

===== СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ =====

УДК 574.45:574.47

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ПОСТВЫРУБОЧНЫХ
СООБЩЕСТВ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ (ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОЙ ЗАПОВЕДНИК)**

© 2019 г. Т.Ю. Ивлева, Н.Б. Леонова

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
географический факультет*

Россия, 119899, г. Москва, Воробьевы горы, ГСП-1. E-mail:nbleonova2@gmail.com

Поступила в редакцию 05.11.2019. После доработки 10.11.2019. Принята к публикации 15.11.2019.

Статья содержит результаты исследования пространственно-функциональной неоднородности растительности на вырубке на ранних стадиях сукцессии в подзоне южной тайги на основе крупномасштабного картографирования. Изучены поствырубочные сообщества и проведен учет их фитомассы на зарастающей вырубке в буферной зоне в Центральном-Лесном государственном биосферном заповеднике (Тверская область). Для составления картосхемы растительности вырубки проведена классификация растительных сообществ с группировкой по возобновляющемуся древесно-кустарниковому ярусу с учетом напочвенного покрова. Впервые для данной территории проведен анализ экотопических различий растительных сообществ вырубки на основе экологических шкал Л.Г. Раменского и составлены картосхемы среднего увлажнения и богатства почв в экотопах вырубки. Рассмотрена взаимосвязь проективного покрытия, высоты и прироста растений с их фитомассой, оценены запасы фитомассы на исследованной вырубке в целом и в разных типах сообществ, составлена картосхема распределения фитомассы на вырубке и рассчитаны суммарные значения запасов фитомассы для каждого типа. Максимальные значения фитомассы характерны для разнотравно-кипрейных и поствырубочных сообществ с подростом березы и осины в тех частях вырубки, которые расположены ближе к кромке леса. Полученные данные по приростам и по фитомассе в дальнейшем будут использованы для сопряженного анализа с данными пульсационных измерений составляющих параметров баланса углерода на вырубке, проводимых метеорологами. Таким образом, предполагается оценить вклад отдельных сообществ и видов растений в депонирование углерода на вырубке.

Ключевые слова: поствырубочные сообщества, пространственная структура, функциональная структура, экотопическая дифференциация, фитомасса.

DOI: 10.24411/ 2542-2006-2019-10044

Процессы изучения восстановления растительности вырубок имеют давнюю традицию в отечественной науке (Мелехов, 1980; Крышень, 2006; Уланова, 2012). На современном этапе все большее значение приобретают работы по вкладу лесов и вырубок в баланс углерода (Исаев и др., 1995; Молчанов и др., 2017; Кудеяров, 2017; Amigo, 2001; Kimball, 1997). Леса России играют важнейшую роль в депонировании углерода, однако при рубках лес становится источником углерода и эмиссии углерода на вырубках продолжают до 20 лет (Исаев и др., 1995). Анализируя временную изменчивость потоков CO₂ на сплошной вырубке, С.А. Williams с соавторами (2014) отмечали, что наиболее резкие изменения потоков CO₂ происходят в первые годы после рубки, когда экосистема становится устойчивым источником CO₂ для атмосферы. Вырубка леса приводит к значительным изменениям биогеохимических и биогеофизических процессов, и для лучшего их понимания необходимы детальные исследования структуры растительных сообществ.

Научные исследования по вкладу лесов и вырубок в баланс углерода на территории

Центрально-Лесного заповедника ведутся научным коллективом лаборатории биогеоценологии Института проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН) в течение ряда лет (Курбатова, Ольчев, 2017), включая наблюдения за потоками тепла, водяного пара и составляющими баланса углерода по методу турбулентных пульсаций несколько раз в сезон с использованием камерных газоанализаторов. Измерения на исследуемой вырубке были начаты в 2016 г., сразу же после завершения лесозаготовительных работ на выбранном участке. Результаты измерений потоков CO₂ за вегетационный период 2016 г. показали, что исследуемая свежая вырубка служила источником CO₂ для атмосферы в течение всего периода измерений (Курбатова, Ольчев 2017; Мамкин, 2017; Молчанов и др., 2017). Полученные исследователями данные говорят о том, что изначально вырубка становится источником эмиссии углекислого газа, но с возобновлением растительности, увеличением интенсивности фотосинтеза и накопления фитомассы объем этих эмиссий снижается. Очевидно, что характер возобновления растительности на вырубке, динамика продуцирования фитомассы в различных типах сообществ играют первостепенную роль в формировании структуры баланса углерода. Однако работы по изучению структуры растительности и накоплению фитомассы в растительных сообществах на данной вырубке до настоящего времени не проводились. Таким образом, *цель исследования* состояла в выявлении пространственно-функциональной неоднородности растительности вырубки на ранних стадиях сукцессии и отражение ее на серии крупномасштабных карт для дальнейшего сопряженного анализа с данными измерений параметров углеродного баланса.

Материалы и методы

Территория исследования лежит в границах охранной зоны Центрально-Лесного Государственного природного биосферного заповедника, который расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности на территории Тверской области, в пределах Главного (Каспийско-Балтийского-Черноморского) водораздела Русской равнины (рис. 1а). Заповедник был учрежден 31 декабря 1931 года в целях сохранения в неприкосновенном виде уникальных южно-таежных лесов Центрального региона России и изучения естественных процессов, протекающих в природном комплексе. Характер рельефа и подстилающих пород способствуют формированию переувлажненных почв и развитию процессов заболачивания как во всем заповеднике, так и на исследуемом участке. Сочетание гидротермических характеристик обуславливает преобладание переувлажнённых еловых лесов, которые при нарушениях, как правило, заменяются мелколиственными лесами из березы бородавчатой, осины обыкновенной, ольхи серой. В результате выраженной тенденции потепления климата увеличивается возобновление широколиственных пород деревьев (Центрально-лесной ..., 2007).

Зональное положение территории заповедника трактуется по-разному в ботанико-географической и геоботанической литературе: согласно карте «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» под редакцией Г.Н. Огуревой (1999), это подзона подтайги с восточноевропейскими елово-широколиственными, сосново-широколиственными, сосновыми лесами и грядово-мочажинными сфагновыми верховыми и травяными болотами; согласно «Геоботаническому районированию Нечерноземья европейской части РСФСР» (1989), заповедник расположен в Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции, *в полосе южно-таежных лесов*. Для южной тайги характерна смена ели берёзой и осинкой в результате рубки леса. Характер лесовозобновления зависит не только от зонального положения вырубки, но и от целого ряда других факторов: особенностей рельефа, режима увлажнения,

состава и возраста исходного древостоя, структуры нижних ярусов вырубленного леса, техники лесозаготовки, степени сохранности подроста и др. (Мелехов, 1980; Крышень, 2006). Мониторинговые исследования на вырубках разных регионов отмечают сходную картину восстановления вырубок: увеличение видового богатства на первой стадии, постепенное его снижение и замещение внедрившихся луговых видов исходными лесными; темпы и характер формирования подроста при этом находятся в зависимости от лесорастительных условий на конкретной территории (Крышень, 2007; Леонова 2000; Леонова, Горяинова, 2011; Уланова, 2007).

Исследуемая вырубка расположена в пределах охранной зоны в южной части заповедника, географические координаты центра вырубки: 56° 30' с.ш., 32° 53' в.д. (рис. 1б, фото 1). Охранная зона предназначена для снижения антропогенного пресса на территорию заповедника, для изучения динамики изменения природных комплексов под воздействием хозяйственной деятельности человека и является переходной зоной к режиму рационального использования биологических ресурсов. Вырубка была проведена на месте вторичного осиново-березово-елового леса в 2016 г., имеет в целом овальную форму площадью около 4.5 га. Рельеф выровненный, с небольшим уклоном с запада на восток. Почва – дерново-слабоподзолистая глееватая. Исследования восстановления растительности проведены летом 2019 г.



Рис. 1а. Местоположение Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника на Русской равнине.

