	0	16,2
<i>Linnaea borealis</i>	1,6	1,6	-5,8	2,3	0,5	1,7	-2,6	-2,6
<i>Luzula pilosa</i>	-5,8	-8,2	0	0	5,7	3,5	0	0
<i>Lycopodium clavatum</i>	-2,9	-2,9	-10	-10	0	2,9	0	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	-4,2	-4,2	0	0	-12,8	-12,8	0	0
<i>Oxalis acetosella</i>	0	0	0	0	-20,3	-18,8	1	0
<i>Pteridium aquilinum</i>	2,2	3,8	-0,7	-10	0	2,8	1,8	-4,3
<i>Rubus saxatilis</i>	0	0	0	0	11,2	12,9	13,1	13,1
<i>Solidago virgaurea</i>	2,4	4,2	4,2	4,2	13,9	20,2	12,8	0
<i>Trientalis europaea</i>	-2,3	0	0	0	7,7	10,6	0	0
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0	0	0	0	20,5	20	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	4,2	4,2	-0,9	-5,7	7,8	11,1	5,4	0
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	-3,3	4,4	3,7	1,5	0	0	0

Таблица 4.14 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Equisetum sylvaticum</i>	6,3	5,5	14	7,2	5,3	4,8	11,1	0
<i>Fragaria vesca</i>	4,2	4,2	4,2	4,2	22,8	18,9	0	0
<i>Goodyera repens</i>	0,8	-6,5	-6,5	2,9	0	0	0	4,3
<i>Lycopodium annotinum</i>	-18,9	-12,3	-30	-8,7	-8,6	-7,2	-12,5	-3,1
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	-14	-6,9	-2,8	-6,9	-4,2	0	0	0
<i>Orthilia secunda</i>	-20	-12,2	-4,2	-5,8	-18,7	-13,3	-25	-10,8
<i>Platanthera bifolia</i>	0	1,6	-5,8	3	0	3,2	0	0
<i>Vicia sylvatica</i>	-3,3	-3,3	14	-3,3	-1,5	-1,5	6,5	-1,5
<i>Fragaria moschata</i>	0	0	0	7,3	0	0	0	0
<i>Carex digitata</i>	13,6	12,2	12,2	23,8	5,9	5,3	0	0
<i>Lathyrus vernus</i>	-5,7	-7,3	1,5	-7,3	0	0	0	0
<i>Melica nutans</i>	0	1,4	4,5	2,1	4	4,8	0	0
<i>Milium effusum</i>	-3,7	-4,5	4,9	1,5	2,9	2,5	10	0
<i>Paris quadrifolia</i>	0,7	-1,5	11,1	0	0	0	0	4
<i>Pulmonaria obscura</i>	0	0	6,5	0	0	0	2,9	0
<i>Pyrola rotundifolia</i>	2,9	2,2	3,8	10	6,7	5,9	7,1	20
<i>Stellaria holostea</i>	0	0	12,2	9	0	0	5,3	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	5,3	7,2	8,4	2,9	6,3	8,3	9,1	0
<i>Veronica officinalis</i>	-4,1	2,4	-7,4	-1,8	0	14,3	0	0
<i>Viola riviniana</i>	7,3	7,3	7,3	7,3	0	25	20	33,3
<i>Geum urbanum</i>	-5,8	-5,8	-5,8	-5,8	0	0	0	0
<i>Galeobdolon luteum</i>	0	-2,6	-6,5	7,1	0	0	0	7,1
<i>Ranunculus cassubicus</i>	0	0	13,6	8,2	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0,8	3,2	-5	-5	0	3,6	0	0
<i>Stellaria nemorum</i>	-2,4	2,6	8,4	1,8	0	2,9	0	2,6
<i>Aegopodium podagraria</i>	1,8	5,8	1,8	-8,2	10	20	9,1	2,6
<i>Anemone nemorosa</i>	0,9	2	0	-4,7	0	4,6	0	2,1
<i>Actaea spicata</i>	-0,9	-3,3	3,2	3,9	-2,2	-1,2	-2,2	2,4
<i>Asarum europaeum</i>	0	0	5,8	0	0	0	0	0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0	0,8	5,5	1,6	0	0	0	0
<i>Succisa pratensis</i>	9	0	0	0	0	0	0	0
<i>Circaea alpina</i>	2,3	0	7,1	-5,8	0	0	0	0
<i>Cirsium heterophyllum</i>	0	0	23,8	9	0	0	10	0
<i>Crepis paludosa</i>	3,4	0	9,5	3,4	0	0	6,7	0
<i>Deschampsia cespitosa</i>	11,1	11,1	11,1	5,5	25	33,3	20	0
<i>Dryopteris expansa</i>	-12,2	-8,7	4,1	-12,2	-5	-5	-5	-5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	-2,4	-1,3	2,3	-12,8	-9,7	-9,9	0	-1,4
<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0	3,3	0	0	0	0	0
<i>Rubus idaeus</i>	8,2	8,2	5,2	5,2	19,7	16,3	0	0
<i>Phegopteris connectilis</i>	-3,3	-2	1,6	-5	0	0	0	0
<i>Athyrium filix-femina</i>	2,9	2,2	10	-2,9	6,3	5,9	20	0
<i>Aconitum septentrionale</i>	2,3	4,2	7,3	0	0	0	0	0

Таблица 4.14 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Equisetum pratense</i>	-0,8	1,5	-6,5	-6,5	0	3,6	0	0
<i>Ranunculus repens</i>	-0,9	2,4	2,4	5,5	0	3,2	0	4,8
<i>Trollius europaeus</i>	0	6,5	4,2	10	0	2,9	0	0
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	0	0	4,2	0	0	0	0	0
<i>Geum rivale</i>	0	-3,3	0,8	7,2	0	0	0	0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Cirsium oleraceum</i>	0	0	4,2	0	0	0	0	0
<i>Pyrola minor</i>	9,8	14	5,2	9,8	5,9	7,7	3,6	0
<i>Scrophularia nodosa</i>	-1,8	-4,1	-5,8	-5,8	0	0	0	0
<i>Stachys sylvatica</i>	0	0	8,2	0	0	0	0	0
<i>Urtica dioica</i>	-1,6	-2,6	1,5	3,7	0	0	0	0
<i>Geranium sylvaticum</i>	8,7	8,7	6,9	6,9	5,3	5,3	0	4,3
<i>Hieracium umbellatum</i>	2	-1,3	2	6,9	0	0	0	0
<i>Dactylis glomerata</i>	0	7,3	0	0	0	3,2	0	0
<i>Prunella vulgaris</i>	0	-1,1	9,5	-4,2	0	0	0	0
<i>Ranunculus acris</i>	2,4	3,2	5,5	3,2	0	3,6	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	17,3	17,3	17,3	6,2	20	25	33,3	0
<i>Festuca ovina</i>	1,6	0,8	-5,8	-5,8	0	0	0	0
<i>Calamagrostis epigeios</i>	17,3	8,2	17,3	8,2	7,1	3,4	6,7	0
<i>Hieracium murorum</i>	-3,3	3,2	-0,9	2,4	0	3,6	0	0
<i>Hieracium vulgatum</i>	-5	-5	-5	-5	0	0	0	0
<i>Potentilla erecta</i>	-7,2	-8,4	-13,6	-2,2	0	0	0	0
<i>Scorzonera humilis</i>	-1,6	2,2	-7,3	-7,3	0	4,3	0	0
<i>Chamerion angustifolium</i>	12,2	12,2	5,4	5,4	25	25	6,7	0
<i>Moneses uniflora</i>	-2,3	-2,3	0	6,5	0	0	0	0
<i>Stellaria graminea</i>	0	0	0	9	0	0	0	0
<i>Succissa pratensis</i>	-4,2	4,1	-4,2	-4,2	0	3,4	0	0
<i>Calamagrostis canescens</i>	0	0	13,6	0	0	0	5,9	0
<i>Carex cinerea</i>	0	0	0	9	0	0	0	0
<i>Carex digitata</i>	-23,8	-23,8	-23,8	-23,8	-9,1	-9,1	-9,1	-9,1
<i>Carex vaginata</i>	-6,5	-6,5	2,2	0	0	0	0	0
<i>Cirsium palustre</i>	0	0	5	8,2	0	0	0	0
<i>Carex loliacea</i>	-5	-2	-5	-5	0	0	0	0
<i>Carex pallescens</i>	-5,8	-4,1	3,8	0	0	0	0	0
<i>Viola palustris</i>	-0,8	-0,8	-5,8	6,2	0	0	0	5,9
<i>Moehringia trinervia</i>	0	4,2	0	0	0	0	0	0
<i>Mycelis muralis</i>	0,8	1,6	-5,8	-5,8	0	3,1	0	0
<i>Campanula persicifolia</i>	4,9	6,5	-4,2	-4,2	4	4,8	0	0
<i>Galium mollugo</i>	0	0	0	8,2	0	0	0	0
<i>Galium triflorum</i>	0	0	6,5	0	0	0	0	0
<i>Hypericum maculatum</i>	-0,8	-5,8	-5,8	6,2	0	0	0	0

<i>Melampyrum nemorosum</i>	2,3	1,6	-5,8	-5,8	0	3,2	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	1,1	0	-3,3	9,8	0	0	0	0
<i>Tussilago farfara</i>	0	3,3	0	0	0	0	0	0
<i>Agrostis tenuis</i>	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Agrostis</i> sp. sp.	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Alchemilla vulgaris</i>	0	0	6,5	0	0	0	0	0
<i>Chimaphila umbellata</i>	-1,6	-0,8	-6,5	-6,5	0	0	0	0
<i>Vicia cracca</i>	0	0	9	0	0	0	0	0
<i>Epilobium montanum</i>	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Galeopsis bifida</i>	-1,6	-2,6	-6,5	-6,5	0	0	0	0
<i>Galeopsis</i> sp. sp.	0	0	0	6,5	0	0	0	0
<i>Dicranum polysetum</i>	-2,4	-0,8	-6,3	0,9	-8	-7,8	-8,3	-5,4
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	-4,2	-3,3	0	0	-24,1	-22	-15,4	-25
<i>Hylocomium splendens</i>	-8,2	-17,3	-5	0	-18,4	-17,1	-18,6	-18,8
<i>Pleurozium schreberi</i>	-5,8	-7,3	0	0	-16,8	-14,1	-18,8	-16,2
<i>Plagiochila asplenioides</i>	-1,5	-0,7	1,4	-8,2	-3,6	-3,6	0	-3,6
<i>Rhodobryum roseum</i>	-4,4	-9,8	-3,7	-1,1	-12,5	-12,5	-12,5	0
<i>Dicranum congestum</i>	0	0	4,2	7,3	0	0	0	0
<i>Ptilidium ciliare</i>	0	-1,5	-6,2	0	5,9	4,8	0	0
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-9	-9	-9	-9	-4	-4	-4	-4
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	-7,3	-8,2	0	-3,3	-9,6	-2,5	-15,4	0
<i>Plagiotechium</i> sp. sp.	2,8	3,7	-3,3	-3,3	0	2,9	0	0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	0,8	0,8	-6,5	-6,5	0	3,2	0	0
<i>Polytrichum commune</i>	-3,4	2,9	-7,3	2,9	1,8	4,8	0	4,8
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	-7,4	-4,9	-1,5	2,1	0	0	0	0
<i>Sphagnum squarrosum</i>	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	-4,1	-0,9	0	-4,9	-5,6	3	-6,3	-5,5
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	-1,6	-0,8	-6,5	2,2	2,2	0	0	0
<i>Brachythecium salebrosum</i>	-1,6	1,5	0	1,5	-1	1,7	0	1,7
<i>Climacium dendroides</i>	0	0	9,5	9,5	0	0	0	6,7
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	-7,3	-1,6	-7,3	1,5	0	0	0	0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	5,5	3,9	20	-5	4,8	4	25	0
<i>Plagiomnium medium</i>	0	2,9	7,1	2,2	0	4,3	6,7	0
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	-0,8	-0,8	6,2	-5,8	-2,6	-1,8	-2,6	-2,6
<i>Brachythecium</i> s. l. sp. sp.	0	0	13,6	0	0	0	5,9	0
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	2	4,4	2	-3,3	0	2,3	-1,5	-1,5
<i>Mnium</i> sp. sp.	-2,9	-1,4	-5,7	-10	-3,9	-3,4	-3,1	-4,3
<i>Plagiomnium undulatum</i>	0	0	5	10	0	0	2,2	0
<i>Peltigera</i> sp. sp.	5,8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sanionia uncinata</i>	0	0	10	0	0	0	4,3	0
<i>Atrichum undulatum</i>	0,8	-2	-0,9	5,5	0	0	1,9	0

Таблица 4.14 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	2,8	-3,3	-3,3	-3,3	0	0	0	0
<i>Isopterygium</i> sp. sp.	-6,5	-6,5	-6,5	-6,5	0	0	0	0
<i>Neckera pennata</i>	2,6	0	-4,2	-4,2	0	0	0	0
<i>Rhytidiadelphus calvescens</i>	0	-2	-5	-5	0	0	0	0
<i>Calliergon cordifolium</i>	0	0	0	8,2	0	0	0	0
<i>Peltigera</i> sp. sp.	-6,5	0,8	-6,5	-6,5	0	3,1	0	0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	0	3,3	0	0	0	0	0	0

Мощность подстилки в лесах, восстанавливающихся после сплошной рубки, как правило, незначительно уменьшается (табл. 4.10). Мощность гумусового горизонта имеет тенденцию к увеличению (рис. 4.10). Запасы азота в верхних горизонтах почвы изменяются незначительно (рис. 4.11). Таким образом, изменение мощности и свойств верхних почвенных горизонтов, а также незначительные изменения баллов богатства по Л.Г. Раменскому, свидетельствуют о слабом изменении условий минерального питания растений в рассматриваемом биотопе.

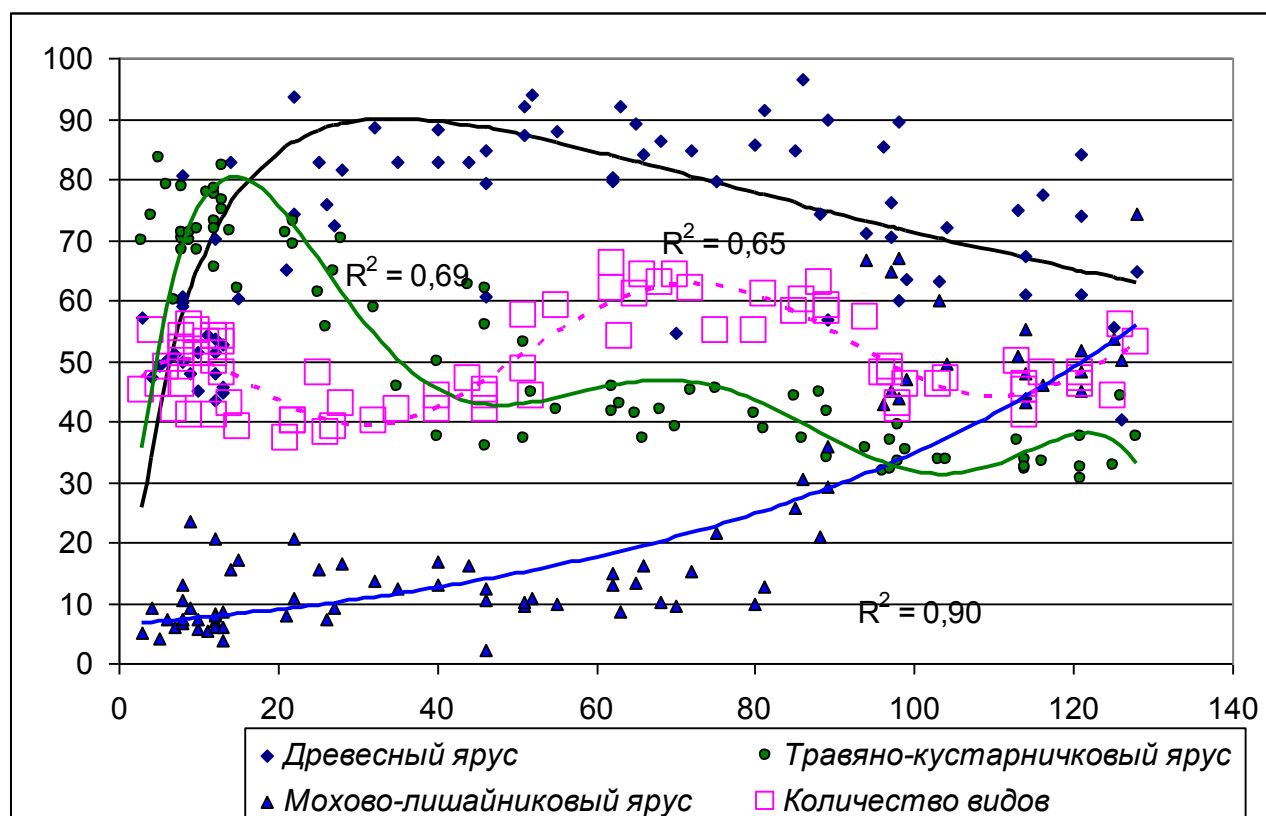


Рис. 4.11. Динамика проективного покрытия ярусов (%) и количества видов в ходе сукцессии на вырубках кисличного цикла на суглинках и двучленных наносах по данным наблюдений на пробных площадях с различной давностью рубки. По оси абсцисс – время после рубки, лет.

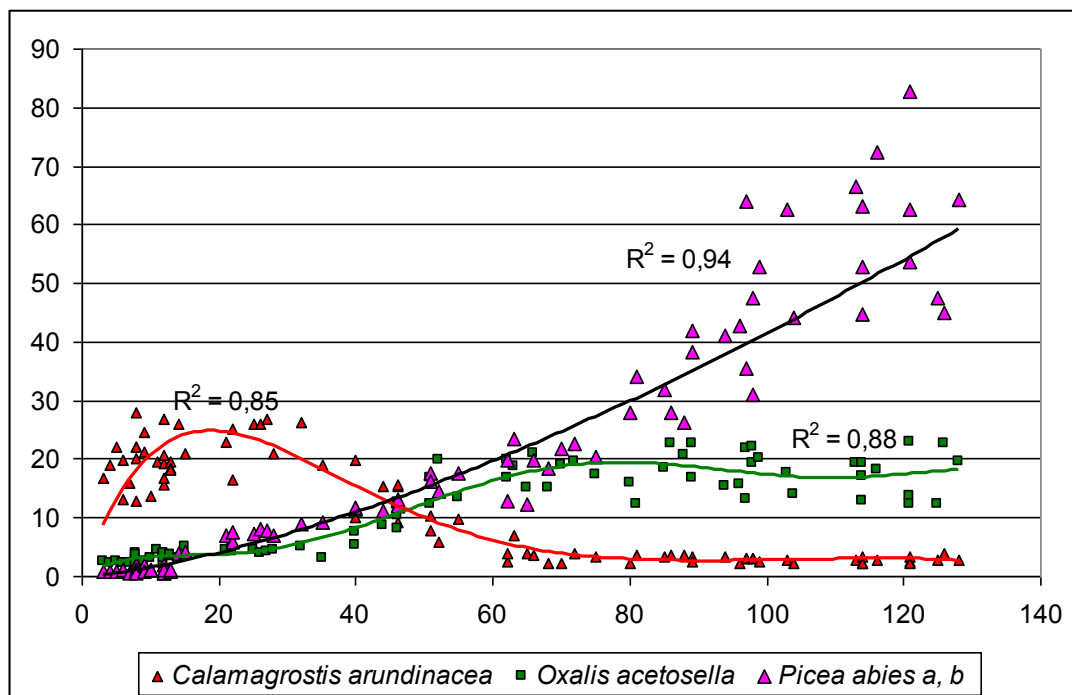


Рис. 4.12. Динамика проективного покрытия вейников и луговика в ходе сукцессии на вырубках черничного цикла на суглинках и двучленных наносах по данным разовых наблюдений на пробных площадях с различной давностью рубки. По оси абсцисс – время после рубки, лет.

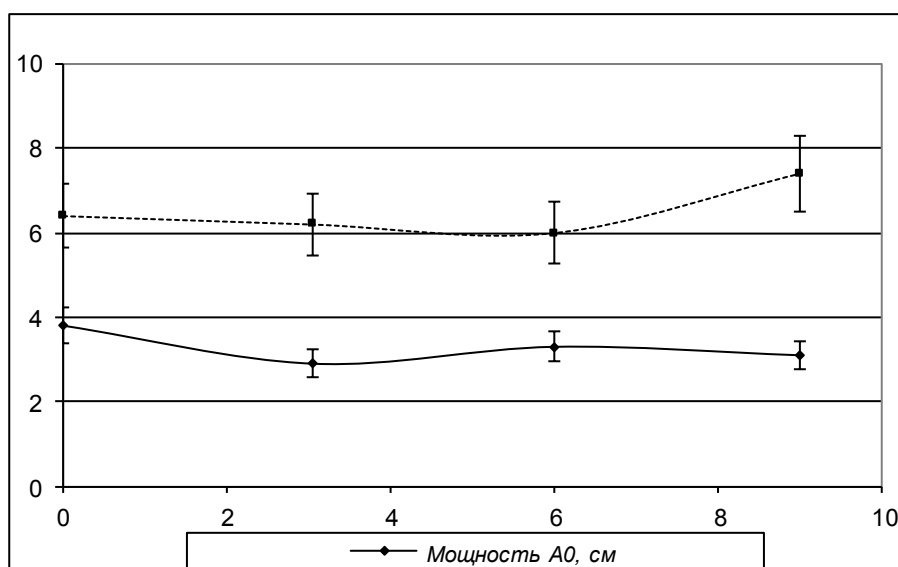


Рис. 4.13. Изменение мощности верхних почвенных горизонтов после рубки осинника кисличного на двучленных наносах на постоянной пробной площади 859. По оси абсцисс – время после рубки, лет, по оси ординат – мощность, см.

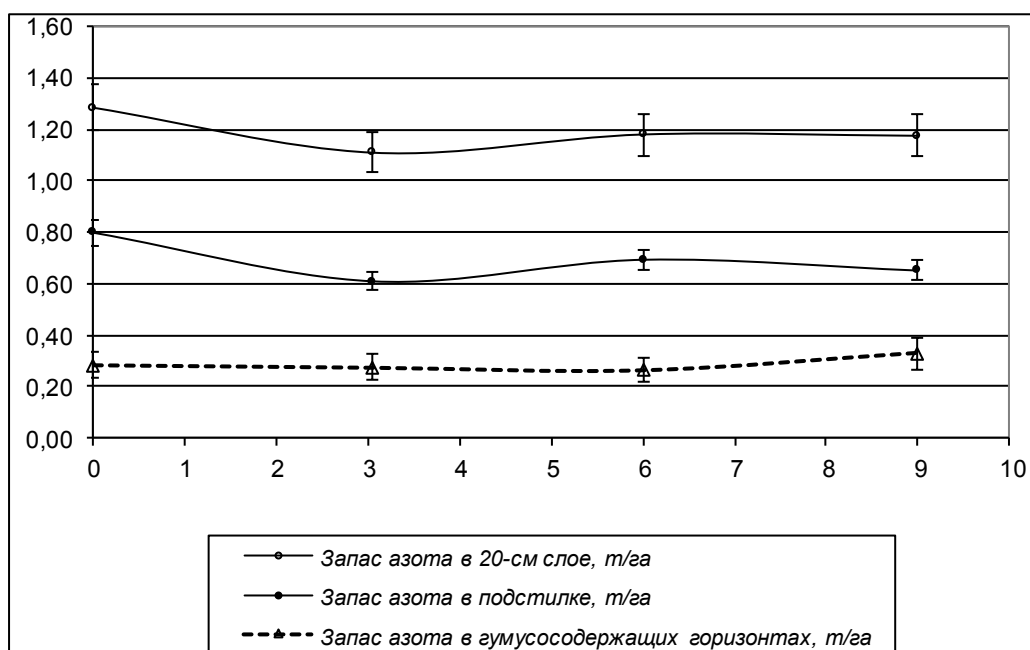


Рис. 4.14. Изменение запасов азота в почве после рубки осинника кисличного на суглинках на постоянной пробной площади 859. По оси абсцисс – время после рубки, лет, по оси ординат – масса, т/га.

4.4.5. Динамика растительности после сплошных рубок южно- и подтаежных дубравнотравных лесов на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах

На вырубках и в молодняках возраста до 15 лет отмечено преобладание *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata* (юго-восточные р-ны), *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*, *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica*, *Chelidonium majus*, *Geum urbanum*. Характерно значительное участие кустарников и деревьев второй величины (*Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Lonicera xylostemum*, *Salix caprea*), а в южных районах – также орешника, бузины и жостера (*Corylus avellana*, *Sambucus racemosa*, *Rhamnus cathartica*).

На вырубках возобновляются преимущественно лиственные породы, береза, осина, ясень, вяз и липа. Еловые молодняки возникают при сохранении подроста ели, а сосняки – на вырубках, подвергшихся огню. На вырубках и в молодняках ранних стадий сукцессии проективное покрытие травяно-кустарничковый ярус достигает 50–70 %, а затем снижается. При смыкании полога еловых молодняков в 30–40 лет также, как и в лесах кисличного цикла, покрытие снижается до 20–30 %, а затем возрастает до 40–50 % за счет увеличения покрытия видов дубравного разнотравья. В возрасте 20–40 лет в травяно-кустарничковом ярусе часто преобладает *Oxalis acetosella*. Также, как и в кисличном цикле, в лиственных молодняках, по

мере их взросления, наблюдается плавное уменьшение покрытия травяно-кустарничкового яруса и смена вейника и других светолюбивых видов кислицей и дубравным разнотравьем. При давности рубки 50 лет и более в травяно-кустарничковом ярусе могут преобладать косяника, кислица, медуница, звездчатка ланцетная, сныть, папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*), вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*) и другие виды. В слабо выраженном мохово-лишайниковом ярусе чаще всего преобладают *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiochila asplenioides*, виды родов *Brachythecium* s. l., *Plagiomnium* s. l. и др.

Количество видов на вырубках и в молодняках ранних стадий сукцессии увеличивается незначительно. В производных лесах встречаются опушечно-полянныи и иные растения, характерные для более нарушенных сообществ: *Galium mollugo*, *G. boreale*, *Geum urbanum*, *Succisa pratensis*, *Agrostis tenuis* и др. На протяжении всех стадий сукцессии в составе сообществ присутствуют виды групп майника (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*), перловника (*Melica nutans*, *Viola riviniana*, *Carex digitata*, *Pyrola rotundifolia*, *Paris quadrifolia*, *Aegopodium podagraria*) и медуницы (*Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Actaea spicata*). Наличие видов группы медуницы хорошо дифференцирует листовенные леса дубравнотравного цикла от лесов кисличных циклов (табл. 4.1). В лесах дубравнотравного цикла практически не встречается большинство видов группы таволги и других гигрофитов. В некоторых вариантах могут присутствовать виды группы черники-брусники.

Мощность подстилки в мелколиственных лесах, восстановившихся после сплошной рубки, меньше, чем в ельниках, а мощность гумусового горизонта имеет тенденцию к увеличению в производных сообществах, или остается без существенных изменений. (табл. 4.15). Небольшие изменения оценок увлажнения и активного богатства почвы по экологическим шкалам и устойчивость диагностических групп видов свидетельствуют о незначительных изменениях в ходе восстановительной сукцессии режимов увлажнения и почвенного богатства, присущих биогеоценозам дубравнотравного цикла. Сравнение аналитических показателей почв ельников дубравнотравных на бескарбонатных суглинках и производных от них осинников показало незначительное различие коренных и производных лесов (таб. 4.16).

Таблица 4.15

Морфология почв и структура почвенного покрова ельников и осинников травяно-дубравных (по: Федорчук и др., 2005)

Показатели	<i>Ельники</i>		<i>Осинники</i>		
	Подзона				
	Южнотаёжная	Подтайга	Южнотаёжная	Подтайга	
	Район исследований				
	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Ленинградская обл.	Псковская обл.	
Количество описаний	21	9	10	11	
Мощность почвенных горизонтов, см	A0	3,7±0,26	4,0±0,38	3,3±0,24	3,0±0,28
	A1	9,8±0,66	12,1±1,33	10,8±1,06	12,6±1,43
	A1A2	2,2 ² ±0,88	1,6 ² ±0,85	2,0 ² ±0,78	1,2 ² ±0,65
	A1+A1A2	12,0±1,07	13,7±1,18	12,8±1,22	13,8±1,48
	A2	3,2 ² ±0,99	1,3 ² ±0,90	1,9 ² ±1,09	1,4 ² ±0,98
	A2B	1,2 ¹ ±0,88	3,8 ³ ±1,74	1,3 ¹ ±0,76	2,8 ³ ±2,04
	A2Bg	4,6 ² ±1,78	–	4,0 ² ±1,66	–
Глубина залегания почвообразующей или подстилающей породы, см	88±6,0	89±4,5	73±8,2	92±9,1	

Таблица 4.16

Характеристика аналитических показателей почв ельников и осинников травяно-дубравных по горизонтам (по: Федорчук и др., 2005, с дополнениями)

Показатели	<i>Ельники</i>		<i>Осинники</i>		
	Подзона				
	Южнотаёжная	Подтайга	Южнотаёжная	Подтайга	
	Район исследований				
	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Ленинградская обл.	Псковская обл.	
1	2	3	4	5	
Количество определений	7	5	5	5	
pH _{ккл}	A0	4,6±0,18	4,8±0,11	4,7±0,19	4,9±0,13
	A1	3,8±0,16	4,5±0,38	3,9±0,26	4,7±0,28
	A1A2	(4,0)	–	(4,1)	–
	A2B, A2Bg	(3,8)	(4,0)	(3,9)	(3,9)
	BC	4,9±0,38	(7,1)	5,2±0,25	(6,9)
Сумма обменных оснований, мг-экв/100г почвы	A0	42,0±4,90	(38,6)	45,0±4,90	41,6±3,96
	A1	7,1±1,85	3,6±2,09	6,7±2,35	5,6±2,04
	A1A2	(0,7)	–	(0,7)	–
	A2B, A2Bg	(5,7)	(2,5)	-	-
	BC	11,4±2,35	(19,7)	13,3±2,05	20,1±2,40
Степень насыщенности основаниями, %	A0	56,6±3,64	(59,4)	62,6±4,42	63,4±3,96
	A1	27,0±5,46	29,1±16,36	29,2±4,56	33,1±6,32
	BC	64,9±13,36	(94,5)	54,8±12,25	90,5±10,34

Окончание таблицы 4.16

1	2	3	4	5
Углерод органического вещества – С, %	A0 26,6±1,64	28,6±3,08	27,2±1,44	28,6±2,58
	A1 3,8±0,27	3,0±0,60	3,8±0,34	3,2±0,59
Азот органического вещества – N, %	A0 0,84±0,141	2,38±0,644	0,94±0,158	2,08±0,666
	A1 0,21±0,011	0,36±0,066	0,28±0,011	0,46±0,066
	A1A2 (0,16)	–	(0,18)	–
	A2B, A2Bg –	(0,14)	–	(0,16)
Отношение C:N	A0 31,71±4,90	125±3,03	28,91±4,90	13,85±3,03
	A1 18,15±2,26	8,35±1,00	13,65±2,26	75±1,00
	A1A2 (5,0)	–	(5,0)	–
	A2B, A2Bg –	(2,1)	–	(2,5)
Количество определений	7	5	7	5

Примечание. В скобках – данные, полученные по результатам одного-двух определений.

4.4.6. Особенности динамики растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, пихтарников кисличных и дубравнотравных уральско-западносибирской провинции

Особенностью динамики растительности после сплошных рубок средне- и южнотаежных ельников, пихтарников и подтаёжных лесов Уральско-Западносибирской провинции является участие в ельниках, пихтарниках, кедровниках кисличных и дубравнотравных видов высокотравья, которые разрастаются на вырубках и на начальных стадиях сукцессии до 5–10 лет после рубки. На востоке европейской части РФ, наряду с *Calamagrostis arundinaceae*, *Rubus idaeus*, высокое обилие отмечено нами для *Calamagrostis obtusata*, *Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum minus*.

В лиственных молодняках и средневозрастных насаждениях 10–30-летнего возраста, возникших после рубки средне- и южнотаежных ельников, пихтарников кисличных и дубравнотравных Уральско-Западносибирской провинции, наблюдали высокую сомкнутость крон деревьев и низкое проективное покрытие видов высокотравья, страдающего от затенения. А. Ю. Ярошенко и др. (1998; 2001) полагают, что рубки темнохвойных лесов высокотравных подтипов кисличной и дубравнотравной серий типов леса могут привести к частичной гибели характерных видов высокотравья на стадии жердняка. Следует отметить, что аконитовые березняки встречаются не только в Уральско-Западносибирской провинции, но и в Карелии (Федорчук и др., 2005). И.Ф. Удра (1988), Л. Б. Заугольнова и др. (2009), О. В. Смирнова и др. (2006, 2013) связывают распространение видов высокотравья с наличием плейстоценовых рефугиумов.

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА НЕДОСТАТОЧНО И СЛАБО ДРЕНИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

5.1. Характеристика местообитаний

Для заболоченных земель характерно оглеение на глубине менее 1,5 м, повышенная (более 9 см), по сравнению с нормально дренированными землями, мощность органических горизонтов и наличие развитого нанорельефа.

С учётом характера коренной растительности на заболоченных местообитаниях, их можно сгруппировать в три класса местообитаний по трофности и выделить соответствующие им три группы циклов типов леса (таблица 5.1.).

Таблица 5.1.

Характеристики местообитаний и группы циклов недостаточно и слабо дренированных земель

Ряд увлажнения	Трофность экотопов	Доминанты коренных лесов	Группа циклов
Проточный	Эутрофные	Ель, кедр, береза пушистая, ольха чёрная	Болотнотравная
Застойный	Мезотрофные	Ель, кедр	Долгомошно-сфагновая
		Сосна, береза	Травяно-сфагновая
	Олиготрофные	Сосна	Сфагновая

Вслед за О.Г.Чертовым (1981), мы различаем три ступени дренажа, различающиеся по мощности органического горизонта: недостаточный (до 15 см), слабый (16–30 см); болотный (> 30 см).

5.2. Растительность местообитаний темнохвойных лиственнично-темнохвойных лесов проточного ряда увлажнения – травяно-таволжная группа циклов

Болотнотравная группа включает три цикла: 1) Таволгово-кисличный цикл на недостаточно дренированных землях – *Filipenduloso-Oxalidososa*; 2) Таволжовый цикл на слабодренированных землях и низинных торфах – *Filipendulosa*; 3) Болотнотравный цикл на слабодренированных землях и низинных торфах – *Paludiherbosa*.

Долгомошно-сфагновая группа включает 6, в том числе на недостаточно дренированных землях: 1) Кустарничково-долгомошный – *Fruticuloso-Polytrichosa*; 2) Чернично-долгомошный – *Myrtilloso-Polytrichosa*; на слабодренированных землях и переходных торфах: 3) Гиргензоновосфагновый – *Girgensohnii sphagnosa*; 4) Травяно-Гиргензоновосфагновый – *Herboso-Girgensohnii sphagnosa*; 5) Чернично-сфагновый – *Myrtilloso-Sphagnosa*; 6) Мелкотравно-сфагновый (Син.: майниково-сфагновый) – *Nanoherboso-*

Sphagnosa. Циклы 1,3,4 приурочены к северной тайге, остальные – к средней и южной. Отличительные признаки циклов долгомошно-сфагнувой группы приведены в таблице 5.2.

Травяно-сфагнувая группа включает два цикла на слабодренированных землях и переходных торфах: 1) Осоково-пушицевый – *Caricoso-lasiocarpae-eriphorosum*; 2) Осоково-сфагнувый – *Caricoso-Sphagnosa*.

Таблица 5.2

Отличительные признаки циклов долгомошно-сфагнувой группы (справедливы для давности нарушения почвы более 10 лет)

Отличительные признаки		Циклы ассоциаций					
		<i>Fruticulos-Polytrichosa</i>	<i>Girgensohnii sphagnosa</i>	<i>Herboso-Girgensohnii sphagnosa</i>	<i>Myrtilloso - Sphagnosa</i>	<i>Myrtilloso-Polytrichosa</i>	<i>Nanoherboso-Sphagnosa</i>
Класс бонитета по подзонам и породам:							
Северная	Ель, кедр	V-Va	V-Va	V-Va	-	-	-
	Сосна	V-Va	V-Va	V-Va	-	-	-
	Береза	V-Va	V-Va	V-Va	-	-	-
Средняя	Ель, кедр	-	-	-	IV -V	III-IV	III-IV
	Сосна	-	-	-	III-IV	III	III-IV
	Береза	-	-	-	IV	III-IV	III-IV
	Осина	-	-	-	-	IV	-
Южная и подтайга	Ель, кедр	-	-	-	III-IV	II-III	III-IV
	Сосна	-	-	-	II-III	I-II	II-III
	Береза	-	-	-	III-IV	II-III	III-IV
	Осина	-	-	-	-	III-IV	-
Присутствие 3-х и более видов таежного мелкотравья и папоротников*		-	-	-	-	(+)	+
Присутствие психрофитных кустарничков **		+	+	+	(+)***	(+)***	-
Присутствие видов низинных болот****		-	-	+	-	(+)	(+)
Мощность органических горизонтов почвы (подстилка+торф), см		≤12	>12	>12	>12	≤12	>12

Примечания:* *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*;

** *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*;

*** ,изредка в сосняках встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*

**** *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *E. fluviatile*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *Filipendula ulmaria*;

(+) – признак выражен не во всех сообществах.

Соотношение видов в живом напочвенном покрове варьирует, в зависимости от сомкнутости и состава древесного яруса, а также давности нарушений. В каждой серии типов леса нами выделен целый ряд вариантов (таб. 5.3).

Таблица 5.3

Варианты доминирования в кустарничково-долгомошном (*Fruticuloso-Polytrichosa*), гиргензоновосфагновом (*Sphagnosa girgensohnii*), травяно-гиргензоново-сфагновом (*Sphagnoso-Herbosa*), чернично-долгомошном (*Myrtilloso-Polytrichosa*), мелкотравно-сфагновом (*Nanoherboso-Sphagnosa*) и чернично-сфагновом (*Myrtilloso-Sphagnosa*) циклах типов леса.

Основные варианты доминирования в живом напочвенном покрове	Давность нарушений		Циклы ассоциаций					
	Пожар	Рубка	<i>Fruticuloso-Polytrichosa</i>	<i>Sphagnosa girgensohnii</i>	<i>Sphagnoso girgensohnii Herbosa</i>	<i>Myrtilloso-Sphagnosa</i>	<i>Myrtilloso - Polytrichosa</i>	<i>Nanoherboso -Sphagnosa</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>Marchantiosum</i>	2-10	-	+	+	+	+	+	+
2. <i>Polytrichosum</i>	3-40	2-10	+	+	+	+	+	+
3. <i>Vaccinioso- Polytrichosum</i>	3-40	1-10	+	+	+	+	+	+
4. <i>Equisetoso- Polytrichosum</i>	3-40	5-10	+	+	+	+	+	+
5. <i>Caricoso (globularis)-Polytrichosum</i>	3-40	2-10	+	+	+	+	+	+
6. <i>Equisetoso-Sphagnosum</i>	>10	>1	+	+	+	+	+	+
7. <i>Caricoso (globularis)-Sphagnosum</i>	>10	2-10	+	+	+	+	+	+
8. <i>Vaccinioso-Sphagnosum</i>	>10	>1	+	+	+	+	+	+
9. <i>Myrtilloso-Sphagnosum</i>	>10	>1	+	+	-	+	+	+
10. <i>Chamaepericlymenoso – Polytrichosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	-	-
11. <i>Chamaepericlymenoso - Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	-	-
12. <i>Ruboso chamaemori -Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	-	-
13. <i>Ledoso- Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	-	-
14. <i>Ruboso chamaemori-Polytrichosum</i>	5-10	>1	+	+	-	-	-	-
15. <i>Ledoso-Polytrichosum</i>	5-10	>1	+	+	-	-	-	-
16. <i>Ledoso-Sphagnosum</i>	>10	>1	+	+	-	-	-	-
17. <i>Callunoso-Polytrichosum</i>	3-40	2-10	+	+	-	+	+	-
18. <i>Ruboso chamaemori-Sphagnosum</i>	>10	>1	+	+	-	+	-	-
19. <i>Deshampsioso-Polytrichosum</i>	3-40	2-10	-	-	+	-	+	+
20. <i>Calamagrostidoso canescentis-Sphagnosum</i>	>10	3-10	-	-	+	-	+	+
21. <i>Calamagrostidoso langsdorffii-Sphagnosum</i>	>10	3-10	-	-	+	-	+	+
22. <i>Caricoso (cinereae)-Sphagnosum</i>	>10	2-10	-	-	-	+	-	-
23. <i>Myrtilloso-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	2-140	+	-	-	-	+	-
24. <i>Equisetoso-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	+	-
25. <i>Vaccinioso- Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>10	+	-	-	-	+	-
26. <i>Avenelloso-Polytrichosum</i>	5-10	>1	+	-	-	-	+	-

Таблица 5.3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
27. <i>Avenelloso-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	+	-
28. <i>Myrtilloso-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	2-140	+	-	-	-	+	-
29. <i>Equisetososo-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	+	-
30. <i>Vaccinioso-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>10	+	-	-	-	+	-
31. <i>Avenelloso -Polytrichosum</i>	5-10	>1	+	-	-	-	+	-
32. <i>Avenelloso- Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>1	+	-	-	-	+	-
33. <i>Molinioso-Polytrichosum</i>	3-40	2-20	-	-	-	-	+	-
34. <i>Calamagrostidoso canescentis-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	1-140	-	-	-	-	+	-
35. <i>Deshampsioso-Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	2-10	-	-	-	-	+	-
36. <i>Molinioso- Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	2-140	-	-	-	-	+	-
37. <i>Nanoherboso- Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	>10	-	-	-	-	+	-
38. <i>Molinioso-Sphagnosum</i>	>10	2-140	-	-	-	-	+	-
39. <i>Calamagrostidoso canescentis-Polytrichosum</i>	3-40	2-10	-	-	-	-	+	+
40. <i>Juncoso (effusi-conglomerati)-Polytrichosum</i>	3-10	2-10	-	-	-	-	+	+
41. <i>Calamagrostidoso arundinaceae-Polytrichosum</i>	3-40	3-20	-	-	-	-	+	+
42. <i>Deshampsioso-Sphagnosum</i>	>10	2-10	-	-	-	-	+	+
43. <i>Calamagrostidoso arundinaceae, Sphagnoso-Hylocomiosum</i>	>10	3-20	-	-	-	-	+	+
44. <i>Dryopteridoso expansae-Sphagnosum</i>	>10	>10	-	-	-	-	+	+
45. <i>Dryopteridoso carthusianae-Sphagnosum</i>	>10	>10	-	-	-	-	+	+
46. <i>Nanoherboso-Polytrichosum</i>	>20	>10	-	-	-	-	+	+
47. <i>Nanoherboso-Sphagnosum</i>	>10	>10	-	-	-	-	+	+

Примечание: в двойную рамку обведены варианты доминирования, которые чаще других отмечены в коренных темнохвойных лесах

Сфагновая группа включает три цикла: 1) Сфагново-багульниковый (Син.: багульниково-черничный) на недостаточно и слабо дренированных землях – *Sphagnoso-Ledosa*; 2) Кустарничково-сфагновый (Син.: багульниковый) на верховых торфах – *Fruticulososo – Sphagnosa*; 3) Сфагновый на верховых торфах – *Sphagnosa*. В рассматриваемой группе выделено пять циклов ассоциаций, отличительные признаки которых приведены в таблице 5.4.

Отличительные признаки циклов сфагновой и травяно-сфагновой групп

Отличительные признаки	Группы циклов ассоциаций				
	<i>Sphagnosa</i>			<i>Caricoso-Sphagnosa</i>	
	Циклы ассоциаций				
	<i>Sphagnoso-Ledosa</i>	<i>Fruiculosos-Sphagnosa</i>	<i>Sphagnosa</i>	<i>Caricoso-lasiocarpae-Eriophorosa</i>	<i>Caricoso-Sphagnosa</i>
Класс бонитета сосняков по подзонам:					
Северная	V-Va	Va-Vб	Va-Vб	Va-Vб	Va-Vб
Средняя	IV-V	V-Va	Va-Vб	Va-Vб	Va-Vб
Южная и подтайга	III-IV	IV-V	V-Vб	V-Vб	V-Vб
Присутствие <i>Picea abies</i> , в древостое	(+)	(+)	-	-	-
Присутствие <i>Betula pubescens</i> в древостое	+	(+)	-	(+)	+
Присутствие видов крайне олиготрофных болот*	-	-	+	(+)	(+)
Присутствие (+) и доминирование (Д) видов низинных болот**	-	-	-	+	Д
Мощность органических горизонтов почвы (подстилка+торф), см	≤30	>30	>50	>30	>30
Мощность слаборазложившегося сфагнового торфа и очёса сфагновых мхов, см	≤30	≤30	>30	≤30	≤30

Примечания:* - *Oxycoccus microcarpus*, *Drosera rotundifolia*, *Carex pauciflora*, *Sphagnum fuscum*; ** - *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *E. fluviatile*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *C. lasiocarpa*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *Phragmites australis*; (+) - признак выражен не во всех сообществах.

Варианты ассоциаций, выделяемые по доминированию в живом напочвенном покрове различных видов, приведены в таблице 5.5. В лесах всех ассоциаций в качестве доминантов мохового яруса могут выступать следующие виды сфагновых мхов: *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fallax*, в сосняках травяно-сфагновых доминантом может быть также *S. flexuosum*, а в сосняках сфагновых также *S. fuscum*.

5.3. Послепожарная динамика на лесных недостаточно- и слабодренированных землях

В целом, леса недостаточно- и слабодренированных земель реже, чем леса на дренированных местообитаниях, подвергаются пожарам (табл. 5.6). Тем не менее, ряд циклов не уступает по повторяемости пожаров, а в ряде случаев превосходит по этим показателям леса на дренированных суглинках. Так, из числа циклов, связанных с недостаточно дренированными почвами, в Ленинградской области наибольшая горимость свойственна соснякам сфагнуво-багульниковым

на недостаточно- и слабодренированных местообитаниях, а наименьшая – лесам проточного ряда увлажнения.

Таблица 5.5

Варианты доминирования в живом напочвенном покрове лесов сфагнового цикла ассоциаций

Варианты доминирования в живом напочвенном покрове	Давность пожара, лет	Циклы ассоциаций				
		<i>Sphagnoso-Ledosa</i>	<i>Fruticulososo – Sphagnosa</i>	<i>Sphagnosa</i>	<i>Caricoso-lasiocarpae-Eriophorosa</i>	<i>Caricoso-Sphagnosa</i>
<i>Polytrichosum stricti</i>	<15	+	+	+		
<i>Eriophoroso - Polytrichosum</i>	2-20	+	+	+		
<i>Myrtilloso- Polytrichosum</i>	2-20	+				
<i>Callunoso - Polytrichosum</i>	2-20	+				
<i>Ledoso - Polytrichosum</i>	2-20	+				
<i>Myrtilloso-Hylcomioso-Sphagnosum</i>	>15	+				
<i>Callunoso -Hylcomioso-Sphagnosum</i>	>15	+				
<i>Ledoso –Hylcomioso-Sphagnosum</i>	>15	+				
<i>Molinioso –Hylcomioso-Sphagnosum</i>	>15	+				
<i>Molinioso – Sphagnosum</i>	>15	+				+
<i>Myrtilloso – Sphagnosum</i>	>15	+	+			
<i>Vaccinioso – Sphagnosum</i>	>15	+	+	+		
<i>Callunoso –Sphagnosum</i>	>15	+	+	+		
<i>Ledoso – Sphagnosum</i>	>15	+	+	+		
<i>Vaccinioso uliginosi – Sphagnosum</i>	>20		+	+	+	
<i>Chamaedaphnoso – Sphagnosum</i>	>20		+	+	+	
<i>Eriophoroso – Sphagnosum</i>	>20		+	+	+	
<i>Betuloso nanaea – Sphagnosum</i>	>20			+	+	
<i>Caricosum pauciflorae–Sphagnosum</i>	>20			+		
<i>Empetroso nigri – Sphagnosum</i>	>20			+		
<i>Caricosum lasiocarpae–Sphagnosum</i>	>20					+
<i>Caricosum rostratae – Sphagnosum</i>	>20					+
<i>Caricoso rhynchophysae–Sphagnosum</i>	>20					+
<i>Phragmitoso – Sphagnosum</i>	>20					+
<i>Menyanthoso – Sphagnosum</i>	>20					+
<i>Equsetoso fruviatilis – Sphagnosum</i>	>20					+
<i>Calamagrostidoso canescentis – Sphagnosum</i>	>20					+

Примечание: в двойную рамку обведены варианты доминирования, которые чаще других отмечены в лесах соответствующих серий

Пожары на заболоченных местообитаниях наблюдаются преимущественно в экстремально сухие годы, когда уровень грунтовых вод опускается ниже 50 см от поверхности. Тем не менее, высокая влажность верхних почвенных горизонтов, как правило, приводит к неполному выгоранию подстилки и торфа.

Пожары в местообитаниях застойного ряда увлажнения имеют характер повоальных подстилочных, а на торфяных почвах – подземных (торфяных). Древостои, как правило, полностью не погибают в результате пожара. Так, средняя относительная полнота сохраняющегося после пожара древостоя составляла в северной тайге 0.12–0.13, при средней полноте на этих местообитаниях в ненарушенном состоянии – 0.4 (табл. 5.6). В первую очередь погибают темнохвойные породы, ель и кедр. На начальных этапах послепожарной сукцессии преобладают сосна и береза. Восстановление преобладания темнохвойных пород здесь происходит быстрее, чем на дренированных местообитаниях, и занимает в условиях северной тайги около 150 лет, что, по-видимому, связано с благоприятными условиями их естественного возобновления и неполной их повреждаемостью пожарами.

Таблица 5.6

Сравнение пожарных характеристик лесных земель Лапландского и Верхне-Тазовского заповедников на слабо дренированных местообитаниях

Показатели	Лапландский заповедник		Верхне-Тазовский заповедник		t _{St}
	Среднее	SD	Среднее	SD	
<i>Polytrichosa, Sphagnosa girgensohnii, Sphagnosa застойного ряда увлажнения</i>					
Вероятность пожара за 10 лет	0,0233	0,0087	0,1063	0,1148	660,0
Количество пожаров за 120 лет на выдел	0,3	0,1	0,7	0,5	165,7
Относительная полнота сохранившихся деревьев	12	10	13	18	0,3*
Время сукцессии, лет	429	1075	1317	1825	0,0*
Количество наблюдений (выделов)	24544		58		
<i>Herboso-Filipendulosa, Herboso-Sphagnosa проточного ряда увлажнения</i>					
Вероятность пожара за 10 лет	0,0189	0,0205	0,0936	0,0866	924,9
Количество пожаров за 120 лет на выдел	0,2	0,1	0,7	0,5	103,1
Относительная полнота сохранившихся деревьев	12	17	14	2	0,3*
Время сукцессии, лет	529	1100	250	1901	0,0*
Количество наблюдений (выделов)	45		97		

Примечание: SD – стандартное отклонение, * - различие недостоверно с вероятностью 0,9 и более.

На начальных этапах восстановления живого напочвенного покрова разрастаются обычно частично сохраняющиеся после пожара багульник (*Ledum palustre*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), осока шарообразная, (*Carex globularis*), хвощ лесной, (*Equisetum sylvaticum*), вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii* – на богатых местообитаниях с торфянисто-перегнойными почвами), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* – на олиготрофных участках с перегнойно-торфяными почвами). В восстановлении живого напочвенного покрова выделяются три стадии, описанные для таежных лесов А. А. Корчагиным (1954): 1) маршанциево-долгомощная (*Marchantia polymorpha, Funaria hy-*

grometrica, *Leptobryum pyriforme*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*) продолжительностью около 10 лет; 2) долгомошная (*Polytrichum commune*, *P. strictum*) при давности пожара 10–50 лет; 3) сфагновая или гилокомиевая (в зависимости от исходного растительного сообщества) при давности пожара 20–60 лет. Пожары на местообитаниях проточного ряда увлажнения приводят, как правило, к гибели или частичной гибели древесного яруса, сложенного в этих местообитаниях преимущественно березой, елью и кедром. В средней и северной тайге на гарях обычно возобновляется береза (табл. 5.7), в южной тайге и подтайге – береза и чёрная ольха. Полное преобладание темнохвойных пород на рассматриваемых местообитаниях – редкое явление, даже при большом возрасте насаждений. Время стабилизации породного состава древостоя для северной тайги примерно равно 250 годам для южной – 160 лет.

Таблица 5.7

Состав (доли) послепожарных насаждений на недостаточно и слабо дренированных местообитаниях

Статистики	Виды деревьев						
	С	Лц	К	Е	Б	Ос	Нет
Кольско-Карельска провинция							
<i>Polytrichosa</i> , <i>Sphagnosa girgensohnii</i> , <i>Sphagnosa</i> (возраст 10- 40 лет)							
Av	7,62	-	-	0,09	2,29	-	-
SE	1,15	-	-	0,07	0,79	-	-
Min	-	-	-	-	1	-	-
Max	10	-	-	2	9	-	-
N	23	23	23	23	23	23	23
<i>Herboso-Filipendulosa</i> (возраст 10-70 лет)							
Av	1,02	-	-	2,04	6,94	1,02	-
SE	0,02	-	-	0,26	1,23	0,02	-
Min	-	-	-	-	-	-	-
Max	10	-	-	4	10	10	-
N	20	20	20	20	20	20	20
Уральско-Западносибирская провинция							
<i>Polytrichosa</i> , <i>Sphagnosa girgensohnii</i> , <i>Sphagnosa</i> (возраст 10- 40 лет)							
Av	6,38	-	0,23	0,85	2,54	-	-
SE	1,05	-	0,23	0,77	0,83	-	-
Min	-	-	-	-	-	-	-
Max	10	-	3	10	8	-	-
N	13	13	13	13	13	13	13
<i>Herboso-Filipendulosa</i> (возраст 10-70 лет)							
Av	3,23	-	0,18	0,32	6,27	-	-
SE	0,98	-	0,13	0,15	0,93	-	-
Min	-	-	-	-	-	-	-
Max	10	-	2	2	10	-	-
N	22	22	22	22	22	22	22

Примечание. Обозначения статистик: Av – среднее, SE – погрешность (стандартная ошибка), Min – наименьшее значение, Max – наибольшее значение, N – количество ПП

По наблюдениям 4-х летних гарей на Кольском полуострове (в среднем течении р. Варзуга), в живом напочвенном покрове на гарях таволгового типа ЛРУ уже в первые годы после пожара наблюдается массовое развитие таволги (*Filipendula ulmaria*), вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis purpurea*) и осок (*Carex aquatilis*, *C. cespitosa*). В целом, флористический состав сообществ болотнотравной группы под влиянием пожаров существенно не меняется. Изменения носят количественный характер, за счет разрастания светолюбивых видов трав. В Уральско-Западносибирской провинции в составе послепожарных сообществ на местообитаниях проточного ряда увлажнения кроме таволги, осок и вейника отмечены *Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Pleurospermum uralense*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum minus*. Менее всего пожары затрагивают растительность сильно обводненных мочажин, которые даже в сухие годы сохраняют влагу, препятствующую распространению огня.

5.4. Динамика растительности на заболоченных почвах после сплошных рубок

5.4.1. Динамика растительности экотопов застойного ряда заболачивания после сплошных рубок

После рубки долгомошных и сфагновых лесов изменения структуры и состава живого напочвенного покрова менее значительны, чем на дренированных местообитаниях среднего и высокого почвенного богатства. Наибольшему изменению подвергаются волокна, на которых происходит перемешивание и уплотнение верхних почвенных горизонтов и моховой дернины.

На вырубках долгомошных лесов и в молодняках на их месте в северной тайге в травяно-кустарничковом ярусе обычно преобладают те же виды, что и до рубки, или доминантами становятся *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium vitis-idaea*, присутствовавшие или доминировавшие до рубки. В южной и средней тайге к ним добавляются *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. canescens*, *C. purpurea*, *Avenella flexuosa*, *Molinia caerulea*, *Juncus effusus*, *J. conglomeratus*, *J. filiformis*. На вырубках чернично-сфагновых лесов всех подзон преобладают *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium vitis-idaea*.

По данным лесоустройства Ленинградской обл. после сплошной рубки хвойных насаждений чернично-долгомошного и чернично-сфагнового типов без сохранения подроста ели с вероятностью 0,1–0,3 на вырубках возобновляются хвойные породы, преобладавшие до рубки; при рубке березняков и осинников, а также 30 % ельников и сосняков – береза или осина. Ель преобладает на 30–40% вырубках ельников и на 20 % вырубках березняков и осинников, проведенных с сохранением подроста. В составе формирующихся на вырубках молодняков обычно встречается ель, преимущественно из числа сохраненного подроста, и активно поселяется береза. Исключение составляют паловые вырубки, где возобновляется сосна.

Характер изменения живого напочвенного покрова после рубок в значительной степени зависит от способа и времени рубки, наличия огневого воздействия (Neshatayev, Egorov, 2000). После зимних рубок повреждения живого напочвенного покрова незначительны и выражены лишь на волоках. При проведении рубок летом наблюдаются значительные повреждения мохового покрова трелевочными тракторами, частичное уплотнение и перемешивание органических горизонтов почвы. На участках со слабым повреждением живого напочвенного покрова внедрение новых видов, нехарактерных для сообществ, близких к коренным, практически отсутствует.

Для изученных вырубок и формирующихся на них молодняков чернично-сфагновой серии типов леса характерно разрастание осок серой и шароплодной (*Carex cinerea*, *C. globularis*). В молодняках мелкотравно-сфагновой и долгомошной серий типов леса наблюдали повышение обилия щучки (*Deschampsia cespitosa*) и вейников (*Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*, *C. epigeios*). Напротив, на нарушенных участках могут поселиться виды, свойственные вырубкам – иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), малина (*Rubus idaeus*), ситники и осоки (*Juncus conglomeratus*, *J. effusus*, *Carex leporina*, *Carex cinerea*). На вырубках, пройденных огнем (Neshatayev, Egorov, 2000), отмечено формирование мохового покрова с преобладанием *Polytrichum commune*.

Рубка приводит к общему снижению проективного покрытия мохово-лишайникового яруса до 15–20 % за счет механического повреждения почвы техникой и засыпания мхов порубочными остатками. Через 5–7 лет после рубки в молодняках на месте лесов долгомошных циклов общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса повышается с 25–30 % до 50–60 %, а его минимум (10–20 %) наблюдается в еловых молодняках 30–40-летнего возраста, затем наблюдается плавное увеличение проективного покрытия до исходного значения. В березняках и осинниках, так же, как и в лесах на нормально дренированных почвах, восстановление проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса происходит плавно к возрасту 50–70 лет. Смена пионерных видов черникой происходит и в березняках, и в ельниках в возрасте 30–40 лет (Neshatayev, Egorov, 2000; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

Моховой сфагновый покров восстанавливается после механических повреждений за 3–6 лет. Как показали стационарные наблюдения (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005), покрытие сфагновых мхов может до смыкания полога молодняка превосходить этот показатель до рубки. Восстановление проективного покрытия мохово-лишайникового яруса до исходного состояния проходит за 10–20 лет в хвойных молодняках и в лиственных чернично-сфагновых типах. В лиственных долгомошниках оно затягивается до 130 лет. В мохово-лишайниковом ярусе часто, особенно в лиственных молодняках, наблюдается смена сфагнового покрова долгомошным из *Polytrichum commune* (Neshatayev, Egorov, 2000; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

В отличие от чернично-сфагновых молодняков, в молодняках мелкотравно-сфагнового цикла преобладает осина. В числе доминантов травяно-кустарничкового яруса в березняках мелкотравно-сфагновых отмечены *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis canescens* и *Dryopteris carthusiana*.

Существенное увеличение количества видов наблюдается на ранних стадиях сукцессии после рубок долгомошных лесов (в 1,5 раза). Состав видов, появляющихся на вырубках, близок к таковому вырубкам черничных лесов. На вырубках сфагновых лесов видовой состав не меняется или появляется 1–5 новых видов, отсутствовавших в исходном (контрольном) сообществе. В числе этих видов *Juncus effusus*, *J. filiformis*, *Carex cinerea*, *C. brunnescens*, *C. leporina*, *Luzula multiflora*, *Calamagrostis arundinacea*, *Deshampsia cespitosa*, *Chamerion angustifolium* (Neshatayev, Egorov, 2000; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

Высокая корреляция ($R=0,81$) обнаружена между индексом Шеннона для древесного яруса (в расчеты включены все типы леса застойного ряда увлажнения) и временем сукцессии, что свидетельствует об увеличении структурного разнообразия древесного яруса в ходе демуляции. Низкие отрицательные коэффициенты корреляции установлены для связи между временем сукцессии и индексом Шеннона подлеска-подроста ($R= -0,41$), травяно-кустарничкового ($R= -0,22$), мохово-лишайникового ($R= -0,18$) ярусов и суммой индексов Шеннона для всех ярусов ($-0,02$). Мера включения видовой состав вырубок и молодняков 1–2 классов возраста в видовой состав спелых насаждений составила 66 % для чернично-сфагновой серии типов леса, 60 % – для мелкотравно-сфагновой и 77 % – для долгомошной. Низкий уровень связи индекса биоразнообразия Шеннона со временем сукцессии и высокий уровень флористического сходства спелых лесов и молодняков свидетельствуют о незначительном изменении биологического разнообразия живого напочвенного покрова в результате рубок на недостаточно- и слабодренированных местообитаниях. Таким образом, процессы демуляционной сукцессии по направлению к условно-коренному типу леса в рассмотренных условиях местопроизрастания не сопровождаются нарастанием биологического разнообразия. Напротив, прослеживается тенденция к его уменьшению на стадии спелого леса (Neshatayev, Egorov, 2000).

После рубок лесов олиготрофного ряда заболачивания на вырубках может увеличиваться проективное покрытие *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Carex globularis*. Вырубки возобновляются сосной с незначительной примесью березы. Восстановление проективного покрытия мохово-лишайникового яруса занимает 5–7 лет. На ранних стадиях в нем возможно увеличение проективного покрытия следующих видов мохово-лишайникового яруса: *Polypodium commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*, *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia* sp.sp. (Neshatayev, Egorov, 2000; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

5.4.2. Динамика растительности экотопов проточного ряда увлажнения после сплошных рубок

В мелколиственных лесах, формирующихся после рубки ельников, пихтарников, кедровников таволгово-кисличных и их аконитовых вариантов, часто доминируют *Filipendula ulmaria*, *Crepis paludosa*, *C. sibirica*, *Geum rivale*, *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Cirsium oleraceum*, *Deshampsia cespitosa*, а на вырубках – также *Calamagrostis canescens*, *C. purpurea*, *Rubus idaeus*. На вырубках в 60–70 % случаев преобладают лиственные породы, ольха черная, береза, реже осина и ольха серая. При рубке с сохранением подроста ель преобладает лишь в 40 % молодняков.

На стадии вырубки и в молодняках 5–10 лет проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает значений 70–80 %; в сомкнутых 30–40-летних ельниках оно снижается до 45–55 %, а затем по мере увеличения возраста постепенно повышается до 50–60 %. В лиственных лесах проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса плавно снижается к возрасту 100 лет. Начиная с 30 лет, в ельниках и пихтарниках обычно преобладают *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, а в лиственных – *Filipendula ulmaria*. Другие виды, часто доминирующие, начиная с 30-летнего возраста, в лиственных и хвойных лесах – *Aegopodium podagraria*, *Geum rivale*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Aconitum septentrionale*, а в средней тайге – *Maianthemum bifolium* *Vaccinium myrtillus*. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса снижается в первые 5–10 лет до 10–15 %. В темнохвойных лесах его проективное покрытие увеличивается к 30 годам до 30–35 % и затем остается стабильным. В мелколиственных лесах проективное покрытие мохово-лишайникового яруса существенно увеличивается до 20–25% только в возрасте более 70 лет. В моховом ярусе чаще всего преобладает *Rhytidiadelphus triquetrus*, заметную роль играют также *Plagiomnium medium*, в ельниках – *Sphagnum squarrosum* и *S. girgensohnii*, в средней тайге также *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, в мелколиственных лесах – *Climacium dendroides*.

Среднее число видов в таволгово-кисличных лесах варьирует от 51 до 67. На вырубках обычно увеличивается количество видов за счет заноса сорняков. Для сообществ таволгово-кисличного цикла характерно участие видов групп таволги, майника, папоротников, черники-брусники. Менее постоянно участие группы перловника (*Aegopodium podagraria*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Pyrola rotundifolia*). В некоторых сообществах отмечено участие видов группы медуницы (*Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*). Группа черники-брусники слабее всего представлена в мелколиственных лесах, а также в подтаежной зоне (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005). В Уральско-Западносибирской провинции в составе

производных сообществ отмечены *Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Diplazium sibiricum*, *Pleurospermum uralense*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum minus*.

На вырубках лесов таволжного и болотно-травного циклов в возобновлении преобладают береза и/или ольха черная. Проективное покрытие травяного яруса к 5–7 годам после рубки достигнет максимума (70–90 %), а затем, по мере развития древостоя, оно постепенно снижается до 30 % к возрасту 100 лет. На вырубках и в молодняках преобладают те же виды, что и в лесах старшего возраста (*Athyrium filix-femina*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis canescens*, *C. purpurea*, *Scirpus sylvaticus*, *Lysimachia vulgaris*. В болотно-травном цикле часто преобладают осоки *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса на стадиях молодняка и средневозрастного насаждения составляет около 10 %, а спелых оно в среднем составляет 30–40 %.

5.5. Динамика растительности на слабо и недостаточно дренированных местообитаниях под влиянием гидролесомелиорации

5.5.1. Диагностика исходного состояния лесов на осушенных местообитаниях

Характер происходящих изменений и чередование этапов динамики биогеоценозов после осушения разнообразны и зависят не только от интенсивности осушения, но и от исходного типа леса (болота). Кроме многолетних наблюдений на постоянных ПП, в основу анализа динамики биогеоценозов после осушения земель положены разработанные нами методы установления исходного (до осушения) состояния леса/болота (Нешатаев, 1986б). На начальных этапах сукцессии осушения (первые 1–3 года) осушаемые сообщества сохраняют основные признаки исходных типов леса или болота. В дальнейшем, через 5–10 лет и более, в случае достаточно эффективного осушения, в осушаемых лесах происходят существенные изменения.

В таблице 5.8 приведены показатели осушаемых лесов, по которым можно определить исходные (до осушения) типы леса или болота для биогеоценозов на почвах, имеющих торф после осушения мощностью более 25 см. Таблица составлена на основании ранее опубликованного определительного ключа (Нешатаев, 1986б).

Показатели для определения исходных типов осушаемых лесов (по Федорчук и др., 2005)

Показатели участка	Тип заболачивания	Исходный тип леса или болота и их группа по типу заболачивания
1	2	3
Древесный ярус из сосны, иногда – с незначительной примесью березы или ели. В живом напочвенном покрове преобладают болотные кустарнички (багульник, болотный мирт, голубика, клюква, подбел), а также пушица, вереск, морошка, черника, брусника, плеуроциум, дикранум; отсутствуют сабельник, вахта, осоки (пушицеплодная, вздутая), хвощи (топяной, болотный), виды растений низинных болот. Верхний слой торфа мощностью 25 см и более относится к верховому типу	Верховой (олиготрофный)	Группа верхового типа заболачивания
Древостоя до осушения не было, или существовала редина. Мощность торфа более 1 м. Торф в верхнем метровом слое верхового типа, пушицево-сфагновый, пушицевый, сфагновый (фускум, магелланикум, ангустифолиум, комплексный верховой). В живом напочвенном покрове преобладают брусника, вереск или виды группы багульника. Присутствует водяника.		Болото кустарничково-пушицево-сфагновое верховое
Древостой до осушения рос по V–Vб классам бонитета (по данным анализа роста деревьев); подрост ели отсутствует или его менее 3 тыс. шт./га; в напочвенном покрове могут встречаться водяника, росянка, клюква мелкоплодная, осоки малоцветковая и топяная, сфагнум бурый и узколиственный; мощность слоя верхового торфа более 50 см.		Сосняк сфагновый на верховых торфах (СФ)
Древостой до осушения рос по III–V классам бонитета; может присутствовать подрост ели численностью более 3 тыс. шт./га; слой верхового торфа может быть менее 50 см.		Сосняк багульниковый на верховых торфах (БАГ)
Древесный ярус из ели, березы или сосны (сосновые древостои всегда с примесью других пород). В живом напочвенном покрове могут присутствовать сабельник, вахта, осоки пушицеплодная, вздутая, пузырчатая, вздутоносая, хвощи топяной и болотный, а также болотные кустарнички; отсутствуют виды, характерные для низинного типа заболачивания (см. ниже). Слой верхового торфа менее 25 см, под ним – переходный или низинный торф		Переходный (мезотрофный)
Древостоя до осушения не было, или существовала редина. Верхний слой торфа осоково-сфагновый, травяно-сфагновый переходный.	Болото травяно-сфагновое переходное	

Таблица 5.8 (окончание)

1	2	3
В древостое до осушения преобладали сосна или береза; класс бонитета до осушения IV–Va; в напочвенном покрове преобладают пушица, болотные кустарнички, черника, брусника; могут встречаться тростник, сабельник, вахта, осоки пушицеполюдная, вздутая, пузырчатая, вздутоносая, хвощи топяной и болотный, верхний слой торфа пушицево-сфагновый или древесно-пушицево-сфагновый	Переходный	Сосняк (березняк) пушицево-сфагновый (ПСФ) на переходных торфах
В древостое до осушения преобладали сосна или береза; класс бонитета до осушения IV–Va; в напочвенном покрове встречаются тростник, сабельник, вахта, осоки пушицеполюдная, вздутая, пузырчатая, вздутоносая, хвощи топяной и болотный; остатки пушицы в верхнем слое торфа составляют менее 30 %.		Сосняк (березняк) травяно-сфагновый (ТРСФ) на переходных торфах
В древостое до осушения преобладали ель, сосна или береза; класс бонитета до осушения (по данным анализа роста деревьев) IV–V (ель), II–IV (сосна), III–V (береза); в напочвенном покрове преобладают черника и брусника, хвощ лесной, морошка, могут присутствовать виды группы багульника; отсутствуют сабельник, вахта, осоки пушицеполюдная, вздутая, пузырчатая, вздутоносая, хвощи топяной и болотный, верхний слой торфа с остатками сфагнома Гиргензона	Переходный	Ельник (сосняк, березняк) чернично-сфагновый (ЧСФ)
В древостое до осушения преобладали ель, сосна или береза; класс бонитета до осушения (по данным анализа роста деревьев) III–IV (ель), II–III (сосна), II–IV (береза); в напочвенном покрове преобладают черника, брусника, майник, кислица, хвощ лесной, щитовник расширенный, виды группы багульника отсутствуют, верхний слой торфа с остатками сфагнома Гиргензона		Ельник (сосняк, березняк) майниково-сфагновый (МСФ)
Древостоя до осушения не было, или существовала редина. Верхний слой торфа осоковый, травяно-гипновый низинный	Низинный (эуτροφный)	Болото травяное, травяно-гипновое низинное
В древостое до осушения преобладали ель, сосна, береза или ольха черная; класс бонитета до осушения (по данным анализа роста деревьев) IV–Va (ель), III–V (сосна, береза), II–IV (ольха); в напочвенном покрове могут присутствовать белокрыльник, щитовники гребенчатый и болотный, хвощи топяной и болотный, вахта, касатик; сильно выражен нанорельеф		Ельник (сосняк, березняк, черноольшаник) болотно-травяный на низинных торфах (БТР)
В древостое до осушения преобладали ольха черная, ель, береза или осина; класс бонитета до осушения I–III (ольха, береза, осина), III–IV (ель, сосна); могут присутствовать широколиственные древесные породы; виды растений, указанные для болотно-травяных типов леса, отсутствуют; в напочвенном покрове преобладают таволга, папоротники, крапива, осока дернистая, кислица.		Черноольшаник (ельник, березняк, осинник) таволговый на низинных торфах (ТАВ)

После осушения быстро увеличивается прирост не очень старых и не очень угнетенных деревьев и меняется состав живого напочвенного покрова. В связи с этим, определение исходного типа леса (болота) может быть затруднено. Поэтому при установлении исходного типа леса необходимо учитывать показатели древостоя до осушения (состав, класс бонитета), со-

стояние торфяной залежи, закономерности изменения живого напочвенного покрова. Надежность определения исходного типа леса зависит также от качества классификации неосушенных лесов и болот (Федорчук и др., 2005).

5.5.2. Относительно устойчивые сосновые леса на осушенных и находящихся в процессе осушения землях – багульниково-брусничная группа биогеоценозов

Характеристика типов ЛРУ на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, опубликована в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005). Раздел написан в этой монографии мною и основана на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком, и содержит результаты, изложенные мною в ряде работ, в том числе в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г)) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

В багульниково-брусничную группу входят следующие серии типов леса: кустарничковая торфяная осушенная, чернично-брусничная торфяная осушенная, характеризующиеся следующими *общими признаками*: преобладание сосны в древостое, производительность древостоя не выше 3-го класса бонитета, почвы торфянистые и торфяные (торфяная залежь верхового типа), в составе сообщества присутствуют виды группы багульника (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*) и черники-брусники, виды иных групп, в том числе, сабельника и папоротников – отсутствуют или встречаются единично; в моховом ярусе преобладают зеленые мхи, проективное покрытие сфагнов до 30%.

Сосновые древостои *кустарничковой торфяной осушенной* серии типов леса (КУСТО) низкой производительности – 4–5а класс бонитета лесорастительных условий. Здесь и далее для лесов на осушенных местообитаниях приведен класс бонитета лесорастительных условий по таблице А. А. Кнize (Кнize, Рубцов, 1974; Рубцов, Кнize, 1981), или по деревьям, возраст которых в момент осушения не превышал 20 лет для сосны и 40 лет для ели. Мощность торфа более 1,5 м. Торф в верхнем метровом слое верхового типа – пушицево-сфагновый, пушицевый, сфагновый (фускум, магелланикум, ангустифолиум, комплексный верховой). В живом напочвенном покрове преобладает брусника, вереск или виды группы багульника, присутствует водяника.

Класс бонитета лесорастительных условий *сосняков чернично-брусничных торфяных осушенных* (ЧБТО) – 3–4. Мощность торфа более 30 см. Торф в верхнем 30-сантиметровом слое верхового типа – сфагново-сосновый, сосново-сфагновый. Ниже могут располагаться торфа верхового или переходного типа различного состава. В живом напочвенном покрове в лесах преобладает черника, а вереск и виды группы багульника преобладают на вырубках, в молодняках и на недавно осушенных участках. Водяника отсутствует или встречается редко.

Условно-коренные типы леса (*сосняк кустарничковый торфяной осушенный* и *сосняк чернично-брусничный торфяной осушенный*) формируются в результате интенсивного осушения. Первый – на месте сосново-кустарничково-сфагновых верховых болот и сосняков сфагновых на бедных верховых торфах (со слоем верхового торфа более 1 м). Второй – на месте сосняков сфагновых на верховых торфах, подстилаемых на глубине менее 50 см переходными, а также на месте сосняков багульниковых на мелкозалежных торфах.

Средние оценки увлажнения составляют для биогеоценозов серий КУСТО и ЧБТО – 79 (78–80), средние оценки активного богатства почвы для серии КУСТО – 2,9 (2,5–3,0), для ЧБТО – 3,4 (3,0–4,0). Биогеоценозы рассматриваемых серий занимают самые бедные местообитания среди лесов на осушенных торфах.

В травяно-кустарничковом ярусе сосняков *кустарничковых торфяных осушенных* преобладают брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), в западных районах – вереск (*Calluna vulgaris*) и (или) кустарнички из группы багульника – багульник, голубика, хамедафна. В моховом ярусе преобладают дикранум (*Dicranum polysetum*) и плеуроциум (*Pleurozium schreberi*), обычно встречаются сфагновые мхи (их покрытие до 30%). Характерно незначительное участие черники (*Vaccinium myrtillus*), постоянная встречаемость водяники (*Empetrum nigrum*) и небольшое видовое разнообразие (среднее количество видов в сообществах 23 ± 2).

В травяно-кустарничковом ярусе сосняков *чернично-брусничных торфяных осушенных* (сомкнутость 20–60%) обычно преобладает черника (*Vaccinium myrtillus*), реже встречаются варианты с преобладанием брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), в западных районах – вереска (*Calluna vulgaris*), багульника (*Ledum palustre*), а к северу от 59° с.ш. – также карликовой березки (*Betula nana*). Постоянно встречаются виды группы багульника, могут встречаться отдельные представители группы майника (*Dryopteris carthusiana*, *Trientalis europaea*). Виды группы сабельника отсутствуют или встречаются единично, за исключением тростника (*Phragmites australis*), который может разрастаться после осушения, распространяясь вегетативно из канав. Его покрытие при этом не превышает 1–2 %. В моховом покрове (покрытие 40–90 %) преобладают мхи-мезофиты – плеуроциум и дикранум, постоянно встречается хилокомиум (*Hylocomium splendens*), могут встречаться сфагны, покрытие которых не превышает 50%. Среднее количество видов в сообществах составляет 27 ± 3 .

Северный вариант с обильной березкой карликовой встречается на Карельском перешейке и в Карелии. Западный вариант с обильным вереском отмечен в Калининградской обл., на Карельском перешейке и южнее, включая Белоруссию. Восточный вариант – с хамедафной и багульником – распространен к востоку от р. Волхов. Он описан нами в Нижегородской и Пермской областях. Описан также послепожарный вариант с обильным многоволосником можжевельниковым (*Polytrichum juniperinum*).

5.5.3. Еловые и потенциально еловые леса на осушенных и находящихся в процессе осушения землях

Черничная осушенная группа биогеоценозов

Характеристика типов ЛРУ на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, опубликована в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005). Раздел написан в этой монографии мною и основан на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком, и содержит результаты, изложенные мною в ряде работ, в том числе в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в соместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

В черничную осушенную группу входит одна серия типов леса – *черничная торфяная осушенная* (ЧЕРТО). Она представлена тремя типами леса: *ельник, сосняк, березняк черничные торфяные осушенные*.

Диагностические признаки серии типов леса: в травяно-кустарничковом ярусе обычно преобладает черника, в мохово-лишайниковом – плеуроциум, хилокомиум, дикранумы; в составе фитоценоза встречаются виды группы черники-брусники и майника (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Linnaea borealis*); отсутствуют или встречаются единично виды растений, относящиеся к другим индикаторным группам; проективное покрытие сфагнов менее 30%; признаки почвы характерны для осушенных торфяных земель (мощность торфа более 20 см); еловые древостои в южнотаёжной подзоне чаще всего 2–3 класса бонитета, в среднетаёжной – 3–4 класса; среди сосняков в средней тайге преобладают древостои 3-го класса бонитета, в южной 1-го.

Условно-коренной тип леса – *ельник черничный торфяной осушенный*. Формируется в результате интенсивного осушения на месте ельников или производных от них сосняков и березняков чернично-сфагновой серии типов леса на переходных мелкозалежных торфах. Сосняки и березняки представляют собой стадии формирования ельников. Они могут возникать как на месте вырубков ельников черничных торфяных осушенных, так и в результате осушения сосняков и березняков чернично-сфагновых и березняков сфагново-пушицевых на бедных переходных торфах. Формирование чернично-зеленомошного покрова при осушении лесов чернично-сфагновой серии типов леса завершается через 20–30 лет после осушения. Отмечено формирование ельников черничных торфяных осушенных на месте лесов багульниковой серии типов леса при давности интенсивного осушения около 120 лет. Для вариантов черничной торфяной осушенной серии, сформировавшихся на месте пушицево-сфагновых и багульниковых типов, характерно незначительное присутствие видов группы багульника и сабельника.

По общей амплитуде ступеней увлажнения (по Раменский и др., 1956) (72–75) и активного богатства (4–5) почвы серии ЧЕРТО относятся к влажным и относительно бедным. Оценки

увлажнения несколько выше, чем в черничных сериях на минеральных почвах. Средние оценки богатства в ельниках и березняках выше, чем в сосняках.

Мощность торфа 20–150 см. Верхний слой (до 30 см) представляет собой древесный переходный торф с зольностью 4–6 % и степенью разложения 25–40 %. Нижние слои – торф переходного или низинного типа. На поверхности почвы образуется хвойно-лиственно-зеленомошная груборазложившаяся подстилка (без оторфованности) мощностью 5–8 см, а под остатками сфагновых мхов (примерно на 30 % площади) – оторфованная подстилка мощностью 8–15 см. Средняя мощность подстилки в ельниках и сосняках $7,0 \pm 0,8$ см, в березняках – $6,5 \pm 0,5$ см.

Средний состав древостоев: ельников – 7Е1С2Б, сосняков – 6С2Е2Б, березняков – 7Б2Е1С. В сосняках и березняках часто выражен второй ярус из ели. Полнота древостоев — около 0,7–0,9. Класс бонитета по сосне – $2,9 \pm 0,3$ (2–3); класс бонитета по ели – $3,4 \pm 0,4$ (3–4), по березе – $2,8 \pm 0,3$ (2–3).

В подросте преобладает ель, обычно встречается береза, отсутствует сосна.

Подлесок редкий – из рябины (*Sorbus aucuparia*), крушины (*Frangula alnus*), ивы серой (*Salix cinerea*) и козьей (*Salix caprea*).

В травяно-кустарничковом ярусе (сомкнутость 20–40 %) преобладает черника, реже хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) или плаун годичный (*Lycopodium annotinum*), постоянно встречаются виды группы майника, отдельные виды группы папоротников (*Dryopteris expansa*, *Rubus idaeus*) и осоки шароплодной (*Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Molinia caerulea*).

Виды группы багульника отсутствуют, или встречаются редко. В моховом покрове (покрытие 25–50 %) преобладают мхи-мезофиты – плеуроциум, хилокомиум, дикранумы (*Dicranum polysetum*, *D. majus*, *D. scoparium*), часто встречаются *Sphagnum girgensohnii* и кукушкин лен (*Polytrichum commune*). Среднее число видов в ельниках – 29 ± 2 , в сосняках и березняках – 31 ± 4 .

Кислично-папоротниковая осушенная группа биогеоценозов

Характеристика типов ЛРУ на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, опубликована в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005). Она написана в этой монографии мною и основана на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком, и во многом содержит результаты, изложенные мною в ряде работ, в том числе в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

В кислично-папоротниковую осушенную группу входят следующие серии типов леса: *кисличная торфяная осушенная* (КИСТО) и *разнотравно-кисличная торфяная осушенная* (РКТО), характеризующиеся следующими общими признаками: в составе фитоценозов встре-

чаются виды группы майника (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum sylvaticum*, *Orthilia secunda*, *Lycopodium annotinum*), группы папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Deschampsia cespitosa*, *Rubus idaeus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Plagiochila asplenioides*, *Phegopteris connectilis*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis paludosa*, *Circaea alpina*, *Aconitum septentrionale*, *Plagiomnium medium*), а также часто (но не всегда) – виды группы перловника. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают травянистые растения, в сомкнутых ельниках (или под древостоями с сомкнутым нижним пологом ели) обычно преобладает кислица.

Кисличная торфяная осушенная серия (КИСТО) отличается отсутствием группы таволги, её древостои с преобладанием ели, сосны, березы. Разнотравно-кисличная торфяная осушенная серия (РКТО) характеризуется присутствием группы таволги, её древостои с преобладанием ольхи черной, ели, сосны, березы.

Обе серии типов леса имеют сходную амплитуду ступеней: увлажнения (73–75), характеризующую местообитания как влажные. Леса разнотравно-кисличной торфяной осушенной серии занимают наиболее богатые местообитания (баллы активного богатства 7–9). Богатство почв КИСТО сходно с таковым кисличной серии типов леса на нормально дренированных минеральных почвах и характеризуется 5–7 баллами активного богатства. Средние оценки богатства в ельниках выше, по сравнению с сосняками, а в черноольшаниках выше, чем в ельниках.

Мощность торфа 30–120 см. Нижние слои торфа низинного типа, как правило, с преобладанием древесных остатков с участием осок, разнотравья и гипновых мхов с зольностью 5–12 %, их степень разложения 40–60 %.

В серии кисличной торфяной осушенной верхний слой (до 30 см) представляет собой древесный переходный торф, иногда со значительным содержанием остатков сфагнов. Его зольность составляет 5–8 %, степень разложения 30–45 %. В серии РКТО верхний слой торфа низинного типа зернистой структуры. В нем часто встречаются дождевые черви, не отмеченные в почвах других серий типов леса на осушенных торфах.

Лесная подстилка рыхлая, в нижней части сильноразложившаяся, перегнойная, мощностью $4,2 \pm 0,3$ см в серии КИСТО и мощностью $3,7 \pm 0,3$ см в РКТО.

Условно-коренные типы леса – *ельник кисличный торфяной осушенный* и *ельник разнотравно-кисличный торфяной осушенный*. Ельники КИСТО и РКТО возникают при интенсивном осушении типов БГЦ, варьирующих по увлажнению от безлесных болот до еловых лесов. Формирование двух различных условно-коренных типов БГЦ обусловлено различиями богатства торфов элементами минерального питания осушаемых БГЦ. Установлено, что на низинных торфах, характерных для травяных болот, лесов болотно-травяной и таволговой серий, формируются леса серии РКТО. При осушении травяно-сфагновых болот, травяно-сфагновой и май-

никово-сфагнутой серий типов леса на переходных торфах сукцессия после осушения идет в КИСТО. Формирование условно-коренных ельников КИСТО и РКТО часто идет через смену пород. Это обусловлено тем, что, во-первых, при осушении безлесных или слабо облесенных болот обычно формируются сосновые, березовые или черноольховые насаждения и, во-вторых, тем, что леса травяно-сфагнутой, болотно-травяной и таволговой серий типов леса представлены на значительных площадях сосняками, березняками, черноольшаниками.

Состав древостоев серии КИСТО варьирует от чисто еловых с единичной примесью березы до сосново-еловых с участием березы. Иногда встречается примесь осины.

В древесном ярусе ельников РКТО постоянно участвуют береза и черная ольха. Встречаются также сосново-еловые древостои, формирующиеся в результате смены сосны елью после осушения сосняков серии БТР. В березняках серии РКТО южно-таежной подзоны обычно присутствует ольха черная, часто встречаются насаждения с примерно равным участием ольхи и березы. Последняя всегда входит в состав древостоя черноольшаников. Для лесов серии РКТО характерно участие некоторых широколиственных пород (клена, липы, ильма, ясеня), особенно в южных районах. Эти породы, как правило, находятся во втором ярусе и не играют заметной роли в сложении древостоя.

Сосняки, березняки и черноольшаники обеих серий, как правило, имеют в своем составе ель, обычно образующую второй ярус.

Относительная полнота насаждений варьирует от 0,5 до 0,9. Класс бонитета по деревьям, выросшим после осушения, в обеих сериях сходный, для ели – $1,8-1,9 \pm 0,3$ (1–3), для сосны – $1,8-2,0 \pm 0,3$ (1а–2), для березы – $2,2 \pm 0,3$ (1–3).

В подросте преобладает ель, встречается береза; сосна, как правило, отсутствует. Подлесок в КИСТО редкий из рябины, крушины, ив. Подлесок РКТО отличается высоким разнообразием входящих в него пород и имеет относительно высокую сомкнутость (3—20 %). Наиболее часто встречаются крушина, рябина, черемуха (*Padus avium*), ива козья, ива серая.

Среднее количество видов в ельниках, сосняках и березняках серии КИСТО равно 33–35 (± 3). Характерно участие групп черники-брусники, майника и папоротников. При давности осушения более 30 лет в составе КИСТО присутствуют также отдельные виды группы перловника (*Melica nutans*, *Carex digitata*, *Pyrola rotundifolia*, *Paris quadrifolia*, *Veronica officinalis*, *Veronica chamaedrys*, *Milium effusum*, *Dryopteris filix-mas*, *Anemone nemorosa*, *Rhodobryum roseum*), но их встречаемость гораздо ниже, чем в лесах кисличной группы серий типов леса на нормально дренированных минеральных почвах.

Виды группы таволги отсутствуют или встречаются редко. В качестве экологических реликтов в составе сообществ могут единично встречаться угнетенные особи видов группы багульника (*Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*), группы осоки

шароплодной (*Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*, *S. magellanicum*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*) и группы сабельника (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Carex lasiocarpa*, *Phragmites australis*). Очень характерно также участие осоки сероватой (*Carex cinerea*).