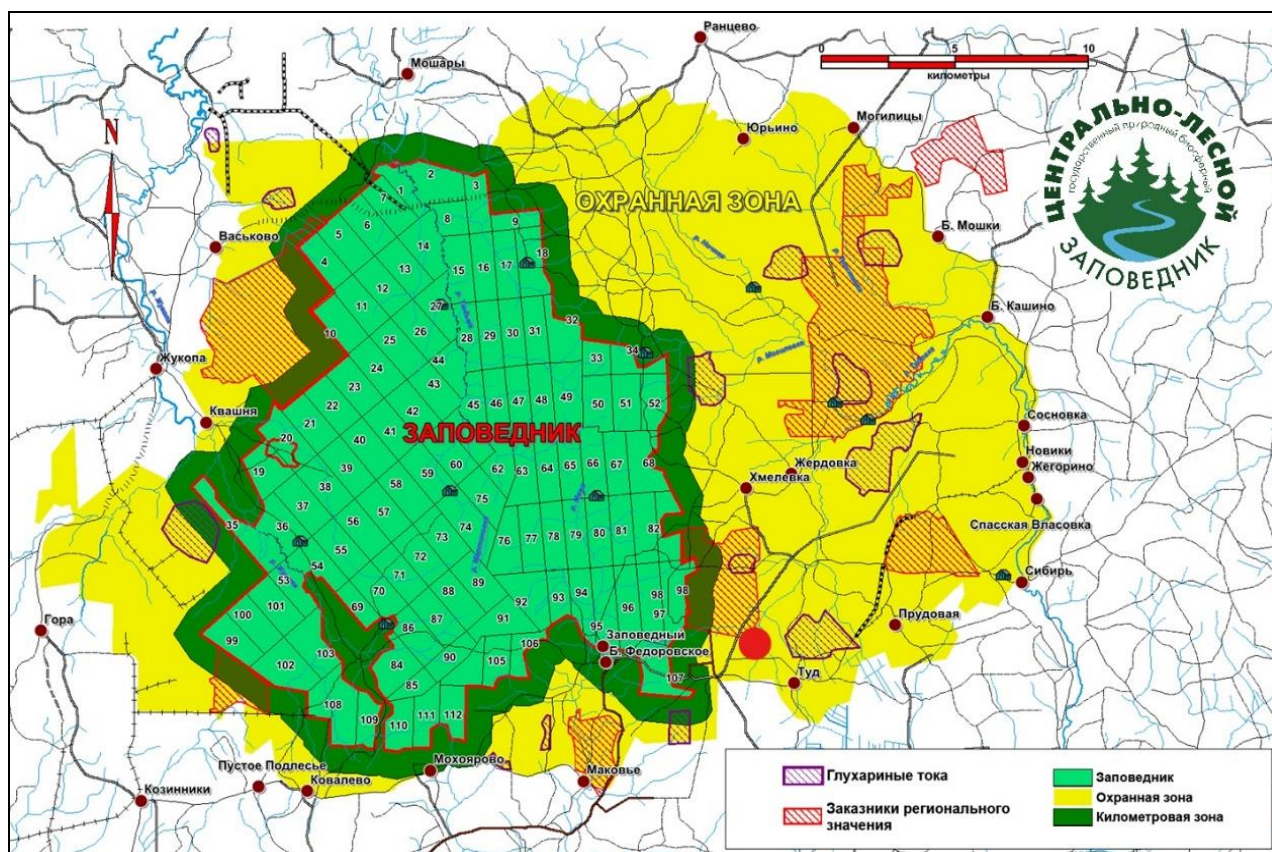


Рис. 16. Функциональное зонирование территории заповедника, красной точкой обозначено положение исследуемой вырубки (Официальный сайт ..., 2005).

Для изучения растительности и продукционных процессов на исследуемом участке вырубki было заложено 6 трансект (рис. 2). Первая трансекта была заложена в направлении с юга на север, все последующие трансекты закладывались от исходной точки (мачта с метеостанцией) под углом 30° , за исключением одной, направленной на юг. Длина трансект определялась расстоянием от исходной точки до границы леса и продолжалась еще на 50 метров в лес (фото 2). Полные геоботанические описания проводились вдоль трансект на площади 10×10 метров по стандартной методике с указанием покрытия видов по шкале Браун-Бланке. Полные геоботанические описания выполнялись дважды – в июне и в начале августа. В обработку включено 48 геоботанических описаний для вырубki и 20 для лесных сообществ.

Через каждые 10 метров закладывались учётные площадки размером 50×50 см для учета высоты растений и фитомассы (68 площадок). Для каждой площадки составлен полный список видов сосудистых растений, для каждого растения производилось не менее 10 измерений высоты в пределах площадки (если количество растений было меньше десяти, то измерялись все произрастающие на площадке экземпляры). Измерения выполнены в трёхкратной повторности – во второй половине июня (15-26 июля), в начале августа (1-4 августа) и в конце (28-31 августа).

Запас надземной фитомассы определялся методом укусов на учётных площадках (фото 3). Травянистые растения и кустарнички срезались на уровне границы зеленой и бурой частей мхов. Лишайниково-моховая дернина вырезалась ножом. В камеральных условиях укусы были разобраны по видам, при невозможности определения срезанного материала – по жизненным формам (деревья, кустарники отдельно по фракциям: стволы, ветви и листья)

и кормовым группам: злаки, осоковые, разнотравье, кустарнички (по видам), лишайники, мхи. Мортмасса также взвешивалась. Материал высушивался до воздушно-сухого состояния и взвешивался на электронных весах с точностью до 0.1 г. По плану работ лаборатории биогеоценологии ИПЭЭ РАН была выполнена съёмка вырубki с квадрокоптера, в результате которой получен снимок исследуемой территории с разрешением 2 см/пикс. и географической привязкой. В дальнейшем этот снимок использовался для дешифрирования сообществ и составления картосхем исследуемой территории.



Фото 1. Общий вид вырубki и площадка метеонаблюдений (здесь и далее фото Т.Ю. Ивлевой).

Классификация производных растительных поствырубочных сообществ вырубki проведена по доминантам травяно-кустарничкового яруса и по доминантам подростa древесно-кустарниковых пород. В названии выделов растительности отражён как состав травяного яруса, так и начинающий формироваться древесный покров. Первоначально была составлена картосхема для одного сектора вырубki по материалам полевых геоботанических описаний и визуального дешифрирования снимка вырубki в программном пакете ArcGIS. Для составления картосхемы на всю территорию вырубki был использован инструмент обучаемой классификации в ArcMap: выбирались эталонные участки, для которых точно установлен тип сообщества, и на основе этих эталонов производилось автоматическое дешифрирование сообществ вырубki с последующей генерализацией вручную. На основе созданной картосхемы растительности выполнены картосхемы распределения общей фитомассы, отдельных видов – доминантов растительного покрова и экотопических условий. Обработка данных по фитомассе и приростам растений проведена в программе Microsoft ЭКОСИСТЕМЫ: ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА, 2019, том 3, № 4

Office Excel. Таксономическая принадлежность, жизненные формы растений указаны по данным сайта «Открытый онлайн атлас-определитель ...» (2007). Экологическая ординация сообществ и оценка экотопов проводилась по шкалам Л.Г. Раменского (1956) по двум параметрам: богатство почв по условиям питания растений и увлажнение.

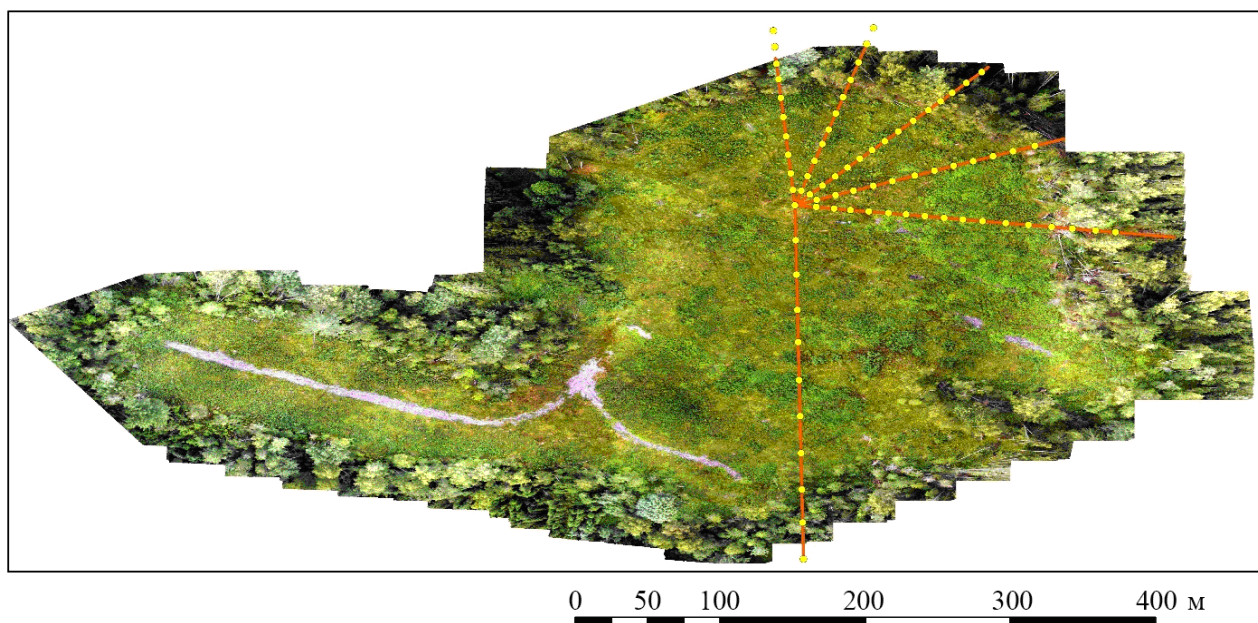


Рис. 2. Положение трансект и учетных площадок на исследуемой вырубке.

Результаты и их обсуждение

Структура растительных сообществ. Пространственная структура растительности на вырубке характеризуется внутренней мозаичностью, которая обусловлена разницей в микрорельефе, влажности почв, составе исходного лесного ценоза, расстоянии от кромки леса.

Наиболее типичные сообщества окружающего леса имеют сомкнутость крон не более 0.6. В главном древесном ярусе доминирует ель европейская (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) в сочетании с берёзой повислой (*Betula pendula* Roth). В подлеске доминируют рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). Разреженный наземный покров формируют преимущественно кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea* L.) и ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.). Проективное покрытие составляет, как правило, не более 60%.

В результате классификации сообществ по доминантам травяно-кустарничкового яруса на вырубке выделено 7 групп типов производных сообществ и по доминантам древесно-кустарничкового яруса – три группы сообществ (табл. 1). Всего выявлено 12 типов сообществ с характерной для каждого из них комбинацией доминантов травяно-кустарничкового яруса и подроста.

Распространение выделенных сообществ на вырубке показано на составленной картосхеме в соответствии с легендой, разработанной на основе классификации (рис. 3). Цветом отражены доминанты травяно-кустарничкового яруса, штриховкой – доминанты древесно-кустарничковых пород в возобновлении.

На основе карты рассчитаны площади, занимаемые на вырубке каждым типом сообществ (табл. 2). Ниже приводится описание всех производных сообществ восстанавливающейся вырубки.



Фото 2. Исходный березово-еловый лес.

А – группа сообществ с подростом осины и березы.

1а. Разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы расположены преимущественно ближе к кромке леса, но встречаются и в центральных частях вырубki. При этом занимают в большей степени западную, более возвышенную половину вырубki. Их площадь – 15919.5 м², что составляет 32% от всей площади, это наиболее распространенные сообщества на исследуемой территории (рис. 3, табл. 2).

Средняя сомкнутость подроста составляет 35%, местами достигает 60% и более. Основная порода – осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), высота которой варьирует от 1 до 1.5 м вблизи от кромки леса. Осина образует плотный подрост, в котором другие виды встречаются, как правило, единично или занимают не более 5% площади. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 88%. В нём доминируют иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), зверобой пятнистый

(*Hypericum maculatum* Crantz), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) и звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.). Средняя высота яруса – 50-60 см, иван-чай достигает высоты 110 см. Средняя видовая насыщенность – 33 вида. Мохово-лишайниковый покров в этих сообществах отсутствует.



Фото 3. Площадка учета фитомассы.

2а. Разнотравно-ситниковые с подростом осины и березы сообщества распространены небольшими фрагментами по всей территории вырубki, главным образом, в более увлажненных местообитаниях. Занимают 3419 м² (6.8% площади вырубki).

Средняя сомкнутость подроста составляет 35%, местами достигает 80% (фото 4). Средняя высота – от 1 до 1.5 м. В этих сообществах больше участие берёзы повислой (*Betula pendula* Roth), в большинстве описаний встречается и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 80%, высота яруса – 60-70 см (до 120 см за счёт иван-чая). Здесь доминирует ситник развесистый (*Juncus effusus* L.), встречается много зверобоя пятнистого (*Hypericum maculatum* Crantz), звездчатки ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.), бодяка разнолистного (*Cirsium heterophyllum* (L.) Willd.), осоки заячьей (*Carex leporina* L. Hill), ожики волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd.). Средняя видовая насыщенность – 35 видов. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

3а. Кипрейно-ситниковые с подростом осины и березы сообщества распространены в западной части вырубki с большим количеством порубочных остатков. Занимают 2195 м², что составляет 4.4% площади.

В этих сообществах формируется наименее сомкнутый подрост осины и берёзы – до 30%. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 90%, высота яруса – 40-50 см, иван-чай достигает 120 см. Доминируют ситник развесистый (*Juncus effusus* L.) и иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), велико участие зверобоя пятнистого (*Hypericum maculatum* Crantz), ожики волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), земляники лесной (*Fragaria vesca* L.). Средняя видовая насыщенность – 32 вида. В некоторых описаниях отмечен мохово-лишайниковый ярус, занимающий около 6% площади.

Таблица 1. Производные растительные сообщества ранней стадии зарастания вырубки.

Индекс по легенде к картам	Типы производных растительных сообществ вырубки
	По доминантам наземного покрова
1	Разнотравные и разнотравно-кипрейные: <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop., <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Stellaria holostea</i> L.
2	Разнотравно-ситниковые: <i>Juncus effusus</i> L., <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, <i>Stellaria holostea</i> L., <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill, <i>Carex leporina</i> L. Hill, <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
3	Кипрейно-ситниковые: <i>Juncus effusus</i> L., <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.), <i>Stellaria holostea</i> L., <i>Carex leporina</i> L. Hill, <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
4	Щучково-ситниковые: <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv., <i>Juncus effusus</i> L., <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, <i>Carex leporina</i> L., <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
5	Разнотравно-щучковые: <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv., <i>Melampyrum nemorosum</i> L., <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Stellaria holostea</i> L.
6	Щучково-вейниковые: <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv., <i>Stellaria holostea</i> L., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch., <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
7	Ситниково-вейниковые: <i>Juncus effusus</i> L., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop., <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
	По доминантам подроста древесно-кустарниковых пород
а	С подростом осины и берёзы: <i>Populus tremula</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth
б	С широколиственными породами в подросте: <i>Acer platanoides</i> L., <i>Corylus avellana</i> L.
в	Малиновые с рябиной и крушиной: <i>Rubus idaeus</i> L., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Frangula alnus</i> Mill.

4а. Щучково-ситниковые с подростом осины и берёзы сообщества представлены в наименьшей степени среди группы сообществ с подростом осины и берёзы, они занимают лишь 263 м² (0.5% площади) – два небольших фрагмента в северной и южной частях вырубки.

Средняя сомкнутость подроста составляет 25%, местами достигает 50%. Высота в среднем 1-1.5 м. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 92%, его высота 40-50 см. Доминируют щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.) и ситник развесистый (*Juncus effusus* L.), часто встречаются вейник тростниковый

(*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill), осока заячья (*Carex leporina* L.). Средняя видовая насыщенность – 33 вида. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

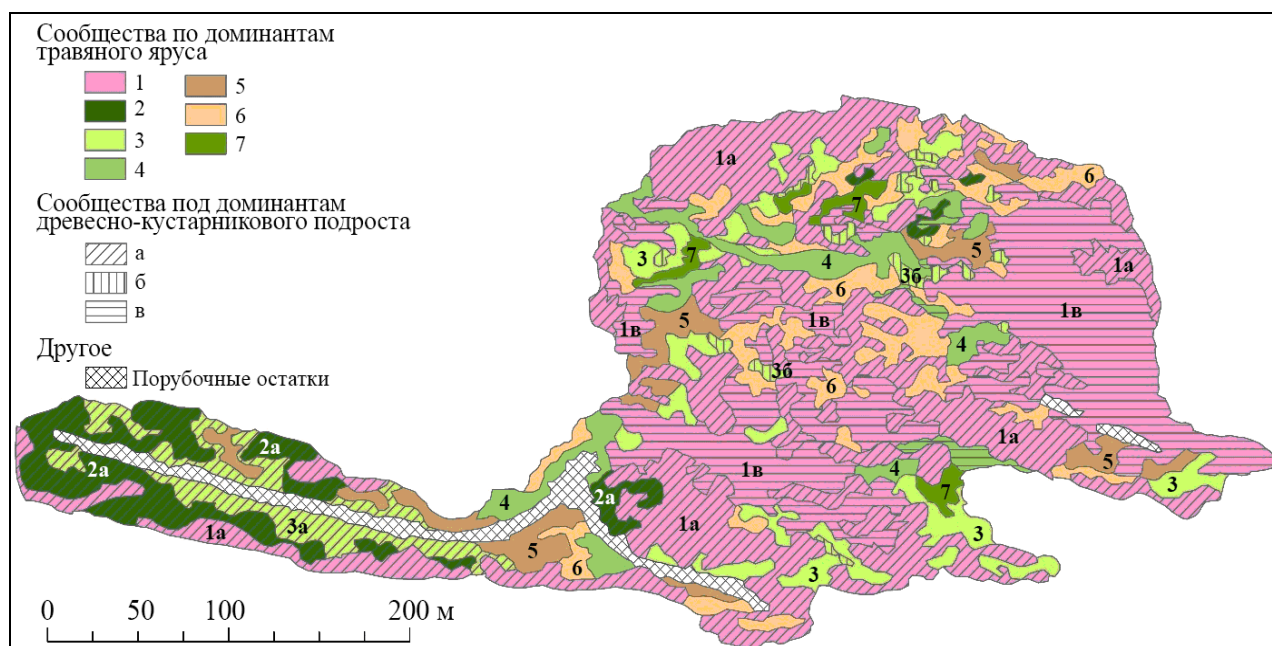


Рис. 3. Картограмма производных сообществ ранней стадии поствырубной сукцессии. Условные обозначения. Типы сообществ по доминантам травяного покрова: 1 – разнотравные и разнотравно-кипрейные, 2 – разнотравно-ситниковые, 3 – кипрейно-ситниковые, 4 – щучково-ситниковые, 5 – разнотравно-щучковые, 6 – щучково-вейниковые, 7 – ситниково-вейниковые; типы сообществ по доминантам древесно-кустарничкового подроста: а – с подростом осины и березы, б – с подростом широколиственных пород, в – с подростом малины и крушины.