В ельниках и сомкнутых сосняках со значительным участием ели основным доминирующим видом травяного яруса (проективное покрытие 20–40 %) является кислица (*Oxalis acetosella*), обильны также папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*). В разреженных сосняках и березняках с полнотой 0,5–0,6 в травяно-кустарничковом ярусе преобладает малина (*Rubus idaeus*), проективное покрытие которой составляет 25–60 %. Общее проективное покрытие мохового яруса составляет 20–40 %. В нем, кроме плеуроциума, хилокомиума и дикранумов, часто бывают обильны брахитециумы (*Brachythecium* s. l. sp. sp.)

Среднее число видов в ельниках, сосняках, березняках и черноольшаниках сходно и составляет 74 ± 5 . Также, как и в КИСТО, в сообществах РКТО присутствуют виды группы черники-брусники, майника, папоротников и перловника. В отличие от КИСТО, в сообществах РКТО виды группы черники-брусники малообильны, а группа перловника представлена бóльшим количеством видов, и их обилие выше. Для серии РКТО характерно также участие видов групп таволги (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Viola epipsila*, *Cirsium oleraceum*, *Caltha palustris*, *Carex caespitosa*, *Scutellaria galericulata*, *Cardamine amara*, *Impatiens noli-tangere*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Equisetum pratense*, *Calliargon cordifolium*, *Mnium undulatum*) и сабельника (*Calla palustris*, *Equisetum palustre*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*), а также крапивы (*Urtica dioica*) и касатика (*Iris pseudacorus*).

Состав доминантов травяного яруса во многом зависит от сомкнутости и состава древесного яруса. В ельниках проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 40–70%. В нем преобладает кислица, обильны костяника (*Rubus saxatilis*), майник (*Maianthemum bifolium*) и папоротники, виды групп таволги встречаются постоянно, но с небольшим покрытием. В сосняках, березняках и черноольшаниках со вторым ярусом из ели (или значительным участием ели в первом ярусе) травяной ярус имеет сходное строение. В березняках и черноольшаниках без заметного участия ели в травяном ярусе преобладает таволга (*Filipendula ulmaria*), вейник сереющий (*Calamagrostis canescens*) или крапива (*Urtica dioica*). Моховой ярус слабо развит, его покрытие не превышает 40 %. На кочках постоянно встречаются лесные мхи-мезофиты, те же, что и в серии КИСТО, а также *Rhytidiadelphus triquetrus*. В межкочках преобладают *Plagiomnium* sp.sp. и *Brachythecium* sp. sp.

Варианты и отклонения от усредненной характеристики серий. Биогеоценозы с обильным тростником представляют собой начальные стадии формирования КИСТО при давности осушения менее 20 лет. Сосняки с папоротниково-кислично-долгомошным покровом представляют собой затянувшуюся стадию формирования ельника КИСТО на месте травяно-сфагновых сосняков при интенсивности осушения несколько ниже оптимальной. Для приведенных выше вариантов характерно также участие видов группы багульника и сабельника, что свидетельствует об их формировании на месте травяно-сфагновых сосняков на переходных торфах. Сосновые и березовые леса с обильной малиной – вариант КИСТО, формирующийся при низкой сомкнутости древостоя. Сообщества с обильной таволгой или вейником сереющим – варианты РКТО, формирующиеся при низкой сомкнутости древостоя. Крапивный вариант РКТО встречается в наиболее богатых азотом местообитаниях.

5.5.4. Особенности динамики биогеоценозов при интенсивном осушении

Под интенсивным мы понимаем такое осушение, в результате которого формируются типы леса, близкие по составу и структуре фитоценозов, характеру лесной подстилки и производительности древостоев к типам коренных лесов на нормально дренированных минеральных почвах (Нешатаев, Федорчук, 1989). Такие типы леса охарактеризованы в предыдущем разделе.

Интенсивное осушение приводит к выравниванию условий увлажнения биогеоценозов, поэтому различия между формирующимися типами леса обусловлены различиями в трофности торфов. Следует отметить, что, несмотря на некоторые флористические отличия географических вариантов серий типов леса, биогеоценозам каждой серии типов леса на определенных стадиях сукцессий при определенном составе и сомкнутости древесного яруса соответствуют специфический набор преобладающих видов и экобиоморф, сходное синузидальное строение и определенные почвенные показатели (Нешатаев, Федорчук, 1989).

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, опубликовано в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005). Раздел, касающийся изложенных здесь материалов, написан в этой монографии мною и основан на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком, во многом повторяя результаты, изложенные мною в ряде работ, в том числе в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

В табл. 5.9 показаны сукцессионные ряды, наблюдаемые при осушении болот и лесов на торфяных почвах, производительность насаждений, ступени увлажнения и богатства почв исходных и заключительных стадий сукцессии. Таблица 5.9 опубликована в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005); она составлена в этой монографии мною и основана на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком, и во многом повто-

ряет результаты, изложенные мною в ряде работ, в том числе в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

5.5.5. Сукцессии при осушении сфагновых болот и сосняков сфагновых на бедных верховых торфах (крайне олиготрофный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, опубликовано в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005); Раздел, касающийся изложенных в этом подразделе материалов, написан в этой монографии мною и основан на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком, и во многом повторяет результаты, изложенные мною в ряде работ, в том числе в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

При осушении верховых болот каналами, проложенными на расстоянии 200 м, существенные изменения растительности наблюдаются только в 10–20 метровых полосах вблизи каналов. В первые 1–3 года после осушения наблюдается отмирание сфагнов, уменьшение обилия росянки (*Drosera rotundifolia*), пушицы (*Eriophorum vaginatum*), болотного мирта (*Chamaedaphne calyculata*) и подбела (*Andromeda polifolia*).

В результате увеличения освещенности и интенсивного осушения сфагновые мхи временно могут замещаться лишайниками, а также пионерными видами мохообразных, таких как политрихум можжевельниковый (*Polytrichum juniperinum*), цератодон пурпурный (*Ceratodon purpureum*), поляя (*Pohlia* sp. sp.). В дальнейшем на участках, лишенных мохового покрова, постепенно разрастаются лесные зеленые мхи-мезофиты (*Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*). Со временем они вытесняют пионерные мхи и лишайники. На промежуточных стадиях могут наблюдаться сообщества с неразвитым моховым покровом, в котором сфагны отмерли, а лесные мхи-мезофиты еще не успели развиваться. В травяно-кустарничковом ярусе увеличивается проективное покрытие кустарничков, багульника (*Ledum palustre*), вереска (*Calluna vulgaris*), голубики (*Vaccinium uliginosum*) и особенно брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), снижается проективное покрытие и встречаемость видов клюквы (*Oxycoccus microcarpus*, *Oxycoccus palustris*), росянки (*Drosera rotundifolia*), пушицы (*Eriophorum vaginatum*), подбела (*Andromeda polifolia*).

При длительном и интенсивном осушении сообществ на бедных верховых торфах и верховых болотах в непосредственной близости от канав формируются сосняки с покровом из олиготрофных кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*) и зеленых мхов (преимущественно *Dicranum polysetum*). В западных частях региона в них обилие вереска (*Calluna vulgaris*), в северных – карликовая березка (*Betula nana*), постоянным компонентом таких сообществ является брусника, доминирующая на заключительной стадии, и водяника (*Empetrum nigrum*), постоянно встречающаяся в этих сообществах с небольшим обилием. Подобные

БГЦ относятся к типу леса *сосняк кустарничковый торфяной осушенный* (КУСТО), охарактеризованный выше.

5.5.6. Сукцессии при осушении сосняков сфагновых и багульниковых на верховых торфах, подстилаемых на глубине 50–100 см переходными (олиготрофный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, написано мною и опубликовано в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005). Оно основано на проведённом мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком (Нешатаев, 1987 в, г; Нешатаев, Федорчук, 1989). Исходные типы леса сходны по строению торфяной залежи, но отличаются по степени увлажнения.

Начальные стадии формирования устойчивого биогеоценоза сходны с таковыми крайне олиготрофного ряда (отмирание сфагнов, уменьшение обилия росянки, пушицы, болотного мирта и подбела). Болотные кустарнички, голубика, багульник и даже клюква, в первые 1–5 лет могут незначительно увеличивать свое обилие, но в дальнейшем, в связи с увеличением сомкнутости древостоя и значительным увеличением скорости роста черники, они вытесняются последней. В ходе сукцессии увеличивается также обилие брусники.

На начальных стадиях сукцессии после интенсивного осушения может появляться и разрастаться тростник (*Phragmites australis*). Его появление не следует рассматривать как признак существенного увеличения почвенного богатства, так как корневые системы тростника разрастаются из канав, располагаясь на глубине 0,5–1 м в слое переходного торфа.

На стадии, близкой к заключительной, характерно незначительное участие таежного мелкотравья: седмичника (*Trientalis europaea*), майника (*Maianthemum bifolium*), золотарника (*Solidago virgaurea*), ожики волосистой (*Luzula pilosa*), линнеи северной (*Linnaea borealis*), приспособленного к наличию грубогумусной подстилки и относимого к группе майника. При длительном осушении и наличии источников семян ели в этом ряду намечается тенденция к смене соснового подроста еловым. Однако данными о завершившейся смене сосны елью в рассматриваемом ряду мы не располагаем.

В моховом покрове сукцессия идет в сторону формирования зеленомошного покрова с участием *Dicranum sp. sp.*, *Hylocomium splendens* и преобладанием *Pleurozium schreberi*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладающим видом на заключительной стадии сосняка чернично-брусничного торфяного осушенного (ЧБТО) становится черника – вид, более требовательный к почвенному богатству и менее светолюбивый, чем кустарнички крайне олиготрофного ряда (багульник, голубика, брусника), занимающие на конечной стадии подчиненное положение. Характерика сосняков ЧБТО приведена выше.

Сукцессионные ряды после осушения лесов на торфяных почвах и безлесных болот (по Федорчук и др., 2005)

Исходный тип леса или тип болотных БГЦ и их комплексов				Стадии формирования относительно устойчивых лесных БГЦ		Типы относительно устойчивых лесных БГЦ		
название	преобладающая порода и класс бонитета	СУ	СБ	последовательность стадии и названия типов БГЦ	среднее время существования, лет	название и класс бонитета	СУ	СБ
Грядово-мочажинный комплекс верховых болот	—	$\frac{91}{85-95}$	$\frac{2}{1,5-2,5}$	Грядово-мочажинный комплекс осушенный	25-45 →	Сосняк КУСТО IV-Va	$\frac{79}{78-80}$	$\frac{2,9}{2,5-3,0}$
Сосново-кустарничково-пушицево-сфагновое верховое болото	→ C Vб	$\frac{90}{85-95}$	$\frac{2,1}{2,0-2,5}$	Верховое болото осушенное	25-45 →			
Сосняк сфагновый на бедных верховых торфах (со слоем верхового торфа более 1 м)	→ C Va	$\frac{85}{83-88}$	$\frac{2,3}{2,1-2,5}$	Сосняк сфагновый осушенный	10-20 →			
Сосняк багульниковый на верховых торфах, подстилаемых на глубине более 50-100 см переходными	→ C IV-V	$\frac{83}{81-84}$	$\frac{2,9}{2,8-3,0}$	Сосняк багульниковый осушенный	20-40 →	Сосняк ЧБТО III-IV	$\frac{79}{78-80}$	$\frac{3,4}{3,0-4,0}$
Сосняк сфагновый на верховых торфах, подстилаемых на глубине менее 50-100 см переходными	→ C Va	$\frac{85}{83-88}$	$\frac{2,5}{2,0-3,0}$	↑ Сосняк сфагновый осушенный	10			
Сосняк багульниковый на мелких верховых торфах, подстилаемых на глубине менее 50 см переходными торфами или суглинками	→ C IV-V	$\frac{82}{76-85}$	$\frac{3,3}{2,8-3,8}$	Сосняк (березняк) черничный торфяной осушенный ↑ Сосняк (березняк) багульниковый осушенный	90-120 → 20-30	Ельник ЧЕРТО III-IV	$\frac{74}{72-75}$	$\frac{4,9}{4,0-5,5}$

Таблица 5.9 (продолжение)

Исходный тип леса или тип болотных БГЦ и их комплексов				Стадии формирования относительно устойчивых лесных БГЦ		Типы относительно устойчивых лесных БГЦ		
название	преобладающая порода и класс бонитета	СУ	СБ	последовательность стадий и названия типов БГЦ	среднее время существования, лет	название и класс бонитета	СУ	СБ
				↑	5			
Сосняк (березняк) пушицево-сфагновый на бедных переходных торфах	С IV-V Б IV-V	$\frac{88}{87-89}$	$\frac{3,5}{3,2-4,0}$	Сосняк (березняк) пушицево-сфагновый осушенный				
				Сосняк (березняк) черничный торфяной осушенный	80-135 →	Ельник ЧЕРТО III-IV	$\frac{74}{72-75}$	$\frac{4,9}{4,0-5,5}$
				↑				
				Сосняк (березняк) майниково-сфагновый	10-15			
				↑				
Сосняк (березняк) чернично-сфагновый на переходных торфах	С III-IV Б IV-V	$\frac{80}{77-83}$	$\frac{4,0}{3,5-4,5}$	Сосняк (березняк) чернично-сфагновый осушенный	5			
Ельник майниково-сфагновый на переходных торфах, вариант черничный	Е III-IV	$\frac{79}{77-81}$	$\frac{4,2}{4,0-4,5}$	Ельник майниково-сфагновый осушенный	10-20 →			
				↑				
Ельник чернично-сфагновый на бедных переходных торфах	Е IV-V	$\frac{80}{77-83}$	$\frac{4,0}{3,5-4,5}$	Ельник чернично-сфагновый осушенный	5			

Таблица 5.9 (продолжение)

Исходный тип леса или тип болотных БГЦ и их комплексов				Стадии формирования относительно устойчивых лесных БГЦ		Типы относительно устойчивых лесных БГЦ			
название	преобладающая порода и класс бонитета	СУ	СБ	последовательность стадии и названия типов БГЦ	среднее время существования, лет	название и класс бонитета	СУ	СБ	
Сосново-березово-травяно-сфагновое переходное болото	С, Б Vб	$\frac{97}{90-100}$	$\frac{4,3}{4,0-5,0}$	Сосняк (березняк) кисличный торфяной осушенный	30-110	Ельник КИСТО I-II (III)	$\frac{73}{70-75}$	$\frac{6,9}{6,0-7,0}$	
				↑					
				Сосняк (березняк) майниково-сфагновый осушенный	20-30				
				Переходное болото осушенное	25-40				
Сосняк (березняк) травяно-сфагновый на переходных торфах	С IV-Va Б IV-Va	$\frac{87}{84-92}$	$\frac{4,6}{4,0-5,0}$	Сосняк (березняк) кисличный торфяной осушенный	40-90	Ельник КИСТО I-II (III)	$\frac{73}{70-75}$	$\frac{6,9}{6,0-7,0}$	
				↑					
				Сосняк (березняк) майниково-сфагновый осушенный	30				
				Сосняк (березняк) травяно-сфагновый осушенный	30				
Ельник майниково-сфагновый на переходных торфах, вариант папоротниковый	Е III-IV	$\frac{79}{77-80}$	$\frac{5,5}{5,0-6,0}$	Ельник майниково-сфагновый осушенный	15-20				

Таблица 5.9 (продолжение)

Исходный тип леса или тип болотных БГЦ и их комплексов				Стадии формирования относительно устойчивых лесных БГЦ		Типы относительно устойчивых лесных БГЦ		
название	преобладающая порода и класс бонитета	СУ	СБ	последовательность стадии и названия типов БГЦ	среднее время существования, лет	название и класс бонитета	СУ	СБ
Травяное низинное болото	Б, Олч Vб	$\frac{98}{94-100}$	$\frac{7,2}{6,0-8,0}$	Березняк (черноольшаник) разнотравно-кисличный торфяной осушенный	40–100 →	Ельник РКТО I-II	$\frac{74}{72-77}$	$\frac{7,5}{6,5-8,5}$
				↑ Березняк (черноольшаник) таволговый осушенный	50–60			
				↑ Низинное болото осушенное	10–15			
Сосняк (березняк, черноольшаник) болотно-травяной на низинных торфах	С IV-V Б III-V Ол II-IV	$\frac{85}{82-87}$	$\frac{6,6}{5,0-7,5}$	Сосняк (березняк, черноольшаник) разнотравно-кисличный осушенный	45–120 →	Ельник РКТО I-II	$\frac{74}{72-77}$	$\frac{7,5}{6,5-8,5}$
				↑ Сосняк (березняк, черноольшаник) таволговый осушенный	20–40			
				↑ Сосняк (березняк, черноольшаник) болотно-травяной осушенный	10–15			
Ельник болотно-травяной на низинных торфах	Е IV-Va	$\frac{84}{82-87}$	$\frac{6,3}{5,0-7,6}$	Ельник болотно-травяной осушенный	10–15 →			

Таблица 5.9 (окончание)

Исходный тип леса или тип болотных БГЦ и их комплексов				Стадии формирования относительно устойчивых лесных БГЦ		Типы относительно устойчивых лесных БГЦ		
название	преобладающая порода и класс бонитета	СУ	СБ	последовательность стадии и названия типов БГЦ	среднее время существования, лет	название и класс бонитета	СУ	СБ
Черноольшаник (березняк) таволговый на низинных торфах	Ол I–II Б II–IV	$\frac{79}{74-85}$	$\frac{7,3}{6,6-8,0}$	Черноольшаник (березняк) разнотравно-кисличный осушенный, варианты: таволгово-кисличный, папоротниково-кисличный, крапивный	55–140 →			
				↑ Черноольшаник (березняк) таволговый осушенный	10–45			
Ельник таволговый на низинных торфах	Е III–IV	$\frac{78}{74-83}$	$\frac{7,2}{6,6-8,0}$	Ельник таволговый осушенный	10–15 →			

Примечание. СУ – степени увлажнения, СБ – степени активного богатства почвы; числитель – среднее, знаменатель – амплитуда.

5.5.7. Сукцессии при осушении сосняков багульниковых на верховых торфах, подстилаемых на глубине менее 50 см переходными торфами или суглинками и сосняков (березняков) пушицево-сфагновых на бедных переходных торфах (мезотрофно-олиготрофный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, написано мною и опубликовано в кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н. Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

Начальные этапы сукцессии сходны с таковыми олиготрофного ряда. Отличие заключается в более значительном участии видов группы майника (*Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*) и группы папоротников (*Rubus idaeus*, *Dryopteris expansa*), более интенсивном развитии черники, подроста ели и более значительном сокращении роли видов группы багульника (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*). Из числа видов, являющихся

индикаторами сосняков (березняков) пушицево-сфагновых на бедных переходных торфах, дольше всего сохраняются тростник (*Phragmites australis*), кизляк (*Naumburgia thyrsoiflora*) и вейник сероватый (*Calamagrostis canescens*).

На заключительной стадии сукцессии происходит смена сосны елью, занимающая 90–120 лет. Наиболее вероятна такая смена на участках, где ель присутствовала в сообществе до осушения (сосняки багульниковые с участием ели), или на участках, граничащих с еловым лесом. Заключительной стадией является *ельник черничный торфяной осушенный* (ЧЕРТО), охарактеризованный выше. Участки этого типа леса, сформировавшиеся в рассматриваемых ЛРУ, как правило, представлены вариантом с участием *Sphagnum angustifolium* или *S. fallax*. Этот вариант занимает в экологических рядах положение, граничащее с ЧБТО.

5.5.8. Сукцессии при осушении ельников (сосняков, березняков) чернично-сфагновых на бедных переходных торфах и черничных вариантов ельника майниково-сфагнового (олиго-мезотрофный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, написано мною и опубликовано в моей кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

Смены живого напочвенного покрова после осушения происходят в рассматриваемых БГЦ довольно быстро. В течение первых 5 лет происходит полное или частичное (в зависимости от интенсивности осушения) отмирание сфагнового покрова. Одновременно происходит внедрение и разрастание видов группы майника, усиление роли черники. В дальнейшем в течение 10–15 лет наблюдается разрастание мхов-мезофитов (*Dicranum polysetum*, *D. majus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*). Позже березняки и сосняки сменяются ельниками. Подрост ели почти всегда присутствует в исходных сообществах, ель часто входит во второй или первый ярусы.

В юго-западной части Ленинградской области описаны начальные стадии с преобладанием молинии (*Molinia caerulea*), которая по мере увеличения сомкнутости ели вытесняется черникой. После осушения вариантов ельника чернично-сфагнового с редким черничным покровом часто представлена стадия с обильным плауном годичным (*Lycopodium annotinum*), который со временем также вытесняется черникой.

Заключительной стадией является *ельник черничный торфяной осушенный* (ЧЕРТО), охарактеризованный выше. После осушения лесов чернично-сфагновой серии типов леса обычно формируются варианты с преобладанием черники. Сообщества, возникающие на месте осушенных лесов майниково-сфагновой серии типов леса, обычно представлены вариантами с обильными папоротниками (*Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*) или хвощем (*Equisetum sylvaticum*).

5.5.9. Сукцессии при осушении папоротниковых вариантов ельников (сосняков, березняков) майниково-сфагновых на переходных торфах (мезотрофный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, написано мною и опубликовано в моей кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987 в,г) и в совместной работе с В.Н. Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

Смены живого напочвенного покрова после осушения происходят в рассматриваемых БГЦ также довольно быстро. В течение первых 5 лет происходит полное или частичное (в зависимости от интенсивности осушения) отмирание сфагнового покрова. Одновременно происходит разрастание видов группы майника и группы папоротников, из которых доминирующими становятся *Dryopteris expansa* и *Oxalis acetosella*. В дальнейшем в течение 10–15 лет наблюдается разрастание мхов-мезофитов (*Dicranum polysetum*, *D. majus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*).

Березняки и сосняки сменяются ельниками. Заключительной стадией является *ельник кисличный торфяной осушенный* (КИСТО), охарактеризованный выше.

5.5.10. Сукцессии при осушении травяно-сфагновых болот, сосняков (березняков) травяно-сфагновых на переходных торфах (мезотрофный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, написано мною и опубликовано в моей кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н.Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

При интенсивном осушении безлесных переходных травяно-осоково-сфагновых болот на начальных стадиях наблюдается гибель сфагнов и влаголюбивых видов, таких как вахта (*Menyanthes trifoliata*), белокрыльник (*Calla palustris*), осоки (*Carex vesicaria*, *C. rostrata*), и разрастание вейника (*Calamagrostis canescens*). В то же время, здесь довольно долго может сохраняться тростник (*Phragmites australis*), корневая система которого достигает грунтовых вод. Осушение сопровождается усилением процесса возобновления древесных пород, преимущественно березы пушистой (*Betula pubescens*), реже сосны (*Pinus sylvestris*). Смыкание древесного яруса обычно наблюдается через 5–10 лет после начала осушения.

В напочвенном покрове интенсивно осушаемых сосняков и березняков травяно-сфагновых (Нешатаев, 1986а) на начальных стадиях наблюдается сходный процесс, но сомкнутость травяного покрова здесь ниже (вследствие затеняющего влияния древостоя). В моховом покрове на начальных стадиях осушения сфагновые мхи замещаются политрихом обыкновенным и можжевельниковым (*Polytrichum commune*, *P. juniperinum*), а также брахитециями и сциурогипнами (*Sciuro-hypnum* sp. sp., *Brachythecium* sp. sp.).

При давности осушения более 10 лет в биогеоценозах осушенных травяно-сфагновых болот и лесов травяно-сфагнуевой серии типов леса на переходных торфах наблюдается раз-

растание малины (*Rubus idaeus*). Особенно ее много в молодняках, березняках и лесах с невысокой сомкнутостью древесного яруса. Характерно также появление и разрастание видов таежного мелкотравья – майника, седмичника, кислицы, голокучника Линнея, грушанок (*Pyrola rotundifolia*, *P. minor*), костяники, и крупных папоротников - щитовников расширенного и игольчатого (*Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*), кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina*), а также черники и брусники. В дальнейшем в моховом покрове намечается смена политрихов и сфагнов на типичные лесные мхи, преимущественно *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. На этой стадии еще могут присутствовать некоторые экологические реликты, свойственные исходным типам леса. Поэтому на одном и том же участке можно встретить довольно причудливые сочетания видов, например, угнетенную клюкву (*Oxycoccus palustris*) на подушках отмирающего сфагна Магеллана (*Sphagnum magellanicum*), тростник, кислицу и малину.

При давности осушения более 30 лет биогеоценоз переходит в стадию, характеризующуюся преобладанием в напочвенном покрове таежного мелкотравья (преимущественно кислицы) и мхов-мезофитов (сосняк или березняк кисличный торфяной осушенный). Намечается тенденция к смене сосны и березы елью, которая занимает около 110–160 лет (от начала осушения). Заключительной стадией является *ельник кисличный торфяной осушенный* (КИСТО), охарактеризованный выше. В БГЦ этого типа леса обычно преобладает кислица, однако при разреживании древостоя хорошо развиваются также крупные папоротники (*Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*).

5.5.11. Сукцессии при осушении травяных болот, ельников (сосняков, березняков, черноольшанников) таволговых и болотно-травяных на низинных торфах (эуτροφный ряд)

Описание динамики растительности на осушенных торфах, приведённая в этом разделе, написано мною и опубликовано в моей кандидатской диссертации (Нешатаев, 1987в,г) и в совместной работе с В.Н. Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005).

На начальных стадиях сукцессии после осушения низинных болот и лесов на низинных торфах наблюдается уменьшение обилия и жизненности гигрофильных видов трав. На осушенных безлесных болотах поселяется, как правило, береза, реже – черная ольха.

Начальные стадии сукцессии при интенсивном осушении лесов таволговой и болотно-травяной серий типов леса различаются некоторыми особенностями видового состава и структуры напочвенного покрова. Эти различия обусловлены наличием в болотно-травяных лесах крупных мочажин с видами низинных болот, такими как белокрыльник (*Calla palustris*), вахта (*Menyanthes trifoliata*), сабельник (*Comarum palustre*), хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*). Но эти различия довольно быстро сглаживаются под влиянием осушения.

В березняках и черноольшаниках без значительного участия ели в древесном ярусе и подросте, а также в низкополотных ельниках в первые 10–15 лет после осушения разрастаются вейник сероватый (*Calamagrostis canescens*), малина (*Rubus idaeus*), крапива (*Urtica dioica*), папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*) и такие виды подлеска, как ивы (*Salix caprea*, *S. aurita*, *S. myrtilloides*), крушина (*Frangula alnus*), рябина (*Sorbus aucuparia*), черемуха (*Padus racemosa*). В дальнейшем увеличивается количество елового подроста, постепенно выходящего в верхний ярус, и происходит замещение перечисленных видов растений более теневыносливыми. В результате в травяно-кустарничковом ярусе ельников и лиственных лесов со вторым ярусом из ели формируется травяной покров с преобладанием кислицы. Обильны также костяника и таежное мелкотравье (группа майника), а в южных частях района – сныть (*Aegopodium podagraria*). К участкам с разреженным древостоем приурочены синузии крупных папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*), таволга (*Filipendula ulmaria*), бодяки (*Cirsium oleraceum*, *C. heterophyllum*), крупные зонтичные (*Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*), недотрога (*Impatiens noli-tangere*), крапива (*Urtica dioica*). В сомкнутых ельниках преобладание кислицы наблюдается уже через 10–15 лет после осушения.

Биогеоценозы, формирующиеся при длительном и интенсивном осушении лесов и безлесных болот на низинных торфах, отнесены к *разнотравно-кисличной торфяной осушенной серии* (РКТО) типов леса, охарактеризованной выше.

5.5.12. Изменение биологического разнообразия под влиянием гидролесомелиорации

Материалы этого раздела, опубликованы в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005); раздел монографии, касающийся изложенных здесь материалов, написан мною и основан на проведенном мною анализе данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком (Нешатаев, Федорчук, 1989).

Изменение числа видов растений после осушения представлено в табл. 5.10. Для анализа альфа (α)-разнообразия использовали среднее число видов на пробную площадь и энтропийную функцию Шеннона (табл. 5.11). Анализ среднего количества видов на пробную площадь показал, что с увеличением трофности и уменьшением степени увлажнения местообитаний количество видов возрастает и меняется от 18–20 видов в сосняках сфагновых до 75 видов в елово-лиственных лесах на осушенных низинных торфах. Среднее количество видов на пробную площадь, в зависимости от исходного состояния, может возрасти или убывать в результате осушения. Однако, в биогеоценозах на давно и интенсивно осушенных торфах встречается от 30 до 81 % видов, встречавшихся в неосушенных заболоченных лесах.

Анализ меры включения видов неосушенных сообществ в сообщества, образовавшиеся после осушения, показал, что видовой состав флоры сообщества больше всего изменился в

сукцессионном ряду *Сосняк травяно-сфагновый* → *Ельник кисличный торфяной осушенный*, т.е. при смене сосняков на сырых мезотрофных местообитаниях на продуктивные ельники. Наименьшие изменения отмечены как на олиготрофных местообитаниях: *Сосняки сфагновые и багульниковые* → *Сосняк чернично-брусничный торфяной осушенный*, так и на евтрофных: *Сосняк болотно-травяной, Черноольшаник таволговый* → *Ельник разнотравно-кисличный торфяной осушенный*.

Таблица 5.10

Изменение количества видов в лесных сообществах после осушения в Ленинградской обл.

Тип леса (количество описаний)		Общее количество видов			Среднее количество видов				
до осушения	после осушения	до осушения	после осушения	различия	до осушения	после осушения	различия	t_{st}	СИ, %
Сосняк сфагновый на глубоких верховых торфах, подстилаемых переходными (27)	Сосняк чернично-брусничный торфяной осушенный (10)	41	48	7	21	27	6	1.16	75
Сосняк багульниковый на мелкозалежных торфах (20)		42	48	6	21	27	6	1.15	81
Сосняк чернично-сфагновый (10)	Ельник черничный торфяной осушенный (31)	46	37	-9	21	22	1	0.30	59
Ельник чернично-сфагновый (10)		63	37	-26	27	22	-5	1.04	64
Сосняк травяно-сфагновый (20)	Ельник кисличный торфяной осушенный (7)	60	53	-7	30	31	1	0.14	30
Ельник майниково-сфагновый(10)		68	53	-15	31	31	0	0	50
Сосняк болотно-травяной (6)	Ельник разнотравно-кисличный торфяной осушенный (19)	75	131	56	48	53	5	0.48	68
Черноольшаник таволжный (10)		117	131	14	47	53	6	0.5	72

Примечание. t_{st} — критерий Стьюдента; СИ – мера включения множества видов неосушенных сообществ во множество видов сообществ, образовавшихся после осушения, %.

Анализ разнообразия с использованием энтропийной функции (табл. 5.11) показал, что достоверные (при уровне доверительной вероятности > 0.9) изменения H наблюдаются в

сукцессионном ряду после осушения сосняков травяно-сфагновых, сменяемых ельниками кисличными на осушенных переходных торфах. При этом показатель разнообразия H снижается с 3.9 до 2.0.

При длительном интенсивном осушении происходит уменьшение количества типов леса, выделяемых по одинаковой методике, более чем в 3 раза, свидетельствует о снижении бета (β)-разнообразия. Интенсивное осушение приводит к исчезновению из состава биогеоценозов видов, фитоценотический ареал которых связан с заболоченными лесами и болотами. Таким образом, интенсивное осушение на больших территориях неизбежно приводит к снижению флористического разнообразия ландшафта.

Таблица 5.11

Изменение энтропийной функции Шеннона после осушения лесов Ленинградской обл.

Типы леса (количество описаний)		Энтропийная функция Шеннона			% различия	t_{st}
до осушения	после осушения	до осушения	после осушения	различия		
Сосняк сфагновый на глубоких верховых торфах, подстилаемых переходными (27)	Сосняк чернично-брусничный торфяной осушенный (10)	2,86	3,54	0,68	24	0,93
Сосняк багульниковый на мелкозалежных торфах (20)		3,97	3,54	-0,43	-11	0,56
Сосняк чернично-сфагновый (10)	Ельник черничный торфяной осушенный (31)	2,74	2,23	-0,51	-19	1,44
Ельник чернично-сфагновый (10)		2,47	2,23	-0,24	-10	0,28
Сосняк травяно-сфагновый (20)	Ельник кисличный торфяной осушенный (7)	3,92	1,97	-1,95	-50	4,03
Ельник майниково-сфагновый (10)		2,86	1,97	-0,89	-31	0,98
Сосняк болотно-травяной (6)	Ельник разнотравно-кисличный торфяной осушенный (19)	5,02	4,01	-1,01	-20	1,79
Черноольшаник таволжный (10)		3,59	4,01	0,42	12	0,4

Примечание. t_{st} — критерий Стьюдента

5.6. Динамика лесных биогеоценозов на осушенных землях после сплошных рубок

Материалы этого раздела, опубликованы в коллективной монографии (Федорчук и др., 2005); раздел монографии, касающийся изложенных здесь материалов, написан мною и основан на проведенном мною сборе и анализе данных, проведенном совместно с В. Н. Федорчуком и М.Л.Кузнецовой при поддержке и организации работ Н. А. Красильниковым.

В таблице 5.12 приведены коэффициенты уравнений вида 2.1 для древесно-кустарникового (ДЯ+КЯ), травяно-кустарничкового (ТЯ), мохово-лишайникового (МЯ) ярусов, малины (*Rubus idaeus*), суммарного покрытия осок (*Carex coll.*), вейников сереющего, наземного и лесного (*Calamagrostis coll.*), папоротников *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Dryopteris carthusiana* (*Pteridophyta coll.*), трав и кустарничков групп багульника, майника, таволги, черники-брусники, видов сфагнома (*Sphagnum coll.*), политрихума (*Polytrichum coll.*) и лесных мхов-мезофитов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *D. polysetum*, *D. scoparium*). В таблице 5.13 приведены наблюдаемые и моделируемые проективные покрытия этих групп видов на вырубках четырех серий типов леса (ЧБТО, ЧЕРТО КИСТО, РКТО). Сравнение данных наблюдений и моделируемых значений показало их совпадение в пределах среднеквадратической погрешности, которая в среднем составляет 2,9% проективного покрытия (0,7-9,8 %). Коэффициент корреляции между наблюдаемыми и моделируемыми значениями в среднем составляет 79% (72-97%). Это подтверждает гипотезы о взаимовлиянии видов и ярусов

Таблица 5.12.

Параметры уравнений регрессии, моделирующих динамику проективного покрытия видов и их групп на вырубках лесов на осушенных торфах.

Виды и группы видов	Значения параметров уравнения вида 2.1							
	<i>s</i>	<i>d</i>	<i>h</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	R, %	SE
Древостой+подлесок	-0,04	0	0	0	0,49	3,43	85	9,8
Травяно-кустарничковый ярус	-0,54	-0,220	0	0	3,27	11,9	89	5,0
<i>Carex coll.</i>	-0,26	-0,010	-0,030	0	0,29	0,25	75	0,7
<i>Calamagrostis coll.</i>	-0,21	-0,033	-0,030	0	0,50	0,43	82	1,6
Травы группы таволги	-0,06	-0,060	-0,030	0	1,80	-9,00	83	1,9
Кустарнички группы багульника и пушица	-0,17	-0,120	-0,001	0	-1,90	13,00	95	3,3
Травы группы майника	-0,19	-0,030	-0,070	0	0,56	1,49	82	1,6
<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>V. vitis-idaea</i>	-0,18	-0,010	-0,030	0	-0,08	3,20	73	1,5
<i>Pteridophyta coll.</i>	0,08	-0,005	0,005	0	-0,07	0,53	75	2,0
<i>Rubus idaeus</i>	0	-0,070	-0,040	0	0,60	1,60	94	3,6
Мохово-лишайниковый ярус	-0,56	-0,20	-0,090	0	-3,90	45,9	90	6,2
<i>Sphagnum coll.</i>	-0,43	-0,130	-0,050	-0,12	-1,40	19,6	94	1,6
Лесные мхи-мезофиты	-0,41	-0,006	0,006	-0,03	-1,16	9,93	72	2,2
<i>Polytrichum coll.</i>	-0,10	-0,080	-0,055	-0,10	-2,00	18,00	97	2,3

Таблица 5.13

Наблюдаемые (Н) и моделируемые (М) проективные покрытия ярусов, групп видов и отдельных видов (%) на вырубках четырех серий типов леса на осушенных торфах

Ярусы, виды и их группы	Н М	Проективное покрытие по годам после рубки								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
ВЫРУБКА СОСНЯКА ЧБТО (БЗ=3,4)										
Время после рубки, лет	Н	0	1	2	3	4	5	12	16	
Древесный ярус	Н	12	11	9	13	17	15	36	56	
	М	12	17	21	25	29	33	57	67	
Травяно-кустарничковый ярус	Н	14	24	34	44	53	48	41	34	
	М	12	26	31	33	33	32	22	17	
Мохово-лишайниковый ярус	Н	13	17	20	35	50	47	40	32	
	М	14	35	43	44	44	43	36	33	
<i>Carex</i> coll.	Н	0,2	1	2	1	0,4	0,2	0	0	
	М	0,2	1	1	1	1	0,2	0,2	0,2	
<i>Polytrichum</i> coll.	Н	0	2	4	17	30	29	24	19	
	М	2	10	14	16	18	19	20	19	
Папоротники coll.	Н	0	0,1	0,2	0,2	0,2	1	3	6	
	М	0	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	1	1	
<i>Rubus idaeus</i>	Н	0	1	2	2	1	2	1	0,2	
	М	0	2	4	5	5	6	2	0	
<i>Sphagnum</i> coll.	Н	9	12	14	15	15	12	8	2	
	М	9	16	16	15	13	12	6	4	
<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>V.vitis-idaea</i>	Н	7	7	7	7	7	5	8	9	
	М	7	8	9	9	9	9	9	9	
Кустарнички группы багульника и пушица	Н	3	15	27	29	30	21	11	2	
	М	3	7	11	13	14	15	8	1	
Лесные мхи-мезофиты	Н	4	3	2	4	5	6	8	11	
	М	4	8	10	10	11	11	11	11	
Травы группы майника	Н	0	0	0	0,1	0,2	0,2	0,4	1	
	М	0	2	3	3	3	2	1	1	
ВЫРУБКА ЕЛЬНИКА ЧЕРТО (БЗ=4,2)										
Время после рубки	Н	0	1	2	3	4	5	8	16	
Древесный ярус	Н	6	6	16	20	24	26	49	66	
	М	7	13	18	23	27	26	39	54	
Травяно-кустарничковый ярус	Н	10	21	47	43	55	48	42	30	
	М	22	35	41	42	41	40	35	28	
Мохово-лишайниковый ярус	Н	16	21	35	33	45	34	22	21	
	М	51	50	47	44	42	40	35	31	
<i>Calamagrostis</i> coll.	Н	0	1	5	4	3	3	3	1	
	М	0	2	3	3	3	3	2	1	
<i>Carex</i> coll.	Н	0,2	2	2	2	1	1	0,5	0,5	
	М	1	2	1	1	1	1	0,2	0,2	
<i>Polytrichum</i> coll.	Н	0,2	4	4	5	8	7	10	10	
	М	0,2	3	5	6	7	8	9	9	

Таблица 5.13. Продолжение.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Папоротники coll.	Н	0,2	1	1	1	1	2	2	3
	М	1	1	1	1	1	1	1	2
<i>Rubus idaeus</i>	Н	0	2	6	8	10	10	12	8
	М	0	3	5	7	8	9	11	10
<i>Sphagnum</i> coll.	Н	3	10	12	12	8	8	7	6
	М	5	9	10	11	10	10	8	5
<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>V.vitis-idaea</i>	Н	10	15	15	14	10	10	8	8
	М	15	14	14	13	12	11	10	9
Кустарнички группы багульника и пушица	Н	0,2	3	3	5	6	6	6	3
	М	1	6	9	11	12	12	10	3
Лесные мхи-мезофиты	Н	30	32	25	20	15	10	12	9
	М	45	30	22	17	14	12	10	10
Травы группы майника	Н	1	3	5	2	3	3	3	2
	М	4	6	6	5	5	4	3	2
Травы группы таволги	Н	0	0	0	0	0	0	0	0
	М	0	0	0	0	0	0	0	0
ВЫРУБКА СОСНЯКА КИСТО (БЗ=6,2)									
Время после рубки, лет	Н	0	1	2	3	4	5	8	16
Древесный ярус	Н	0,2	2	23	26	30	36	62	76
	М	1	8	14	20	25	31	46	78
Травяно-кустарничковый ярус	Н	5	18	59	43	56	47	43	26
	М	5	34	46	50	51	50	45	30
Мохово-лишайниковый ярус	Н	19	25	49	31	39	21	4	10
	М	19	29	30	28	26	23	18	8
<i>Calamagrostis</i> coll.	Н	0	4	6	8	8	7	5	2
	М	0	3	5	6	6	6	5	2
<i>Carex</i> coll.	Н	0,2	2	3	2	2	2	2	1
	М	0,2	2	2	2	2	2	1	1
<i>Polytrichum</i> coll.	Н	0	0	0,4	1	1	1	1	0,2
	М	0	3	3	2	0,2	0	0	0
Папоротники coll.	Н	0,1	0,2	0,3	0,3	0,2	0,2	1	1
	М	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	1	1
<i>Rubus idaeus</i>	Н	0	2	8	12	14	14	16	10
	М	0	5	8	11	13	14	17	13
<i>Sphagnum</i> coll.	Н	19	20	24	15	14	8	0,4	0
	М	19	19	16	12	9	7	4	0
<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>V.vitis-idaea</i>	Н	1	2	11	7	8	6	7	6
	М	1	3	4	5	5	5	5	5
Кустарнички группы багульника и пушица	Н	0	0,4	0,4	0,4	2	1	0,2	0,2
	М	0,2	1	1	1	0	0	0	0
Лесные мхи-мезофиты	Н	0,2	1	5	4	13	7	3	7
	М	0	2	3	4	4	5	5	5
Травы группы майника	Н	3	12	13	7	6	8	9	1
	М	3	7	8	8	7	7	5	3
Травы группы таволги	Н	0	0	2	2	2	0,6	1	2
	М	0	2	2	2	2	1	0	0

Таблица 5.13. Окончание.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ВЫРУБКА ЕЛЬНИКА РКТО (БЗ=7,5)									
Время после рубки	Н	0	1	2	3	4	5	8	16
Древесный ярус	Н	0,2	1	4	6	14	15	37	56
	М	1	8	15	22	28	34	50	86
Травяно-кустарничковый ярус	Н	4	14	59	57	61	57	63	44
	М	4	38	52	57	58	57	51	35
Мохово-лишайниковый ярус	Н	7	15	23	20	24	19	5	4
	М	7	19	20	18	15	12	7	0
<i>Calamagrostis</i> coll.	Н	0	0,6	6	6	5	7	7	1
	М	0	4	6	7	7	7	6	3
<i>Carex</i> coll.	Н	0,2	4	3	2	2	1	1	1
	М	0,2	2	3	3	3	2	2	2
<i>Polytrichum</i> coll.	Н	0,1	1	0,1	0	0	0	0	0
	М	0	2	0,2	0	0	0	0	0
Папоротники coll.	Н	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,5	1
	М	0	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	1
<i>Rubus idaeus</i>	Н	2	6	31	32	38	35	41	31
	М	0	6	10	13	15	17	20	18
<i>Sphagnum</i> coll.	Н	7	13	17	6	5	5	0,2	0
	М	7	12	11	8	6	4	0,2	0
<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>V. vitis-idaea</i>	Н	0,1	0,2	0,3	0,3	0,3	0,3	0,2	0,2
	М	0,1	0,2	0,3	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3
Лесные мхи-мезофиты	Н	0	1	1	2	4	3	2	2
	М	0,1	1	1	2	2	2	2	2
Травы группы майника	Н	2	6	14	9	5	4	4	0,6
	М	2	7	8	8	8	7	5	4
Травы группы таволги	Н	0,2	0,4	7	8	8	7	8	9
	М	0	4	7	9	10	10	10	0,2

и существенной роли фактора почвенного плодородия в ходе восстановительной сукцессии после сплошных рубок на осушенных торфяниках.

Анализ наблюдений показал, что, несмотря на существенные отличия растительности вырубок в разных условиях местопроизрастания, они имеют следующие общие особенности:

1) в первые 1–2 года сохраняется структура живого напочвенного покрова, свойственная лесному сообществу, но наиболее теневыносливые лесные растения испытывают стресс;

2) на 2–3-й годы начинается разрастание вегетативно подвижных видов (пушица на вырубке серии типов леса ЧБТО, костяника на вырубках серии типов леса КИСТО, РКТО) или видов, обладающих высокой семенной продуктивностью (иван-чай, вейники, малина, ЧЕРТО);

3) в этот же период в моховом покрове начинается интенсивное разрастание пионерных светолюбивых видов мхов, наблюдается также увеличение проективного покрытия сфагнов;

4) по мере смыкания полога возобновившихся древесных растений и увеличения его высоты, происходит постепенное вытеснение светолюбивых и влаголюбивых видов живого напочвенного покрова и увеличение роли типичных лесных видов.