Б – Группа сообществ с широколиственными породами в подросте.

3б. Кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте сообщества распространены небольшими фрагментами среди кипрейно-ситниковых сообществ, лишенных подроста, и занимают всего 662 м² или 1.3% площади.

Для этих сообществ характерна низкая сомкнутость подроста – около 10%. Доминируют клён остролистный (*Acer platanoides* L.) и лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), высота которых достигает 1.5-2 м (фото 5). Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 78%, средняя высота 40-50 см, иван-чай может достигать 140 см. Как и в других кипрейно-ситниковых сообществах, доминируют ситник развесистый (*Juncus effusus* L.) и иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), часто встречаются зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz), земляники лесная (*Fragaria vesca* L.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.). Средняя видовая насыщенность – 36 вида. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

В – Группа сообществ с подростом малины обыкновенной, рябины и крушины.

1в. Разнотравные и разнотравно-кипрейные малиновые с рябиной и крушиной сообщества распространены на более пониженных и увлажненных участках вырубке, чем разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы – у восточной границы леса и местами в центральных частях вырубке. Эти сообщества достаточно широко распространены – их площадь на вырубке составляет 11838 м² или 23.7%.

Сомкнутость подроста в среднем составляет 50%, ближе к лесу достигает 80%, его высота – 1-1.5 м. В подросте доминируют рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.) и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), высота которой, как правило, не превышает 75 см. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 73%, его средняя высота – 50-60 см. Доминируют иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz), также много звездчатки ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.). Средняя видовая насыщенность – 30 вида. Мохово-лишайниковый ярус отмечен только в одном описании, его проективное покрытие не превышало 5%.

Таблица 2. Площади типов поствырубочных сообществ.

Индекс по легенде к картам	Производные растительные сообщества вырубки	Площадь, м ²	Доля площади на вырубке, %
1а	Разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы	15919.5	31.9
2а	Разнотравно-ситниковые с подростом осины и березы	3419.5	6.8
3а	Кипрейно-ситниковые с подростом осины и березы	2195.3	4.3
4а	Щучково-ситниковые с подростом осины и березы	263.3	0.5
3б	Кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте	662.6	1.3
1в	Разнотравные и разнотравно-кипрейные малиновые с рябиной, крушиной, ивой	11838.8	23.7
4в	Щучково-ситниковые малиновые с рябиной, крушиной, ивой	395.2	0.7
3	Кипрейно-ситниковые	3262.9	6.5
4	Щучково-ситниковые	2511.2	5.1
5	Разнотравно-щучковые	2484.2	4.9
6	Щучково-вейниковые	4278.3	8.5
7	Ситниково-вейниковые	649.5	1.3
	Порубочные остатки	2062.2	4.1
	Всего:	49943.2	100.0

4в. Щучково-ситниковые малиновые с рябиной и крушиной сообщества занимают совсем небольшую площадь – 395 м² (0.8%) в юго-восточной части вырубки на участке с небольшим количеством порубочных остатков.

В подросте доминируют рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.) и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). Сомкнутость древесно-кустарничкового яруса не превышает 30% и формируется в большей степени за счет малины. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.) и ситник развесистый (*Juncus effusus* L.), часто встречаются иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), бодяк разнолиственный (*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill), осока заячья (*Carex leporina* L.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.).



Фото 4. Подрост березы на зарастающей вырубке.

Травяные сообщества без сформированного древесно-кустарникового подроста представлены следующими типами.

3. Кипрейно-ситниковые сообщества занимают 3262 м² или 6.5% от площади вырубки. Как правило, они расположены ближе к кромке леса, чем другие травяные сообщества, и развиваются в более затененных местообитаниях.

В травяно-кустарничковом ярусе, сомкнутость которого более 90%, доминируют ситник развесистый (*Juncus effusus* L.) и иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), часто встречаются зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.). Высота травостоя в среднем составляет 50-60 см. Видовая насыщенность – в среднем 25 видов сосудистых растений. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

4. Щучково-ситниковые сообщества. По снимку хорошо заметна приуроченность этих сообществ к участкам с уплотненной почвой, по которым проходила лесозаготовительная техника. Они занимают 2511 м² (5% площади).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 95%, а высота – 40-50 см. Доминанты – щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.) и ситник развесистый (*Juncus effusus* L.). Помимо них достаточно обильны звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.), зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.). Средняя видовая насыщенность – 27 видов. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует. В этих сообществах встречается подрост, но он

имеет сомкнутость не более 10% и высоту менее 1 м. В основном он представлен крушиной ольховидной (*Frangula alnus* Mill.) и малиной обыкновенной (*Rubus idaeus* L.).



Фото 5. Подрост лещины *Corylus avellana* L.

5. Разнотравно-щучковые сообщества занимают наиболее нарушенные и уплотненные участки, распространены вблизи мест складирования порубочных остатков. Занимаемая ими площадь составляет 2484 м² (4.9%).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 90%, высота – 30-40 см. Доминирует щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.), содоминанты – марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.). Густота подроста здесь около 15% достигается за счёт малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.), высота которой не превышает 1 м. Средняя видовая насыщенность –

32 вида. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

6. Щучково-вейниковые сообщества широко распространены во внутренних частях вырубki, занимая более возвышенные участки, менее нарушенные лесозаготовительной техникой. Это самые широко распространенные травяные сообщества вырубki, они занимают 4278 м² или 8.6% площади.

Густота подростa около 15%, также за счёт малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 95%, высота – 40-50 см. Доминируют вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth) и щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.), обильно встречаются также звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd). Средняя видовая насыщенность – 27 видов. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

7. Ситниково-вейниковые сообщества представлены небольшими фрагментарными участками во внутренних частях вырубki, в более пониженных и увлажненных элементах микрорельефа. Занимают 649 м² площади (1.3%). Густота подростa не более 10% формируется отдельными экземплярами рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), ивы пепельной (*Salix cinerea* L.). Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 88%, высота – 40-50 см. Доминируют ситник развесистый (*Juncus effusus* L.) и вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), обильны также зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.) и щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.). Средняя видовая насыщенность – 30 видов. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

Как видно из описания, биоразнообразие поствырубочных сообществ достаточно высоко – в пределах выявленных сообществ видовая насыщенность колеблется от 27 до 36 видов сосудистых растений на 100 м², что превышает разнообразие лесных сообществ. По данным разных авторов, максимальной видовой насыщенности сообщества вырубok достигают на второй год после рубки (Уланова, 2012; Леонова, 2000). Разнообразие экотопов, образующееся в процессе нарушения исходного растительного покрова и разработки вырубok лесозаготовительной техникой, позволяет прижиться большому числу видов, не характерных для исходных лесных сообществ (фото 6).

Дифференциация видов на доминанты и соподчиненные виды еще не завершена, однако на исследуемой вырубке уже можно выделить характерные виды, играющие значимую роль и встречающиеся почти на всей территории вырубki. Это такие виды, как ситник развесистый (*Juncus effusus* L.), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.) и другие. В подросте доминируют осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), берёза повислая (*Betula pendula* Roth), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) и крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.). Эти виды встречаются в большинстве сообществ с высоким (III-V) классом постоянства (табл. 3).