Таким образом, сукцессии на вырубках лесов серий ЧЕРТО, РКТО и КИСТО имеют общие черты с вырубками лесов на минеральных нормально дренированных почвах, где также формируются вырубки с обильными вейником и малиной. Сукцессия на вырубках лесов серии ЧБТО имеет много общего с вырубками багульниково-черничной серии типов леса, где также наблюдается разрастание сфагнов и иногда пушицы.

Поскольку территории с наличием осушенных торфов имеют ряд очень существенных технологических и лесоводственных особенностей (необходимость поддержания в исправном состоянии осушительной сети, особенности проходимости техники, повышенный класс пожарной опасности и др.), то целесообразно выделить самостоятельные типы вырубок, объединив их с исходными типами леса в соответствующие серии. Названия типов вырубок мы даем по преобладающим видам живого напочвенного покрова и серии типов леса, к которой они относятся. Таких типов по нашим данным выделено четыре:

- вырубка малинниковая разнотравно-кисличная торфяная осушенная (на низинных торфах);
- вырубка малиново-вейниковая кисличная торфяная осушенная (на богатых переходных торфах);
- вырубка вейниковая черничная торфяная осушенная (на переходных торфах);
- вырубка пушицево-долгомощная чернично-брусничная торфяная осушенная (на верховых торфах).

Эти четыре типа вырубок хорошо различаются не только и не столько по видам-доминантам, сколько по видам-индикаторам почвенного богатства, которые сохраняли высокую встречаемость на протяжении всего периода наблюдений. Для вырубки малинниковой серии типов леса РКТО характерно участие видов группы таволги (таволга, гравилат речной, фиалка голая), которые отсутствуют на вырубке серии КИСТО. Для вейниковой вырубки серии КИСТО и малинниковой серии РКТО характерно заметное участие видов группы папоротников (кочедыжник женский, щитовник расставленный, щучка дернистая, малина обыкновенная), группы майника и др. видов таежного мелкотравья (щитовник игольчатый, майник, кислица, седмичник, линнея, ожика волосистая). Эти виды отсутствуют или встречаются единично на вырубке пушицево-долгомощной серии типов леса ЧБТО. В то же время, на пушицево-долгомощной вырубке представлены виды группы багульника (багульник, голубика, клюква), которые лишь изредка встречаются на вейниковой вырубке серии КИСТО.

5.7. Динамика лесных биогеоценозов на осушенных торфах после пожаров

Последствия пожаров на осушенных торфах принципиально отличаются от пожаров в лесах на минеральных почвах, близких по составу к их аналогам на интенсивно осушенных торфах (Вомперский и др., 2003; Гусев, 2008). Пожары на торфяниках сопровождаются выгоранием торфа, гибелью древостоя и возвратом биогеоценоза к ранним стадиям заболачивания, отличающимся повышенным богатством торфа зольными элементами, повышенным обводнением в годы даже со средним уровнем осадков. Так, нами совместно с И. В. Коноваловой отмечено, что интенсивные пожары в сосняках чернично-брусничных торфяных осушенных вызывают смену зеленомошного покрова сфагновым и долгомошным на длительное время (Нешатаев, Коновалова, 1986).

ГЛАВА 6. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

6.1. Закономерности динамики растительности под влиянием пожаров

6.1.1. Общие закономерности динамики растительности под влиянием пожаров

Полученные данные позволили установить различия в вероятности возникновения верховых, повальных и низовых пожаров в разных типах леса. Наибольшее внимание мы уделили влиянию пожаров на растительность сильно дренированных песчаных местообитаний, где нами были собраны данные, позволившие проверить справедливость гипотезы А. Я. Гордягина (1900) о возможности смены сосняков лишайниковых тёмнохвойными зеленомошными лесами. Доказательствами справедливости гипотезы являются следующие факты:

1) сосняки лишайниковые и ельники зеленомошные встречаются на одинаковых по гранулометрическому составу и уровню грунтовых вод типах земель;

2) во всех изученных сосняках лишайниковых (более 300 ПП) отмечены следы пожаров в виде огневых подсушин деревьев, углей в почве (Кольский п-ов, Ленинградская, Пермская, Псковская обл.) или они были начальными стадиями первичных сукцессий на дюнах (Калининградская, Мурманская обл.);

3) в ельниках зеленомошных на сильно дренированных песках следы пожаров отсутствовали или датированы давностью более 300 лет;

4) соотношение мхов и лишайников тесно связано с давностью и интенсивностью пожаров, их количеством в течение жизни древостоя (уравнение 3.1);

5) наличие прямолинейных границ между зеленомошными сосняками и лишайниковыми вырубками, подвергшимся огневой очистке от порубочных остатков (Митрухова, Нешатаев, 1988), что также нашло свое отражение на карте растительности ЛЗ (лапландский..., 2008);

6) прямые наблюдения на постоянных ПП подтверждают тенденции смены лишайников мхами на сильно дренированных песках (Маслов, 2002; Сеннов, 1977; Nešatajev, 2008; Нешатаев и др., 2009).

Пожары в сосняках лишайниковых обычно имеют низовой характер с частичным повреждением древесного яруса. Интенсивные пожары в темнохвойных лесах приводят обычно к полной гибели древостоя. Наши исследования опровергают мнение о том, что сосняки лишайниковые являются климаксовым типом леса на хорошо дренируемых песчаных почвах северной и южной тайги Европейской России. Как было показано в главе 3, в северной тайге на склонах, плакорах, вершинах холмов с уровнем грунтовых вод более 1.5 м, почвы которых содержат от 2 до 15 % фракций размером <0.01 мм, могут встречаться и лишайниковые сосняки, и зеленомошные ельники. Анализ наших данных показывает, что, ель и зеленые мхи могут сменить сосну и лишайники.

Главной причиной развития лишайникового покрова является бедность почвы азотом и гумусом. В результате лесных пожаров происходит катастрофическое обеднение почвы азотом (Чертов, 1981; Бобровский, 2010). При сгорании лесной подстилки лесная экосистема теряет сотни кг азота на 1 га (Viro, 1974). Пожар сопровождается уменьшением транспирации и объема осадков, задерживаемых кронами поврежденного древостоя. Снижается также влагоемкость почвы, вследствие сгорания подстилки. Это приводит к увеличению поступления осадков в почву, усилению промывного режима и увеличению выноса органики и минерального азота за пределы корнеобитаемого слоя. Полная или частичная гибель древостоя снижает поступление в почву органического вещества с опадом и отпадом и снижает ёмкость биологического круговорота. Кроме того, обугленная древесина разлагается намного медленнее, чем древесина отпада, не подвергаясь огневому воздействию (Бобровский, 2010), что также снижает темп возврата в почву азота и других элементов минерального питания.

Данные прямых наблюдений в северной тайге 1986–2007 г., выполненных нами с соавторами в Лапландском заповеднике, подтверждают выводы, полученные ранее косвенным путем, о медленном темпе смене видов лишайников зелеными мхами в ходе послепожарной сукцессии.

В результате интенсивного пожара происходит полная гибель живого напочвенного покрова, существовавшего до пожара, и на начальных этапах его восстановления преобладают иные виды, чем в неповрежденном пожаром сообществе. Стадии его восстановления, сходные по видовому составу мхов и лишайников, сходны во всех полосах таежной области Евразии и Северной Америки (Kershaw, & Looney, 1985; Ahti & Oksanen, 1990; Нешатаев, 2002):

1. Стадия пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, – *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*);
2. Стадия бокальчатых и трубчатых лишайников (*Cladonia cornuta*, *C. gracilis*, *C. sulphurina*, *C. borealis*, *C. deformis*, *C. uncialis*);
3. Стадия кладин лесной и оленьей (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*) и цетрарии исландской (*Cetraria islandica* - отмечена в южной тайге и подтайге);
4. Стадия кладины звездчатой (*Cladina stellaris*);
5. Лишайниково-зеленомошная стадия (*Cladina stellaris*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*);
6. Зеленомошная стадия (*Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*).

При переходе сообществ в зеленомошную стадию в живом напочвенном покрове в условиях южной тайги постепенно увеличивается роль таежного мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Goodyera repens* и др.), которое при пожарах погибает, т.к. его корневые системы поверхностны и располагаются в подстилке.

Провинциальные отличия заключаются в составе видов травяно-кустарничкового яруса. Так, в западных районах (Кольско-Карельская провинция, Валдайско-Онежская, Белорусско-Прибалтийская провинции) в составе начальных стадий сукцессии обычен *Calluna vulgaris*, отсутствующий или очень редкий в восточных районах. Так, в лишайниковых сосняках на надпойменных террасах р. Кама в Березиках (Пермская обл.) и в Нижне-Камском национальном парке вереск нами не встречен. В Прибалтике, в частности на дюнах Куршской косы, по нашим наблюдениям в составе лишайниковых сосняков встречается *Corynephorus canescens*.

В западных районах на 3,4,5 стадиях обычна черника (*Vaccinium myrtillus*), встречаемость которой убывает к востоку (Нешатаев, 2002), а на Камчатке она полностью отсутствует в пиропитных лиственничных лишайниковых редколесьях (Нешатаев, 1987). В восточных районах в травяно-кустарничковом покрове сосняков лишайниковых и воронично-брусничных и брусничных нет луговика и вереска, а в западных – кедра и лиственницы.

Имеются также подзональные различия: в северной тайге в отличие от южной в динамических послепожарных рядах на песках всегда участвуют *Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*. В средне- и южнотаёжных сообществах этого ряда указанные виды встречаются, но крайне редко, за исключением *Empetrum nigrum*, который обычен в зеленомошных сосняках по берегам Финского залива и крупных озёр. В южнотаёжных и подтаёжных сосняках лишайниковых часто можно найти ряд видов, отсутствующих в северных вариантах: *Antennaria dioica*, *Avenella flexuosa*, *Festuca ovina*, *Koeleria glauca*, *Pulsatilla latifolia*, *Thymus serpyllum*. По результатам наших исследований, запасы азота в лесной подстилке и мощность самой подстилки закономерно возрастают в сукцессионном ряду. Это хорошо согласуется с данными других исследователей по Ленинградской обл. (Федорчук и др., 1984; Чертов, 1981) и Карелии (Трофимец, 1989), Кольскому полуострову и Западной Сибири (Gorshkov et al., 1996). Таким образом, соотношение мхов и лишайников в значительной степени связано с режимом трофности.

Все это подтверждает мнение Т. Ahti и J. Oksanen (1990), что лишайники являются типичными стресс-толерантами в смысле Грайма (Grime, 1977), и преобладают в таких условиях, где более мощные конкуренты – сосудистые растения и мхи – находятся за пределами или на границе своего экологического ареала (Ahti, Oksanen, 1990). Эти условия связаны с крайне бедными почвами, большой амплитудой колебания влажности, связанной с маломощной подстилкой и высокой освещенностью под пологом леса. Большинство мохообразных более требовательны, чем лишайники, к условиям почвенного богатства и влажности. На освещенных участках с бедными почвами при переменной влажности субстрата преимущества имеют лишайники, лучше приспособленные к временному недостатку влаги.

Интенсивность пожара может варьировать от беглого пала, слегка повреждающего верхние части мхов, лишайников и кустарничков, до интенсивного пожара, приводящего к гибели насаждения и полному выгоранию подстилки. Факты существования на сходных элементах рельефа при давности пожара менее 200 лет всего спектра сообществ от лишайниковых до зеленомошных могут быть объяснены варьированием интенсивности пожаров и их частоты. Это подтверждается результатами корреляционного и регрессионного анализов связей между пропорцией мохообразных с частотой и интенсивностью пожаров и временем сукцессии на песчаных, сильно дренированных почвах (см. раздел 3.3). Это утверждение основано также на том, что различия в интенсивности пожаров и их частоте являются, при прочих равных условиях, единственной причиной обуславливающей различия в мощности подстилки, составе и полноте древостоя, которые, как показали результаты исследования, тесно связаны с пропорцией лишайников и запасами азота в корнеобитаемом слое почвы.

При интенсивных пожарах выгорание подстилки и гибель древостоя могут сопровождаться процессами эрозии и дефляции. В результате происходит крайнее обеднение почвы питательными веществами, и возникают микроклиматические условия, в которых в течение нескольких десятилетий могут выживать только лишайники и лишь некоторые мохообразные, такие как *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Ceratodon purpureus*. Из кустарничков на таких горях лучше всего возобновляются толокнянка и брусника. Сильное огневое воздействие чаще встречается на открытых, хорошо прогреваемых и хорошо продуваемых участках с глубоким залеганием грунтовых вод. В сухие годы сильные огневые повреждения могут иметь место и на участках с близким залеганием грунтовых вод. Крайняя сухость местообитаний, замедляющая скорость биологического круговорота, рубки, ветровалы способствуют задержке смены лишайников мхами. Отсутствие источников семян ели и кедра также замедляет этот процесс.

Слабые палы не затрагивают основные запасы биогенных элементов в подстилке, незначительно изменяют ее водно-воздушные свойства и не приводят к гибели взрослых деревьев. В этом случае на свежих горях зеленомошных лесов сохраняются дернинки лесных мхов-мезофитов *Dicranum* sp., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, бореальное мелкотравье с корневой системой, расположенной в подстилке (*Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, в средней и южной тайге к ним присоединяется *Oxalis acetosella*). На таких участках быстро восстанавливается моховой покров из лесных видов, и смены мхов лишайниками не происходит. Слабое огневое воздействие и высокая скорость восстановления мохового покрова более вероятны в наименее сухих условиях. Это и объясняет приуроченность зеленомошников к более влажным местообитаниям, чем лишайниковых лесов.

Пожары средней интенсивности и увеличение обилия мхов в лишайниковых лесах в ходе послепожарной демутации приводят к образованию зеленомошно-лишайниковых сообществ и

сосняков бруснично-зеленомошных, для которых характерно отсутствие бореального мелко-травья. При большой давности пожара лесные сообщества с зеленомошно-лишайниковым и лишайниковым покровом, сформировавшиеся под влиянием высокой интенсивности огня, переходят в зеленомошное состояние. Таким образом, одновременное существование лесов с лишайниковым, зеленомошно-лишайниковым и зеленомошным покровом на дренированных песках таёжной зоны Европы объясняется варьированием интенсивности пожаров и их частоты. Высказанные соображения мы предлагаем назвать концепцией пирогенной дивергенции фитоценозов, используя представления о дивергенции и конвергенции растительных сообществ, сформулированные А. П. Шенниковым в 1910 г. (цит. по Шенников, 1929).

Механизм смены лишайников мхами нам представляется следующим. С увеличением давности пожара наблюдается биогенная эвтрофикация аккумулятивных почвенных горизонтов, за счет накопления в них азота, поступающего с атмосферными осадками и за счет азотфиксаторов (Чертов, 1981; Нешатаев, 2006). Количество опада постепенно возрастает в ходе восстановления леса после пожара, что приводит к увеличению мощности подстилки. Увеличение содержания гумуса и грубого мёртвого органического вещества в почве повышает её влагоёмкость и снижает сток, а также вынос питательных элементов за пределы корнеобитаемого слоя. Постепенно увеличивается сомкнутость древесного полога, в древостое появляется ель, в Уральско-Западносибирской провинции – также кедр. Это приводит к уменьшению освещенности под пологом леса. Увеличение мощности подстилки и уменьшение освещенности под пологом леса приводят к стабилизации водного режима, что, с учетом увеличения трофности местообитания, способствует увеличению скорости прироста мхов настолько, что она начинает превышать скорость прироста лишайников. Мохообразные, практически всегда присутствующие в лишайниковых типах леса, разрастаются, их споры переносятся на участки, занятые лишайниками, где они успешно образуют гаметофиты и со временем вытесняют лишайники.

Сукцессия может протекать в соответствии с четырьмя различными моделями (Connell, Slayter, 1977). Нами впервые было показано, что восстановительные начальные стадии сукцессии после пожаров в северотаёжных лесах на песчаных почвах, казалось бы, протекают по модели нейтральности, когда в течение примерно 150 лет наблюдается смена видов лишайников разных жизненных форм (Нешатаев, 2002; Nešatajev, 2008). Смена пионерных видов мхов бокальчатými лишайниками рода *Cladonia*, а затем кустистыми лишайниками, из которых на более поздней стадии доминирует *Cladina stellaris* (Самбук, 1932; Пушкина, 1960; Горшков, 1993) на местообитаниях, сильно поврежденных пожарами, может рассматриваться как пример модели нейтральности (в смысле J. Connell, R. Slayter; 1977), когда процесс смены популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценологическими стратегиями имеет большее значение, чем изменения фитосреды. Однако полученные количественные характери-

стики восстановления лесных экосистем показали, что через 120–140 лет после пожара становится очевидным, что сукцессия идёт по модели благоприятствования и обусловлена накоплением органического вещества и азота в почве (Nešatajev, 2008; Нешатаев и др., 2009). Так, по данным, полученным для Северо-Запада РФ, включая Карелию (Федорец, Бахмет, 2003; Федорчук и др., 2005), запас общего азота в 1-м слое сосняков лишайниковых составляет 1–2 т/га, для сосняков брусничных зеленомошных – 2,5–3,5 т/га. Таким образом, механизм сукцессии соответствует модели стимуляции (в смысле J. Conel, R. Slayter; 1977), так как смена лишайников мхами связана с медленным постепенным увеличением трофности и увлажнения местообитания, обусловленных самой биотой.

С продвижением на север доля лишайниковых лесов в ландшафтах возрастает (Рысин, 1975; Ahti, Oksanen, 1990). Мы связываем это с низкими темпами аккумуляции биогенных элементов в почве и меньшим количеством выпадаемых с атмосферными осадками оксидов азота на севере (Работнов, 1985; Jonsson, 2005). Количество оксидов азота, поступающего с осадками, подчинено широтной и меридиональной зональности. Подобно тому, как количество гроз возрастает с севера на юг, а количество осадков – с востока на запад, так возрастает с севера на юг и с востока на запад природное количество оксидов азота, образующихся во время гроз. Оно варьирует от 0.5–1.0 кг/га*год в европейской лесотундре до 8–10 кг/га*год в лесостепной зоне Европы (рис. 6.1). В городах и густо населённых районах Европы, Китая, Индии, США (рис. 6.1, Galloway et al., 2004; Dentener, 2006; Чертов, 1981) выпадение оксидов возрастает до до 60 кг/га*год за счет выхлопных газов автомобилей и др. антропогенных источников. Темпы выпадения оксидов азота оказывают, наряду с климатическими факторами, существенное влияние на скорость сукцессии и состав климаксовых сообществ и обуславливают возрастание скорости восстановительных смен с севера на юг.

Накопление лесной подстилки и особенно гумуса способствует увеличению наименьшей влагоёмкости песчаной почвы и конвергенции её растительности с растительными сообществами суглинистых почв. В лесотундровой зоне весьма обычны лишайниковые редколесья, но они там не всегда связаны с пожарами. Вполне вероятно, что низкие темпы поступления атмосферного ангидрида азота и слабая активность бактерий-азотфиксаторов, а также то, что со времени отступления ледника (и/или моря) в лесотундровой зоне прошло еще недостаточно времени для накопления количества азота, необходимого для смены в них лишайников мхами. Зональность выпадения оксидов азота (рис. 6.1, Galloway et al., 2004; Dentener, 2006) объясняет, почему прямые наблюдения смен лишайников мхами известны только из южнотаежных и подтаёжных районов (Сеннов, 1977, Писанов, 1982; Маслов, 2002), где эта смена идет быстрее, чем на Севере. Выпадением с осадками оксидов азота в количестве около 50 кг/га*год на территории Санкт-Петербурга (Охрана окружающей среды, 2009) можно объяснить исчезновение лишай-

никовых сосняков в парке «Сосновка», которые встречались там в 1925 г. (Васильев, Гаель, 1928).

Увеличение количества выпадаемых оксидов азота с 1860 г. к настоящему времени и прогнозируемое их еще большее увеличение к 2050 г. (рис. 6.1, Galloway et al., 2004; Dentener, 2006) может привести к исчезновению лишайниковых сосняков как типа леса в окрестностях крупных городов при отсутствии лесных пожаров.

И, наконец, отметим, что конечная стадия послепожарной демутации, лес с сомкнутым еловым или елово-кедровым пологом и моховым напочвенным покровом, развивается редко, так как лишайниковые леса особенно часто подвержены пожарам и обычно выгорают раньше, чем они успеют достичь конечной стадии сукцессии, о чем свидетельствуют средние значения числа пожаров в них и соответствующие периоды оборота огня. Известно, что пожары имели место в бореальной зоне Европы, с момента ее заселения сосной и людьми (Clark et al., 1989) вслед за отступавшим ледником (около 10 тыс. лет тому назад). Поэтому можно утверждать, что бóльшая часть сосновых лишайниковых лесов существует там *in situ* примерно с того же времени, а ель и кедр сменили сосну на тех участках, где пожары проходили реже или отсутствовали. Это хорошо согласуется с концепцией импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов С. Н. Санникова (1992), и можно также говорить о концепции импульсной пирогенной стабильности лишайниковых сосняков. Дополнением к ней служит концепция пирогенной дивергенции бореальных лесов на песчаных почвах, объясняющая разнообразие лесов этих местообитаний различной интенсивностью и давностью пожаров. Таким образом, следует принять гипотезу А. Я. Гордягина, т.к. соотношение мхов и лишайников определяется степенью продвинутости сообщества в послепожарных сукцессионных рядах и контролируется, в основном, биотическими факторами: сомкнутостью древесного полога, запасом мертвого органического вещества в виде подстилки. Преобладание лишайников – временная фаза послепожарной сукцессии в таежной зоне.

Время, за которое происходит при отсутствии пожаров смена лишайников мхами на песчаных дренированных почвах, превышает 250 лет, они обычно больше периода оборота огня (80–120 лет), что препятствует завершению этой смены. Таким образом, леса лишайниковой серии ассоциаций являются длительнопроизводными сообществами. В терминах F. Clements (1916) их динамический статус может быть определен как пирогенный субклимакс.

Описанные нами послепожарные начальные стадии сукцессии при интенсивном повреждении огнем местообитаний на дренированных песчаных и песчано-супесчаных почвах в условиях Уральско-Западносибирской провинции (ВТЗ) оказались сходны со стадиями, установленными на Кольском полуострове (Пушкина, 1960, Neshatayev, Neshatayeva, 1993) для сосняков лишайниковых, отличаясь отсутствием вереска.

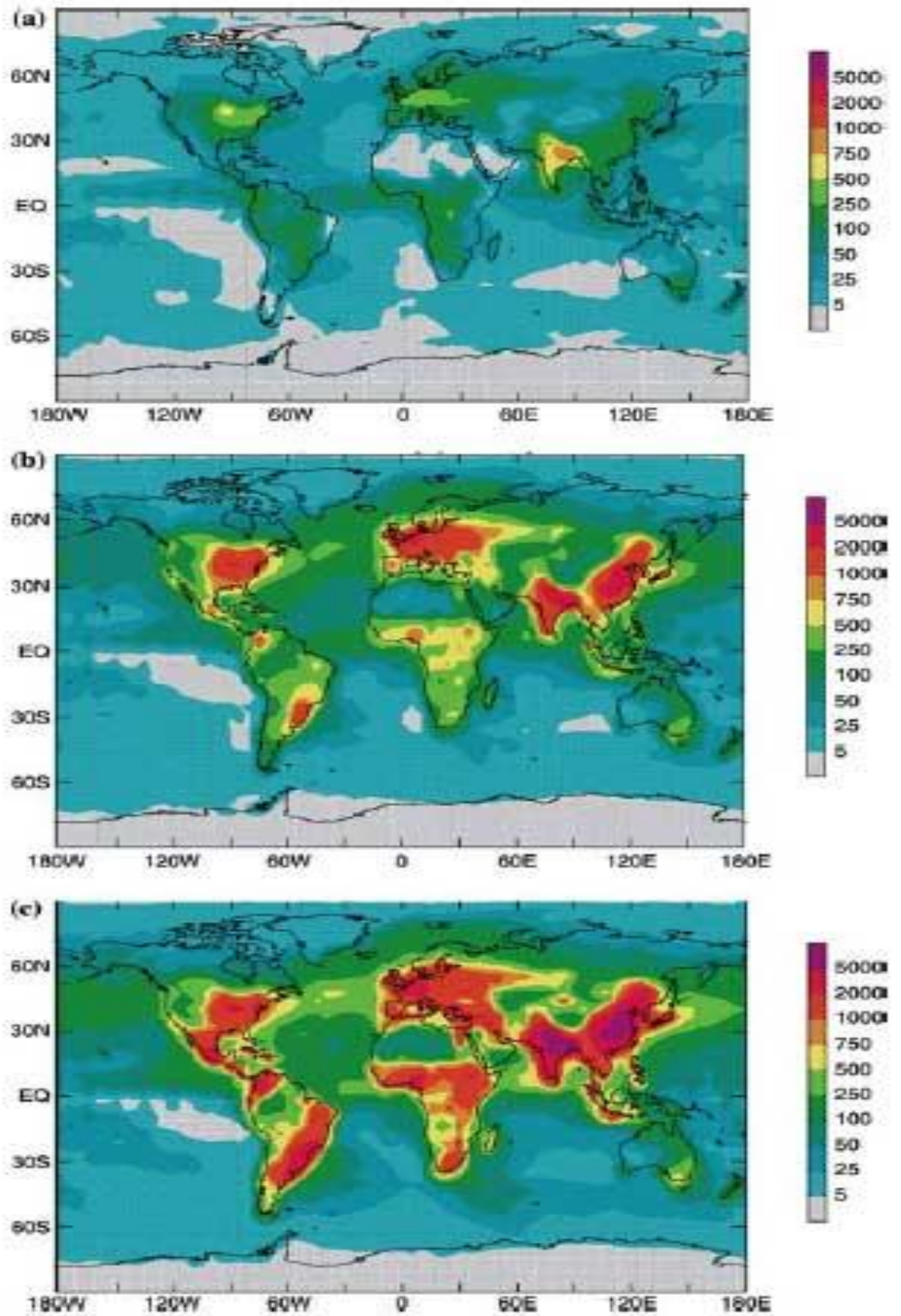


Рис. 6.1. Пространственное распределение выпадения общего неорганического азота из атмосферы в: а – 1860; б – в начале 1990-х; с – прогноз на 2050 г.; $\text{mg N/m}^2/\text{год}$ (по Galloway et al., 2004).

В отличие от песков, суглинки обладают очень важным свойством – чрезвычайно тонкой пористостью, вследствие которой они ведут себя как тонкомолекулярные сита, создающие сопротивление для прохождения через них растворов высокомолекулярных соединений (Пономарева, 1964). В суглинках также более высокая площадь поверхности почвенных частиц, обеспечивающая удержание коллоидов и воды в теле почвы. Вследствие этого, в суглинистых почвах гумус накапливается интенсивнее, чем в песчаных. Двучленные отложения (супесь-суглинок) близки по своим свойствам к суглинкам.

Содержание физической глины в почве существенно влияет на наименьшую влагоёмкость почвы, а, следовательно, на объём стока и темп выноса азота со стоком. Таким образом, содержание физической глины в почве влияет на скорость сукцессии и, наряду с зональными факторами, обуславливает запасы азота в почвах на стадии климакса, видовой состав климаксовых сообществ и продуктивность древесного яруса.

Более высокая влагоемкость суглинков, по сравнению с песками (Роде, Смирнов, 1972), обуславливает меньшую горимость лесов на почвах тяжёлого гранулометрического состава, по сравнению с песками.

Это подтверждается данными по вероятности пожаров в лесах северной, средней и южной тайги, приведенными в главе 4. Особенности экологических последствий пожаров на суглинках и двучленных наносах являются:

1) как правило, неполное сгорание подстилки, вследствие более высокой влажности верхних почвенных горизонтов, по сравнению с песками и супесями;

2) менее интенсивный вынос продуктов сгорания и разложения органики, чем на песках, что обусловлено способностью суглинков действовать как высокомолекулярные сита и их более высокой наименьшей влагоемкостью.

3) пожары в темнохвойных формациях обычно имеют характер верховых или низовых повоальных, сопровождающихся гибелью древостоя на корню, с последующим отпадом погибших деревьев и последующим восстановлением темнохвойных лесов через стадию лиственного леса.

На суглинках не наблюдается столь интенсивного обеднения субстрата азотом и другими питательными веществами, как на песках. Это способствует разрастанию на первых этапах послепожарной динамики травянистых растений – иван-чая (*Chamerion angustifolium*), вейников (*Calamagrostis purpurea*, *C. epigeios*, *C. obtusata*) и малины (*Rubus idaeus*), довольно требовательных к условиям минерального питания. В моховом покрове обычно высоко обилие политрихов (*Polytricum commune*, *P. juniperinum*).

6.1.2. Результаты моделирования динамики разнообразия растительности ландшафтов под влиянием пирогенного фактора

Вероятности пожара по видам пожара и типам леса приведены для северотаёжных ландшафтов в главе 3. Там же приведены вероятности образования молодняков на безлесных гарях по породам и типам ЛРУ и вероятность смены пород.

Зависимость доли выделов сосняков и березняков с подростом темнохвойных пород, достаточным для смены березы и сосны елью (Spдр), от доли генеративно-спелых ельников в квартале, рассматриваемом как проба ландшафта (Se), показаны на рис. 6.2. Для ландшафтов, в которых доля площади, занятой генеративно спелыми ельниками более 0,7, все выделы обеспечены подростом ели, обеспечивающим смену пород.

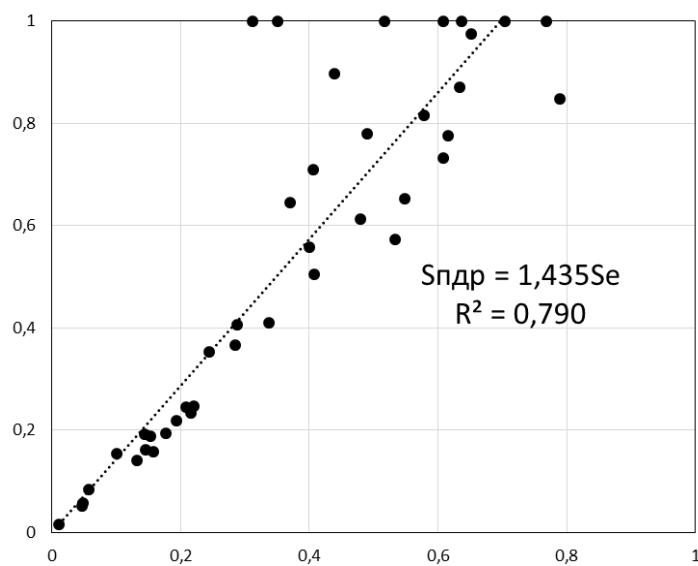


Рис. 6.2. Доля выделов сосняков и березняков с подростом темнохвойных пород, достаточным для смены березы, лиственницы и сосны елью (Spдр), в зависимости от доли генеративно-спелых ельников в ландшафте (Se).

Время смены преобладающих видов мхов и лишайников в ходе сукцессии на сильно дренированных кварцевых песках после пожаров разной интенсивности приведены в главе 3, на суглинках – в главе 4, на заболоченых местообитаниях – в главе 5.

В результате модельных экспериментов были рассчитаны следующие прогнозные показатели:

- распределение потенциально лесных площадей по преобладающим породам;
- распределение потенциально лесных площадей по типам живого напочвенного покрова;
- функция Шеннона, основанная на вероятностях встречи различных лесных формаций и невозобновившихся гарей и пустошей на потенциально лесных землях;
- функция разнообразия Шеннона, основанная на вероятностях встречи в ландшафте различных типов живого напочвенного покрова.

Результаты прогноза распределения площадей по преобладающим породам на 3000 год даны в таблице 6.1.

Таблица 6.1

Исходное и прогнозируемое распределение площадей по преобладающим древесным породам при различной частоте пожаров в северотаёжном модельном ландшафте

Формации	Распределение площадей, %					
	Исходное	Прогнозируемое				
		Коэффициент частоты пожаров				
	1	0	1	3	4	5
Кедровники и ельники	12,5	77,3	10,5	1,9	0,7	0,4
Осинники	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Березняки	24,9	2,7	21,6	21,0	20,1	19,4
Лиственничники	5,8	0,2	1,4	2,4	2,7	2,9
Сосняки	54,1	19,2	60,3	64,8	65,5	65,3
Ивняки	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6
Гари и пустоши	0,4	0,0	5,6	9,3	10,4	11,4
Функция Шеннона, бит	1,3	0,8	1,1	1,0	1,0	1,0

Распределение площадей по преобладающим породам для коэффициентов интенсивности пожаров 2–5 в первые 50 лет существенно меняется (рис. 6.3) и стабилизируется через 200–300 лет, а при коэффициенте интенсивности пожаров равном 1 – через 500 лет. Время стабилизации соотношения преобладающих пород при полном исключении пожаров составляет более 1000 лет. При полном исключении пожаров в составе ландшафта следует ожидать увеличение площади темнохвойных лесов за счет уменьшения площади производных гарей и пустошей, сосняков, березняков, осинников и лиственничников (табл. 6.1). При полном исключении пожаров индекс Шеннона для древесного яруса в течение первых трех десятилетий увеличивается с 1,25 до 1,30 и затем начинает снижаться, достигая исходного уровня через 120 лет. Через 1000 лет он снижается до уровня 0,75 (рис. 6.4). Это снижение разнообразия объясняется исключительным преобладанием коренных темнохвойных лесов и сокращением доли производных сосновых и мелколиственных лесов.

При сохранении ныне существующего режима пожаров прогнозируемое распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам близко к современному. Это свидетельствует об удовлетворительном подборе параметров модели.

При увеличении частоты пожаров закономерно уменьшается доля темнохвойных лесов и увеличивается доля сосняков, начальных стадий сукцессии, невозобновившихся гарей и пустошей (табл. 6.1). Прогнозируется также полное исчезновение осинников и уменьшение площади березняков, неустойчивых к пожарам (табл. 6.1). Индекс Шеннона при этом довольно быстро снижается, стабилизируясь на уровне 1.0 примерно через 300 лет (табл. 6.1).

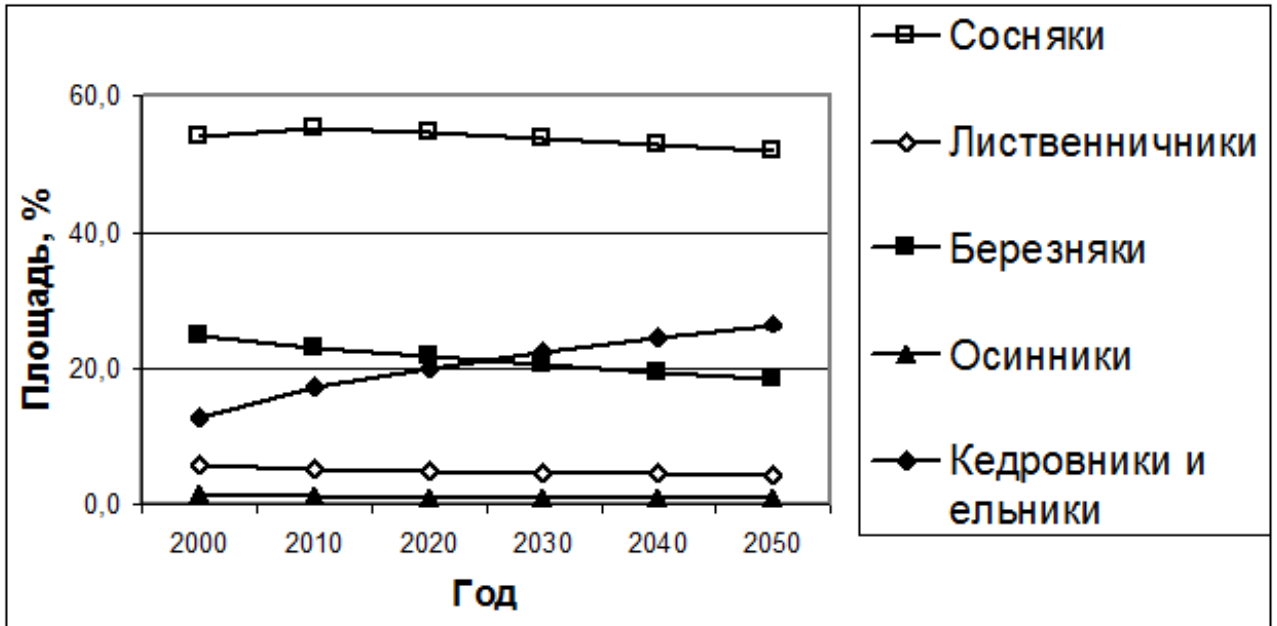


Рис. 6.3. Прогноз распределения лесных земель модельного ландшафта по преобладающим древесным породам в модельном эксперименте при исключении пожаров.

Исходное и прогнозируемое распределение площадей по типам живого напочвенного покрова приведено таблице 6.2. Согласно модельным экспериментам при полном исключении пожаров площадь лесов с лишайниковым и зеленомошно-лишайниковым покровом значительно сокращается и увеличивается площадь лесов с кустарничково-зеленомошным покровом (табл. 6.2).

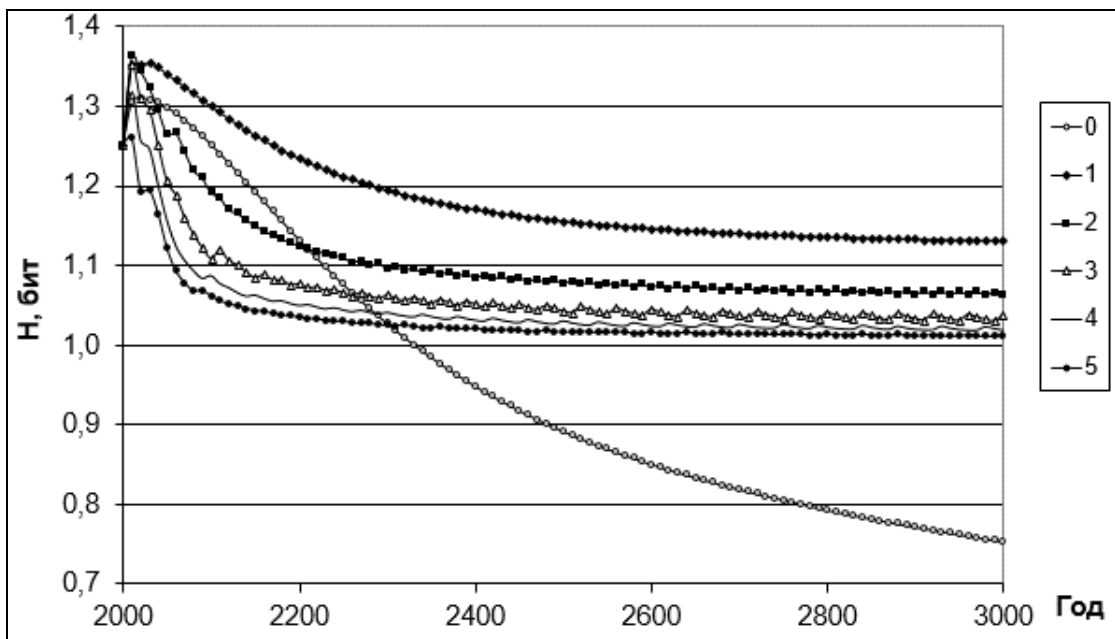


Рис. 6.4. Прогноз изменения разнообразия древесного яруса в модельных экспериментах при различных значениях коэффициента частоты пожаров

Исходное и прогнозируемое распределение лесных площадей северотаёжного модельного ландшафта (%), занятых различными типами живого напочвенного покрова в зависимости от частоты пожаров

Тип живого напочвенного покрова	Исходное	Прогнозируемое стабильное состояние					
		Коэффициент частоты пожаров					
	1	0	1	2	3	4	5
1	2	3	4	5	6	7	8
Бокальчато-трубчато лишайниковый	2,9	0,0	18,8	28,4	33,8	37,2	39,3
С преобладанием кладин мягкой, лесной и оленьей	4,3	0,0	11,9	14,3	14,1	13,1	12,1
С преобладанием кладины звездчатой	16,5	7,9	16,8	8,3	4,0	1,7	0,5
Зеленомошно-лишайниковый	16,2	9,4	7,8	5,1	3,8	3,1	2,6
Пионерномоховой	4,4	0,0	10,8	15,3	17,9	19,3	21,2
Кустарничково-зеленомошный	31,6	58,2	10,8	6,1	4,3	3,4	2,7
Мелкотравно-зеленомошный	5,8	7,2	3,7	2,5	1,7	1,2	1,0
Вейниково-мелкотравно-зеленомошный	1,0	0,0	2,1	2,6	3,0	3,5	3,2
Маршациево-долгомошный и долгомошный	1,6	0,0	4,8	7,0	8,7	10,0	10,8
Кустарничково-сфагновый	11,2	12,8	8,0	5,9	4,2	3,0	2,1
Таволжный, болотнотравный и травяно-сфагновый	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9
Хвощово-вейниковый	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6
Функция Шеннона для стабильного состояния	2,0	1,4	2,3	2,1	2,0	1,9	1,8

Особый интерес представляет изменение площадей, занятых различными типами растительных сообществ, в первые 50 лет после полного исключения пожаров. За период в 50 лет следует ожидать увеличение площади тёмнохвойных (в основном кустарничково-зеленомошных) лесов примерно в два раза, за счет сокращения площади производных мелколиственных лесов и, отчасти, сосняков (рис. 6.4). При этом не произойдет значительного со-

кращения площади, занятой лесами с преобладанием в живом напочвенном покрове лишайников.

К 3000 году, согласно модельному эксперименту, предусматривающему полное исключение пожаров, в ландшафте будут преобладать леса с зеленомошным покровом, занимая 58,2%, а разнообразие типов живого напочвенного покрова будет минимально (таб. 6.2, рис. 6.5). Согласно прогнозу, начальные стадии послепожарной сукцессии на различных местообитаниях (бокальчатых и трубчатых кладоний, пионерных мхов, вейниково-мелкотравно-зеленомошная и маршанциево-политриховая) будут отсутствовать в растительном покрове севертаёжного ландшафта. При полном отсутствии пожаров наблюдается наименьшее разнообразие живого напочвенного покрова (табл. 6.2, рис. 6.5).

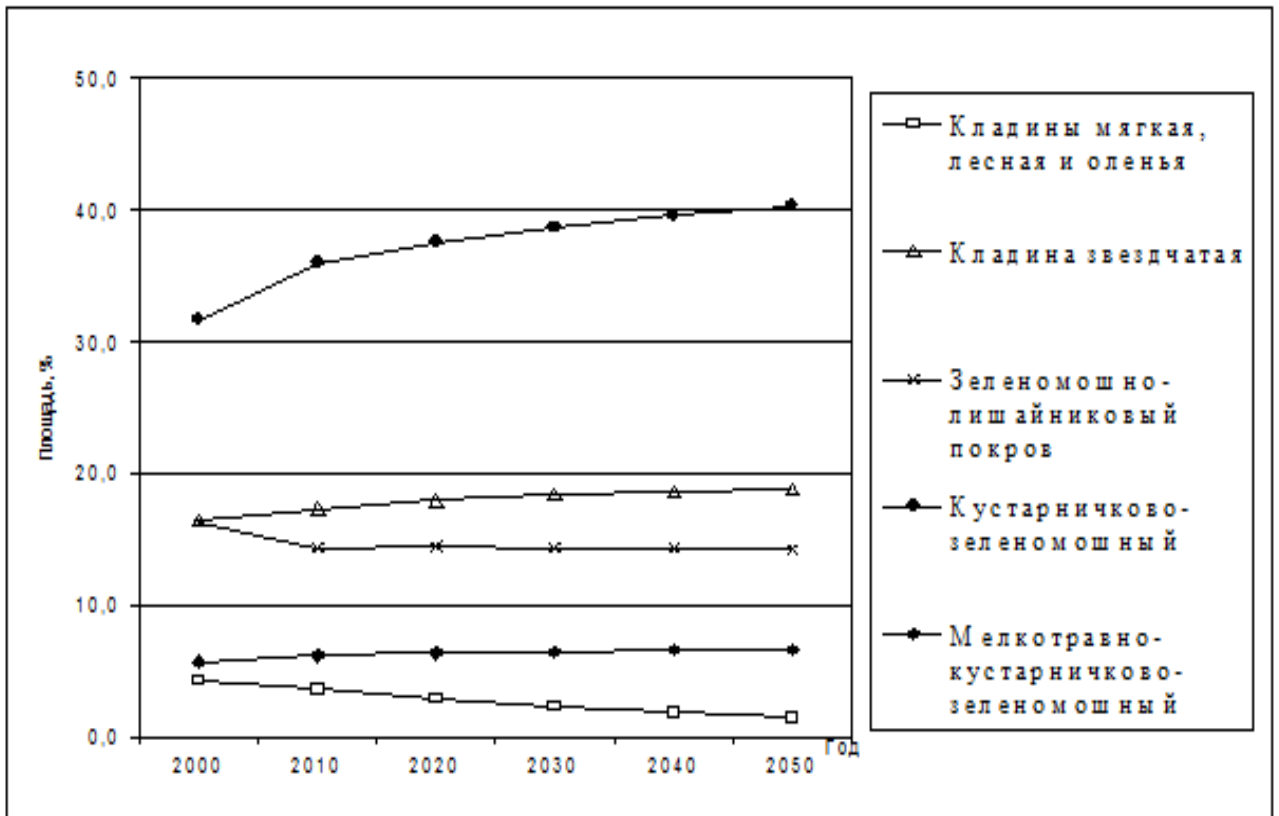


Рис. 6.5. Прогноз распределения дренированных лесных земель заповедника по типам живого напочвенного покрова при полном исключении пожаров на 50 лет.

При сохранении режима пожаров, характерного для современных условий, моделирование позволяет прогнозировать некоторое увеличение площадей, занятых начальными стадиями послепожарной динамики, по сравнению с современной площадью таких сообществ (табл. 6.2). При этом, на стадии стабилизации наблюдается более или менее равномерное распределение площадей, занятых различными стадиями, что приводит к увеличению индекса Шеннона (рис.

6.6), достигающего при такой интенсивности пожаров своего максимума. Следует отметить, что получаемое на шаге 3000 года распределение отличается от современного (табл. 6.2) в сторону увеличения лесов начальных стадий сукцессии и лесов с лишайниковым покровом.

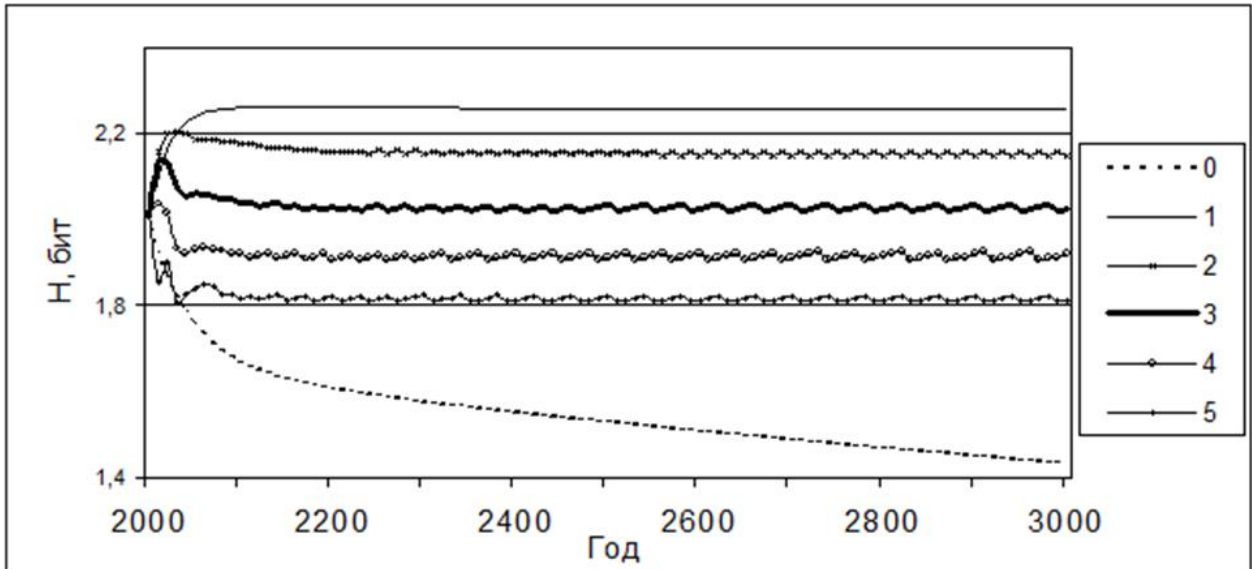


Рис. 6.6. Прогнозируемое изменение разнообразия живого напочвенного покрова при различном коэффициенте частоты пожаров.

По-видимому, это связано с тем, что исходная частота пожаров отражает пожарный режим за довольно длительный период, и на ранних его этапах пожары имели большее распространение, чем в последнее время, когда имеются мощные средства пожаротушения.

При увеличении коэффициента частоты пожаров модель дает закономерный прогноз увеличения в составе растительного покрова начальных и промежуточных стадий восстановительной динамики живого напочвенного покрова (табл. 6.2). При этом уровень разнообразия при коэффициенте частоты пожаров, равном 1, максимален (рис. 6.5). При увеличении коэффициента до 3 и более, индекс Шеннона закономерно снижается как для формаций, так и для типов живого напочвенного покрова (рис. 6.7).

При максимальном коэффициенте, равном 5, следует ожидать почти полное исчезновение в растительном покрове зеленомошников, замещаемых стадией пионерных мхов. Также значительно снижается площадь мелкотравно-кустарничково-зеленомошных лесов и лесов с преобладанием кладины звездчатой (табл. 6.2).

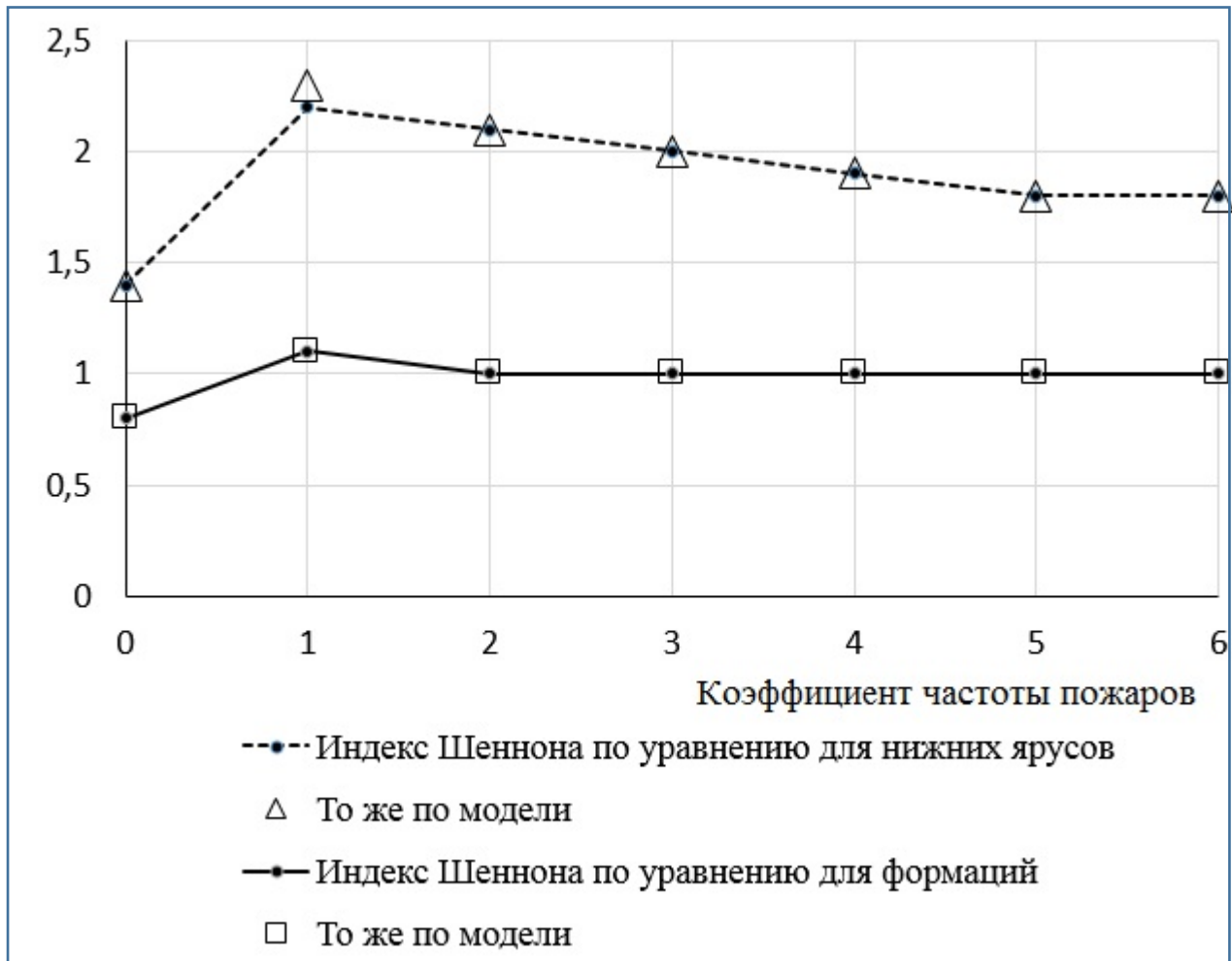


Рис. 6.7. Связь разнообразия (H , бит) растительности северотаёжного ландшафта с частотой пожаров. Коэффициент частоты пожаров равный 0 соответствует полному исключению пожаров, равный 1 – текущей частоте пожаров за последние 100 лет.

Отметим, что болотноотравный и хвощово-вейниковый типы живого напочвенного покрова не изменяют своих площадей при любой частоте пожаров (табл. 6.2), что обусловлено их относительно слабой горимостью и быстрым восстановлением после пожаров.

Таким образом, влияние частоты пожаров на разнообразие как древесного яруса, так и живого напочвенного покрова, нелинейно (рис. 6.7). Оно описывается уравнениями показательного распределения вида:

$$H = 1 - e^{-aK} + bH_{\min}/(K+b),$$

где H – функция Шеннона по модели в битах, H_{\min} – минимальное значение функции Шеннона при полном исключении пожаров, K – коэффициент частоты пожаров, a , b – коэффициенты, определяющие закономерное снижение разнообразия в ходе увеличения частоты пожаров.

Для типов живого напочвенного покрова a и b равны 20 и 7, для формаций 5 и 0.1 соответственно. Соответствие модели и уравнений характеризуется коэффициентами детерминации

0,99 и 1,0. Наибольшее разнообразие следует ожидать при современном режиме действия пирогенного фактора. Наименьшее – при полном исключении пожаров. Значительное увеличение частоты пожаров также приводит к снижению биологического разнообразия живого почвенного покрова. Разнообразие на уровне формаций при увеличении коэффициента частоты пожаров до 2 снижается и далее практически не изменяется (рис. 6.5). Наибольшее разнообразие растительности всех ярусов следует ожидать при современном режиме действия пирогенного фактора. Наименьшее – при полном исключении пожаров. Значительное увеличение частоты пожаров также приводит к снижению биологического разнообразия растительного покрова.

6.1.3. Концепция управления пожарами в северотаежных заповедниках

Отсутствие длительное время пожаров в Скандинавских странах, по мнению некоторых учёных, поставило под угрозу существование сосняков лишайниковых и многих стадий послепожарной динамики. В этой связи в Швеции было предложено осуществлять в заповедниках специальные контролируемые палы (Тишков, 1990). В России были высказаны аналогичные предложения, и нами был специально рассмотрен этот вопрос (Нешатаев, 2002). На основе анализа послепожарной динамики таёжных ландшафтов мы пришли к следующим выводам. Существующий режим лесохозяйственного использования территорий вне заповедников не представляет угрозы для утраты биологического разнообразия, производных лесов, в том числе, подверженных в той или иной степени огневому воздействию. Поэтому основной задачей таёжных заповедников является сохранение именно коренных темнохвойных лесов. Этой задаче, как показали наши исследования, в наибольшей степени соответствует режим полного исключения пожаров в заповедниках. При этом сохранение видов, свойственных начальным стадиям послепожарной динамики, будет обеспечено, во-первых, на окружающих территориях, а, во-вторых, в коренных лесах, где они встречаются на участках, нарушенных ветровалами и на валежнике.

6.1.4. Рекомендации по ведению лесного хозяйства в лесах на сильно дренированных песках

Как показали наши исследования и анализ литературы, на сильно дренированных песках возможно существование как низкопродуктивных сосняков лишайниковых 5–5а классов бонитета в северной тайге и 4–5 классов – в средней и южной, так и зеленомошных сосняков и даже ельников 4 класса бонитета в северной тайге и 2–3 в средней и южнотаёжной подзонах. Такое различие в производительности насаждений может быть объяснено периодическим влиянием пожаров, уничтожающим запасы азота в 1-метровом слое почвы в лишайниковых сосняках, где они составляют 1,5–2,0 т/га против 3–4 т/га в сосняках и ельниках черничных на песках. Сосняки брусничные занимают в этом ряду промежуточное положение, располагая запасом азота в почве в 2,5–3,5 т/га. Отсюда, помимо тривиальной рекомендации по предотвращению пожаров,

следуют другие лесохозяйственные решения, направленные на ускоренное повышение плодородия почв лишайниковых и брусничных сосняков:

- 1) прекратить практику огневой очистки лесосек на песчаных почвах;
- 2) шире использовать сидераты из числа бобовых растений, фиксирующих азот, например, люпин, виды клевера, люцерна;
- 3) создавать смешанные лесные культуры с участием ольхи серой, а в северной тайге – ольховника, улучшающих почву за счет симбиотических азотфиксаторов рода *Rhizobium*, снижающие пожароопасность и дополняющие основную породу сосну;
- 4) вносить на бедных песчаных почвах азотные удобрения под саженцы массово, с применением авиации.

6.2. Закономерности динамики биогеоценозов в процессе возрастных и коротковосстановительных смен после сплошных рубок

6.2.1. Общие закономерности динамики биогеоценозов в процессе возрастных и коротковосстановительных смен после сплошных рубок

Различия в составе естественного возобновления на вырубках обусловлены не только условиями увлажнения и богатства почв, но также технологическими параметрами рубки, составом и возрастом смежных древостоев (наличием обсеменителей), количеством сохранившегося подроста ели предварительного возобновления, гранулометрическим составом почв:

- 1) при сплошных рубках светлохвойных лесов лишайниковых и брусничных циклов возобновляется преимущественно сосна;
- 2) при сплошных рубках темнохвойных лесов широко распространена смена преобладающих древесных пород березой и осинкой.
- 3) сходные типы леса на песках и суглинках достоверно различаются по вероятности возобновления на них сосны (тяготеет к пескам, супесям) и осины (предпочитает суглинки и супеси).

Несмотря на существенные отличия растительности вырубок в разных условиях местопроизрастания, они имеют следующие общие особенности:

В первые 1–2 года сохраняется структура живого напочвенного покрова, свойственная лесному сообществу, но наиболее теневыносливые лесные растения испытывают стресс и частично снижают свое покрытие, часто наблюдается уменьшение покрытия видов за счет их механического повреждения в процессе рубки и трелевки леса;

На 2–3-й годы начинается разрастание светолюбивых, вегетативно подвижных видов (пушица, осоки, брусника, толокнянка, костяника, вейники и др.) или видов, обладающих высокой семенной продуктивностью (иван-чай, вейники, луговик и др.). Многие из них характерны для вырубок и молодняков разных типов ЛРУ (рис. 6.8), что приводит к конвергенции раститель-

ных сообществ, возникающих на месте лесов различных исходных типов. В этот же период возможно появление сорных видов, не свойственных лесным ненарушенным фитоценозам. Их представленность на вырубках тем выше, чем выше общая синантропизация флоры, скоррелированная со степенью урбанизации и сельскохозяйственного и дорожного освоения ландшафта.

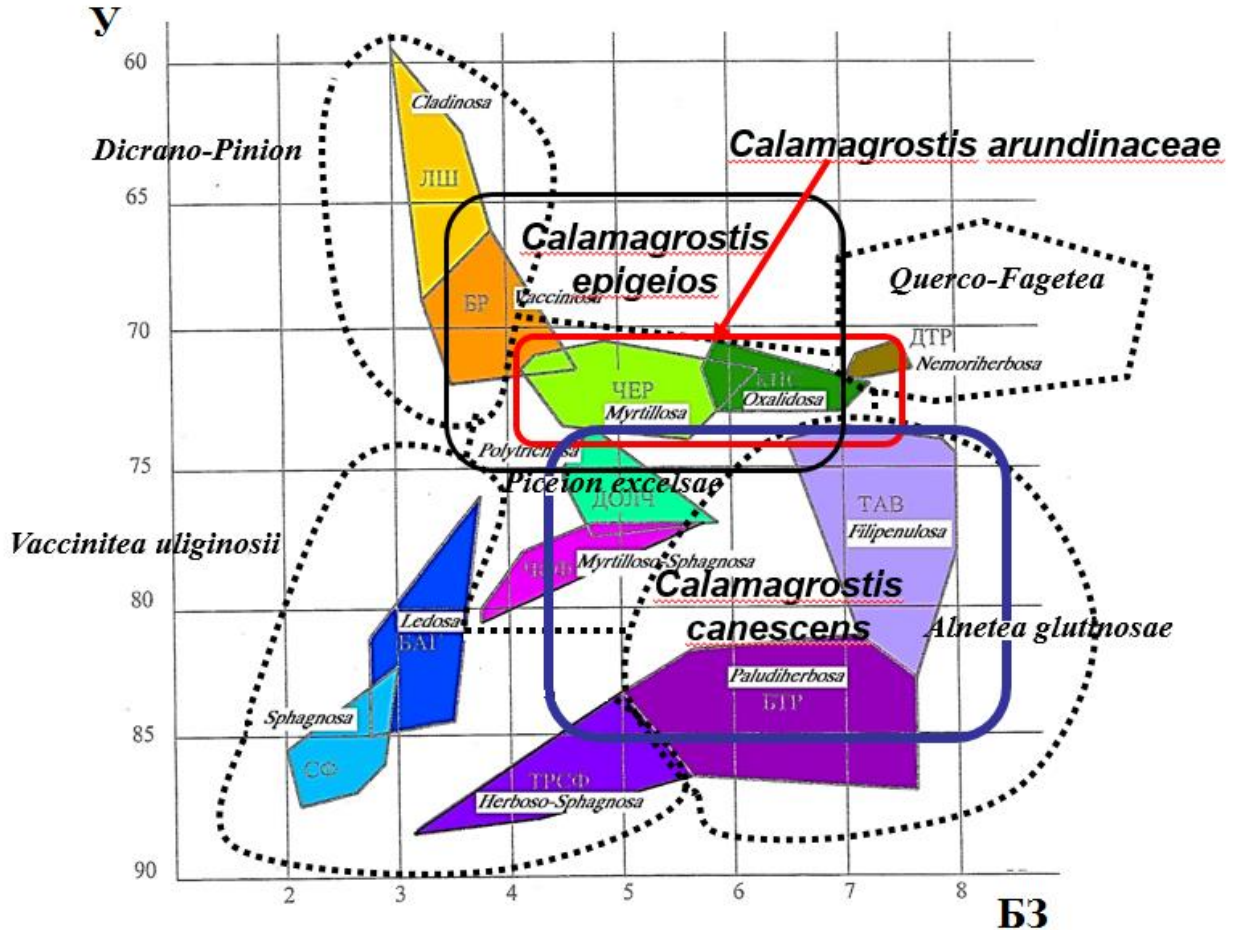


Рис. 6.8. Экологические амплитуды вейниковых вырубок и молодняков в осях увлажнения (У) и богатства (БЗ) почвы, определённые по шкалам Л. Г. Раменского и др. (1956), многоугольниками показаны экологические амплитуды серий и групп серий типов леса по В.Н.Федорчуку и др. (2005), пунктирными линиями показаны границы синтаксонов эколого-флористической классификации.

В этот же период в моховом покрове начинается интенсивное разрастание светолюбивых видов мхов; в условиях пониженного дренажа наблюдается также обычно временное увеличение проективного покрытия сфагнов.

На богатых и средних по богатству местообитаниях увеличение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса приводит к уменьшению покрытия мохового яруса. В случае хорошего возобновления ели или сохранения во время рубки её предварительного возобновления возможно уменьшение покрытия и мохового, и травяно-кустарничкового ярусов.

По мере смыкания полога возобновившихся древесных растений и увеличения его высоты и сомкнутости, происходит вытеснение светлюбивых и влаголюбивых видов живого напочвенного покрова и увеличение роли типичных лесных видов. В темнохвойных молодняках 1а–3 классов бонитета минимальное проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса наблюдается в возрасте 30–40 лет, характеризующемся максимальной полнотой и охвоенностью древостоя, после чего наблюдается постепенное увеличение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса до значений, характерных для коренного леса. Это может приводить к элиминации видов крупнотравья, свойственных коренным лесам, и временной конвергенции растительных сообществ на местообитаниях с различной степенью дренажа (кисличных и таволгово-кисличных ельников, пихтарников). В сосновых и лиственных молодняках без подроста ели разной продуктивности, а также в темнохвойных молодняках IV–Va классов бонитета уменьшение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса имеет обычно постепенный характер.

Наибольшие значения функции Шеннона для травяно-кустарничкового яруса наблюдаются во всех сукцессионных рядах в первые 3–6 лет, а для мохово-лишайникового яруса – на стадии коренного сообщества. Разнообразие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов возрастает пропорционально увеличению их проективного покрытия и количеству видов, достигая своего максимума на 4–8-й год после рубки, а затем постепенно снижается, приближаясь к разнообразию на контрольных пробных площадях.

В ходе сукцессии количество видов, встречающихся в сообществах, обычно увеличивается на начальных стадиях восстановления леса, за счет внедрения пионерных видов растений, достигая своего максимума обычно через 3–6 лет после рубки, затем оно снижается до уровня ненарушенных сообществ через 20–30 лет после рубки. В большинстве случаев роль пионерных видов в структуре сообщества невелика.

Наибольшие изменения видового состава и состава доминантов живого напочвенного покрова после рубок наблюдаются в средних условиях увлажнения и богатства почв (черничная группа циклов).

Дольше всего (в течение 20–50 лет) сохраняются такие отличия от контрольных биогеоценозов, как увеличение общего числа видов растений, преобладание мелколиственных или сосны в составе древостоя, преобладание видов травяно-кустарничкового яруса, не свойственных ненарушенным лесам (там, где наблюдается смена доминантов).

Несмотря на изменение флористического состава сообществ вырубок и молодняков, участие индикаторных видов тех циклов типов леса, к которым отнесены исходные леса, остается относительно постоянным. Это дает основание считать, что биогеоценозы, возникающие в ходе восстановительных сукцессий, могут быть охарактеризованы общими флористическими при-

знаками. Устойчивость основного ядра индикаторных видов, оценок по экологическим шкалам и данные о характере изменения показателей почв позволяют считать, что воздействие, оказываемое на исходные биогеоценозы рубкой древостоя, не привели к необратимым изменениям экотопа.

Наиболее существенные подзональные различия в характере смен после сплошных рубок на сходных экотопах характерны для условий нормального дренажа и среднего богатства почв.

На дренированных почвах после рубки значительно уменьшается мощность лесной подстилки за счет ее ускоренного разложения, и отчасти – за счет механического повреждения и уплотнения. Ее восстановление до исходного состояния в условиях южной тайги занимает 20–50 лет.

При смене ели лиственными породами после рубки имеются отдельные факты существенного увеличения мощности гумусосодержащих горизонтов почвы в первые 5–15 лет после начала восстановления древостоя после рубки, однако степень такого изменения невелика.

Наиболее стабильные показатели возрастных и коротко-восстановительных смен после сплошных рубок тесно связаны с уровнем потенциального плодородия лесных почв: ступени увлажнения и активного богатства почвы по экологическим шкалам, набор групп индикаторных видов растений и большинство признаков почвы.

Наиболее существенные изменения почв происходят чаще всего через 3–6 лет после рубки, а затем значения многих показателей начинают приближаться к тем, которые были до рубки древостоя.

Несмотря на изменение флористического состава сообществ вырубок и молодняков, участие индикаторных видов тех серий типов леса, к которым отнесены исходные леса, остается относительно постоянным. Это дает основание считать, что биогеоценозы, возникающие в ходе восстановительных сукцессий, могут быть охарактеризованы общими флористическими признаками. Устойчивость основного ядра индикаторных видов, оценок по экологическим шкалам и материалы о характере изменения показателей почв позволяют считать, что воздействие, оказываемое на исходные биогеоценозы, рубкой древостоя, не привели к необратимым изменениям экотопа.

Сравнительный анализ роли растений, по-разному приспособленных к образованию микоризы, в ходе восстановительных смен после рубок сосняков брусничных на песках и ельников черничных на суглинках и двучленных наносах позволил вскрыть важную закономерность, которая ранее не была явно сформулирована: последовательная смена видов древесных растений в ходе восстановительной автогенной сукцессии таежных экосистем происходит в направлении увеличения тесноты связи с эктомикоризными грибами (Весёлкин, Нешатаев, 2014).

6.2.2. Динамический статус главнейших видов

Данные о приуроченности главнейших видов растений к тем или иным этапам восстановительной динамики еловых и сосновых лесов опубликованы нами совместно с соавторами (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005). Постоянство наиболее обычных видов растений нижних ярусов в лесах последовательных стадий восстановления после рубок проанализировано по данным 113 типологических описаний еловых, мелколиственных, елово-мелколиственных лесов, а также 84 описаний сосновых лесов на дренированных землях. Они представлены описаниями смежных участков лесов разного возраста и состава. Описания выполнены преимущественно на территории Ленинградской области; 41 участок еловых и мелколиственных лесов описан в Новгородской области на Тихвинской гряде. Данные о динамическом статусе основных видов были подтверждены результатами исследований на 18 постоянных пробных площадях в течение 18 лет (Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

К видам еловых лесов, которые уменьшают свое присутствие (постоянство) на вырубках и в мелколиственных лесах, относятся такие травы, как ортилия однобокая (*Orthilia secunda*), гудайера (*Goodyera repens*), ожика волосистая (*Luzula pilosa*), плаун (*Lycopodium annotinum*), скерда (*Crepis paludosa*), марьянник лесной (*Melampyrum sylvaticum*), линнея (*Linnaea borealis*), буковник (*Phegopteris connectilis*) и такие лесные мхи как *Plagiochila asplenoides*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*. При этом наиболее существенное уменьшение проективного покрытия отмечено у обычных лесных мхов (плеуроция, видов дикрана, хилокомия, сфагна Гиргензона и др.), а также у некоторых лесных трав и кустарничков (гудайеры, ортилии, майника, черники). Те из упомянутых видов, которые встречаются в сосновых лесах на песчаных и супесчаных почвах (в основном это мхи), примерно также реагируют на изменение состава и возраста древостоя: их постоянство в молодняках существенно уменьшается. Исключение составляют плеуроций и ожика волосистая.

Среди видов растений, постоянство которых существенно больше в молодняках, общими для всех лесов на дренированных землях являются следующие виды: иван-чай (*Chamerion angustifolium*), земляника (*Fragaria vesca*), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*). В лиственных лесах черничного, кисличного дубравнотравного циклов на суглинках увеличивается также постоянство бодяка разнолистного (*Cirsium heterophyllum*), щучки (*Deschampsia cespitosa*), дудника (*Angelica sylvestris*), герани лесной (*Geranium sylvaticum*) и др., а в молодых сосняках на песчаных почвах – и других видов с "пионерными" свойствами (*Hieracium pilosella*). В мелколиственных лесах существенно увеличивается проективное покрытие таких видов, как иван-чай, бодяк разнолистный, дудник лесной, земляника обыкновенная, сныть, вейник лесной, костяника, золотарник (см. табл. 6.3).

Виды растений, различающиеся по характеру изменения постоянства и проективного покрытия в процессе возрастных и восстановительных смен биогеоценозов (по материалам совместной многолетней работы, по: Федорчук и др., 2005)

Группы видов по характеру изменения показателей в молодняках, по сравнению с более высоковозрастными лесами	Виды растений по группам экотопов	
	в еловых и смешанных лесах на суглинках и двучленных наносах	в сосновых лесах на песчаных и супесчаных почвах
1. Виды, уменьшающие постоянство и проективное покрытие	<i>Orthilia secunda, Lycopodium annotinum, Goodyera repens, Pleurozium schreberi, Rhytidadelphus triquetrus, Hylocomium splendens, Plagiochila asplenoides</i>	<i>Orthilia secunda, Hylocomium splendens, Dicranum sp. sp.</i>
2. Виды, уменьшающие проективное покрытие без существенного изменения постоянства	<i>Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Gymnocarpium dryopteris, Dicranum sp. sp., Rhodobryum roseum</i>	<i>Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea, Melampyrum pratense, Pleurozium schreberi</i>
3. Виды, увеличивающие проективное покрытие без существенного изменения постоянства	<i>Calamagrostis arundinacea, Milium effusum, Rubus saxatilis, Solidago virgaurea, Aegopodium podagraria</i>	<i>Calluna vulgaris, Festuca ovina, Calamagrostis arundinacea, Avenella flexuosa, Luzula pilosa, Solidago virgaurea</i>
4. Виды, увеличивающие постоянство и проективное покрытие	<i>Chamerion angustifolium, Cirsium heterophyllum, Angelica sylvestris, Fragaria vesca</i>	<i>Chamerion angustifolium, Hieracium pilosella, Calamagrostis epigeios, Veronica officinalis, Fragaria vesca, Cladina sp. sp., Cladonia sp. sp., Polytrichum sp. sp.</i>

6.2.3. Особенности возрастных и коротко-восстановительных смен после сплошных рубок на нормально дренированных местообитаниях с различным гранулометрическим составом

Наибольшее распространение в средней и южнотаёжной подзонах европейской тайги среди лесов, относящихся к черничному циклу на песках и супесях, имеют сосняки, а среди черничного цикла на суглинках и двучленных наносах – ельники. Первые после рубки при наличии семенников сосны или близких к вырубке стен соснового леса возобновляются сосной, на вторых обычно возобновляются мелколиственные породы, осина и берёза.

Состав древостоев, формирующихся за 20–30 лет в черничной группе серий типов леса на разных по гранулометрическому составу породах, представлен в таблице 6.4 по материалам постоянных ПП, на которых до 1992 г. учёты проводили совместно с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой, а после 1992 г. – самостоятельно или с участием А.А.Добровольского. Ди-

намика видов и ярусов живого напочвенного покрова представлена на рисунках 6.9, 6.10 по данным ПП.

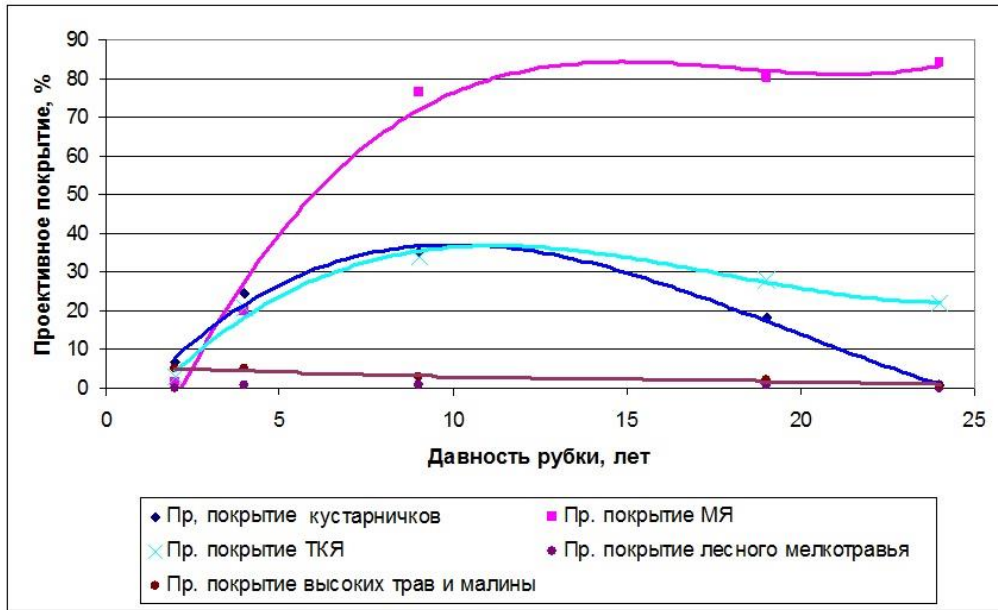


Рис. 6.9. Изменение проективного покрытия нижних ярусов и их основных доминантов в ходе восстановительных смен после рубки сосняка черничного на нормально дренированных песках

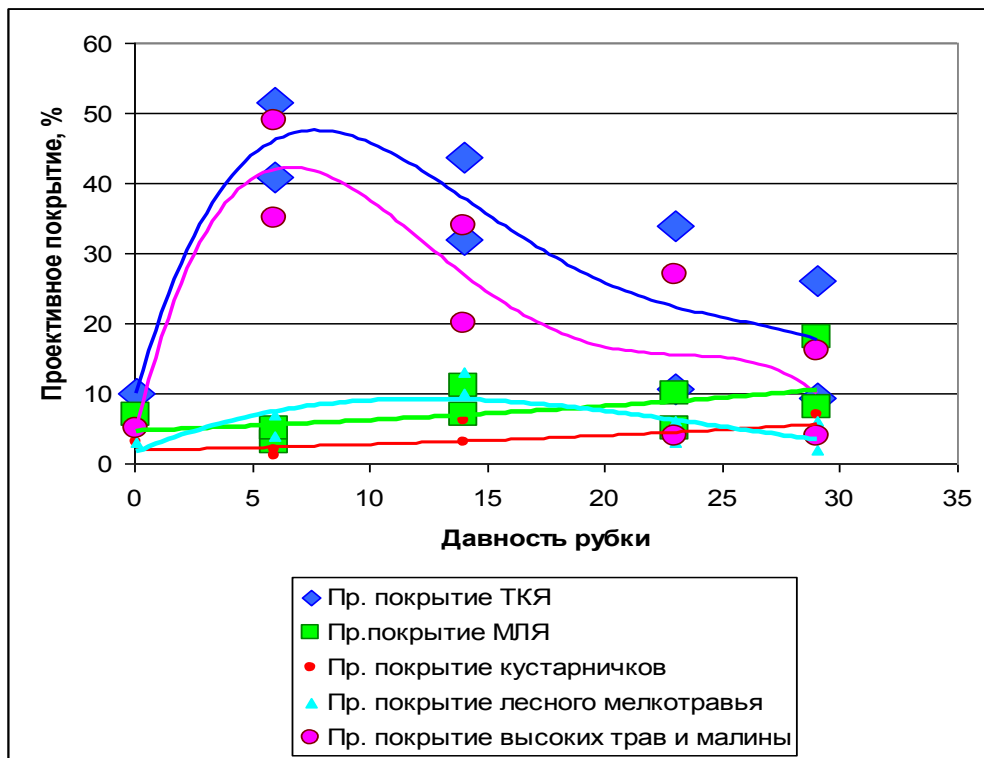


Рис. 6.10. Изменение проективного покрытия нижних ярусов и их основных доминантов в ходе восстановительных смен после рубки ельника черничного на нормально дренированных песках

Сравнение таксационных показателей насаждений, возникших на месте вырубки лесов черничной группы серий типов леса на суглинках и двучленных наносах (ЧЕРГ) и песках (ЧЕРП)

№ ПП	Серия типов леса	Состав	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Относительная полнота	Запас, м ³ /га
745	ЧЕРГ	6Ос4Б1Е	29	14	13	0,9	172
747	ЧЕРГ	5Ос4Б1Е	29	15	15	0,9	176
811	ЧЕРГ	8Б2Ос	27	13	14	0,6	82
Л/К*	ЧЕРГ	10Е	30	12,4	14,7	1,6	263
859	ЧЕРП	10С+Б	29	14	16	0,8	134
858	ЧЕРП	10С+Б	22	7	14	0,7	73

Примечание ЧЕРГ – черничники на суглинках и двучленных наносах, ЧЕРП – на песках и супесях, Л/К – лесные культуры, заложенные И. А. Марковой (2012) в том же выделе, что и ПП 811.

На вырубках средне- и южнотаежных ельников и соняков черничных на дренированных песках (рис. 6.8) разрастаются луговик (*Avenella flexuosa*), брусника и вереск (*Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*). Они сохраняются в качестве доминантов первые 15–20 лет в сосновых молодняках. При этом довольно быстро восстанавливается моховой покров, который уже к 20 годам после рубки достигает проективного покрытия 60–70 %. На вырубках ельников черничных на суглинках и двучленных наносах (рис. 6.9) разрастаются малина и вейник тростниковидный (*Rubus idaeus*, *Calamagrostis arundinacea*), препятствующие последующему возобновлению сосны и ели и восстановлению мохового покрова.

После рубки в первые 5 лет снижаются концентрация и запас азота в почве, в результате ускорения разложения органических остатков и выноса подвижного азота со стоком. Наименьшая влагоёмкость песчаных и супесчаных почв ниже, чем суглинистых, поэтому сток и вынос элементов минерального питания в черничной серии на песках выше, чем в черничной серии на суглинках и двучленных наносах. Кроме того, суглинки действуют как молекулярные сита, препятствуя выносу крупных органических молекул за пределы корнеобитаемого слоя (Пономарёва, 1964).

Полученные на постоянных ПП результаты подтверждаются материалами лесоустройства, свидетельствующими о более успешном возобновлении не только сосны, но и ели в условиях черничной серии типов леса на песках, супесях и о преобладании ели в составе молодняков в условиях черничной серии на суглинках мелколиственных пород. Так, в нашей совместной работе (Федорчук и др., 2005) приведена доля молодняков с 8–10 единицами хвойных пород для черничной группы серий типов леса по материалам лесоустройства лесов Ленинградской обла-

сти 1980–1983 г., когда в ходе таксации лесов различали черничники на песках, супесях и суглинках, двучленных наносах. Для черничной на песках, супесях серии типов леса эта доля составляла 22,3 %, в том числе 16,0 % приходилось на сосняки, 6,3% на ельники, а для черничной серии на суглинках и двучленных наносах – всего 9,2%, в том числе сосняков 7,0 %, ельников 2,2 %.

Таким образом, возможные наиболее вероятные сценарии формирования и развития насаждений после сплошных рубок лесов черничной группы, не обеспеченных предварительным возобновлением, следующие (Нешатаев, 2012):

- на суглинках и двучленных наносах ель сменяется березой и осиной, для выращивания хвойных насаждений требуется создание лесных культур (Маркова, 2012);
- на песках и супесях хорошо возобновляется сосна, целесообразно проведение мер содействия естественному возобновлению и посев сосны, при отсутствии стен соснового леса или семенников.

Выделение в пределах черничной группы типов леса, серий различных по гранулометрическому составу, целесообразно, т.к. различна их динамика после рубок, обуславливающая целесообразность применения к ним различных лесохозяйственных мероприятий в одинаковых экономических условиях. Местообитания серий типов леса черничной на песках и супесях и черничной на суглинках и двучленных наносах биологически равноценны временно, лишь на стадии коренного типа леса, представленного двумя конвергирующими типами леса: *Piceetum myrtillosum* и *Piceetum psammophytoso-myrtillosum*.

Кроме того, следует иметь в виду, что на песках и супесях возможна пирогенная деградация ельников в сосняки лишайниковые при высокой интенсивности и частоты пожаров, о чём сказано в главе 3 и разделе 6.1.

Сходный характер смен наблюдается после рубки коренных ельников кисличных на суглинках: здесь также на вырубках, в молодняках и средневозрастных березняках доминирует вейник, также выражен минимум проективного покрытия в 30–40 лет в ельниках (Федорчук и др., 2005). Различия заключаются в более высоких темпах выноса азота на песках и, как следствие, в более высокой продуктивности древостоев и доминировании таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium* и др.) на стадиях сукцессии, близких к коренному типу. В ходе восстановительной смены после рубок коренных южнотаежных ельников кисличных, как на песках, так и на суглинках, изменения запасов азота незначительны и не выходят за границы исходного типа лесорастительных условий.

6.3. Закономерности динамики растительности под влиянием гидролесомелиорации

6.3.1. Общие закономерности динамики биогеоценозов после осушения земель

Экосистемные последствия осушения земель (гидролесомелиорации) не ограничиваются одним лишь изменением водно-воздушного режима почв (Пьявченко, Сабо, 1962; Вомперский и др., 1968; Бабилов, 2004). Известно, что осушение приводит к изменению состава, численности и активности почвенной биоты (бактерий, грибов, беспозвоночных), играющей, в основном, роль деструкторов органического вещества. Благодаря этому увеличивается скорость разложения органического вещества торфа и возрастает количество доступных для высших растений элементов минерального питания. Разложение торфа и отвод воды приводят к уплотнению и усадке торфяной залежи, увеличению объемной массы торфа, изменению его порозности, влажности, водопроницаемости и других водно-физических свойств. Показано, что в результате осушения происходят значительные изменения органического вещества торфа (Чертов, 1981). Серьезным изменениям подвергается и тепловой режим на осушенных местообитаниях.

Изменения увлажнения и трофности являются основными причинами смен растительных сообществ на местообитаниях, подвергшихся осушению. На начальных стадиях сукцессий осушения ведущую роль играет экзогенный фактор – изменение увлажнения местообитаний. В дальнейшем в осушенном биогеоценозе возрастает значение обратных связей эндогенного характера (Lõhmus, 1981). Улучшение водно-воздушного режима почвы и увеличение трофности местообитания приводит к облесению безлесных болот, увеличению прироста ранее существовавшего древостоя. Последнее приводит к существенным изменениям светового режима под пологом леса, оказывает влияние на дальнейшее понижение уровня грунтовых вод за счет повышения доли осадков, задерживаемых кронами, и возрастания эвапотранспирации. Увеличение прироста фитомассы сопровождается также увеличением опада с содержащимися в нем азотом и зольными элементами, что повышает плодородие почвы.

6.3.2. Особенности лесов на осушенных почвах

Леса на осушенных торфах характеризуются существенными экологическими, лесоводственными и технологическими особенностями. Поэтому в настоящее время признается практическая целесообразность выделения особых типов леса на осушенных торфах. Такие типы выделены в Ленинградской области, Республике Беларусь, прибалтийских странах, Финляндии и некоторых других регионах (Буш, Аболинь, 1968; Буш, 1970; Каразия, Капустинская, 1977; Lõhmus, 1981; Хейкурайнен, 1983; Федорчук, Бурневский, 1986; Нешатаев, Федорчук, 1989; Красильников, Нешатаев, 1999; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005).

Ниже приведены признаки осушения, позволяющие распознавать леса на осушенных почвах, опубликованные нами совместно с соавторами (Федорчук и др., 2005).

1. Наличие действующих каналов осушительной сети на площади таксационного выдела или на территории соседних выделов, а также на прилегающих нелесных землях на расстоянии не более 300 м (в зависимости от глубины каналов, фильтрационной способности почвы и грунта, положения в рельефе).

2. Наличие двух периодов роста у деревьев, произраставших на участке до осушения (медленного – до осушения и более быстрого – после осушения). Значительное увеличение прироста деревьев по высоте и диаметру через 1–3 года после ввода в строй осушительной сети, за исключением старых и угнетенных деревьев. Отсутствие увеличения прироста на участках, где имеются каналы, свидетельствует о том, что они не обеспечивают должного снижения уровня грунтовых вод.

3. Низкий класс бонитета, определяемый по обычным таблицам, при преобладании в живом напочвенном покрове зеленых мхов, черники или кислицы (в этом случае древостой в момент осушения имел высокий возраст).

4. Выраженный нанорельеф, частичное обнажение корней, приподнятость корневой шейки стволов по отношению к поверхности почвы, саблеобразное искривление стволов, образующееся в результате уменьшения мощности торфа, вследствие его разложения и неравномерной усадки после осушения.

5. Сочетание в живом напочвенном покрове видов различной экологии, например, болотных кустарничков и кислицы, малины и вахты, тростника, осок и кислицы.

6. Высокое проективное покрытие зеленых мхов, кислицы при наличии торфа мощностью более 10 см.

7. Формирование лесной подстилки на поверхности торфяной залежи и (или) появление в верхней части торфяной залежи слоев с более высокой степенью разложения, чем в нижележащем торфе, и имеющих вследствие этого более темную окраску.