Мозаичный наземный покров вырубki связан с разнообразием условий экотопов и непосредственно влияет на возобновление древесно-кустарниковых пород. Как было сказано выше, наибольшие площади занимают разнотравные и разнотравно-кипрейные сообщества с подростом и без подростa, которые в целом занимают 56% общей площади вырубki. Ближе к кромке леса в них формируется наиболее сомкнутый и высокий подрост, что свидетельствует о наиболее благоприятных условиях для возобновления березы и осины. Большие площади занимают сообщества с доминированием ситника: щучково-ситниковые, разнотравно-ситниковые, кипрейно-ситниковые. Вместе они занимают 25% площади и приурочены преимущественно к внутренним частям вырубki. Разнотравно-щучковые и

щучково-вейниковые сообщества занимают 5% и 9% площади соответственно и сформированы на месте самых нарушенных и уплотнённых участков с наиболее затрудненным возобновлением подроста.



Фото 6. Сивец луговой в разнотравном сообществе вырубki.

В составе и характере подроста также прослеживается мозаичность. Наибольшей высоты и сомкнутости он достигает около кромки леса, где благоприятны микроклиматические условия и близко расположены источники семян. Наибольшие площади на изучаемой вырубке занимают сообщества с подростом осины и берёзы (44%), четверть занимают малиновые сообщества с рябиной и крушиной (25%). Подрост широколиственных пород встречается фрагментарно и занимает лишь 1.3% площади. Таким образом, распределение и развитие древесно-кустарникового подроста в большой степени обусловлено условиями роста для всходов в различных типах наземного покрова (табл. 4).

Таблица 3. Классы постоянства наиболее распространенных видов растений исследуемой вырубке в некоторых типах сообществ.

Сообщества Виды растений	1а*	2а	3а	1в	4	Всего по вырубке
Древесно-кустарниковый ярус						
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	IV**	V	V	V	V	V
<i>Betula pendula</i> Roth	IV	IV	V	V	V	V
<i>Populus tremula</i> L.	V	V	V	IV	III	IV
<i>Rubus idaeus</i> L.	IV	IV	II	V	V	IV
<i>Corylus avellana</i> L.	V	IV	IV	III	II	IV
<i>Frangula alnus</i> Mill.	III	III	IV	II	V	III
Травяно-кустарничковый ярус						
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	V	V	V	V	V	IV
<i>Juncus effusus</i> L.	V	V	V	V	V	IV
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	V	IV	V	V	V	IV
<i>Stellaria holostea</i> L.	V	V	V	V	IV	V
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	V	V	V	III	V	IV
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	III	V	V	V	V	V
<i>Fragaria vesca</i> L.	V	V	V	IV	IV	V
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	V	V	V	IV	IV	IV
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	V	IV	IV	IV	IV	IV
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	III	IV	IV	V	IV	IV
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	III	IV	III	IV	V	IV
<i>Solidago virgaurea</i> L.	IV	III	II	V	III	IV
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	III	III	V	III	III	IV
<i>Carex leporina</i> L.		V	V	IV	III	III
<i>Ranunculus acris</i> L.	V	IV	IV	III	IV	III
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	III	III	IV	IV	IV	III
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	IV	IV	IV	III	III	III
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	IV	III	II	IV	III	III
<i>Epilobium montanum</i> L.	III	IV	V	II	III	III
<i>Campanula patula</i> L.	II	IV	IV	III	III	III
<i>Prunella vulgaris</i> L.	V	III	II	II	II	III
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	III	III	II	IV	II	III
<i>Carex vesicaria</i> L.	II	V	III	II	III	III
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	V	III	II	I	II	III
<i>Oxalis acetosella</i> L.	IV	III	II	IV		III
<i>Angelica sylvestris</i> L.	IV	III	III	II		III
<i>Circaea alpina</i> L.		IV		V	III	III
<i>Geranium pratense</i> L.	V	III	I	I		II
<i>Viola palustris</i> L.	II	II	II	III	IV	II

Продолжение таблицы 3.

Сообщества	1а*	2а	3а	1в	4	Всего по вырубке
Виды растений						
Травяно-кустарничковый ярус						
<i>Ajuga reptans</i> L.	IV	II		II		I
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	IV	I		I		I
<i>Vicia sepium</i> L.	IV	II				I

Примечания к таблице 3. *Индексы сообществ даны в таблице 2. **Классы постоянства: I – вид участвует в 0-20% описаний, II – в 21-40%, III – в 41-60%, IV – в 61-80%, V – в 81-100%.

Таблица 4. Сомкнутость подроста в разных типах сообществ (%).

Сообщества	1*	2	3	4	5	6	7
Виды растений							
Рябина обыкновенная	10.3	1.5	1.6	1.7	1.0	1.8	2.0
Осина	18.3	21.1	6.9	5.4	5.0	2.6	10.5
Береза повислая	1.8	4.1	1.3	1.9	–	1.0	3.0
Клен остролистный	2.1	1.6	1.0	1.0	–	–	–
Крушина ольховидная	10.6	2.6	5.8	2.7	–	1.3	1.0
Малина обыкновенная	11.6	4.3	4.5	6.1	10.0	13.0	16.0
Лещина обыкновенная	3.6	4.8	1.0	1.0	1.0	1.5	2.0
Ива пепельная	18.3	1.0	2.0	1.0	–	7.0	1.0
Калина обыкновенная	1.0	1.0	–	1.0	–	–	–
Ель европейская	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	–
Волчегодник обыкновенный	–	–	1.0	–	1.0	1.0	–
Черемуха обыкновенная	–	1.0	1.0	–	–	–	1.0

Примечание к таблице 4. *Типы сообществ: 1 – разнотравные и разнотравно-кипрейные, 2 – разнотравно-ситниковые, 3 – кипрейно-ситниковые, 4 – щучково-ситниковые, 5 – разнотравно-щучковые, 6 – щучково-вейниковые, 7 – ситниково-вейниковые.

Данные таблицы подтверждают, что в разнотравных и разнотравно-кипрейных сообществах формируется наиболее сомкнутый и разнообразный подрост (до 80%), в котором преобладают осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.) и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). В разнотравно-ситниковых сообществах сомкнутость подроста несколько меньше, абсолютный доминант – осина обыкновенная (*Populus tremula* L.). В кипрейно-ситниковых сообществах сомкнутость подроста не превышает 20%, в нём также преобладает осина обыкновенная (*Populus tremula* L.). Примерно такая же сомкнутость подроста отмечена в щучково-ситниковых сообществах, здесь по-прежнему много осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), но доминирует малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). В разнотравно-щучковых сообществах сомкнутость подроста не превышает 15% и достигается за счёт малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.). Возобновление древесных пород идет очень слабо. Аналогичная картина наблюдается в щучково-вейниковых и ситниково-вейниковых сообществах (в них чуть больше участие осины).

Из приведенных результатов очевидно, что условия возобновления древесно-кустарниковых пород находятся в тесной связи с составом напочвенного покрова, и что напочвенный покров является хорошим индикатором экотопических условий (Мелехов, 1980).

Экотопическая структура вырубки. Для того чтобы выявить дифференциацию экотопических условий на территории вырубки, был выполнен анализ экотопов на основе экологических шкал Л.Г. Раменского (1956). Использование экологических амплитуд видов растений, составляющих сообщество, дает возможность провести ординацию растительных сообществ в экологическом пространстве. Были использованы шкала увлажнения и шкала богатства почв, отражающая богатство почв питательными элементами для растений. Для некоторых групп сообществ были построены экологические ареалы (рис. 4, 5).

Наиболее широкую экологическую амплитуду относительно увлажнения имеют разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы (1а) и кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте (3б) сообщества. При этом только кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте сообщества приспособлены к наиболее сухим экотопам, соответствующим увлажнению сухих и свежих лугов и лесов.

Основная часть экологических ареалов всех рассматриваемых сообществ лежит в ступенях влажнолугового увлажнения, что характерно для южной тайги. Такие сообщества, как разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы, разнотравные и разнотравно-кипрейные малиновые с рябиной и крушиной, щучково-ситниковые с подростом осины и берёзы могут формироваться также в условиях сыролугового увлажнения. Относительно богатства почв все сообщества соответствуют небогатым (мезотрофным) почвам со слабокислой реакцией. При этом кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте (3б) и разнотравно-ситниковые с подростом осины и березы (2а) индицируют более трофные местообитания.

Сообщества без подроста соответствуют экотопам с влажнолуговым и сыролуговым увлажнением. В наиболее влажных местообитаниях формируются ситниково-вейниковые сообщества (они занимают небольшие понижения в северной и юго-восточной части вырубки). В более сухих биотопах формируются разнотравно-щучковые сообщества, они не встречаются в биотопах с сыролуговым увлажнением. Наиболее широкую экологическую амплитуду имеют щучково-вейниковые сообщества, так как их формирование в большей степени обусловлено высокой нарушенностью и уплотненностью почвенного покрова. Относительно богатства почв все травяные сообщества находятся примерно в одних условиях, в пределах ступеней небогатых мезотрофных слабокислых почв.

Расположение экотопов, различающихся по среднему баллу увлажнения и богатства почв представлено на картосхемах (рис. 6, 7), которые были использованы в дальнейшем для выявления условий продуцирования органического вещества на вырубке.

Функциональная структура сообществ вырубки. Результатом функциональной активности фитоценоза является первичная биологическая продуктивность, проявляющаяся в накоплении фитомассы. Для того чтобы охарактеризовать продукционные процессы, необходимы сведения о массе растений, их высоте, скорости накопления фитомассы, выражающейся в приросте растений, опадении и отпаде. Важно учитывать распределение этих параметров на территории вырубки в выделах сообществ, что дает возможность охарактеризовать функциональную структуру растительного покрова вырубки. Для исследования динамики фитомассы и продуктивности фитоценозов на вырубке использовались два подхода: метод укосов с последующим разбором фитомассы на заложенных учётных площадках и трёхкратные измерения прироста высоты растений на тех же площадках.

Анализ данных об изменениях высоты растений позволил выделить группу видов, встречающихся на большей части заложённых площадок и дающих общий прирост за сезон. Значения их среднего прироста в пределах каждой трансекты и в среднем по вырубке представлены в таблице 5.

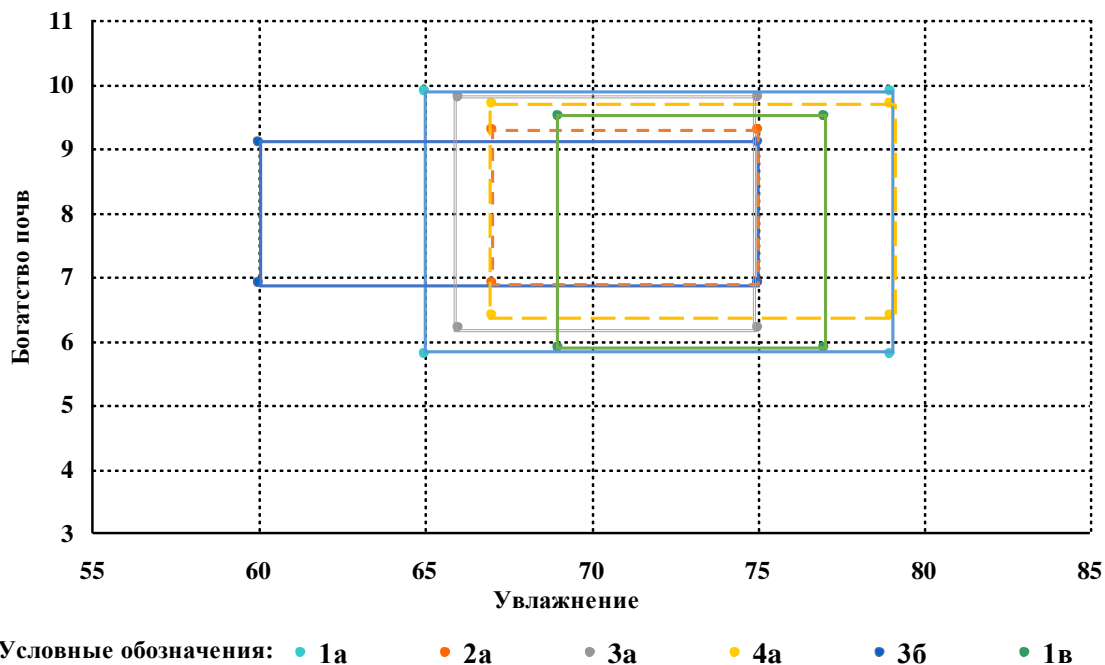


Рис. 4. Экологические ареалы поствырубочных сообществ с подростом. Условные обозначения: 1а-3б – индексы сообществ в соответствии с легендой таблицы 2.

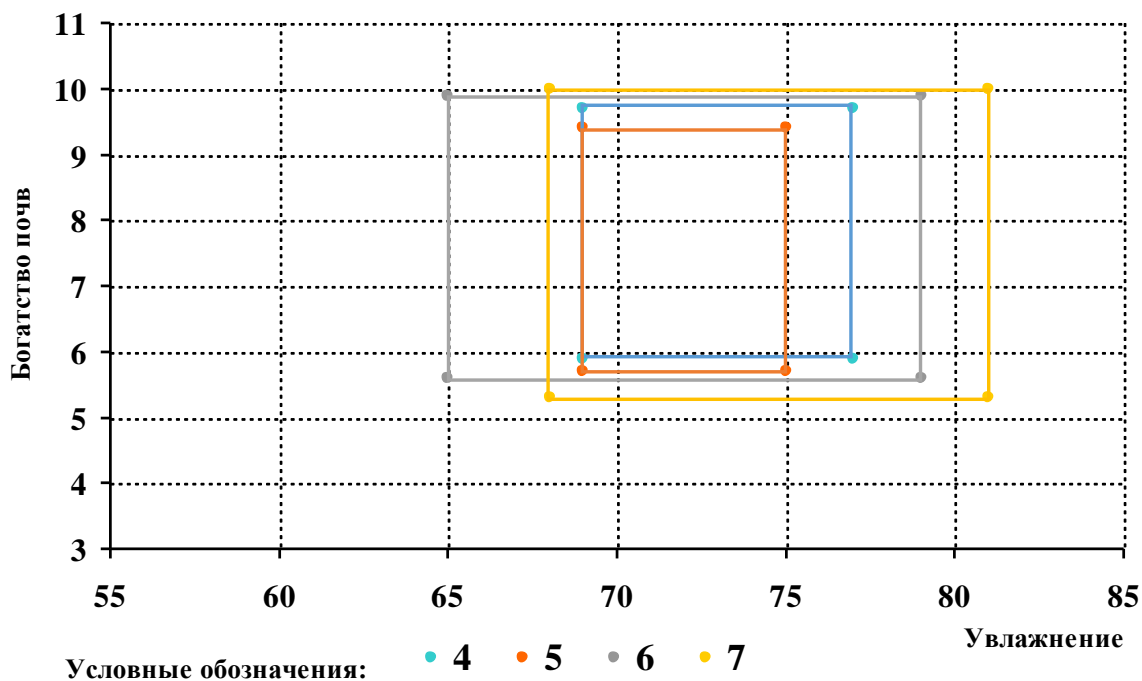


Рис. 5. Экологические ареалы травяных поствырубочных сообществ. Условные обозначения: 4-7 – индексы сообществ в соответствии с легендой таблицы 2.

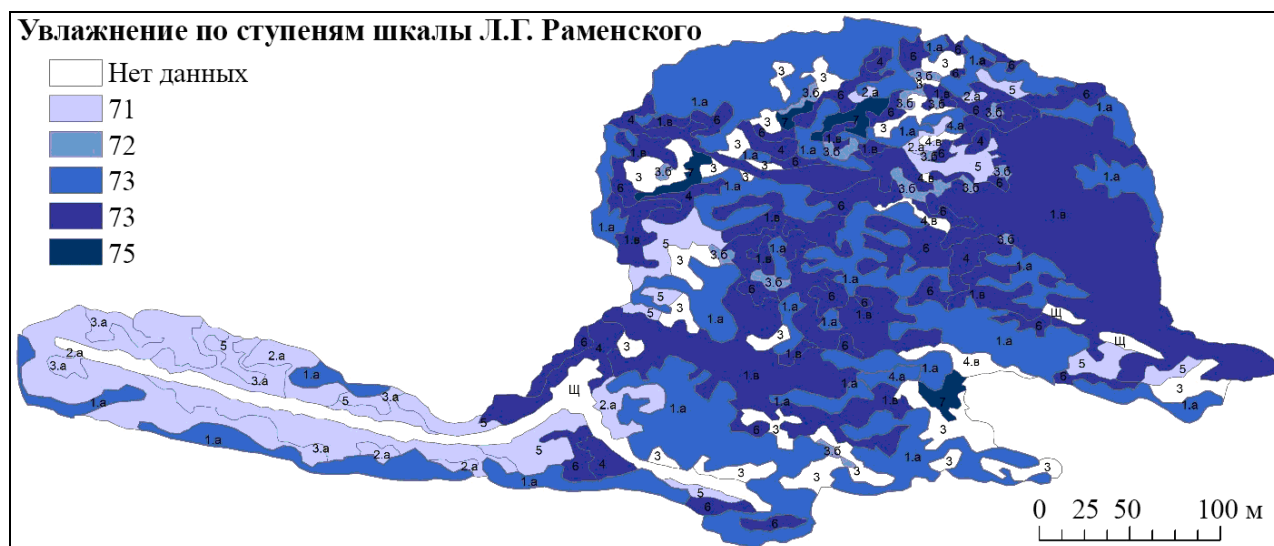


Рис. 6. Увлажнение в экотопах вырубки по ступеням шкалы Л.Г. Раменского (1956). Условные обозначения: индексы сообществ на картосхеме в соответствии с легендой таблицы 2.