Леса, представляющие результат достаточно длительного (более 40 лет) и эффективного осушения, можно считать *"осушенными"*. В них живой напочвенный покров, а иногда и другие компоненты биогеоценоза, достигают относительно устойчивого состояния. Такие леса характеризуют заключительные этапы динамики при осушении (Хейкурайнен, 1983). Растительность нижних ярусов в них сходна с растительностью некоторых суходольных лесов на минеральных почвах. Отличие типов осушенных лесов от сходных по производительности древостоя и напочвенному покрову типов на минеральных почвах связано, главным образом, с наличием слоя торфа. Эта особенность обуславливает, например, оригинальный характер восстановительной динамики осушенных лесов после сплошных рубок и пожаров (Kollist, 1957; Нешатаев, 1986а; Нешатаев, Федорчук, 1989, Федорчук и др., 2005).

Особенности экологических режимов в лесах на осушенных торфах обуславливают специфический ход роста древостоев и их реакцию на разногодичные изменения климатических факторов (Рубцов, Книзе, 1981). В осушенных лесах отмечены также особенности флористического состава и структуры растительности, отличающие их от лесов на суходолах (Федорчук и др., 1981а; 2005). В них часто наряду с видами-доминантами, свойственными лесам на нормально дренированных местообитаниях могут встречаться экологические реликты, свидетельствующие о растительности участка до осушения. Такие сочетания, как пятно сфагна Магелланского с этиализованными побегами клюквы среди чернично-зеленомошных и кисличных группировок, или стебли хвоща топяного, выходящего из синузии кислицы – весьма обычные явления в лесах на осушенных торфяниках.

Последствия пожаров на осушенных торфах кардинально отличаются от пожаров в лесах на минеральных почвах, близких по составу к их аналогам на интенсивно осушенных торфах, сопровождаясь возвратом биогеоценоза к ранним стадиям заболачивания, отличающимся повышенным богатством торфа зольными элементами, сильным обводнением участка после выгорания верхнего осушенного торфяного горизонта.

Приведена характеристика основных типов леса осушенных лесов на торфяных почвах (исходная мощность торфа 30 см и более). Леса на длительно осушаемых минеральных полугидроморфных почвах менее специфичны, чем леса на торфяных почвах. Поэтому они классифицируются как "осушаемые" (мелиорируемые) леса или для них используется типология неосушенных лесов (Федорчук и др., 2005).

6.3.3. Динамический статус видов растений при осушении лесных земель

Ниже приведены данные, характеризующие динамический статус видов растений при осушении лесных земель, опубликованные ранее в соавторстве с В. Н. Федорчуком и М. Л. Кузнецовой (Федорчук и др., 2005). В таблице 6.4 на основании данных 273 ПП приведены сведения об изменении проективного покрытия и постоянства видов растений на начальных и заключительных стадиях постмелиоративных сукцессий. В этой же таблице приведены данные о том, как меняются эти показатели видов на вырубках и в березовых молодняках (возраст березы до 10 лет) на месте лесов заключительных стадий постмелиоративной сукцессии; такие данные получены по результатам наблюдений на постоянных пробных площадях. В таблицу включены виды, значения средних показателей которых в начальной и конечной стадии достоверно отличались от нуля хотя бы в одном из сукцессионных рядов (применялся критерий Стьюдента при доверительном уровне вероятности 0,9). При сравнении среднего проективного покрытия и постоянства на исходных и конечных стадиях постмелиоративных сукцессий использованы данные для неосушенных лесов, 10 описаний сосново-кустарничково-сфагнового болота (БВ), 10 описаний сосново-березового травяно-сфагнового болота (БП), выполненных в Ленин-

градской обл., а также данные для лесов на осушенных торфах. При анализе изменений, происходящих после сплошных рубок лесов на интенсивно осушенных торфяных почвах, в большинстве случаев проводили сравнение данных, полученных на постоянных пробных площадях (за 10 лет наблюдений) и смежной контрольной пробной площади. При отсутствии какого-то вида растения на контрольной или экспериментальной пробной площади проводили сравнение показателей вида на экспериментальной пробной площади, со средними показателями, характерными для соответствующего типа леса Ленинградской области и Южной Карелии.

На основании сравнения средних показателей разных стадий динамики выделены следующие динамические категории видов:

- 1) Исчезают из состава сообществ;
- 2) Уменьшают постоянство и проективное покрытие (экологические реликты);
- 3) Уменьшают проективное покрытие без существенного изменения постоянства;
- 4) Уменьшают постоянство без существенного изменения проективного покрытия;
- 5) Не изменяют проективное покрытие и постоянство;
- 6) Увеличивают постоянство без изменения проективного покрытия;
- 7) Увеличивают проективное покрытие без изменения постоянства;
- 8) Увеличивают постоянство и проективное покрытие;
- 9) Появляются в составе сообществ (инициальные виды)

Характер изменения показателей встречаемости и проективного покрытия видов после осушения тесно связан с трофностью местообитаний (табл. 6.4). Общими закономерностями изменения показателей видов являются:

- увеличение показателей видов-мезофитов и видов, требовательных к условиям почвенного богатства;
- снижение показателей видов-гигрофитов и светолюбивых видов (обусловлено увеличением сомкнутости древостоя, сменой сосны и лиственных пород елью).

К видам, сохраняющим или увеличивающим показатели встречаемости и проективного покрытия при осушении большей части типов лесов и болот относятся следующие (табл. 6.5): *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Trientalis europaea*, *Rubus idaeus*, *Lycopodium annotinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Deschampsia cespitosa*, *Solidago virgaurea*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Atrichum undulatum*, виды родов *Dicranum* и *Brachythecium* s. l. Черника и брусника, отнесенные к этой группе, уменьшают показатели в рядах, ведущих к формированию ельников кисличных торфяных осушенных (КИСТО), а черника также уменьшает проективное покрытие при формировании сосняков чернично-брусничных (ЧБТО) на месте сосняков багульниковых. Это можно объяснить ухудшением светового режима под пологом

леса, по мере увеличения доли ели в составе формирующихся после осушения древостоев в сукцессионных рядах сосняк багульниковый → сосняк чернично-брусничный (ЧБТО); сосняк травяно-сфагновый (ТРСФ) → ельник кисличный торфяной осушенный (КИСТО), а также повышением сомкнутости древостоев. Снижение покрытия черники и брусники мы объясняем также конкуренцией со стороны трав и, особенно, папоротников в кисличной торфяной осушенной серии типов леса.

К видам, сохраняющим или увеличивающим показатели встречаемости и проективного покрытия при осушении лесов и болот олиготрофных и крайне олиготрофных условий, отнесены *Betula pubescens*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Polytrichum strictum* (табл. 6.4). На более богатых местообитаниях эти виды либо отсутствуют, либо снижают свои показатели.

К видам, сохраняющим или увеличивающим показатели в диапазоне от олиготрофных до мезотрофных условий, отсутствующим или снижающим показатели в евтрофных условиях, относятся *Avenella flexuosa*, *Carex cinerea*, *Moehringia trinervia*, *Stellaria graminea*, *Melampyrum pratense* (табл. 6.4). В отличие от остальных видов этой группы, *Melampyrum pratense* уменьшает свои показатели в ряду ТРСФ → КИСТО (мезотрофный ряд).

В диапазоне от олиго-мезотрофных до евтрофных условий увеличиваются показатели *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Luzula pilosa*, а в мезотрофных и евтрофных условиях – *Pyrola rotundifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Paris quadrifolia*, *Milium effusum*, *Fragaria vesca*, *Circaea alpina*, *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*, *Atrichum undulatum*, *Plagiochila major*, мхи сем. *Mniaceae* (табл. 6.5).

В евтрофных условиях достоверно увеличиваются показатели *Rubus saxatilis*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*, *Convallaria majalis*, *Angelica sylvestris*, *Galium odoratum*, *Aegopodium podagraria*, *Coronaria flos-cuculi*, *Equisetum palustre*, *Carex vaginata* (табл. 6.5).

Отсутствуют или редко встречаются в лесах болотно-травяной серии типов леса (БТР) и весьма обычны в таволжной серии (ТАВ) *Viola epipsila*, *Cirsium oleraceum*, *Galium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Roegneria canina*, *Geum rivale*. По сравнению с заключительной стадией постмелиоративной сукцессии (ельник разнотравно-кисличный торфяной осушенный - РКТО), их показатели возрастают в ряду БТР → РКТО и уменьшаются (или не изменяются) в ряду ТАВ → РКТО (табл. 6.5).

Из видов, преимущественно сокращающих при осушении постоянство и покрытие (табл. 6.5), отдельные могут увеличивать эти показатели в некоторых рядах или на начальных этапах динамики. Так, багульник (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*) увеличивают встречаемость в крайне олиготрофных условиях. Хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) появляется после осушения травяно-сфагновых болот, сосняков и березняков травяно-сфагновых.

Тростник (*Phragmites australis*), осока пушицеплодная (*Carex lasiocarpa*) появляются или разрастаются на ранних этапах осушения сосняков багульниковых, пушицево-сфагновых, а молиния (*Molinia caerulea*) – также и после осушения сосняков чернично-сфагновых.

Анализ данных (табл. 6.5) позволил выявить виды растений, различающиеся по характеру изменения постоянства и проективного покрытия в процессе восстановительных смен после сплошных рубок лесов на осушенных торфах, в зависимости от серии типов леса.

Увеличивают показатели на вырубках и в молодняках

Во всех типах лесорастительных условий: *Salix caprea*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*.

Чернично-брусничный торфяной осушенный: *Salix myrtilloides*, *Milium effusum*, *Convallaria majalis*, *Alopecurus geniculatus*, *Rumex acetosella*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Brachythecium salebrosum*, *Cladonia borealis*, *Ceratodon purpureus*.

Чернично-брусничный торфяной осушенный и кисличный торфяной осушенный: *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Epilobium palustre*, *Marschandia polymorpha*.

Чернично-брусничный торфяной осушенный и разнотравно-кисличный торфяной осушенный: *Salix phylicifolia*, *Solidago virgaurea*, *Deschampsia cespitosa*.

Кисличный торфяной осушенный: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Rubus saxatilis*, *Carex vaginata*, *C. nigra*, *Chamaedaphne calyculata*, *Taraxacum officinale*, *Sphagnum magellanicum*, *Sphagnum* sp. sp.

Кисличный торфяной осушенный и разнотравно-кисличный торфяной осушенный: *Fragula alnus*, *Salix cinerea*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*, *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis*, *Carex lasiocarpa*, *C. cespitosa*, *Tussilago farfara*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium palustre*, *Agrostis stolonifera*, *Sphagnum angustifolium*, *Aulacomnium palustre*.

Разнотравно-кисличный торфяной осушенный: *Juniperus communis*, *Dryopteris carthusiana*, *Fragaria vesca*, *Urtica dioica*, *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Ranunculus repens*, *Carex disperma*, *C. leporina*, *Potentilla erecta*, *Juncus effusus*, *Scirpus sylvaticus*, *Typha latifolia*, *Calamagrostis epegeios*, *Chamomilla recutita*, *Erigeron canadensis*, *Galium boreale*, *Hypericum perforatum*, *Atrichum undulatum*.

Не изменяют показателей на вырубках и в молодняках:

Чернично-брусничный торфяной осушенный: *Salix cinerea*, *Dryopteris carthusiana*, *Carex lasiocarpa*, *Dicranum coll.*, *Sphagnum angustifolium*, *Aulacomnium palustre*.

Чернично-брусничный торфяной осушенный и кисличный торфяной осушенный: *Juniperus communis*, *Dactylorhiza maculata*.

Изменение постоянства и проективного покрытия видов в ходе смен на осушенных торфяных почвах

Показатели	Тип смен								
	Постмелиоративные						После сплошных рубок		
Трофность местообитаний	КО	О	ОМ	М	М	Е	О	М	Е
Исходная серия типов леса, тип болота	СФ, БВ	БАГ	ЧСФ, ПСФ	МСФ	ТРСФ, БП	БТР, ТАВ	ЧБТО	КИСТО	РКТО
Исходная преобладающая порода	С	С	Е, С	Е, Б	С, Б	С, Е, Б, Ол. ч	С	Е, С	Е
Количество ПП исходных БГЦ (для вырубок – лет наблюдений)	54	23	53	30	7	30	12(10)	42(10)	10(10)
Серия типов леса анализируемой стадии динамики	КУСТО	ЧБТО	ЧЕРТО	КИСТО	КИСТО	РКТО	ЧБТО	КИСТО	РКТО
Преобладающая порода	С	С	Е	Е	Е	Е	Б	Б	Б
Возраст древостоя, лет	100–200						0–10		
Количество ПП анализируемой стадии динамики	8	35	11	12		10	(10)	(10)	(10)
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
Древесный ярус, подрост подлесок									
<i>Alnus glutinosa</i> a, b			(–)	(–)	1	(+)			1
c			(–)	(–)		7		9	(+)
<i>Alnus incana</i> a, b			(–)	(–)		1			
<i>Betula pubescens</i> a, b	6	7	3	3	3	5	1	1	1
c		7	8	3	3	4	7	8	8
<i>Picea abies</i> a, b	(+)	5	8	3	7	7	1	1	1
c		5	7	7	7	3	3	3	7
<i>Pinus sylvestris</i> a, b	7	5	7	7	2	7	1	1	1
c	(–)	7	1		1	(–)	3	9	9
<i>Populus tremula</i> a, b			(–)	3	5	1		1	
c		(–)	(–)	5	(+)	(–)	9	(+)	
Подлесок									
<i>Sorbus aucuparia</i>		8	7	7	9	8	2	3	2
<i>Frangula alnus</i>		7	6	7	7	7		8	7
<i>Juniperus communis</i>		(–)	(–)	(–)	(+)	1	(–)	(+)	9
<i>Salix aurita</i>	9	(–)	(–)	(–)	1	1			
<i>Salix caprea</i>			(–)	(–)		(–)	9	9	8
<i>Salix cinerea</i>		8	3	(–)	(–)	(–)	(+)	8	8
<i>Salix myrtilloides</i>		(+)	1		1		8		
<i>Salix phylicifolia</i>							9	(+)	8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Травяно-кустарничковый ярус									
Виды, сохраняющие или увеличивающие показатели при осушении									
<i>Calluna vulgaris</i>	8	8	(-)						
<i>Empetrum nigrum</i>	5	5	(-)						
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	7	7	7	3	3	7	3	7	3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	8	3	7	3	(+)	7	3	7	3
<i>Chamerion angustifolium</i>		9	5	(+)	9	5	8	8	8
<i>Dryopteris carthusiana</i>		8	8	7	7	7	5	3	7
<i>Trientalis europaea</i>		9	8	5	5	7		3	3
<i>Rubus idaeus</i>		9	9	8	9	7	8	7	7
<i>Lycopodium annotinum</i>		(+)	(+)	8	9	8		2	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>		(+)	(-)	6	9	3		8	8
<i>Deschampsia cespitosa</i>		(+)	5	8	9	6	6	3	7
<i>Dryopteris expansa</i>		(+)	7	8	9	7		3	2
<i>Solidago virgaurea</i>		(+)	5	7	9	5	6	(+)	8
<i>Melampyrum pratense</i>	(-)	7	7	5	2	(-)	3	(+)	(-)
<i>Avenella flexuosa</i>		7	6	6	9	(-)		(+)	(-)
<i>Carex cinerea</i>		(+)	5	8	9	(-)		5	(+)
<i>Moehringia trinervia</i>		(+)	9	9	9				
<i>Stellaria graminea</i>		(+)		7	9				
<i>Maianthemum bifolium</i>			8	5	9	7		3	3
<i>Oxalis acetosella</i>			8	7	9	7		3	3
<i>Luzula pilosa</i>		(-)	8	8	9	8		7	7
<i>Pyrola rotundifolia</i>			(-)	9	9	8		(+)	5
<i>Phegopteris connectilis</i>				8	9	8			
<i>Paris quadrifolia</i>				9	9	8		3	2
<i>Milium effusum</i>		(+)		9	9	(+)	8		
<i>Fragaria vesca</i>				9	9	6		(+)	7
<i>Circaea alpina</i>		(+)		7	9	8			
<i>Athyrium filix-femina</i>		(+)		8	7	3		3	2
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>				8	9	3			
<i>Stellaria nemorum</i>				9	9	3			
<i>Urtica dioica</i>				9	9	3		5	6
<i>Rubus saxatilis</i>			(+)	3	(+)	7		8	5
<i>Orthilia secunda</i>		(+)	3	(-)	(+)	7			
<i>Linnaea borealis</i>		(-)	(-)	(-)	(+)	8		8	7
<i>Convallaria majalis</i>				(-)	(+)	8	9	(-)	
<i>Angelica sylvestris</i>				(-)	(+)	8		5	5

Продолжение таблицы 6.5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Galium odoratum</i>				(+)	(+)	9			
<i>Aegopodium podagraria</i>						8			
<i>Coronaria flos-cuculi</i>						9			
<i>Carex vaginata</i>		(+)		(-)		8		9	5
<i>Equisetum palustre</i>				(+)	4	8		(+)	5
<i>Viola epipsila</i>				(-)		8*			5
<i>Cirsium oleraceum</i>						8*		5	5
<i>Galium palustre</i>				(+)	(+)	7*		5	
<i>Filipendula ulmaria</i>						6*			5
<i>Roegneria canina</i>						6*			5
<i>Geum rivale</i>						(+)			7
Виды, преимущественно уменьшающие показатели при осушении									
<i>Betula nana</i>	(-)	(-)							
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	(-)						(+)	
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	1	(-)							
<i>Ledum palustre</i>	7	5	2			(-)	5		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	7	5	2	(+)	4		3	(+)	
<i>Andromeda polifolia</i>	5	5	1		1		3		
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	5	5	2		1		3	8	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Equisetum sylvaticum</i>		(+)	3	4	9	2			
<i>Carex globularis</i>		5	3	2	3	1	3		
<i>Carex lasiocarpa</i>		(+)	1		1		5	8	9
<i>Calamagrostis canescens</i>		(-)	3	5	3	5		8	7
<i>Dactylorhiza maculata</i>		(+)	4		1	(+)	(-)	(+)	
<i>Phragmites australis</i>		8	2	(-)	1	(+)		5	5
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>			5		1	5			
<i>Lysimachia vulgaris</i>			(-)	(-)	2	(+)		(+)	
<i>Comarum palustre</i>			1	(-)	1	2		5	
<i>Equisetum fluviatile</i>			1		1	2		5	(+)
<i>Menyanthes trifoliata</i>			(-)		1	1			
<i>Listera cordata</i>			1	(-)					
<i>Eriophorum polystachyon</i>		(+)	1		1				
<i>Calla palustris</i>			1		1	(-)			
<i>Juncus filiformis</i>			1			(-)			
<i>Viola palustris</i>			1	(-)		(-)			
<i>Carex echinata</i>		(+)	1			1			
<i>Carex vesicaria</i>			1			(-)			
<i>Caltha palustris</i>			1			(+)			
<i>Carex chordorriza</i>					1				
<i>Dryopteris cristata</i>					1	(-)			
<i>Thelypteris palustris</i>					1				
<i>Platanthera chlorantha</i>					1				
<i>Peucedanum palustre</i>					1	(-)			
<i>Equisetum pratense</i>				(-)		5			
<i>Carex cespitosa</i>						(-)		8	8
<i>Crepis paludosa</i>				(-)		2		5	8
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>						1		(+)	
<i>Ranunculus repens</i>						2			6
<i>Carex disperma</i>			(-)	(-)		1			9
<i>Cirsium heterophyllum</i>				(-)		1			
<i>Cardamine amara</i>						1			
<i>Trollius europaeus</i>						1			

Продолжение таблицы 6.5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Виды, встречающиеся преимущественно на вырубках и в молодняках									
<i>Epilobium palustre</i>						(+)	9	8	5
<i>Alopecurus genuiflexa</i>							9		
<i>Rumex acetosella</i>							9		
<i>Taraxacum officinale</i>			(+)			1		9	
<i>Carex nigra</i>		(+)						9	
<i>Tussilago farfara</i>			(-)			(-)		9	9
<i>Artemisia vulgaris</i>								9	9
<i>Cirsium palustre</i>						(-)		9	9
<i>Agrostis stolonifera</i>								9	8
<i>Potentilla erecta</i>			1		1	(-)			9
<i>Carex leporina</i>									9
<i>Juncus effusus</i>		(-)						(+)	9
<i>Scirpus sylvaticus</i>			(-)			(-)			9
<i>Typha latifolia</i>									9
<i>Calamagrostis epegeios</i>		(+)				(+)			8
<i>Chamomilla recutita</i>									9
<i>Erigeron canadensis</i>									9
<i>Galium boreale</i>						(-)			9
<i>Hypericum perforatum</i>									9
Моховой и лишайнико- вый ярус									
Виды, преимущественно сохраняющие или увеличивающие показатели при осуше- нии									
<i>Pleurozium schreberi</i>	7	7	7	7	7	7	3	3	3
<i>Dicranum polysetum</i>	8	8	8	8	7	8	5	3	3
<i>Dicranum scoparium</i> + <i>D. majus</i>	7	8	7	5	8	7	5	2	2
<i>Hylocomium splendens</i>	7	5	3	5	8	7		3	2
<i>Atrichum undulatum</i>			9	8	9	(-)		2	6
<i>Brachythecium s.l. coll.</i>		(+)	5	8	(-)	5	8	3	3
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>		(+)	9	8	9	8	8	(-)	(-)
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>				9	9	3		(-)	(-)
<i>Brachythecium salebrosum</i>			1	(+)	(+)	8	8	(-)	(-)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Mniaceae</i> coll.		(-)	(-)	7	9	7		2	3
<i>Plagiochila major</i>				7	9	8		(+)	5
Виды, преимущественно уменьшающие показатели при осушении									
<i>Cladina arbuscula</i>	6	4	1	(-)					
<i>Cladina rangiferina</i>	5	3	1		1		5		
<i>Polytrichum strictum</i>	5	3	1	(+)	2	(-)			
<i>Sphagnum rubellum</i>	5	(-)							
<i>Sphagnum fuscum</i>	1	(-)	(-)						
<i>Sphagnum balticum</i>	1								
<i>Sphagnum angustifolium</i>	3	3	2	5	2	3	(+)	8	8
<i>Sphagnum magellanicum</i>	3	3	3	2	2	1	3	8	
<i>Sphagnum capillifolium</i>	(-)	3	(-)	(-)		(-)	5	5	
<i>Sphagnum wulfianum</i>		(-)	1	2	(+)	(-)			
<i>Sphagnum riparium</i>			1		1	(-)			
<i>Sphagnum warnstorffii</i>		(-)				(+)			
<i>Sphagnum squarrosum</i>			1	1	1	(-)			
<i>Sphagnum girgensohnii</i>		(-)	3	3		2			
<i>Sphagnum coll.</i>	3	3	3	3	3	3	3	7	5
<i>Aulacomnium palustre</i>	3	5	7	1	1	1	5	9	9
<i>Climacium dendroides</i>			1			2			
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>		(-)	1	1	1	(+)		5	
<i>Polytrichum commune</i>	(-)	(-)	3	2	3	1	7	8	9
<i>Ptilidium ciliare</i>		(-)	1	1	1	(-)			
<i>Ptilium crista-castrensis</i>		(-)	1	(-)		5			(-)
Виды, встречающиеся преимущественно на вырубках и в молодняках									
<i>Polytrichum juniperinum</i>			9	(-)			9	9	9
<i>Marschantia polymorpha</i>							9	9	
<i>Cladonia borealis</i>							9	(+)	
<i>Ceratodon purpureus</i>	(-)						9		

Примечание. Трофность местообитаний – КО – крайне олиготрофные, О – олиготрофные, ОМ – олиготрофно-мезотрофные и мезотрофно-олиготрофные, М – мезотрофные, Е – евтрофные; 1–9 – динамические категории видов (см. в тексте); (+) – статистически недостоверное увеличение постоянства и/или проективного покрытия, (-) – статистически недостоверное уменьшение показателей; * – увеличение показателей только после осушения БТР; БВ – болото верховое, БП – болото переходное.

6.3.4. Эффективность лесосушения

Материалы этого раздела опубликованы в совместной работе соавторами (Федорчук и др., 2005). Раздел выполнен мною с использованием данных, полученных совместно с В. Н. Федорчуком.

Различают лесоводственный, хозяйственный и экономический эффект гидролесомелиорации (Красильников и др., 1992). Лесоводственный эффект отражает улучшение роста существующих древостоев и изменение естественного возобновления леса на открытых болотах. Традиционно считается, что главным его показателем является дополнительный (получаемый в результате осушения) прирост древесины. Под хозяйственным эффектом понимают улучшение условий ведения хозяйства в лесу, эстетических и санитарно-гигиенических свойств местности, обогащение флоры и фауны на объектах осушения и окружающей территории. Экономический эффект выражается в денежной оценке не только дополнительного прироста, но и влияния гидролесомелиорации на природный комплекс, условия работы в лесу, повышение защищённости леса от пожаров. В настоящей работе мы рассмотрим только лесоводственный эффект лесосушения. На основании данных о классах бонитета лесорастительных условий, полученных по методике, изложенной в разделе 2.2., с использованием таблиц хода роста по типам леса и их вариантам рассчитана средняя высота 70-летних древостоев до осушения и средняя высота 70-летних древостоев, в новых условиях местопроизрастания, возникших после осушения (табл. 6.6).

Таблица 6.6

Изменение потенциальной продуктивности древостоев под влиянием осушения

Порода	До осушения				После осушения					Изменения		Количество измерений
	Исходный тип БГЦ	Высота деревьев в 70 лет ± погрешность измерения, м	Бонитет, класс	Запас, куб. м/га	Серия типов леса на осушенных торфах	Вариант серии типов леса	Высота деревьев, выросших после осушения в 70 лет	Бонитет, класс	Запас, куб. м/га	Прироста, куб. м/год*га	Бонитета, класс	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
С	Сосново-кустарничково-сфагновое верховое болото	5,4±0,5	6,2	48	КЧТО	Типичный	9,1 ± 1,2	5,2	92	0,6	1,0	24
С	То же и сосняк сфагновый	6,2±0,6	6,0	58	КЧТО	Типичный	13,4 ± 1,3	4,0	143	1,2	2	21
С	Сосняк сфагновый	8,7±0,9	5,3	87	ЧБТО	На торфах мощностью более 1 м	14,1 ± 1,6	3,8	151	0,9	1,5	21
С	Сосняк багульниковый	10,6±0,8	4,8	110	ЧБТО	Сфагновый	13,6 ± 1,4	4,0	145	0,5	0,8	30
С	То же	13,5±1,5	4,0	144	ЧБТО	Типичный	15,5 ± 1,6	3,5	168	0,3	0,5	33
Е	То же	5,2±0,5	6,3	58	ЧБТО	Типичный	11,8 ± 1,0	4,5	139	1,2	1,8	15

Таблица 6.6. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Б	То же	8,2±0,8	6,0	70	ЧБТО	Типичный	15,0 ± 1,5	4,1	135	0,9	1,9	15
С	Сосняк чернично-сфагновый	16,4±1,6	3,7	178	ЧЕРТО	Типичный	17,4 ± 1,8	2,9	190	0,2	0,8	33
Е	Ельник чернично-сфагновый	13,4±1,5	4,0	158	ЧЕРТО	Типичный	15,6 ± 1,6	3,4	185	0,4	0,6	75
Б	Березняк чернично-сфагновый	16,0±1,8	3,9	145	ЧЕРТО	Типичный	19,8 ± 2,1	2,8	180	0,5	1,1	15
С	Сосняк травяно-сфагновый	12,2±1,3	4,4	129	КТО	Папоротниково-долгомошный	20,0 ± 2,0	2,2	221	1,3	2,1	30
С	Сосново-травяно-сфагновое переходное болото	5,9±0,6	6,1	54	КТО	Малиновый	21,1 ± 2,1	1,9	234	2,6	4,2	30
Б	То же	8,4±0,9	5,9	72	КТО	Малиновый	21,9 ± 2,4	2,2	201	1,8	3,7	30
С	Сосняк травяно-сфагновый	13,5±1,6	4,0	144	КТО	Типичный	21,5 ± 2,2	1,8	238	1,3	2,2	30
Е	То же	5,9±0,5	6,1	67	КТО	Сосновый	21,3 ± 2,2	1,8	255	2,7	4,3	15
Е	Ельник майниково-сфагновый	17,7±1,9	2,9	211	КТО	Типичный	21,4 ± 2,3	1,8	256	0,6	1,1	21
С	Сосняк болотно-травный	11,2±0,8	4,6	117	РКТО	Сосновый	21,6 ± 2,2	1,8	240	1,8	2,8	30
Е	Ельник таволговый	16,1±1,6	3,3	191	РКТО	Типичный	21,0 ± 2,0	1,9	251	0,9	1,4	21
Б	Березняк таволговый	15,7±1,6	3,4	142	РКТО	Крапивный	21,9 ± 2,2	2,2	200	0,8	1,2	33

Примечание: 6 класс бонитета соответствует Va.

На основе t-критерия Стьюдента установлено, что высота до осушения и высота после осушения достоверно отличаются на уровне значимости, принимающем значения порядка 10^{-3} - 10^{-13} .

Для расчета запасов древесины использованы уравнения связи, полученные для 70-летних насаждений по данным таблицы 6.6:

$$M_e = 12,2 * H_e - 5,6 \quad R = 0,99; \quad (6.1)$$

$$M_c = 11,8 * H_c - 15,4 \quad R = 0,99; \quad (6.2)$$

$$M_b = 9,6 * H_b - 8,4 \quad R = 0,98, \quad (6.3)$$

где M_e , M_c , M_b – запас (куб.м/га), H_e , H_c , H_b – высота (м) для ели, сосны, березы.

Биологический смысл данных уравнений заключается в наличии тесной линейной связи между основными показателями продуктивности насаждения: его высотой в фиксированном

возрасте (а значит, и классом бонитета) и его полнотой. Связь между бонитетом ЛРУ и полнотой насаждений ранее была использована для построения моделей роста осушенных насаждений (Книзе и др., 1981) и оценки эффективности лесосушения (Красильников и др., 1992).

Для оценки изменения текущего годового прироста под влиянием осушения разницу запасов 70-летних осушенных и неосушенных насаждений делили на 70. Следует отметить, что возраст древостоя в момент осушения является одним из важнейших факторов, лимитирующих его рост по высоте после осушения. Чем выше возраст, тем меньше дополнительный прирост по высоте при одинаковых ЛРУ, возникающих после осушения (Книзе и др., 1981). Поэтому полученные нами данные о дополнительном приросте после осушения сопоставимы с результатами моделирования хода роста насаждений, осушенных в I классе возраста. Такие данные для Северо-Западного гидролесомелиоративного района приводят Н. А. Красильников и др. (1992).

В таблице 6.6 приведены данные, позволяющие провести анализ варьирования потенциальной продуктивности древостоев на осушенных торфах. Данные сгруппированы по исходным типам БГЦ, группам эффективности гидролесомелиорации, выделяемым Н. А. Красильниковым и др. (1992). Максимальные и минимальные значения параметров продуктивности определены путем построения доверительных интервалов анализируемых параметров для уровня значимости 0.05. Сопоставление данных с результатами исследований Н. А. Красильникова и др. (1992) показало в целом совпадение классов бонитета для неосушенных и осушенных насаждений. В таблице 6.7 заметны существенные расхождения в оценках дополнительного прироста древесины после осушения для некоторых исходных типов ЛРУ. Они обусловлены расхождениями в оценке продуктивности как лесов на осушенных местообитаниях, так и неосушенных лесов, и болот.

В процессе проведенного исследования установлена тесная связь дополнительного среднегодового (за период 70 лет) прироста древесины сосны, ели и березы для насаждений, возникших одновременно с осушением или после него, с изменением бонитета ЛРУ после осушения. Она выражается следующим уравнением:

$$y = 0,6 x \quad R = 0,96, \quad (6.4)$$

где y – дополнительный прирост древесины после осушения, куб.м/га*год, x – разность классов бонитета неосушенного древостоя и бонитета ЛРУ после осушения. Знание этой зависимости позволяет упростить задачу расчета экономической эффективности осушения.

Варьирование потенциальной продуктивности древостоев после осушения

Порода	По нашим данным						По Н. А. Красильникову и др., 1992					
	До осушения		После осушения		Изменение прироста, куб.м/га*год		До осушения		После осушения		Изменение прироста, куб.м/га*год	
	Тип БГЦ	Средний бонитет, класс	Бонитет, класс		Среднее	Максимальное	Группа эффективности, группа типов леса	Средний бонитет, класс	Бонитет, класс		Рекомендуемой продуктивности	Максимальной продуктивности
			Средний	Максимальной продуктивности					Рекомендуемой продуктивности	Максимальной продуктивности		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
С	Сосново-кустарничково-сфагновое верховое болото и сосняк сфагновый на торфах мощностью более 1 м	5,8	4,3	3,2	0,9	1,9	5 – сфагновые и пушицево-сфагновые на торфах мощностью более 1 м	6,0	5,6	4,5	0,8	1,3
С	Сосняк багульниковый	4,8	4,0	2,9	0,5	1,5	3 – кустарничково-сфагновые на торфах мощностью менее 1 м	4,8	3,8	1,8	1,0	2,1
Е		6,3	4,5	3,9	1,2	1,8		5,0	3,5	2,0	1,0	2,1
Б		6	4,1	3,5	0,9	1,8		н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
С	Сосняк чернично-сфагновый	3,7	2,9	2,3	0,2	1,2	4 – чернично- и долгомошно-сфагновые	3,2	2,5	1,2	0,5	1,4
Б	Березняк чернично-сфагновый	3,9	2,8	2,2	0,5	1,4	То же	3,1	2,6	1,5	0,3	0,9

Таблица 6.7 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
С	Сосняк травяно-сфагновый, сосново-травяно-сфагновое переходное болото	4,7	2,0	0,4	1,6	3,2	2 – осоково- и тростниково-сфагновые	4,4	2,4	1,0	1,6	2,7
Е		6,1	1,8	1,2	2,7	3,3		4,5	2,5	1,2	1,3	2,6
Б		5,9	2,2	1,6	1,8	2,9		4,2	2,6	1,0	0,9	1,6
С	Сосняк болотнотравный	4,6	1,8	0,2	1,8	2,4	1 – травяно-таволговые	3,8	1,5	0,0	1,8	3,4
Е	Ельник таволговый	3,3	1,9	0,3	0,9	1,5		3,3	1,3	0,0	1,5	2,9
Б	Березняк таволговый	3,4	2,2	1,2	0,8	1,4		3,3	1,7	1,0	1,1	0,9

Примечание: 6 класс бонитета соответствует Va, 0 – Ia, н.д. – нет данных.

При оценке лесоводственной эффективности гидролесомелиорации следует исходить из следующего:

1) коренное улучшение ЛРУ в результате создания осушительной сети проявляется неограниченно длительное время (при обеспечении соответствующего ремонта осушительной сети);

2) максимальная степень улучшения ЛРУ под влиянием осушения имеет свой предел для каждого осушаемого БГЦ. Она зависит от его трофности и с течением времени остается постоянной или меняется настолько слабо (без применения удобрений), что ее изменениями можно пренебречь.

Исходя из представлений о непрерывном, рациональном пользовании лесом на отрезках времени, превышающих один период лесовыращивания, оценка лесоводственной эффективности гидролесомелиорации может быть рассчитана как предел, к которому стремится дополнительный прирост древесины за один период лесовыращивания, при стремлении количества периодов лесовыращивания к бесконечности:

(6.5)

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{M_{\Pi} * n - M_{Д}}{n} \right) = \lim_{n \rightarrow \infty} M_{\Pi} - \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{M_{Д}}{n} = M_{\Pi}$$

при $n \rightarrow \infty$,

где: M_{Π} – запас

древесины после осушения, накапливаемый за период лесовыращивания, M_d - запас древесины до осушения, n – количество периодов лесовыращивания.

Таким образом, лесоводственная эффективность лесосушения тем выше, чем выше потенциальная производительность местообитаний, формирующихся после осушения, при условии, что она достоверно выше производительности исходных типов БГЦ (до осушения). Как было показано выше, наиболее просто определяемым интегральным показателем потенциальной продуктивности таких местообитаний является класс бонитета насаждений, возникающих после осушения (класс бонитета ЛРУ). В этой связи дополнительный прирост древесины (получаемый в результате осушения), который традиционно считается главным показателем эффективности осушения, может быть использован лишь для расчета экономической эффективности осушения на небольших отрезках времени, сопоставимых со сроками окупаемости мелиоративных работ (5–20 лет). На основании полученных данных можно объединить типы леса и болот в группы, расположенные в порядке уменьшения лесоводственной эффективности осушения (табл. 6.8).

Таблица 6.8

Группы серий типов леса и типов болот по лесоводственной эффективности осушения

Группа эффективности	Серии типов леса и типы болот до осушения	Серии типов леса после осушения	Классы бонитета ЛРУ после осушения	Особенности естественного возобновления
1	2	3	4	5
1 очень высокой	Низинные травяные и переходные травяно-сфагновые болота, травяно-сфагновая, болотнотравная, тавогловая, майниково-сфагновая серии типов леса	Кисличная торфяная осушенная (КИСТО), разнотравная торфяная осушенная (РКТО)	I–II	На осушенных болотах и вырубках возобновляются преимущественно береза и ольха черная
2 высокой	Чернично-сфагновая серия типов леса	Черничная торфяная осушенная (ЧЕРТО)	II–III	На вырубках возобновляется преимущественно береза, под пологом спелых лесов обычно имеется предварительное возобновление ели
3 средней	Багульниковая, сфагновая серии типов леса, варианты на торфах мощностью менее 1 м	Чернично-брусничная торфяная осушенная (ЧБТО)	III–IV	На вырубках и гарях возобновляются сосна и береза

Таблица 6.8. Окончание

1	2	3	4	5
4 низкой	Верховые кустарничково-пушицево-сфагновые болота, сфагновая серия типов леса на торфах мощностью более 1 м	Кустарничковая торфяная осушенная (КУСТО)	IV–V	На осушенных болотах и вырубках возобновляется сосна, на гарях сосна и берёза

Выделенные нами группы эффективности осушения отличаются от предложенных Н. А. Красильниковым и др. (1992) следующим образом: 1) группы включают не только леса, но и безлесные болота; 2) в первую группу объединены низинные и переходные болота и леса на низинных и богатых переходных торфах, так как на этих местообитаниях, по нашим данным, формируются древостои со сходной производительностью I–II классов бонитета; 3) леса чернично-сфагновой серии типов леса отнесены к группе более высокой эффективности, чем леса сфагновой и багульниковой серий типов леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для территории Европейской России установлены и проанализированы динамические ряды сукцессионных смен таежной растительности, идущих под влиянием основных антропогенных факторов (пожары, сплошные рубки, гидролесомелиорация).

Проанализированы характер и скорость изменения состава, структуры и продуктивности таежных биогеоценозов в сукцессионных рядах, в зависимости от подзоны, типа земель и типа лесорастительных условий. Характер сукцессионных процессов подчинён природной зональности, скорость сукцессий возрастает при движении с севера на юг.

Анализ изменения показателей биотопов в сукцессионных рядах показал, что пожары вызывают существенное обеднение почв органикой и минеральным азотом на сильно дренированных местообитаниях, что при повторяющихся и интенсивных пожарах способствует длительному существованию на таких местообитаниях сосняков лишайниковых. В ходе восстановительной сукцессии после пожаров на сильно дренированных местообитаниях происходит увеличение почвенного богатства и становится теоретически возможной смена лишайников лесными мхами-мезофитами. Таким образом, подтверждается гипотеза А. Я. Гордягина.

Сосняки лишайниковые являются импульсно стабильными экосистемами, поддерживаемыми периодически повторяющимися пожарами. Установлен сеткообразный характер смен, идущих под влиянием пожаров на дренированных песках. Сеткообразный характер сукцессий вызван пирогенной дивергенцией экосистем, обусловленной различной интенсивностью пожаров и последующей сходимостью сукцессионных рядов к климаксовому тёмнохвойному лесу с покровом из мхов-мезофитов. Сукцессия, идущая по направлению к заключительной стадии, часто прерывается очередным пожаром. Это обуславливает редкую встречаемость тёмнохвойных лесов на песчаных почвах.

На первых этапах восстановительной динамики под влиянием рубок увеличивается поступление в почву осадков и вынос азота за пределы корнеобитаемого слоя. Это приводит к большему снижению почвенного богатства после рубок лесов черничного типа на песках, чем на суглинках. По мере смыкания полога молодняка происходит возврат почвенных показателей к характеристикам, близким к таковым исходной экосистемы. Уровень почвенного богатства в березняках и осинниках на месте ельников кисличных и черничных на суглинках выше, чем в исходных еловых лесах. Однако эти различия невелики и не выходят за рамки исходного типа лесорастительных условий. Таким образом, гипотеза А. А. Ниценко («правило сдвига») подтверждается лишь частично.

Под влиянием интенсивного осушения болот и заболоченных лесов происходит выравнивание водного режима осушенных местообитаний и различия биогеоценозов, формирующихся после осушения, обусловлены различиями в трофности экотопов. Осушение сопровождается

включением обратных связей эндогенного характера, приводящих к увеличению почвенного богатства и продуктивности древостоев.

Существенное влияние на характер смен растительности после пожаров и рубок оказывает гранулометрический состав почвообразующих пород, что позволяет говорить о наличии конвергирующих типов леса сходного флористического состава и физиономии на песках (супесях) и на суглинках. Местообитания на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах, традиционно считавшиеся биологически равноценными, при наличии на них сходных по составу, продуктивности и строению растительных сообществ, являются таковыми только на заключительной стадии сукцессии.

Выявленные закономерности характера и скорости сукцессий под влиянием основных антропогенных факторов, наряду со сведениями о составе, продуктивности, почвах лесов и вырубок, положены в основу разработки динамической классификации таежной растительности Европейской России. Динамический подход, в то же время, нацелен на выявление наиболее консервативных признаков местообитания (степени дренажа, гранулометрического состава почвообразующей породы, режима поёмности, характера органических горизонтов почвы) и экологически значимых видов-доминантов и видов-индикаторов условий среды, сохраняющих свое значение в ходе восстановительных и возрастных смен после рубок. Разрабатываемый динамический подход адекватно отражает закономерности количественного состава и продуктивности таежных фитоценозов, их положение в сукцессионных рядах и их возможные изменения под влиянием антропогенных факторов.

Развиваемый нами подход к классификации растительности обладает целым рядом преимуществ по сравнению с эколого-флористическим и эколого-фитоценологическим подходами. Он позволяет разделять конвергирующие биогеоценозы, сходные по флористическому составу и видам-доминантам, но отличающиеся по своим динамическим потенциям, и в должной мере учитывает потенциальный уровень продуктивности биогеоценозов. Установлены динамические границы между конвергирующими типами леса на песках и суглинках, осушенных и неосушенных торфах.

Производные леса и вырубки, возникающие в разных типах лесорастительных условий, могут конвергировать, благодаря одинаковым доминантам живого напочвенного покрова. Но, поскольку установлено, что в ходе восстановительных смен они стремятся к различным типам условно-коренных лесов, их следует относить к разным синтаксонам. Для этого используются виды-индикаторы и почвенные диагностические признаки.

Леса на осушенных торфах, близкие по составу живого напочвенного покрова к своим аналогам на минеральных почвах, существенно отличаются по своим динамическим особенностям и должны рассматриваться как особые типы леса.

Разработанная биогеоценотическая классификация таежной растительности ряда регионов Европейской России может быть положена в основу создания единой национальной динамической лесной типологии, предназначенной для проектирования лесохозяйственных мероприятий, разработки проектов оценки воздействия на окружающую среду, организации мониторинга лесных экосистем и их охраны.

Анализ изменения показателей биологического разнообразия растительных сообществ на лесных землях в ходе восстановительной динамики показал увеличение видовой насыщенности на ранних стадиях сукцессии за счёт внедрения пионерных видов. Второй максимум видовой насыщенности наблюдается на стадии смены производных лиственных лесов темнохвойными лесами.

Под влиянием осушения среднее количество видов растений в биогеоценозе может как увеличиваться, так и уменьшаться. Видовой состав наиболее сильно изменяется при осушении мезотрофных, сильно обводнённых лесных болот. Интенсивное осушение теоретически может приводить к исчезновению из состава биогеоценозов видов, фитоценотический ареал которых связан с заболоченными лесами и болотами, и к снижению флористического разнообразия ландшафта, однако в настоящее время в РФ наблюдается обратный процесс вторичного заболачивания.