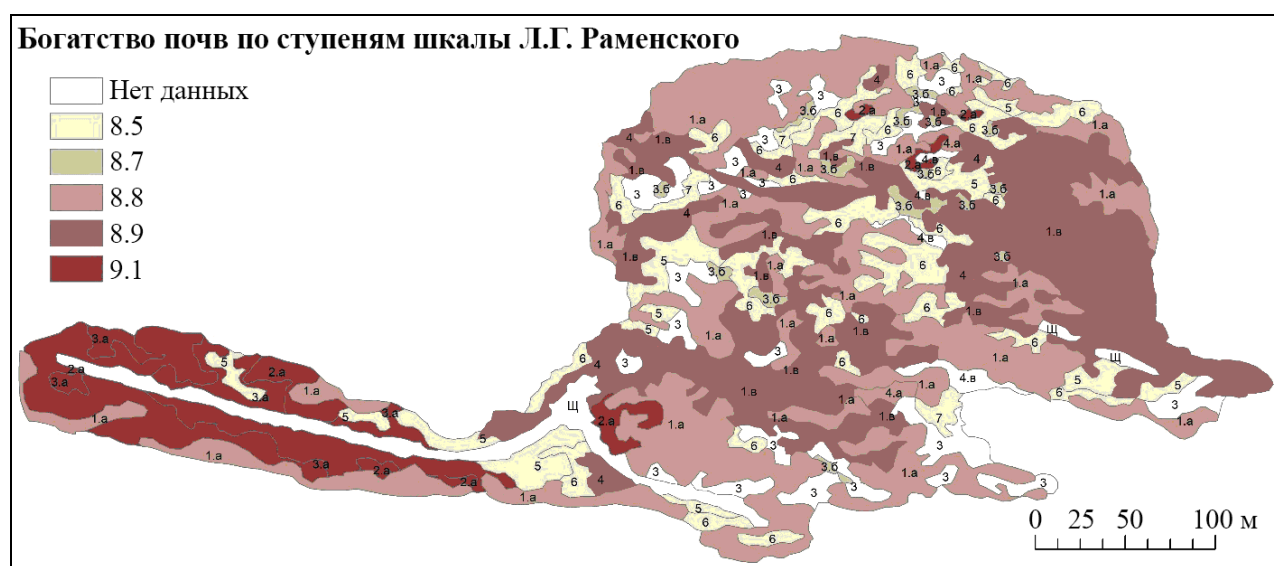


Рис. 7. Богатство почв в экотопах вырубки по ступеням шкалы Л.Г. Раменского (1956). Условные обозначения: индексы сообществ на картосхеме в соответствии с легендой таблицы 2.

Значимый прирост в высоту дают две группы растений: подрост деревьев и некоторые виды трав. При этом наибольший прирост наблюдается у видов-доминантов поствырубочных сообществ – это вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth) и иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.). Наибольшее значение для депонирования углерода будет иметь прирост древесных пород, таких как береза повислая (*Betula pendula* Roth), осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), т.к. продуцируемая ими фитомасса будет удерживать поглощенный углерод в течение продолжительного времени, а не одного сезона, как у трав. Важно отметить, что некоторые растения дают очень сильный

разброс значений прироста по вырубке (крушина ольховидная, вейник тростниковый), что связано с изменением экотопических условий и находит свое отражение в пространственной неоднородности накопления фитомассы.

Таблица 5. Приросты ключевых видов растений по трансектам за период с начала июня по конец августа (см).

Трансекты Виды растений	T1	T2	T3	T4	T5	T6	Средний прирост по вырубке	Стандартное отклонение
Деревья и кустарники								
Береза повислая	13.6	10.5	5.1	9.2	18.8	15.1	11.1	4.8
Крушина ольховидная	2.0	24.6	4.1	11.3	24.9	–	17.9	11.2
Малина обыкновенная	3.4	10.5	-5.2	8.2	8.4	5.3	6.3	5.6
Осина обыкновенная	9.7	7.1	5.0	20.8	–	1.5	8.3	7.5
Рябина обыкновенная	0.5	8.0	-5.0	12.0	1.9	7.5	2.7	6.1
Травы								
Вейник тростниковый	7.2	–	8.6	23.5	21.3	3.6	11.1	9.5
Зверобой пятнистый	11.4	13.1	8.4	0.02	7.4	8.5	8.3	4.5
Иван-чай узколистный	33.5	23.6	11.7	7.3	2.7	29.6	13.1	12.6
Мятлик однолетний	3.1	2.5	6.5	5.0	10.2	–	7.6	3.5
Ожика волосистая	-1.2	2.4	-0.01	3.4	3.2	0.2	2.2	1.9

Фитомасса, срезанная на учётных площадках, разбиралась по видам и на фракции: травы, деревья и кустарники (на листья, ветки, стволы), опад и отпад. Диаграммы, отражающие изменение веса фракций фитомассы по трансектам, позволяют выделить закономерности в изменении фитомассы в зависимости от близости к лесу (рис. 8). При приближении к кромке леса в целом увеличивается доля в фитомассе деревьев и кустарников. В лесных сообществах вес трав резко уменьшается и появляется значительное количество отпада (неразложившихся кусочков веток, коры).

Вклад отдельных видов в фитомассу находится во взаимосвязи с их обилием и высотой. Так, для малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) значимый ($\alpha=0.001$) коэффициент корреляции между высотой особи и фитомассой составляет 0.91 (рис. 9). Соответственно, можно сделать вывод о нарастании фитомассы при увеличении высоты особей древесно-кустарниковых и травянистых растений в сообществах вырубки. Такое увеличение фитомассы растений при нарастании высоты хорошо заметно у многих видов при движении от центральной части вырубки к границе леса, как, например, у малины (рис. 10), аналогичные данные получены и для других видов: иван-чая узколистного, вейника тростниковидного, березы повислой и других.

Среди видов-доминантов травяных поствырубочных сообществ наблюдаются разнообразные реакции по приростам в различных частях вырубки: ситник развесистый (*Juncus effusus* L.) во всех описаниях имеет примерно одинаковую высоту, но встречается преимущественно в центральных частях вырубки, в большом количестве – не ближе 50 м от границы леса; щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.) также имеет примерно одинаковую высоту, но заметно уменьшает свое присутствие ближе к лесу. Зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz) не является доминантом каких-либо сообществ, но стабильно встречается на всем пространстве вырубки, сохраняя примерно одинаковую высоту.

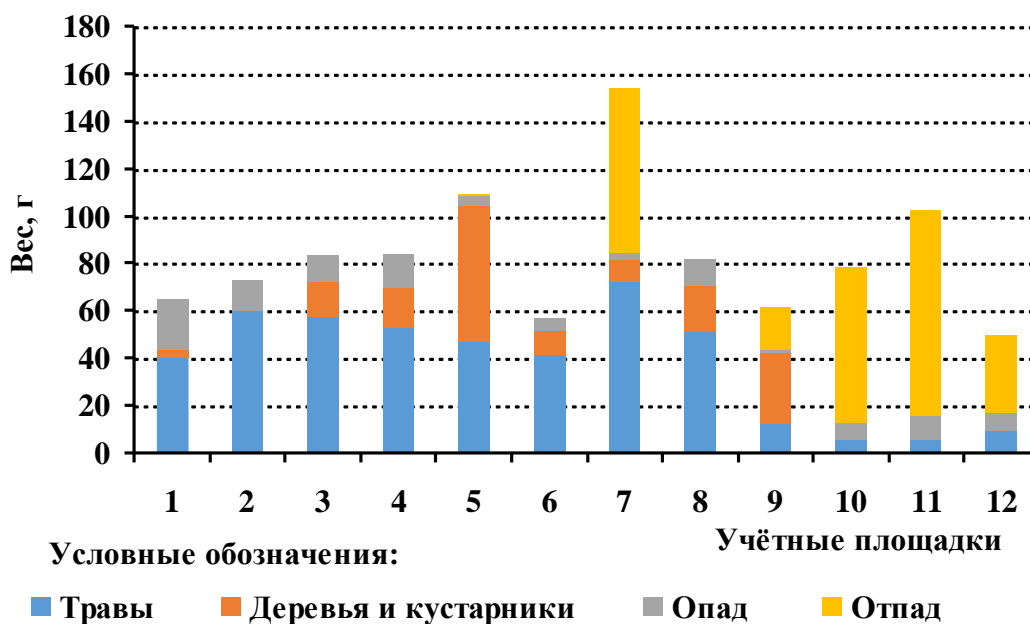


Рис. 8. Фракции фитомассы на учётных площадках трансекты 1. Условные обозначения: площадки 1-9 – вырубка, 10-12 – лес.