Математическая модель динамики разнообразия растительности северотаёжных заповедников под влиянием пожаров показала, что при полном исключении пожаров флористическое и ценоценоценоческое разнообразие снижается. Оно также снижается при значительном увеличении частоты пожаров и максимальным – при современном пожарном режиме, установленном для заповедников.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

Нормативно–правовые документы

Лесной кодекс Российской Федерации (Собрание законодательства Российской Федерации. 2006. № 50. Ст. 5278)

Постановление коллегии Рослесхоза от 31 июля 1998 г. № 6 "Об утверждении Концепции устойчивого управления лесами Российской Федерации". Текст документа с изменениями и дополнениями по состоянию на ноябрь 2007 года: Правовой навигатор. http://www.lawrussia.ru/texts/legal_382/doc382a164x849.htm

О ратификации Конвенции о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 5 июня 1992 г.). http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml

Литература

Абатуров А. В., Рысин Л. П., Савельева Л. И. и др. Из истории лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 22–32.

Абдурахманова З. И., Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю. Лесорастительные условия сосняков Дагестана // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – Вып. 210. – С. 6–24.

Аболинь А. А. Сукцессия растительности на торфяных почвах под влиянием осушения // Торф в лесном хозяйстве. Рига: Зинатне, 1977. С. 27–52.

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. 300–447 с.

Александрова В. Д., Юрковская Т. К. (ред.) Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР // В. Д. Александрова, С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Н. И. Непомилуева, С. А. Овёснов, И. И. Паянская-Гвоздева, Т. К. Юрковская. Л.: Наука, 1989. 64 с.

Алексеев В.А., Марков М.В. Статистические данные о лесном фонде и изменение продуктивности лесов России во второй половине XX века. СПб: Санкт-Петербургский лесной экологический центр, 2003. 272 с.

Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика. Исследование зависимостей / под ред. С.А. Айвазяна. - М.: Финансы и статистика, 1985. 487с.

Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. СПб: БИН РАН, 1995. 186 с.

Бабилов Б.В. Экология сосновых лесов на осушенных болотах СПб: Наука, 2004. 166 с.

Бабилов Б. В., Тимофеев А. И., Шурыгин С. Г. Влияние осушения на радиальный прирост сосновых древостоев // Повышение производительности и эффективности использования

лесов на осушенных землях: материалы международного совещания (Санкт–Петербург– пос. Лисино-Корпус, 26–28 августа 2008 г.). СПб: Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. С. 79–82.

Бажан Н.В., Егоров А.А., Нешатаев В.Ю. Растительные ресурсы Лисинского учебно–опытного лесхоза. // Известия Санкт–Петербургской лесотехнической академии. Вып. 9 (176). СПб: СПбЛТА, 2001. С. 27–31.

Баккал И.Ю. Формирование травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Кольского полуострова // Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб, 1999. 29 с.

Баккал И.Ю., Горшков В.В. Закономерности формирования травяно-кустарничкового яруса в сухих сосновых лесах Кольского полуострова с различной давностью пожара // Докл. Международн. семинара «Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды» Петрозаводск, 12–16 октября 1998 г. Гатчина, 1998. С. 129–132.

Баккал И.Ю., Горшков В.В. Влияние лесных пожаров на восстановление травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 2000. Т. 36. Вып. 2. С. 1–13.

Баккал И.Ю., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Динамика восстановления основных компонентов бореальных сосновых лесов после пожаров // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб: БИН РАН, 2005. С. 273–283.

Балашов Л. С., Андриенко Т. Л., Кузьмичёв В. И., Григора И. М. Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев: Наукова думка, 1982. 292 с.

Бех И. А. Антропогенная трансформация таежных лесов. Новосибирск: Наука, 1992. 199с.

Бибикова Т. В. Классификация осинового леса Северо-Запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48–57.

Благовидов Н.Л., Бурков Г.Л. Методические указания к производству почвенных исследований и характеристике условий местообитания леса. Л., 1959. 30 с.

Бобровский М. В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2010. 359 с.

Бузунова И. О. Березняки Соткинского ландшафта Средней Пинеги. Вестник ЛГУ. 1974. Сер. Биология. № 6. С.

Бузунова И.О. Березовые леса Средней Пинеги // Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1979. 23 с.

Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб: Наука, 2000. 528 с.

Буш К. К. О перспективах изучения осушенных лесов // Гидролесомелиоративные исследования. Рига, 1970. С. 101–116.

- Буш К.К.* Типологический анализ осушенных лесов Латвийской ССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тарту, 1972. 40 с.
- Буш К. К., Аболинъ А.А.* Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения // Вопросы гидролесомелиорации. Рига, 1968. С. 71–126.
- Буш К. К., Залитис П. П.* Леса на торфяных почвах // Торф в лесном хозяйстве. Рига: Зинатне, 1977. С. 5–26.
- Валк У. А.* О некоторых результатах осушения лесов в Эстонской ССР // Гидролесомелиорация и рациональное природопользование. Тез. докл. Всесоюзн. науч.-тех. совещ. Л., 1982. С. 59–60.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983а. 248 с.
- Василевич В.И.* О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. 1983б. Т. 68. №12. С. 1604–1612.
- Василевич В.И.* Классификация сероольшатников Северо-Запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 731–741.
- Василевич В.И.* Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1–15.
- Василевич В.И.* Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1–13.
- Василевич В.И.* Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19–29.
- Василевич В.И.* Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28–42.
- Василевич В.И.* Мелколиственные леса северо-запада Европейской России: циклы растит. ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46–53.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В.* Широколиственные леса северо-запада Европейской России. I. Типы дубовых лесов // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 88–101.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В.* Широколиственные леса северо-запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 49–62.
- Великанов Г.Б.* Леса Ленинградской области // Наука и ведение хозяйства в лесах Ленинградской области: Материалы экскурсии XX Мирового конгресса ИЮФРО–95. СПб: СПб-НИИЛХ, 1995. 128 с.
- Весёлкин Д.В., Нештаев В.Ю.* Изменение обилия древесных растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, в ходе восстановительных сукцессий после рубок в

северо-западных районах России // Известия Санкт–Петербургской Лесотехнической академии. 2014. № 206. С. 15–28.

Вомперский С.Э. Биологические основы эффективности лесосушения. М.: Наука, 1968. 312 с.

Вомперский, С. Э. Гидролесомелиорация в условиях изменения климата и новых требований // Повышение производительности и эффективности использования лесов на осушенных землях: материалы международного совещания (Санкт–Петербург – пос. Лисино–Корпус, 26–28 августа 2008 г.). СПб: Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. С. 136–141.

Вомперский, С. Э., Глухова Т. В., Ковалев А. Г., Смагина М. В. Особенности низовых пожаров в сосняках на осушенных болотах // Эколого-экономические аспекты гидролесомелиорации. Институт леса НАН Беларуси. Гомель, 2003. Вып. 58. С.105–106.

Воробьев Д.В. Типы лесов Европейской части СССР. Изд.-во АН УССР, 1953. 452 с.

Васильев Я.Я., Гаель А.Г. Лесная дача «Сосновка» и добровольно-выборочное хозяйство в ней // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского лесного ин-та / под ред. Л. А. Иванова, Н. П. Кобранова, В. Н. Сукачева. М.: Новая деревня, 1928. С. 2–94.

Выявление и обследование биологически ценных лесов. Т.1. Учебное пособие по применению метода. // Андерссон Л., Алексеева Н.М., Мариев А.Н., Кутепов Д.Ж., Нешатаев В.Ю. / под ред. Л. Андерссона, Н.М. Алексеевой. СПб: СПбГУ, 2007а. 170 с.

Выявление и обследование биологически ценных лесов. Т.2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов // Андерссон Л., Алексеева Н.М., Мариев А.Н., Кутепов Д.Ж., Нешатаев В.Ю. СПб, 2007б. 258 с.

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо–Западе Европейской части России. Учебное пособие. Т.1. Методика выявления и картографирования // Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кольцов Д.Б., Куксина Н.В., Кутепов Д.Ж., Мариев А.Н., Нешатаев В.Ю. / под ред. Л. Андерссона, Н.М. Алексеевой, Е.С. Кузнецовой. СПб, 2009а. 238 с.

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо–Западе Европейской части России. Т.2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. // Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кольцов Д.Б., Куксина Н.В., Кутепов Д.Ж., Мариев А.Н., Нешатаев В.Ю. СПб, 2009б. 258 с.

Геоботаническое районирование СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 152 с.

Гельтман В. С., Ловчий Н. Ф. Изменение типов чёрноольховых лесов в связи с мелиорацией // Антропогенные изменения и охрана растительности болот и прилегающих территорий. Минск: Наука и техника, 1981. С. 95–98.

Гордеева М.М., Игнатова Е.А., Уланова Н.Г. Бриофлора вырубков охранной зоны Центрально-Лесного заповедника // *Новости систематики низших растений*. 1990. Вып. 27. С. 140–144.

Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // *Тр. Общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете*. 1900. Т. 34. Вып. 2. 222 с.

Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // *ДАН России*. 1993. Т. 333. № 6. С. 811–813.

Горшков В.В. Изменение видового разнообразия напочвенных лишайников в процессе послепожарного восстановления незагрязненных сосновых лесов Кольского полуострова // *ДАН России*. 1995. Т. 345. № 1. С. 118–121.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление мохово-лишайникового яруса в сосновых лесах Кольского полуострова // *Экология*. 1995. № 3. С. 179–183.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера // Автореф. дис...докт. биол. наук. СПб, 2001. 35 с.

Горшков В.В. Бореальные лесные сообщества: формирование и восстановление стационарного состояния лесных экосистем после внешних нарушений // Докл. Междунар. семинара «Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды» Петрозаводск, 12–16 октября 1998 г. Гатчина: ПИЯФ РАН, 1998. С. 138–189.

Горшков В. В., Баккал И. Ю. Нижние ярусы хвойных лесов // *Динамика лесных сообществ северо-запада России* / под ред. В.Т. Ярмишко. СПб: Изд-во «ВВМ», 2009. С. 107–227.

Горшков В.В., Баккал И.Ю., Ставрова Н.И. Восстановление нижних ярусов сосновых лесов Кольского полуострова после пожаров // *Бот. журн.* 1995а. Т. 80. № 5. С. 35–46.

Горшков В.В., Баккал И.Ю., Ставрова Н.И. Динамика толщины лесной подстилки в процессе послепожарного восстановления сухих сосновых лесов Кольского полуострова в период от 5 до 210 лет // Тез. докл. Конф. по математич. моделир. лесных пожаров и их последствий. Томск, 1995б. С. 22–24.

Горшков В.В., Баккал И.Ю., Ставрова Н.И. Оценка эффекта возможного глобального потепления климата на восстановление характеристик лесных сообществ Севера // *ДАН России*. 1997. Т. 355. № 3. С. 414–417.

Горшков В.В., Катютин П.Н., Ставрова Н.И. Особенности возрастной структуры популяций *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. на разных стадиях послепожарного восстановления в лесных сообществах Кольского полуострова // *Проблемы экологии растительных сообществ Севера*. СПб: БИН РАН, 2005а. С. 239–255.

Гориков В.В., Катютин П.Н., Ставрова Н.И. Особенности связи радиального прироста с возрастом, высотой и диаметром особей в популяциях *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. в лесных сообществах с разной давностью пожара на территории Кольского полуострова // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб.: БИН РАН, 2005б. С. 256–272.

Гориков В.В., Ставрова Н.И. Влияние лесных пожаров на семенную продуктивность *Pinus sylvestris* L. в сосновых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 1999. Т. 35. № 1. С. 38–46.

Гориков В.В., Ставрова Н.И. Динамика возобновления сосны обыкновенной при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 62–77.

Гориков В.В., Ставрова Н.И. Пожары как фактор нарушения бореальных лесов // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб.: БИН РАН, 2005а. С. 237–238.

Гориков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005б. № 3. С. 37–45.

Гориков В. В., Ставрова Н. И., Баккал И. Ю. Основные этапы восстановительной динамики северотаёжных лесов // Динамика лесных сообществ северо-запада России / под ред. В.Т. Ярмишко. СПб: Изд-во «ВВМ», 2009. С. 228–236.

Грабовик С. И. Изменение растительного покрова олиготрофной сфагновой грядово-мочажинной фации под влиянием осушения // Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР, 1985. С. 48–59.

Громцев А.Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных лесов Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. 159 с.

Громцев А.Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги // Экология. 1993. № 3. С. 22–26.

Громцев А.Н., Кравченко А.В., Курхинен Ю.П., Сазонов С.В. Динамика разнообразия лесных сообществ, флоры и фауны европейской тайги в естественных условиях и после антропогенных воздействий: опыт исследований и обобщения // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биогеография. 2010. Вып. 10. № 1. С. 16–33.

Громцев А.Н., Петров Н.В., Туюнел А.В., Карпин В.А. Структура и динамика коренных и производных лесов центральной части Западно-Карельской возвышенности // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биогеография. 2011. Вып. 12. № 2. С. 119–126.

Гусев, В. Г. Факторы возникновения и развития торфяных пожаров // Повышение производительности и эффективности использования лесов на осушенных землях: материалы

международного совещания (Санкт-Петербург – пос. Лисино-Корпус, 26–28 августа 2008 г.) СПб: Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. С. 116–127.

Давлетишина Г.Т., Уланова Н.Г. Малина обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 89–112.

Давлетишина Г.Т., Уланова Н.Г. Малина обыкновенная // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 48–54.

Давлетишина Г.Т., Уланова Н.Г. Структура популяции малины в лесах Звенигородской биостанции МГУ // Тр. Звенигородской биол. станции. М.: Логос, 2001. Т. 3. С. 129–136.

Дегтярёв А. А., Нешатаев В. Ю. Статистический анализ осушения в сосняках сфагновых // Тр. I Молодёжн. конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. С. 80–103. (Деп. ВИНТИ № 6847–а В86).

Дегтярёв А. А., Нешатаев В. Ю. Оценка точности крупномасштабных геоботанических карт // Крупномасштабное картографирование растительности. Тез. докл. рабочего совещ. Ленинград, 14–15 февраля 1989 г. / Отв. ред. С. С. Холод. Л.: БИН АН СССР, 1989. С. 6–8.

Демидова А.Н., Уланова Н.Г., Борисова О.В. Возрастная структура популяций вейника седеющего (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth) на вырубках Новгородской области // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России. Великий Новгород, 2000а. С. 230–236.

Демидова А.Н., Уланова Н.Г., Борисова О.В. Динамика популяций вейника седеющего *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth при демуляции растительности вырубок // Уч. зап. Академии сельского хоз-ва и природных ресурсов. Великий Новгород, 2000б. Вып. 2. С. 77–83.

Демидова А.Н., Уланова Н.Г. Вейник седеющий // Биологическая флора Московской области. М.: Гриф и К⁰, 2003. Вып. 15. С. 4–30.

Денисенков В. П. Изменение растительности болот Молого-Шекснинской низменности под воздействием хозяйственной деятельности человека // Современные проблемы биогеографии. Л.: изд-во ЛГУ, 1980. С. 69–78.

Дёгтева С.В. Мелколиственные леса среднего течения р. Илыч // Флора и растительность южной части бассейна реки Печора / Тр. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 126. Сыктывкар, 1992. С. 21–33.

Дёгтева С.В. Флористический состав среднетаежных осинников Республики Коми // Научные доклады Коми НЦ УрО РАН. Вып. 404. Сыктывкар, 1998. 28 с.

Дёгтева С.В. Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 37 с.

Дёгтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб: Наука, 2001. 269 с.

Дёгтева С.В., Инатов В.С. Типы сероольшаников Северо-Запада европейской части РСФСР // Вестник Ленингр. ун-та. 1985. № 10. С. 42–50.

Дёгтева С.В., Инатов В.С. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.

Дженнингс С., Нуссбаум Р., Джадд Н., Эванс Т. Леса высокой природоохранной ценности: Практическое руководство. Пер. с англ. М., 2005. 184 с.

Динамика лесных сообществ северо–запада России / под ред. В.Т. Ярмишко. СПб: Изд-во «ВВМ», 2009. 276 с.

Добровольский А.А., Нешатаев В.Ю. Марковская модель динамики прироста и отпада дуба в парке "Ораниенбаум" // Проблемы деградации дубрав и современные системы ведения лесного хозяйства в них. Материалы научно-практич. Семинара. Воронеж, 28–30 марта 2007 г., Воронеж: ВГЛТА, 2007а, с. 86–90.

Добровольский А.А., Нешатаев В.Ю. Учет естественного отпада древесных пород в парке ГМЗ "Ораниенбаум" // Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка. Материалы Международн. научно-практич. конф. молодых ученых. Санкт-Петербург, 15–16 ноября 2006 г. СПб: Изд-во Политехнического ун-та, 2007б, с. 21–24.

Добровольский А.А., Нешатаев В.Ю. Динамика насаждений широколиственных пород в условиях Северо-Запада и ее математическое моделирование // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа–конференция (Петрозаводск, 24–27 сентября 2007). Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007в. Т. 2. С. 326–330.

Добровольский А.А., Нешатаев В.Ю. Влияние полноты древостоя на отпад деревьев в фитоценозах широколиственной группы формаций на северной границе их ареала // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы XII Делегатского съезда Русского ботанического общества. Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г. Ч. 5. Геоботаника. Петрозаводск, 2008. С. 83–85.

Дыренков С.А. Необходимость охраны девственных лесов европейского Севера // Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука, 1971. С. 212–214.

Дыренков С.А. Выделение заповедных участков с коренной растительностью на европейском Севере // Эталонные участки тайги. Иркутск, 1973. С. 64–67.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.

Дыренков С.А. Структура и динамика древостоев еловых лесов Европейского Севера // Тр. ЛенНИИЛХ. Л., 1971. Вып. 13. С. 106–120.

Дыренков С.А., Федорчук В.Н., Чертов О.Г. Некоторые актуальные вопросы методики лесотипологических исследований // Второе Всесоюзное совещание по лесной типологии: Тез. докл. Красноярск, 1973. С. 150–153.

Дыренков С.А., Чертов О.Г. Типы леса, типы лесных массивов и лесорастительные районы как ступени географической классификации лесных экосистем // Второе Всесоюзн. совещ. по лесной типологии: Тез. докл. Красноярск, 1973. С. 107–109.

Дыренков С. А., Чертов О. Г. Лесная типология в СССР и за рубежом // Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство / М.: ВИНТИ, 1975. Т. 1. С. 190–256.

Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 238 с.

Забелкин Н.А., Уланова Н.Г. Иван-чай // Биологическая флора Московской области. Изд-во МГУ – Аргус, 1995. Вып. 11. С. 166–191.

Зайдельман Ф.Р. Эколого-мелиоративное почвоведение гумидных ландшафтов. М.: Агропромиздат, 1991. 320 с.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3–26.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. *Sphagnaceae – Hedwigiaceae*. Arctoa, 2003. Т. 11. Приложение 1. С. 1–608. Т.2. *Fontinalaceae – Amblystegiaceae*, Arctoa, 2004. т. 11, Приложение 2. С. 609–944.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818–830.

Ипатов В. С. Типы осинового леса Северо-Запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960а. Вып. 1. № 3. С. 23–40.

Ипатов В. С. Березняки восточных районов Ленинградской области // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1960б. Вып. 48. № 290. С. 156–170.

Ипатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380–1388.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. №4. С. 3–9.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И., Трофимец В.И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. 1. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61–75.

Ипатов В.С., Дёгтева С.В. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. 250 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1984. № 3. С.26–32.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в сосняках зеленомошно-лишайниковых // *Экология*. 1983. № 1. С. 20–26.

Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 320 с.

Исаченко А. Г. Экологическая география Северо-Запада России. СПб: НИИ географии СПбГУ, 1995. Ч. 1. 208 с.; Ч. 2. 97 с.

Исаченко Г. А. «Окно в Европу»: История и ландшафты. СПб: СПбГУ, 1998. 476 с.

Использование лесохозяйственной классификации болот при проектно-исследовательских работах: Методические рекомендации. Л., 1975. 38 с.

Какс А. Р. Болота окрестностей озера Дулова // *Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ.* 1914. Т.3. С. 1–76.

Капустинская Г. К. Изменение болотных лесов под влиянием осушения // *Лесоведение*. 1977. № 4. С. 18–28.

Капустинская Г. К. Изменение типов леса под влиянием осушения // *Осушение лесных земель. Тез. докл. Советско-финск. симпоз.* Л., 1978. С. 81–83.

Каразия С. П. Типологическая классификация лесов южной Прибалтики, принцип и метод ее построения // *Вопросы лесной типологии и биогеоценологии в Южной Прибалтике.* Каунас, 1977. С. 21–105.

Каразия С. П., Капустинская Г. К. Типологическая характеристика осушенных лесов // *Вопросы лесной типологии и биогеоценологии в Южной Прибалтике.* Каунас, 1977. С. 107–120.

Каразия С. П. Влияние сплошных рубок на водно-физические свойства почв в различных лесорастительных условиях // *Экологические предпосылки и последствия лесохозяйственной деятельности.* СПб: ЛенНИИЛХ, 1992. С. 50–56.

Карпухин Н. С., Кораблев А. П., Нешатаев В. Ю. Мониторинг почв и растительности при строительстве горно-обогатительного предприятия на месторождении «Аметистовое» в Пенжинском районе Корякского округа // *Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка. Материалы Международн. науч.-технич. конф. молодых учёных и специалистов.* Санкт-Петербург, 10–11 ноября 2011 г. СПб: СПбГЛТУ, 2011. С. 68–71.

Карпухин Н. С., Нешатаев В. Ю., Нешатаев М. В., Штак К. Д. Роль видов семейства *Salicaceae* в рекультивации нарушенных земель Камчатки // *Дендрология в начале XXI века: материалы Международн. научн. чтений памяти Э. Л. Вольфа,* СПб, 6–7 октября 2010 г. СПб: Изд-во Политехнич. ун-та, 2010. С. 89–91.

Книзе А. А., Рубцов В. Г. Новая шкала для бонитирования осушенных насаждений // *Лесное хозяйство*. 1974. № 6. С. 47–49.

Ковязин В.Ф. Влияние несплошных механизированных рубок в лесопарках на древо-стой и почву // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2008. Вып. 185. С. 28–38.

Ковязин В.Ф., Смирнов А.П. и др. Влияние механизированных рубок ухода на состояние почвы // Лесоведение. Наука. 1992. №1. С. 31–38.

Ковязин В.Ф., Усков И.Б., Державин Л.М. Парковые экосистемы Санкт-Петербурга различной степени урбанизации и агрохимические свойства их почв // Агрехимия. 2010. № 3. С. 58–66.

Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье – голоцене // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 47 с.

Коллист П. И. Влияние осушения глубоких переходных болот на условия естественного возобновления леса. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1953. 22 с.

Коновалова И. В., Нештаев В. Ю. Сукцессия в сосняках травяно-сфагновых под влиянием гидроресомелиорации // Тез. докл. конф. молодых учёных. Уфа, 1983. С. 97.

Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1–2). С. 86–127.

Кораблев А.П., Кузьмина Е.Ю., Нештаев В.Ю. Растительность проектируемого заказника "Утхолк" (Камчатка) // Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка. Сб. материалов Международной научно-практической конференции молодых ученых. СПб, 15–16 ноября 2006 г. СПб: СПбГЛТА, 2007. С. 1–5.

Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере. // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. Вып. 9. Изд-во АН СССР, 1954. С. 75–149.

Корчагин А.А. Еловые леса Западного Приитиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы, их строение и возобновление // Уч. зап. Ленинградского гос. ун-та. 1956. Сер. Географ. наук. Вып. 11. № 213. С. 111–239.

Кощев А. Л. Заболачивание вырубков и меры борьбы с ним. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 167 с.

Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.

Красильников Н.А. Биологические особенности мелиорированных земель. Минск, 1998. 215 с.

Красильников Н.А., Книзе А.А., Сабо Е.Д. Определение эффективности осушения в лесах европейской части РСФСР. СПб: ЛенНИИЛХ, 1992. 63 с.

Красильников Н.А., Нешатаев В.Ю. Типы леса на осушенных торфяных почвах северной Беларуси // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М.: Изд-во ГЕОС, 1999. С. 266–268.

Красильников Н.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Естественное возобновление древесных пород и динамика живого напочвенного покрова на вырубках осушенных лесов // Гидролесомелиорация: наука – производству / Тр. СПбНИИЛХ. СПб, 1996. С. 17–19.

Красильников Н. А., Нешатаев В.Ю., Шишов В.В. Математическая модель динамики растительности осушенного сосняка болотно-травяного // Гидролесомелиорация: задачи и координация исследований. Информационные материалы к координационному научно-производств. совещ. пос. Сиверский Ленинградск. обл., 21–23 сентября 1994 г. СПб: СПбНИИЛХ, 1994. С. 96–99.

Крышень А.М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки Ч.1. Видовой состав // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 4. С. 48–62.

Крышень А.М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки. Ч.2. Взаимоотношения доминантов // Бот. журн. 2003 Т. 88. № 12. 2003б. С. 73–83.

Крышень А.М. Пространственная и временная дифференциация растительных сообществ вырубок Южной Карелии // Труды КарНЦ РАН. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003в. С. 81–87.

Крышень А.М. Структура растительного сообщества вейниковой вырубки. 3. Закономерности формирования // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 194–207.

Крышень А.М. Классификация растительных сообществ вырубок Карелии // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Сер. "Биология". Вып. 7. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005а. С. 113–132.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок: структура, динамика и классификация (на примере Карелии). Автореф. дисс...докт. биол. наук. Петрозаводск, 2005б. 42 с.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 259 с.

Крышень А.М. Динамическая типология как основа для планомерной лесохозяйственной деятельности // Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления. Материалы Всеросс. науч. конф. с международн. участием (Петрозаводск 30 сентября – 3 октября 2009 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 36–38.

Крышень А.М., Гнатюк Е.П. Начальные стадии формирования растительных сообществ на вырубках // Природные комплексы Вепсской волости: особенности, современное состояние, охрана и использование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005а. С. 66–70.

Крышень А.М., Гнатюк Е.П. Ценофлора вырубок Карелии // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Сер. "Биология". Вып. 7. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005б. С. 133–146.

Крышень А.М., Громцев А.Н., Титов А.Ф., Вдовицын В.Т., Курхинен Ю.П. О перспективе формирования единой сети особо охраняемых природных территорий на Северо-Западе Российской Федерации // Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала: Матер. науч.-практич. конф. Сыктывкар, 2010. С. 42–44.

Крюденер А. А. Основы классификаций типов насаждений и их народнохозяйственное значение в обиходе страны / Лесной журнал. 1916. Вып. 2. Приложение 3–4. Петроград: Тип. Главного управления уделов, 1916. 190 с.

Кузьмина Е.О., Нешатаев В.Ю., Коваленко Б.Б. Заказник «Болото Озерное» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области / Тр. Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. 1992. Вып. 5. С. 53–57.

Кукуричкин Г.М., Нешатаев В.Ю. Очерк водораздельных лесов природного парка «Сибирские Увалы» // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сборник научных трудов природного парка «Сибирские Увалы» / Отв. ред. Е.С. Овечкина. Нижневартовск: Изд-во «Приобье», 2004. Вып. 3. С. 14–43.

Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапов Н.А., Евстигнеев О.И., Козленко А.Б., Русанова О.М. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3–15.

Лапландский государственный природный биосферный заповедник. Восточная часть. Растительный покров. Масштаб 1:50 000 / под ред. Нешатаева В.Ю. [Карта] / СПб: ООО «Аконит», 2009. 2 листа.

Лапина Е.И. Растительность бассейна р. Таз в верхнем течении // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. С. 47–69.

Лесная энциклопедия. Т. 2 / гл. ред. Воробьев Г.И. М.: Изд-во «Советская энциклопедия», 1986. 631 с.

Ликсакова Н.С. Мелколиственные леса Чудовского района Новгородской области // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1319–1342.

Лопатин Д.В., Покровская М.В., Антонов О.М., Журавлёв А.А., Нешатаев В.Ю., Максимов А.А. Система рекультивации россыпных блендов Дальнего Востока // Изв. Русского геогр. об-ва, 2003. Т. 135. Вып. 4. С. 74–77.

Лыхмус Э. И. О некоторых проблемах применения ординации в лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 70–72.

Лыхмус Э. И. Принципы и проблемы составления регионального кадастра типов леса Эстонии // Региональные кадастры типов леса. М.: Наука, 1990. С. 58–65.

Любимова А.А. Растительность и почвы побережья озера Ловозеро (Кольский полуостров) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1935. Вып. 2. С. 395–490.

Мазинг В. В. Опыт определения степени осушения болотных лесов по характеру растительности // Тр. Ин-та леса. 1955. Т. 31. С. 142–148.

Малышева Н.В., Николаев П.М., Рейман А.Л., Нешиатаев В.Ю. История создания и современное состояние Сестрорецкого парка «Дубки» (на основе лишеноиндикации, фитопатологического и фитоценологического анализов) // Вестн. СПб ун-та. Сер. 3. Биология. 1995. № 2. С. 46–51.

Маркова И. А. Выращивание высокопродуктивных лесных культур на Северо-Западе России // Материалы междунаrodn. конф. «Современные проблемы лесного хозяйства и лесоустройства». СПб: СПбГЛТУ, 2012. С. 30–31.

Мартынов А.М., Сеннов С.Н., Грязькин А.В. Естественное возобновление леса. Текст лекций. СПб: ЛТА, 1994. 44 с.

Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.

Маслов А.А. Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра Русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 34–42.

Маслов А.А. О роли базовых терминов – коренной, старовозрастной лес – в системе приоритетов при создании охраняемых территорий на юге таежной зоны // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 94–95.

Маслов А.А. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. 2002. № 2. С. 24–30.

Мелехов И.С. О возобновлении ели на гарях // Лесное хозяйство и лесозащита. 1933. № 3. С.

Мелехов И.С. О взаимоотношении между сосной и елью в связи с пожарами в лесах европейского севера СССР // Бот. журн. 1944. Т. 29, № 4. С. 131–135.

Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.;Л., 1948. 126 с.

Мелехов И.С. Концентрированные вырубki и лесовозобновление в бассейне Северной Двины // Тр. Архангельского лесотехнического ин-та, 1949. Вып. 13. С.45–66.

Мелехов И.С. Вопросы диагностики и классификации концентрированных вырубok // Концентрированные рубки в лесах Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 48–61.

Мелехов И. С. О теоретических основах типологии вырубok // Лесной журнал. 1958. № 1. С. 27–38.

Мелехов И.С. Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР. 1959а. С. 5–23.

Мелехов И.С. Основы типологии вырубок // Бот. журн. 1959б. Т. 44. С. 348–349.

Мелехов И.С. О закономерностях и периодичности горимости лесов // Сборник работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск, 1971. С. 3–26.

Мелехов И.С. Биология, экология и география возобновления леса // Возобновление леса. М.: Колос, 1975. С. 4–22.

Мелехов И.С. Лесоведение. Учебник для вузов. М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.

Мелехов И.С., Корконосова Л.И. Лесоводство. М.: Агропромиздат, 1989. 302 с.

Мелехов И.С., Корконосова Л.И., Чертовской В.Г. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 113 с.

Мелехов И.С., Корконосова Л.И., Чертовской В.Г. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М.: Наука, 1965. 68 с.

Минаева Т.Ю., Уланова Н.Г. Динамика структуры ценопопуляций *Juncus effusus* (*Juncaceae*) в ходе лесовосстановительных смен // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 411–418.

Минкевич Г.П., Грязькин А.В., Минкевич И.И. Возрастные изменения структурных элементов ельника-черничника в подзоне южной тайги // Лесоведение. 2003. № 2. С. 24–31.

Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1984. Т. 5. С. 139–235.

Миркин Б.М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа, Гилем, 2012. 488 с.

Митрухова Т. В., Нешатаев В. Ю. Анализ карты растительности ключевого участка в Лапландском государственном заповеднике // Тр. II Молодёжн. конф. ботаников г. Ленинграда. Л.: БИН АН СССР. 1988. С. 51–75. (Деп. ВИНТИ № 5683–В88).

Молчанов А.А. Влияние пожаров на древостой // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 314–335.

Молчанов А.А. Воздействие антропогенных факторов на лес. М.: Наука, 1978. 139 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.: Гослесбумиздат, 1949. 455 с.

Морозова Р.М. Изменение процессов почвообразования под влиянием концентрированных рубок леса // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск, 1964. С. 55–73.

Морозова Р. М. Пятецкий Г. Е. Изменение зольного состава торфяных почв переходных болот при осушении // Лес и почва. Красноярск: Красноярское кн. изд-во, 1968. С. 348–356.

Мусин Х.Г., Магдеев Н.Г., Добровольский А.А., Нештаев В. Ю. Оценка экономической эффективности мероприятий по воспроизводству и использованию лесов // Известия Санкт-Петербургской Лесотехнической академии. 2013. Вып. 201. С. 203–213.

Нештаев В.Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1362–1373.

Нештаев В. Ю. Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 4. С. 429–440.

Нештаев В. Ю. Методика установления исходного состояния сообществ, подвергшихся осушению // Тр. I Молодёжн. конф. ботаников г. Ленинграда. Л.: БИН АН СССР. 1986б. С. 3–15. (Деп ВИНТИ № 6847–а В86).

Нештаев В. Ю. Крупномасштабное картирование лесных резерватов на примере заказника Ракитинский (Ленинградская обл.) // Геоботаническое картографирование 1987а. С. 39–50.

Нештаев В. Ю. Травяно-кустарниковые листовничники и листовничные редколесья Восточной Камчатки // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 5. С. 669–678.

Нештаев В.Ю. Динамика растительности под влиянием гидролесомелиорации и ее крупномасштабное картографирование. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Л., 1987в. 20 с.

Нештаев В.Ю. Динамика растительности под влиянием гидролесомелиорации и ее крупномасштабное картографирование. Дисс... канд. биол. наук. Л., 1987г. 240 с.

Нештаев В.Ю. Березовые криволесья юго-восточной части Чуна-тундры // Флора Севера и растительные ресурсы европейской части СССР. Тез докл. Научной сессии. Архангельск, 1989а. С. 96.

Нештаев В.Ю. Прогноз пирогенной динамики лесных сообществ Кольского полуострова на примере Лапландского заповедника (Марковский подход) // Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского полуострова: Тез. докл. конф. Апатиты, 1989б. С. 102–103.

Нештаев В.Ю. Смена древесных пород в Лапландском заповеднике (имитационная модель) // Тез. докл. I Всесоюзн. Школы по матем. моделированию в фитоценологии. Планерское, апрель 1989. М.: МГУ, 1989б. С.24–26.

Нештаев В. Ю. База данных ECOSERVICE PHYTOCENARIUM // Лесная типология в кадастровой оценке лесных ресурсов. Тез. докл. Всесоюзн. конф. Днепропетровск, 21–25 окт. 1991. Днепропетровск: ДГУ, 1991. С. 78–80.

Нешатаев В.Ю. Заказник «Ракитинский» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области / Тр. Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН, 1992. Вып. 5. С. 173–177.

Нешатаев В.Ю. Динамический статус лишайниковых лесов Кольского полуострова // Проблемы динамической типологии лесов. Тез. докл. Всероссийского рабочего совещания. Архангельск, 1995а. С. 23–24.

Нешатаев В.Ю. Информационно-статистическая система ЕСОРНУТО // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. Тез. докл. Международной конф. СПб, 17–19 апреля 1995. СПб: Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова РАН, 1995б. С. 18–19.

Нешатаев В. Методика паспортизации и оценки состояния природных компонентов исторических парков // Матэрыялы II Міжнароднай канферэнці па праблемамх музеефікацыі унікальны гістарычных тэрыторый. Полоцк, 1996. С. 20–23.

Нешатаев В.Ю. Концепция типологической классификации биогеоценозов осушенных местообитаний таежной зоны европейской России // Эколого-биологическое обоснование гидроресомелиорации и реконструкции лесосушительных систем. Информационные материалы к совещанию. Петрозаводск, 3–6 июня, 1996 г. Петрозаводск: Ин-т леса КарНЦ РАН, 1996. С. 7–9.

Нешатаев В.Ю. Метод упорядочивания фитоценологических таблиц в информационно-статистической системе ЕСОРНУТО // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. Сборник научных трудов. СПб, БИН РАН, 1997. С. 73–75.

Нешатаев В.Ю. Влияние пожаров на растительность Верхне-Тазовского заповедника // Чтения памяти Ю.А. Львова. II Межрегиональная экологическая конференция. Томск, 1998а. С. 13–14.

Нешатаев В.Ю. Послепожарная сукцессия на песчаных сильно дренированных почвах Верхне-Тазовского государственного заповедника (Западная Сибирь) // Проблемы ботаники на рубеже веков XX–XXI веков. Тез. докл., представленных II(X) съезду Русского ботанического общества (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 1. СПб, 1998б. С. 285–286.

Нешатаев В.Ю. Геоботаническая информационно-статистическая система ЕСОРНУТО // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. Сб. докл. Семинара-совещания, г. Пущино-на-Оке, 18–26 декабря 1999 г. М.: Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 208–223.

Нешатаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.

Нешатаев В.Ю. Закономерности динамики растительности заповедника под влиянием пожаров // Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. и др. Растительность, флора и почвы

Верхне-Тазовского государственного заповедника / под ред. В.Ю. Нешатаева. СПб, 2002а. С. 111–134.

Нешатаев В.Ю. Модель динамики разнообразия растительности Верхне-Тазовского заповедника под влиянием лесных пожаров. // Вестник Томского государственного ун-та. 2002б, С. 177–182.

Нешатаев В.Ю. Динамическая классификация биогеоценозов Санкт–Петербурга // Экология Санкт-Петербурга и его окрестностей. Материалы научн. конф., посвящ 130-летию проекта проф. В.В. Докучаева о детальном естественно-историческом, физико-географическом и сельскохозяйственном исследовании Санкт-Петербурга и его окрестностей 5–7 декабря 2005 г. СПб, 2005. С. 136–139.

Нешатаев В. Ю. Трансформация почв под влиянием гидролесомелиорации // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах. Материалы международн. научн. конф. (Петрозаводск, 6-10 сентября 2005 г.) / Институт леса КарНЦ РАН, Докучаевское общество почвоведов РАН. Петрозаводск, 2005. С. 274–275.

Нешатаев В.Ю. Модель динамики бореальных лесных биогеоценозов в зависимости от климата, круговорота воды, азота и органического вещества // Материалы междунар. конф. «Устойчивость экосистем и проблемы сохранения биоразнообразия на Севере». Кировск, 26–30 августа 2006. С. 146–149.

Нешатаев В.Ю. Динамический подход к классификации лесной растительности // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция (Петрозаводск, 24–27 сентября 2007). Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. Т. 1. С. 270–280.

Нешатаев В.Ю. Динамика живого напочвенного покрова и естественного возобновления древесных пород на вырубках черничной группы типов леса в Ленинградской области // Материалы международн. конф. «Современные проблемы лесного хозяйства и лесостроительства», посвящённой памяти классиков отечественного лесоводства Морозова Г. Ф. и Орлова М. М., ноябрь, 2012. СПб: СПбГЛТУ, 2012, с. 36–37.

Нешатаев В.Ю. Проблемы охраны биологически ценных лесов Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XIII Междунар. науч. конф., Петропавловск-Камчатский, 14–15 ноября 2012 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во "Камчатпресс", 2012. С. 145–147.

Нешатаев В. Ю. Лесная типология в России: история и современность // Всероссийск. научн. конф. с международн. участием «Ботаническая наука в России: история и современность», посвященная 100-летию Русского ботанического общества (1915–2015). СПб, 26–29 апреля 2016 г. СПб: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2016а. С. 101–103.

Нешатаев В. Ю. Лесная типология в России: история и современные проблемы // Лесная типология: современные методы выделения типов леса, классификация и районирование лесной растительности: материалы Междунар. научн. семинара. Минск–Нарочь, 20–21 октября 2016 г. Минск: Колорград, 2016б. С. 13–27.

Нешатаев В.Ю., Добровольский А.А. Динамика отпада деревьев в парке ГМЗ «Ораниенбаум» // Материалы междунар. научн.-техн. конф. «Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов». СПб: Севзаплеспроект, 2006. С. 254–259.

Нешатаев В.Ю., Добровольский А.А., Антонов О.И., Степаненко С.М. Математическое моделирование развития искусственных насаждений ели, выращиваемых с целью получения высококачественной древесины // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. № 209. С. 31–40.

Нешатаев В.Ю., Добрыш А.А. Лихеноиндикация чистоты атмосферы и комплексный мониторинг лесной растительности национального парка «Нижняя Кама» (Татарстан) // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. / Тр. Междунар. Конф. СПб, 24–28 апреля 2005 г. Т. 2. СПб: БИН РАН, 2005. С. 40–45.

Нешатаев В.Ю., Добрыш А.А., Егоров А.А. Принципы и методы мониторинга состояния и разнообразия растительности на примере национального парка «Нижняя Кама» (Республика Татарстан) // Охрана природной среды и эколого-биологическое образование: материалы III Всероссийской с международным участием научно-практической конференции, г. Елабуга, 18–19 апреля 2013 г. Елабуга, 2013. С. 266–271.

Нешатаев В.Ю., Добрыш А.А., Нешатаев М.В. Послепожарная динамика лесов Лапландского государственного биосферного заповедника // Материалы междунар. научн.-техн. конф. «Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов». СПб.: Севзаплеспроект, 2006. С. 260–267.

Нешатаев В.Ю., Добрыш А.А., Нешатаев М.В., Пестеров А.О. Послепожарная динамика лесной растительности Лапландского заповедника и её картографирование // Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству / под ред. Х. Кауханнена, В. Нешатаева, Э.Хухта, М. Вуолио. Хельсинки, Финляндия: изд-во METLA, 2009. С. 70–86.

Нешатаев В.Ю., Егоров А.А. Сравнение двух типологических классификаций лесов Ленинградской обл. // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18–22 августа 2003 г., Новосибирск–Барнаул), Т. 2. Барнаул: изд-во “Азбука”, 2003. С. 426–428.

Нешатаев В.Ю., Егоров А.А. Разнообразие растительности и его мониторинг. Учебное пособие. СПб: СПбГЛТА, 2005. 68 с.

Нешатаев В.Ю., Карпунин Н.С., Ефремов Д.Ф., Кноль В.В., Нешатаев М.В., Штак К.Д. Практическое пособие по восстановлению растительного покрова на землях, нарушенных открытыми горными разработками при освоении месторождений полезных ископаемых в условиях Камчатского края СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. 160 с.

Нешатаев В.Ю., Касаткина Г.А. Рекреационная дигрессия почв и растительности в парке «Монрепо» // Тез. Конф. «Зеленое пространство города в XXI веке: озеленение городов как инструмент развития» 28–30 мая 2001, Санкт–Петербург, Россия. СПб.: СПбЛТА, 2001. С. 99–101.

Нешатаев В.Ю., Коновалова И.В. Влияние осушения на растительность сфагновых сосняков на верховых торфах // Вестник Ленингр. ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 4. С. 29–34.

Нешатаев В.Ю., Копцева Е.М., Нацваладзе Н.Ю., Стурлис И.Ю., Нешатаев М.В. Первые итоги изучения растительности заповедника «Пасвик» // Летопись природы заповедника «Пасвик» / под ред. Н.В. Поликарповой. Тр. Государственного природного заповедника «Пасвик». Вып. 14. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2011. С. 45–85.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Изменения в лесных сообществах Лапландского заповедника под влиянием атмосферного загрязнения // Тез. Международн. науч. конф. «Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы». (Мытищи Московской обл., октябрь, 1996). М.: 1996. С. 52–54.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Лиственничники и лиственничные редколесья // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Тр. БИН РАН. Вып. 16. СПб, 1994. С. 19–40.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Сравнительный анализ лесной растительности Лапландского заповедника и долины реки Поной (Кольский полуостров) // Тез. докл. Международн. конф. "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии" (Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г.). Петрозаводск, 1999а. С. 194.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Еловые леса и редколесья Лапландского заповедника // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Материалы Международн. конф. Петрозаводск, 6–8 июля 1999 г. Петрозаводск, 1999б. С. 210–212.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 99–106.

Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. Карта растительности заповедника «Верхне-Тазовский»: опыт полуавтоматической компьютерной обработки космических снимков // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. Тез. Международн. конф. к 100-летию со дня рождения акад. Е.М. Лавренко. СПб, БИН РАН, 2000. С. 44–47.

Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. и др. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника // под ред. В.Ю. Нешатаева. СПб: Государственный природный заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. 164 с.

Нешатаев В.Ю., Федорчук В.Н. Типы осушенных лесов и их происхождение // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 178–192.

Нешатаев В. Ю., Федорчук В.Н., Кузнецова М. Л. Особенности учета лесов на осушенных землях при лесоустройстве // Повышение производительности и эффективности использования лесов на осушенных землях. Материалы международн. совещ. (Санкт-Петербург–пос. Лисино-Корпус, 26–28 августа 2008 г.). Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. С. 69–71.

Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. 192 с.

Нешатаев Ю.Н., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / Тр. БИН РАН, 1994. С. 7–12.

Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Нешатаев В.Ю. Лиственничные леса и редколесья из *Larix cajanderi* (Pinaceae) Центральной Камчатки // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 4. С. 492–521.

Нешатаева В.Ю., Кораблев А.П., Нешатаев В. Ю. Каменноберезовые леса юга Корякского нагорья (Камчатский край) // Ботанический журнал. – 2016. Т. 101. № 12. – С. 1410–1429.

Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Принципы организации и ведения мониторинга растительного покрова на особо охраняемых природных территориях (на примере Южно-Камчатского федерального заказника) // Сб. докл. Семинара-совещания, г. Пущино-на-Оке, 18–26 декабря 1999 г. М.: Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 86–95.

Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Растительность Полярного Урала в верхнем течении р. Собь // Экология лесов Севера. СПб: БИН РАН, 2005. С. 303–341.

Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 99–106.

Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Нешатаев В.Ю. Принципы и методы классификации лесных сообществ // Методы изучения лесных сообществ. СПб: БИН РАН, 2002. С. 9–24.

Нешатаев В. Ю., Федорчук В.Н., Кузнецова М. Л. Особенности учета лесов на осушенных землях при лесоустройстве // Повышение производительности и эффективности использования лесов на осушенных землях. Материалы междунар. совещ. (Санкт-Петербург–пос. Лисино-Корпус, 26–28 августа 2008 г.). СПб: Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. С. 69–71.

Нешатаев В.Ю., Чернягина О.А., Нешатаева В.Ю., Кораблёв А.П., Кузьмина Е.Ю. Флора и растительность проектируемого лососёвого заказника «Утхолок» (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. / Доклады VIII Междунар. научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс», 2008. С. 141–166.

Нешатаев В.Ю., Штак К.Д. Лесовозобновление и смены в живом напочвенном покрове после сплошных рубок и осушения сосняков багульниково-черничных // Леса России: политика, промышленность, наука, образование / материалы науч.-технич. конф. Т. 2 / под. ред. В.М. Гедьо. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 49–51.

Нешатаев М.В., Нешатаев В.Ю. Влияние лесных пожаров на состав и структуру подраста сосновых лесов Лапландского заповедника // Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка. Сб. материалов Междунар. научно-практич. конф. молодых ученых (СПб, 15–16 ноября 2006 г.). СПб: Изд-во Политехнического ун-та, 2007. С. 27–30.

Нешатаев М.В., Нешатаев В.Ю. Картографирование растительности для кадастровой оценки земель особо охраняемых природных территорий (на примере Лапландского заповедника) // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1(6). С. 1630–1633.

Нешатаев М.В. Нешатаев В.Ю. Комбинированный метод картографирования растительности (на примере Лапландского заповедника) // Известия Санкт-Петербургского Лесотехнической академии. 2012. Вып. 201. С. 29–40.

Ниценко А. А. Леса-долгомошники в ботаническом и мелиоративном отношении // Уч. зап. Ленингр. ун-та. 1954. № 67. Сер. биол наук. № 34. С. 137–150.

Ниценко А.А. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 51 с.

Обыденников В.И. Влияние сплошных рубок на лесорастительную среду и восстановление леса // Обзорная информация. Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. М., 1984. Вып. 4. 36 с.

Обыденников В.И. Образование типов вырубков и начальных этапов формирования леса в связи с применением агрегатной техники // Динамическая типология леса. / отв. ред. И.С. Мелехов. М.: Агропромиздат, 1989. С. 116–129.

Обыденников В. И. Географические особенности последствий сплошных рубок с использованием агрегатной техники // Лесное хозяйство. 1996. № 3. С. 20–22.

Обыденников В.И. Географические аспекты типологии вырубок // Доклады ТСХА. М., 1998. Вып. 269. С. 329–336.

Обыденников В.И. Лесоводственно-географические аспекты последствий сплошных рубок // Лесохозяйственная информация. 2002. № 4. С. 28–53.

Обыденников В. И., Кожухов Н. И. Типы рубок и возобновление леса, М., 1977. 160с.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 376 с.

Оппоков О. Е. О насаждениях типа *Pinetum sphagnosum* в связи с влиянием на них осушительных каналов // Лесной журнал. 1911. Вып. 6. С. 24–32.

Определитель и схема типов леса Ленинградской области: Методические указания / В.Н. Федорчук, С.А. Дыренков, Г.Б. Мельницкая, О.Г. Чертов, Р.Г. Зотикова. Л.: ЛенНИИЛХ, 1978. 51 с.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 232 с.

Охрана окружающей среды, природопользование и обеспечение экологической безопасности в 2008 г. / под ред. Д.А. Голубева, Н.Д. Сорокина. СПб, 2009. 480 с.

Панкратова И. В. Растительный покров центральной части Петербурга // Геология, геоэкология, эволюционная география. Тр. международного семинара / РГПУ, факультет географии, каф. геологии и геоэкологии. СПб, 2016. Т. XV. С. 390–393.

Парфёнов В. И., Ким Г. А. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения // Минск: Наука и техника, 1976. 191 с.

Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М., Наука, 2004. 232 с.

Пестеров А.О., Нештаев В. Ю. Опыт выделения биологически ценных лесов в Мурманской области // Материалы научной конференции с международным участием, "Биоразнообразие: результаты, проблемы и перспективы исследований". 21–23 мая 2010 г. Бишкек, Кыргызстан. С. 80–84.

Писанов В.С. Рост и развитие лишайниково-зеленомошных сосняков в условиях влияния Рыбинского водохранилища // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1982. С. 20–51.

Побединский А. В. Лесоводственно-экологическая оценка влияния лесозаготовительной техники на почвенно-растительный покров // Лесное хозяйство. 1995. № 2. С. 30–33.

Пономарева В.В. Теория подзолообразовательного процесса. Биохимические аспекты. М.; Л.: Наука, 1964. 379 с.

Пономарева В.В., Николаева Т.К. Методы изучения органического вещества в торфяно-болотных почвах // Почвоведение. 1961. № 5. С. 88–97.

Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–125.

Пьявченко Н.И., Сабо Е.Д. Основы гидролесомелиорации. М.: Гослесбумиздат, 1962. 81с.

Работнов Т.А. Фитоценология. 3–е изд. М.: Изд-во Московского ун-та, 1992. 352 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 430 с.

Региональные кадастры типов леса. М.: Наука, 1990. 137 с.

Роде А.А., Смирнов В.Н. Почвоведение. М.: Высшая школа, 1972. 480 с.

Рубцов В.Г., Книзе А.А. Закладка и обработка пробных площадей в осушенных насаждениях: Методические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1974. 57 с.

Рубцов В.Г., Книзе А.А. Ведение хозяйства в мелиорируемых лесах. М.: Лесная промышленность, 1981. 120 с.

Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с.

Рысин Л. П. Лесная типология в СССР. М.: Наука, 1982. 216 с.

Рысин Л. П. Есть ли будущее у лесной типологии в России? // Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления. Материалы Всероссийск. науч. конф. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 2009. С. 8–10.

Рысин Л. П. Лиственничные леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 343 с.

Рысин Л. П. Кедровые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 240с.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 336 с.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 144 с.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 289 с.

Рысин Л. П., Манько Ю. И., Бебия С. М. Пихтовые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 230 с.

Савицкая С. Н., Бодина И. В. Изучение изменений в напочвенном покрове на осушенных болотных почвах // Повышение производительности и эффективности использования ле-

сов на осушенных землях: материалы международного совещания (Санкт-Петербург – пос. Лисино-Корпус, 26–28 августа 2008 г.). СПб. Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. С. 226–229.

Самбук С.Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов Северо-Запада европейской части СССР. // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1468–1479.

Самбук Ф. В. Печорские леса. Геоботанический очерк // Тр. Ботанического музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63–250.

Самойлов Ю.И., Ипатов В.С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник СПб ун-та. 1995. Сер. 3. Вып. 4. С. 58–67.

Санников, С. Н. Лесные пожары, как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск, 1973. С. 236–277.

Санников С.Н. Экологические особенности главнейших типов микросреды естественного возобновления сосны на сплошных вырубках // Тр. Ин-та Биологии Уральск. Фил. АН СССР. Вып. 43. Свердловск, 1975. С. 231–242.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 262 с.

Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1979.

Семёнова В. Г. Влияние рубок главного пользования на почвы и круговорот веществ в лесу. М.: Лесная промышленность, 1975. 185 с.

Семёнова Е. И., Нешатаев В. Ю., Штак К. Д. Метод оценки динамики биомассы в ходе восстановительных смен бореальных лесов. // География: развитие науки и образования. Коллективная монография по материалам ежегодной Междунар. научно-практич. Конф. «LXVIII Герценовские чтения», посвященной 70-летию создания ЮНЕСКО, СПб, 22–25 апреля 2015 года. СПб: Изд-во РГПУ им. А. И Герцена, 2015. С. 102–104.

Сенников А.Н., Нешатаев В.Ю. Травяной покров исторического парка как историческая и биологическая ценность (на примере ГМЗ «Ораниенбаум», Санкт-Петербург, Россия) // Актуальные проблемы экологии. Материалы I Международн. научн. конф. Гродно, Беларусь, 6–8 октября. 2004 г. Ч. 1. / Отв. ред. Н.П. Канунникова. Гродно, 2005. С. 299–302.

Сеннов С.Н. Рубки ухода за лесом. М.: Лесная промышленность, 1977. 160 с.

Смирнов А.П., Нешатаев В.Ю., Грязькин А.В. Динамика живого напочвенного покрова на участках несплошных рубок в осушенных сосняках // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия. Ростов-на-Дону: РГУ, 2002. С. 131–134.

Смирнов А.П., Аникин А.С., Ковязин В.Ф. Влияние механизированных рубок ухода на состояние почвы // Лесоведение. 1992. № 1. С. 31–38.

Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // *Успехи современной биологии.* 2006. Т. 126. № 1. С. 26–48.

Смирнова О.В., Луговая Д.Л., Проказина Т.С. Модельная реконструкция восстановленного лесного покрова таежных лесов // *Успехи современной биологии.* 2013. Т. 133. № 2. С. 164–177.

Соколов С. Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества // *Лесоведение и лесоводство.* 1926. Вып. 3. С. 135–154

Соколов С. Я. К вопросу о классификации типов еловых лесов // *Очерки по фитосоциологии и фитогеографии.* М.: Новая деревня, 1929. С. 205–255

Соколов С. Я. Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголово-Лесного учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института // *Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского лесного института.* М., 1928. С.95–164.

Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного лесопромхоза // *Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского лесного института.* М., 1931. Вып.2. С.115–251.

Соловьев В. А., Николаев С. В. Роль лесного сектора в бюджете углерода Ленинградской области // *Известия вузов. Лесной журнал.* 2004, № 5. С.7–15.

Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. Л.: Изд-во Ленинградского лесного ин-та, 1926. 163 с.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества. Введение в фитосоциологию. М.;Л.: Книга, 1928. 232 с.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л., Сельхозгиз, 1930. 318 с.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614с.

Сукачев В.Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове // *Растительность СССР,* Т. 1. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1938. С. 15–37.

Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // *Журн. общей биологии,* 1944. Т.5. № 4. С.213–227.

Сукачев В. Н. Типы лесов и типы лесорастительных условий, М.: Изд. ВНИИТОЛЕС, 1945. 64 с.

Сукачев В. Н., Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избр. Труды, т. 1, Л.: Наука, 1972. 418 с.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР,

1961. 142 с.

Танфильев Г. И. О болотах Петербургской губернии // Тр. Вольного экономического общества. 1889. № 5. С. 1–17.

Тишков А. А. Динамика заповедных экосистем и проблемы сохранения ценофонда // Заповедники СССР – их настоящее и будущее: Тез. Докл. Всесоюзн. конф. Новгород, 1990. Ч. 1. С. 179–182.

Трофимец В. И. Эдификаторная и ценогическая роль лишайниковых и моховых синузидных сосняков. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1989, 16 с.

Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. 197 с.

Уланова Н. Г. Изучение растительности вырубок Московской области // Экологические исследования в Москве и Московской области: Состояние растительного покрова. Охрана природы. М.: ИНИОН РАН, 1992. С. 213–217.

Уланова Н. Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. Изд-во МГУ–Аргус, 1995а. Вып. 10. С. 4–19.

Уланова Н. Г. Вейник тростниковидный // Биологическая флора Московской области. М: Изд-во МГУ–Аргус, 1995б. Вып. 11. С. 72–90.

Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., МГУ, 2006. 46 с.

Уланова Н. Г., Демидова А. Н. Популяционная биология вейника седеющего (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth) на вырубках ельников южной тайги // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 2001. Т. 106, № 5. С. 51–58.

Уланова Н. Г., Забелкин Н. А. Динамика популяций иван-чая при демутиации вырубок // Экология популяций: Структура и динамика. М., 1995. Т. 2. С. 747–755.

Уланова Н. Г., Демидова А. Н., Клочкова И. Н., Логофет Д. О. Структура и динамика популяций вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общ. биол., 2002. Т. 63, № 6. С. 509–521.

Уланова Н. Г., Минаева Т. Ю. Структура и динамика ценопопуляций ситника развесистого в демутиационном ряду после рубки неморального ельника // Экология популяций. М., 1988. С. 286–288.

Уланова Н. Г., Маслов А. А. Многомерный анализ горизонтальной структуры растительности вырубки // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1316–1323.

Уланова Н. Г., Тощева Г. П. Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубки с почвами // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. № 4. С. 73–84.

Федорец Н.Г. Почвенные условия вырубок Карелии последнего десятилетия // Вопросы лесовосстановления и лесозащиты в Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 4–13.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2003. 240 с.

Федорчук В.Н. Изменения в лесном фонде за 60 лет при сплошно-лесосечном хозяйстве (на примере бывшей Рудногорской дачи) // Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства: Сб. науч. работ. Л.: ЛенНИИЛХ, 1973. С. 57–62.

Федорчук В.Н. Совместное использование методов Браун–Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Бот. журн. 1976а. Т. 61. № 6. С. 859–867.

Федорчук В. Н. К методике выделения лесотипологических единиц с учетом возрастной и восстановительной динамики лесов // Лесоведение. 1976б. № 2. С. 72–79.

Федорчук В. Н. О распознавании лесотипологических единиц // Лесоведение. 1979. № 4. С. 76–82.

Федорчук В. Н. О связи производительности древостоев с оценками лесных сообществ по экологическим шкалам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 2. С. 80–87.

Федорчук В.Н. Основные принципы составления кадастра типов леса и их возможность реализации на Северо-Западе РСФСР // Региональные кадастры типов леса. М.: Наука, 1990. с. 29–45.

Федорчук В. Н. Проблемы лесной типологии в связи с динамикой лесов // Проблемы динамической типологии лесов: Тез. докл. Всероссийского рабочего совещания. Архангельск, 1995. С. 6–8.

Федорчук В. Н. Состояние, значение и проблемы охраны коренных лесов Ленинградской области // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Материалы Международной научно-практической конференции. Петрозаводск, 1999. С. 61–65.

Федорчук В. Н. Типологический анализ лесов региона // Экологические предпосылки и последствия лесохозяйственной деятельности: Сб науч. тр. ЛенНИИЛХ. СПб, 1992. С. 9–27.

Федорчук В. Н., Бурневский Ю. И. Рекомендации по определению и использованию типов леса при лесоустройстве (на примере Ленинградской области). Л.: ЛенНИИЛХ, 1986. 71 с.

Федорчук В.Н., Дыренков С.А. Выделение и распознавание типов леса: Методические указания Л.: ЛенНИИЛХ, 1975. 56 с.

Федорчук В. Н., Дыренков С. А., Чертов О. Г. и др. Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка // Экология. 1974. № 6. С. 49–56.

Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л. Динамика биогеоценозов после сплошных рубок древостоев. Результаты узкополосных рубок в спелых древостоях. СПб: СПбНИИЛХ, 2001. 58 с. / Тр. СПбНИИЛХ, вып. 3(7). Сер. "Стационарные опытные объекты", разд. 5,6.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л. Изменение показателей лесных биогеоценозов на начальных этапах восстановительной сукцессии после сплошных рубок (по материалам постоянных наблюдений) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100, Вып. 2. С. 85–99.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Моисеев Д.В. Резерват "Вепский лес". Лесоводственные исследования. СПб: СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.

Федорчук В.Н., Мельницкая Г.Б., Захаров Е.В. Определение типов производных лесов: Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981а. 47 с.

Федорчук В.Н., Мельницкая Г.Б., Захаров Е.В. Динамика биогеоценозов в связи со сплошнолесосечными рубками в ельниках // Системы рубок в лесах Северо-Запада РСФСР: Сб. науч. работ. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981б. С. 118–126.

Федорчук В.Н., Мельницкая Г.Б., Захаров Е.В. Особенности возрастной динамики сосновых лесов на песчаных почвах. // Лесоведение. 1984. № 1. С. 23–31.

Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб, 2005. 382 с.

Фирсова В.П. Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М.: Наука, 1977. 175 с.

Фуряев В.В., Киреев Д.М. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. Новосибирск: Наука, 1979. 160 с.

Хейкурайнен Л. Болота / Пер. с финского. М., 1983. 40 с.

Цветков В. Ф. Классификация вырубок и потенциал формирования насаждений в ельнике черничном // Изв. высш. учебн. заведений. Лесной журнал. 1997. № 5. С. 30–36.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та. Серия физ.-геогр. 1932. Вып. 4. 376 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 990 с.

Черненкова Т.В., Бочкарев Ю. Н. Динамика еловых насаждений Кольского Севера в условиях воздействия природно-антропогенных факторов среды // Журн. общей биологии. 2013. Т. 74. № 4. С. 283–303.

Черненкова Т.В., Бочкарев Ю. Н., Фридрих М., Беттгер Т. Воздействие природно-антропогенных факторов на радиальный прирост деревьев Кольского Севера // Лесоведение, 2012. № 4. С. 3–18.

Черненкова Т.В., Макаров А.В. Рост сосны обыкновенной в окрестностях металлургического комбината "Североникель" // Лесоведение. 1996. № 5. С. 72–76.

Черненко Т. В., Пузаченко М. Ю., Королева Н. Е., Басова Е. В. Оценка состояния лесного покрова Мурманской области на основе наземных исследований и дистанционной информации // Лесоведение, 2013. № 5. С. 83–97.

Чертов О. Г. Изучение типов местообитания леса на Северо-Западе РСФСР: Методические указания Л.: ЛенНИИЛХ, 1974. 73 с.

Чертов О. Г. Экология лесных земель (почвенно–экологическое исследование лесных местообитаний). Л.: Наука, 1981. 192 с.

Чертов О. Г., Дыренков С. А. Типы местообитаний и серии лесных биогеоценозов центральной части Карельского перешейка. // Исследования по лесному хозяйству. Псковское отд. Лениздата, 1971. С. 56–76

Чертов О. Г., Дыренков С. А. Построение классификации лесных биогеоценозов на примере лесов Карельского перешейка // Тр. Петрозаводской ЛОС. 1973. Вып 2. С. 74–80.

Чертовской В. Г. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесная промышленность, 1978. 176 с.

Чиндяев А. С., Горяева А. В. Особенности функционирования мелиорированных лесоболотных биогеоценозов // Повышение производительности и эффективности использования лесов на осушенных землях. Материалы международного совещания (Санкт-Петербург–пос. Лисино-Корпус, 26–28 августа 2008 г.). СПб: Изд–во СПбНИИЛХ, 2008. С. 218–225.

Шенников А. П. О конвергенции среди растительных ассоциаций // Очерки по фитоценологии и фитогеографии. М.: Новая деревня, 1929. С. 101–119.

Юркевич И. Д. Выделение типов леса при лесоустроительных работах. 3-е изд. Минск, 1980. 120 с.

Юркевич И. Д., Петров Е. Г. Эффективность мелиорации березняков на переходных болотах // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск: Высшая школа, 1968. С. 167–172.

Юрковская Т. К. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения // Докл. совещ по геоботаническому исследованию болот Северо-Запада СССР. Тарту, 1963. С. 337–345.

Юрцев Б. А. Методы изучения восстановительного потенциала флоры // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. СПб, 1995. С. 136–146.

Яницкая Т. Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности в России / Всемирный фонд природы (WWF). М., 2008. 136 с.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. СПб, 1997. 210 с.

Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Влияние пожаров и атмосферного загрязнения на структуру и продуктивность напочвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов на европейском севере России // Растительные ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 2. С. 40–54.

Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Воздействие лесных пожаров на растения нижних ярусов северотаежных сосновых лесов (Кольский полуостров) // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб, БИН РАН, 2005. С. 284–293.

Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Агафонова А.А. Леса заповедника Басеги: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего десятилетия. М.: Диалог–МГУ, 1998. 50 с.

Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М.: Гринпис России, 2001. 75 с.

Aaltonen V. T. Boden und Wald. Berlin: A. Springer, 1948. 460 S.

Ahti T., Oksanen, J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. Vol. 86. P. 39–70.

Archambault L., Morissette J., Bernier–Cardou M. Forest succession over a 20–year period following clear cutting in balsam fir–yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada // Forest ecology and management. 1998. Vol. 102. P. 61–74.

Ballard T.M. Impacts of forest management on northern forest soil // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 133. P. 37–42.

Boelter D.H. Hydraulic conductivity of peat // Soil Sci. Amer. Proc. 1965. N 100. P. 227–231.

Cajander A. K. Uber Waldtypen. Helsingfors, 1909. S. 1–175.

Cajander A. K. Studien über die Moore Finlands. Helsingfors: Druckerei des Keiserlichen Senats, 1913. 208 S.

Clark, J.S., Merkt, J., Muller, H. Post-glacial fire, vegetation, and human history on the Northern alpine forelands, South-Western Germany // Journ. Ecology, 1989. N 77. P. 897–925.

Clements F.E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1916. Vol. 242. P. 1–512.

Clements F.E. Plant succession and indicators. NY: The H.W. Wilson Company, 1928. 568 p.

Connel J., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. No 982. P. 1119–1144.

Dentener, F. J. Global Maps of Atmospheric Nitrogen Deposition, 1860, 1993, and 2050. Data set. Available on-line [<http://daac.ornl.gov/>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. 2006. doi:10.3334/ORNLDAAC/830.

Drobyshev, I., Dobrovolski, A., Neshatayev V. Tree mortality in a mixed deciduous forest in Northwestern Russia over 22 years // *Ann. For. Sci.* Vol. 66. 2009. P. 411. DOI: 10.1051/forest/2009018.http://elibrary.ru/keyword_items.asp?keywordid=2429.

Galloway J. N., Dentener F. J., Capone D. G. et al. Nitrogen Cycles: Past, Present and Future // *Biogeochemistry*. 2004. N 70. P. 153–226.

Engelmark, O. Fire history correlations to forest type and topography in Northern Sweden // *Ann. Bot. Fenn.* 1987. V. 24. P. 317–324.

Engelmark O. Early post-fire regeneration in a *Picea–Vaccinium* forest in Northern Sweden // *Journ. Veg. Sci.* 1993. Vol. 4. P. 791–794.

Engelmark O. Successional trends 219 years after fire in an old *Pinus sylvestris* stand in Northern Sweden // *Journ. Veg. Sci.* 1998. N 9. P. 583–592.

Engelmark O., Kullman L., Bergeron Y. Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years // *New Phytol.* 1994. Vol. 126. P. 163–168.

Faltinowicz, W. The dynamics and role of lichens in a managed *Cladonia–Scotch pine* forest (*Cladonio-Pinetum*) // *Monogr. Bot.* 1986. Vol. 69. P. 1–96.

Flannigan M., Campbell I., Wotton M., Carcaillet C., Richard P., Bergeron Y. Future fire in Canada's boreal forest: paleoecology results and general circulation model regional climate model simulations // *Can. Journ. For. Res.* 2001. Vol. 31. P. 854–864.

Flannigan M.D., Bergeron Y., Engelmark O., Wotton B.M. Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming // *Journ. Veg. Sci.*, 1998. N 9. P. 469–476.

Flannigan M.D., Stocks B.J., Logan K.A., Bosch E.M., Wotton B.M., Amiro B.D., Todd J.B. Fire and climate change – where are we going // *Forest Fire Research & Wildland Fire Safety. Viégas, D.X. (ed.) / Proc. IV International Conference on Forest Fire Research.* 2002. Wildland Fire Safety Summit (Nov. 18–23, 2002, Luso–Coimbra, Portugal). Millpress Sci. Publ., Rotterdam, 2002. CD–ROM.

Flannigan M.D., Wotton B.M. A study of interpolation methods for forest fire danger rating in Canada // *Can. Journ. For. Res.* 1989. Vol. 19. P. 1059–1066.

Forest Management Guide for Natural Disturbance Pattern Emulation, Version 3.1. // Ontario Min. Nat. Res., Queen's Printer for Ontario, Toronto, 2001. 40 p.

Foster D.R. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador // *Can. Journ. Bot.* 1983. Vol. 61. P. 2459–2471.

Gorshkov V.V., Bakkal I. Ju. Species richness and structure variations of Scots pine forest communities during the period from 5 to 210 years after fire // *Silva Fennica.* 1996. Vol. 30. N 2–3. P. 329–340.

- Gorshkov V.V., Bakkal I. Ju., Stavrova N.I.* Postfire recovery of forest litter in Scots pine forests in two different regions of Boreal zone // *Silva Fennica*. 1996. Vol. 30. N 2–3. P. 209–219.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation process. Chichester; N.Y.: Wiley, 1979. 222 p.
- Heikurainen L.* Die kiefern Bewachsenen eutrophen Moore Nordfinnlands, eine Moortypenstudie aus dem Gebiet des Kivalo–Hohnenzuges // *Ann. Bot. Soc. “Vanamo”*. 1953. Bd. 26. N 2. S. 1–35.
- Hill M. O.* Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination // *Journ. of Ecology*, 1973. Vol. 61. No 1. P. 237–249.
- Holmen H.* Forest ecological studies on drained peatland in the province of Uppland Sweden. P. 1–3 // *Studia Forestalia Suecica*. 1964. N 16. P. 3–236.
- Kershaw K. A. & Looney J. H. H.* Quantitative and dynamic plant ecology. 3rd ed. Victoria, Australia: Edward Arnold Pty Ltd, 1985. 282 p.
- Kobendza, R.* Stosunki fitosociologiczne Puszczy Kampinoskiej // *Planta Pol.* 1930. Vol. 2. S. 1–200.
- Kollist P.* Kuivendamise moju sügavturbaliste siirdesoometsade uuenemistingimustelle // *Metsanduslikud Uurimused*. 1957. № 1. P. 81–141.
- Koolstrom T., Kellomaki S.* Tree survival in wildfires // *Silva Fennica*. 1993. Vol. 27. P. 277–281.
- Lindholm T., Vasander H.* Vegetation and stand development of mesic forest after prescribed burning // *Silva Fennica*. 1987. Vol. 21. P. 259–278.
- Lõhmus E.* Anthropogenous forest site types on drained peatlands // *Anthropogenous changes in the plant cover of Estonia*. Tartu: Academy of Sciences of the E.S.S.R., 1981. P. 77–90.
- Maarel E. van der.* Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity // *Vegetatio*, 1979. Vol. 39. N 2. P. 97–114.
- Maikawa, E., Kershaw, K.A.* Studies on lichen–dominated systems. XIX. The post fire recovery sequence of Black Spruce–lichen woodland in the Abitau Lake area, N.W.T. // *Can. J. Bot.* 1976. No 54. P. 2679–2687.
- Matuszkiewicz, W. & Matuszkiewicz, J.* Przegląd fitosociologiczny zbiorowisk lesnych Polski. 2. Bory sosnowe. *Phytocoenosis*. 1973. 2. S. 273–356.
- Minayeva, T.Y., Sirin, A.* Use and conservation of mires in Russia // *Moore – von Sibirien bis Feuerland / Mires – from Siberia to Tierra del Fuego*. Wiss. Red.: G.M. Steiner. Stap, a Series 85. Linz, Austria, HRSG: Biologiezentrum der Landesmuseen, 2005. P. 275–292.
- Minkinen, K., Vasander, H., Jauhiainen, S., Karsisto, M., Laine J.* Post-drainage changes in vegetation composition and carbon balance in Lakkasuo mire, Central Finland // *Plant and Soil*. 1999. N 207. P. 107–120.

Minkkinen K., Byrne K. A. and Trettin C. Climate Impacts of Peatland Forestry // Peatlands and Climate Change Ed: M. Strack. International Peat Society, 2008. Saarijärven Offset Oy, Saarijärvi, Finland 2008. P. 98–122.

Moe D. The postglacial immigration of *Picea abies* into Fennoscandia // Bot. Not. 1970. 123. P. 61–66.

Nešatajev V. Metsien palonjärkehtys Lapin luonnonsuojelualueella [Динамика лесов Лапландского заповедника под влиянием пожаров] // Kauhanen H. et al. (eds.) Pohjoiset havumetsät – tutkimustuloksia ekologiseen matsänhoitoon. METLA, 2008. P. 56–61.

Neshatayev V. Yu. Vegetation mapping and forest succession after fires in the Lapland State Reserve at the Kola Peninsula // Phytocoenosis. 1991. Vol. 3 (N.S.). Supplementum Cartographiae geobotanicae. 2. P. 361–364.

Neshatayev V. Yu. Vegetation and soil mapping of mires and paludified forests of the Verchne-Tazovski Reserve (Western Siberia) // West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present. Proceedings of the Int. Field Symp. Noyabrsk, August 18–22, 2001. Novosibirsk, 2001. P. 182–184.

Neshatayev V. Forest and Mire Vegetation on the Maps of two Nature Reserves: Comparison of European and Western Siberian Northern Taiga Regions // Talbot, S., Charron, T., Barry, T. (eds.) // Proceedings of the Fifth International Workshop: Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Flora Group. Circumboreal Vegetation Mapping (CBVM) Workshop, Helsinki, Finland, November 3–6th, 2008. CAFF Technical Report 2010. No. 21. P. 113 – 121.

Neshatayev V. Yu. Correlations between the Ramensky's scales estimations for forest communities and measured ecological site parameters // Book of Abstracts of 19th Int. Workshop of EVS. Pečs, Hungary, Apr. 21–May 3. Pečs, Hungary, 2010. P. 42.

Neshatayev V. Yu. Biogeographical subdivision of Tatarstan // Abstracts of 21st Workshop European Vegetation Survey. 24–27 May 2012. Univ. of Vienna, Austria / Ed. W. Wilner. Vienna: Univ. of Vienna, 2012. P. 44.

Neshatayev V. Yu. Differentiation of the boreal vegetation along the latitudinal gradient at the European part of Russia // Congresso Societa Botanica Italiana onlus. Baselga di Pine (Trento). 18–20 Settembre, 2013. Trento, Italia, 2013. P. 30.

Neshatayev V., Golubev S. Boreal forest vegetation of European Russia and its mapping // Abstr. 20th International Workshop of European Vegetation Survey. Roma, (Italy), 6th – 9th April 2011. P. 45.

Neshatayev V. Yu., Egorov A. A. Changes of the plant species diversity of the *Sphagnum*-rich spruce forests after cutting // Biodiversity and Dynamics of ecosystems in North Eurasia. Vol. 4. For-

est and soil ecosystems of North Eurasia. Part 1: Forest ecosystems of North Eurasia. Novosibirsk, Russia, August 21–26, 2000. Novosibirsk, 2000. P. 76–77.

Neshatayev V.Yu., Kasatkina G.A. Soil and vegetation digression induced by recreation in the park «Monrepo» // Abstracts of the Conf. Urban Greenspace in the 21st Century – Urban Greening as a Development Tool, 28–30 May 2001, Saint Petersburg, Russia. St. Petersburg: St. Petersburg State Forest Technical Academy, 2001. P. 96–98.

Neshatayev, V. Yu. & Neshatayeva, V. Yu. Forest vegetation of Ponoï river valley (the unpolluted area) // Kozlov, M. V. Haukioja, E., Yarmishko, V. T. (eds.). Aerial pollution in Kola Peninsula: Proceedings of the Int. Workshop, St.-Petersburg, 14–16 April 1992. Apatity, 1993a. P. 346–360.

Neshatayev, V. Yu. & Neshatayeva, V. Yu. Birch forests of the Lapland State Reserve // Kozlov, M. V. & Haukioja, E & Yarmishko, V. T. (eds.). Aerial pollution in Kola Peninsula: Proceedings of the Int. Workshop, St.-Petersburg, 14–16 April 1992. Apatity, 1993b. P. 328–338.

Neshatayev V. Yu., Pesterov A.O. The experience of identification and mapping of biologically valuable forests in the Murmansk region // Materials of the 19th workshop of EVS «Flora, vegetation, environment and land-use at large scale». 29 April – 2 May, 2010, Pecs, Hungary, p. 73.

Neshatayeva V.Yu., Neshatayev V.Yu. Diversity of pine forests in the Lapland State Reserve (The Kola Peninsula) // Int. Conf. on Northern Wilderness Areas: Ecology, Sustainability, Values. Rovaniemi, Finland, December 7–9, 1994. Abstracts. Rovaniemi, Univer. of Lapland, 1994. P.29.

Neshatayeva, V. Yu. Neshatayev, V. Yu. The diversity of pine forests in the Lapland State Reserve, the Kola Peninsula // *Sippola A.-L., Alauraudanjoki P., Forbes B., Hallikainen V.* eds. Northern Wilderness Areas: Ecology, Sustainability, Values. Int. Conf. on Northern Wilderness Areas, December 7–9, 1994, Arctic Centre, Univer. of Lapland, Rovaniemi, Finland, 1995. Vol. 7. P.386–396.

Nicklasson M., Granstrom A. Number and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape // *Ecology*. 2000. Vol. 81. N 6. P. 1484–1499.

Olson D.M., Dinerstein E. The Global 2000: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable eco-regions // *Conservation Biology*. № 12. 1998. P. 502–515.

Payette S. Fire as a controlling process in the North American boreal forests // *Shugart H.H., Leemans R., Bonan G.B.* (eds.). A system analysis of the global boreal forest. Cambridge, 1992. P. 216–240.

Payette S., Morneau C., Sirois L., Despons M. Recent fire history of the northern Québec biomes // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 656–673.

Pfister R. D., Arno S. F. Classifying forest habitat types based on potential climax vegetation // *Forest Science*. 1980. Vol. 26. № 1. P. 52–70.

Ruzicka, M. Geobotanische Verhältnisse der Walder im Sandgebiete der Tiefebene Zahorska Nizina (Südwestslowakei) // *Biologické Práce. Edícia vedeckého kolegia pre biológiu Slovenskej Akadémie Vied.* X. N 1. 1964. P. 120.

Ruuhijärvi R., Reinikanen A., Lindholm T. An attempt to a comparative analyses of virgin and forest improved mire ecosystem // *Lammi Notes.* 1979. N 2. P. 14–19.

Santesson's checklist of lichen-forming and lichenicolous fungi. Vol. 29 April 2011 / A. Nordin [et al.]. – Uppsala, Sweden. – (<http://130.238.83.220/santesson/home.php>).

Sarasto Ju. Metsän Kasvattamisoksi ojitettujen soiden aluskasvillisnuded rakeuteesta jakekityksestä Suomen eteläpuoliskossa // *Acta Forestalia Fennica.* 1957. Bd. 65. N 7. S. 1–108.

Sarasto Ju. Über die Classifizierung der für Walderziehung entwässerten Moore // *Acta Forestalia Fennica.* 1961. Hf. 74. S. 3–57.

Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps in a chronosequence after clear-felling vs. clear-felling with prescribed burning in southern boreal forest in Finland // *For. Ecol. Manage.* 2008a. Vol. 255. P. 3606–3612.

Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in southern boreal forest in Finland // *Can. J. For. Res.* 2008b. Vol. 81. № 9. P. 2414–2421.

de *Smith M. J.* *STATSREF: Statistical Analysis Handbook – a resource.* The Winchelsea Press, Winchelsea, UK, 2015. <http://www.statsref.com/>

Sernander, R. Über die Einwänderung der Fichte in Scandinavien // *Engl. Botan. Journ.* 1896. Vol. 15. S.

Wirth C., Schulze E.-D., Schulze W., von Stunzner-Karbe K., Ziegler W. et al. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire // *Oecologia.* 1999. Vol. 121. P. 66–80.

Wolak, J. Fitosociologiczne zroznicowanie borow sosnowych na obzarze Krainy Wyzow Srodkopolskich // *Prace Inst. Bad. Lesn.* 1959. 191. S. 1–51.

Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest // *Oikos* (Copenhagen). 1977. Vol. 29. P. 22–32.

ПРИЛОЖЕНИЕ. СОСТАВ ГРУПП ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ

(по: Федорчук и др., 2005)

Название группы и количество основных видов, при наличии которых группа считается присутствующей	Состав группы: основные виды (жирный шрифт), дополнительные ("подтверждающие") виды растений (светлый шрифт)	
1	2	
Толокнянки (2–3)	Толокнянка Осока верещатниковая Кладония стройная Кладония дюймовая Многоволосник волосоносный	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> <i>Carex ericetorum</i> <i>Cladonia amaurocraea</i> <i>C. uncialis</i> <i>Polytrichum piliferum</i>
Лишайников (3–5)	Кладина лесная Кладина оленья Кладина звездчатая Цетрария исландская Плаун сплюснутый Многоволосник можжевеловый	<i>Cladina arbuscula</i> <i>Cladina rangiferina</i> <i>Cladina stellaris</i> <i>Cetraria islandica</i> <i>Lycopodium complanatum</i> <i>Polytrichum juniperinum</i>
Черники–брусники (4–5)	Черника Брусника Плеуроциум Хилокомиум Дикранумы (метловидный, большой или многоножковый) Марьянник луговой	<i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Pleurozium schreberi</i> <i>Hylocomium splendens</i> <i>Dicranum scoparium</i> <i>(Dicranum majus,</i> <i>Dicranum polysetum)</i> <i>Melampyrum pratense</i>
Майника (3–6)	Майник Седмичник Костяника Ожика волосистая Кислица Орляк Щитовник игольчатый Линнея северная Марьянник лесной Ортилия однобокая Плаун годичный Любка двулистная	<i>Maianthemum bifolium</i> <i>Trientalis europaea</i> <i>Rubus saxatilis</i> <i>Luzula pilosa</i> <i>Oxalis acetosella</i> <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Linnaea borealis</i> <i>Melampyrum sylvaticum</i> <i>Orthilia secunda</i> <i>Lycopodium annotinum</i> <i>Platanthera bifolia</i>
Перловника (2–6) – в хвойных лесах (3–6) – в лиственных лесах	Перловник Фиалка Ривиниуса Осока пальчатая Грушанка круглолистная Вороний глаз Сныть Вероника лекарственная Вероника дубравная Бор развесистый Щитовник мужской	<i>Melica nutans</i> <i>Viola riviniana</i> <i>Carex digitata</i> <i>Pyrola rotundifolia</i> <i>Paris quadrifolia</i> <i>Aegopodium podagraria</i> <i>Veronica officinalis</i> <i>Veronica chamaedrys</i> <i>Milium effusum</i> <i>Dryopteris filix-mas</i>

Приложение (продолжение)

	Ветреница дубравная Печеночница благородная Зеленчук желтый Родобриум розовый	<i>Anemone nemorosa</i> <i>Hepatica nobilis</i> <i>Galeobdolon luteum</i> <i>Rhodobryum roseum</i>
Медуницы (2–4) – в хвойных лесах (3–4) – в листвен- ных лесах	Медуница неясная Звездчатка ланцетная Воронец колосистый Чина весенняя Лютик кашубский Копытень европейский Фиалка удивительная Незабудка лесная Подмаренник душистый	<i>Pulmonaria obscura</i> <i>Stellaria holostea</i> <i>Actaea spicata</i> <i>Lathyrus vernus</i> <i>Ranunculus cassubicus</i> <i>Asarum europaeum</i> <i>Viola mirabilis</i> <i>Myosotis sylvatica</i> <i>Galium odoratum</i>
Таволги (3–6)	Таволга вязолистная Гравилат речной Лютик ползучий Подмаренник болотный Фиалка сверху-голая Бодяк огородный Калужница болотная Осока дернистая Шлемник обыкновенный Сердечник горький Недотрога обыкновенная Селезеночник Хвощ луговой Каллиергон сердцелистный Мниум волнистый	<i>Filipendula ulmaria</i> <i>Geum rivale</i> <i>Ranunculus repens</i> <i>Galium palustre</i> <i>Viola epipsila</i> <i>Cirsium oleraceum</i> <i>Caltha palustris</i> <i>Carex cespitosa</i> <i>Scutellaria galericulata</i> <i>Cardamine amara</i> <i>Impatiens noli-tangere</i> <i>Chrysosplenium alternifolium</i> <i>Equisetum pratense</i> <i>Calliergon cordifolium</i> <i>Mnium undulatum</i>

Приложение (продолжение)

Сабельника	Сабельник болотный	в	<i>Comarum palustre</i>	в
	Вахта трехлистная	в	<i>Menyanthes trifoliata</i>	в
		в		в
	Хвощ речной	г	<i>Equisetum fluviale</i>	г
	Осока волосисто-плодная	г		г
		в	<i>Carex lasiocarpa</i>	в
	Тростник обыкновенный		<i>Phragmites australis</i>	
	Белокрыльник болотный	а		а
		а	<i>Calla palustris</i>	а
		а		а
	Осока вздутоносая	б	<i>Carex rhyncho-physa</i>	б
	Камыш лесной	б		б
	Паслен сладко-горький	б	<i>Scirpus sylvaticus</i>	б
	Осока пузырчатая	в	<i>Solanum dulcamara</i>	в
	Кизляк кистецветный	в	<i>Carex vesicaria</i>	в
		в	<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	в
	Хвощ болотный		<i>Equisetum palustre</i>	
Осока острая		<i>Carex acuta</i>		
Пушица многоколосковая		<i>Eriophorum polystachyon</i>		
Сфагнум береговой		<i>Sphagnum riparium</i>		

Приложение. Окончание.

1	2	
Багульника (4–6)	Багульник болотный* Мирт болотный Голубика* Клюква болотная Подбел многолистный Пушица влагалищная Сфагнум узколистый	<i>Ledum palustre*</i> <i>Chamaedaphne calyculata</i> <i>Vaccinium uliginosum*</i> <i>Oxycoccus palustris</i> <i>Andromeda polifolia</i> <i>Eriophorum vaginatum</i> <i>Sphagnum angustifolium</i>
Водяники	Водяника* Росянка круглолистная Клюква мелкоплодная Сфагнум бурый Осока малоцветковая Осока топяная Береза карликовая*	<i>Empetrum nigrum*</i> <i>Drosera rotundifolia</i> <i>Oxycoccus microcarpus</i> <i>Sphagnum fuscum</i> <i>Carex pauciflora</i> <i>Carex limosa</i> <i>Betula nana*</i>
Осоки шаро-плодной (3–4)	Осока шаро-плодная Сфагнум Гиргензона Сфагнум лесной Сфагнум магелланский Многоволосник обыкновенный Морошка Молиния голубая Аулокомниум болотный Сфагнум Вульфа	<i>Carex globularis</i> <i>Sphagnum girgensohnii</i> <i>Sphagnum capillifolium</i> <i>Sphagnum magellanicum</i> <i>Polytrichum commune</i> <i>Rubus chamaemorus</i> <i>Molinia caerulea</i> <i>Aulacomnium palustre</i> <i>Sphagnum wulfianum</i>

Папоротников (3–6)	Кочедыжник женский Щитовник расставленный Щучка дернистая Малина обыкновенная Голокучник Линнея Плагиохила асплениевидная Буковник связанный Бодяк разнолистный Скерда болотная Цирцея альпийская Борец северный Плагиомний средний Сфагнум оттопыренный	<i>Athyrium filix-femina</i> <i>Dryopteris expansa</i> <i>Deschampsia cespitosa</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>Gymnocarpium dryopteris</i> <i>Plagiochila asplenioides</i> <i>Phegopteris connectilis</i> <i>Cirsium heterophyllum</i> <i>Crepis paludosa</i> <i>Circaea alpina</i> <i>Aconitum septentrionale</i> <i>Plagiomnium medium</i> <i>Sphagnum squarrosum</i>
-------------------------------	--	---

Примечание. Присутствие 2-х подтверждающих видов соответствует присутствию одного основного вида. Буквы после названия видов группы сабельника обозначают, что вид чаще всего встречается в следующих сериях типов леса: *a* – таволговая и болотнотравная, *b* – то же и травяно–сфагновая, *v* – болотнотравная и травяно–сфагновая, *z* – травяно–сфагновая, иногда болотнотравная, * – виды, встречающиеся в северной тайге на нормально дренированных песках и суглинках.