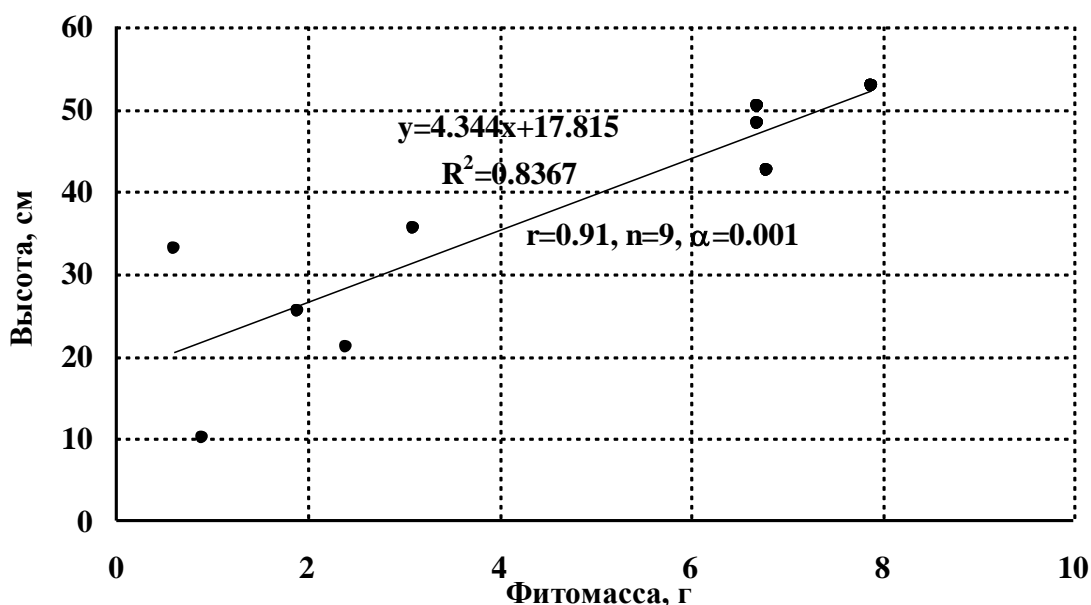


Рис. 9. Зависимость высоты и фитомассы малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) с её линией тренда и формулой.

Кроме того, хорошо заметно, что при движении от центра вырубке к кромке леса уменьшается проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса и увеличивается сомкнутость подроста (рис. 11). Это также отражается на вкладе групп видов в общую фитомассу и неоднородность ее распределения по территории вырубке.

Высота растений и скорость накопления фитомассы зависят не только от удаленности от кромки леса, но и от принадлежности к разным типам сообществ. Согласно полученным данным, которые отражают высоту и прирост ключевых видов в различных типах

выделенных сообществ за сезон, берёза повислая (*Betula pendula* Roth) имеет наибольшую высоту в разнотравно-кипрейных сообществах с подростом осины и берёзы, а также в малиновых с рябиной и крушиной. Вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth) имеет большую высоту и прирост в разнотравно-кипрейных и кипрейно-ситниковых сообществах с подростом осины и березы, а также в щучково-вейниковых.

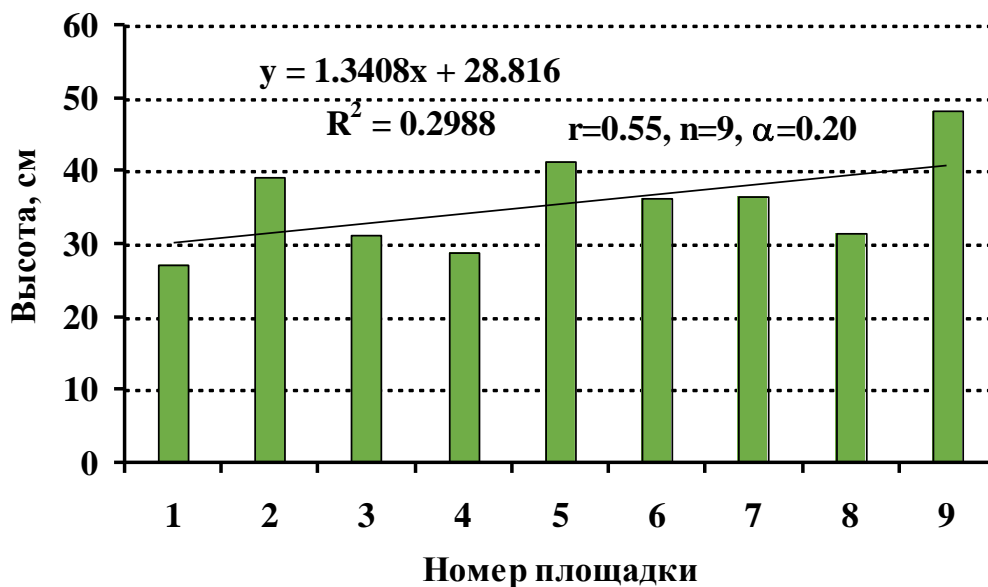


Рис. 10. Изменение высоты малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) от центра вырубki (1) к границе леса (9) с его линией тренда (пунктир) и формулой.

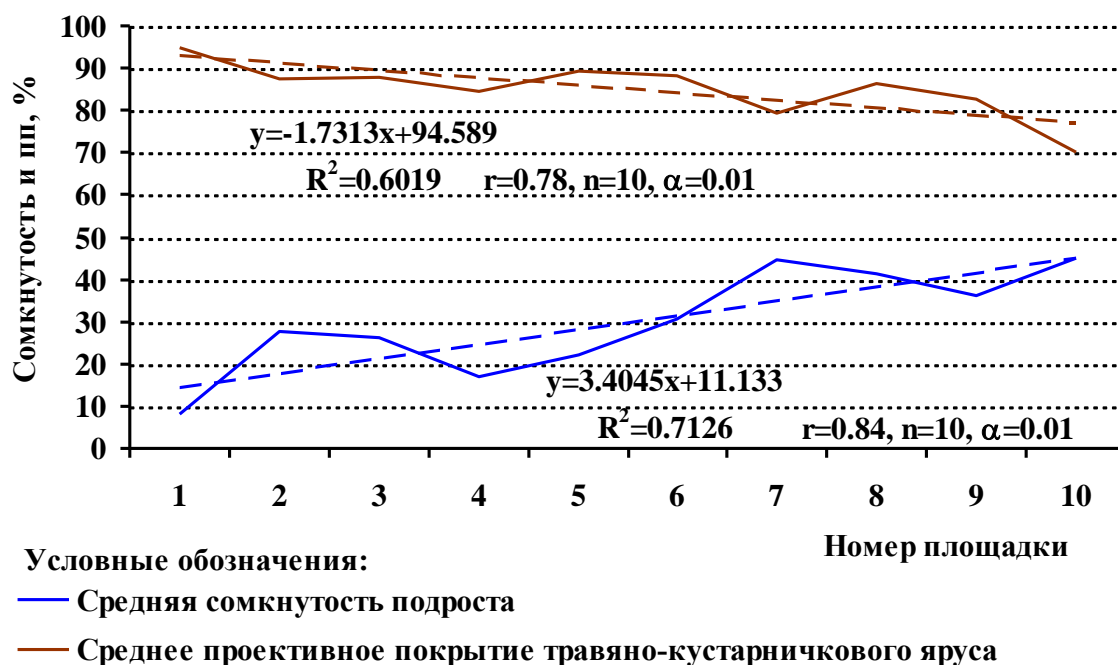


Рис. 11. Изменения сомкнутости подростa (нижняя синяя линия) и проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса (верхняя оранжевая линия) при движении от центра вырубki (1) к границе леса (10) с их линиями тренда и формулами.

Зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz) дает максимальные приросты в разнотравно-кипрейных и разнотравно-ситниковых сообществах с подростом осины и березы, а также в кипрейно-ситниковых с широколиственными породами в подросте и в разнотравно-ситниковых сообществах с подростом осины и березы. Иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) достигает наибольшей высоты в разнотравных и разнотравно-кипрейных с подростом осины и березы и малиновых с рябиной и крушиной сообществах, в них же он имеет и наибольший прирост. В целом данные измерений на учетных площадках подтверждают предположение о том, что наибольшую высоту и прирост растения имеют в тех сообществах, где являются доминантами, т.е. где формируются наилучшие условия для их произрастания.

Полученные сведения о высоте, приростах и фитомассе отдельных видов растений вырубki позволяют сделать выводы об их вкладе в создание органического вещества и депонирование углерода. Могут быть построены корреляционные зависимости, что позволит определять фитомассу, если известны высота и проективное покрытие некоторых видов-индикаторов в разных типах сообществ, без дополнительных измерений.

По данным, полученным при разборе фитомассы, была установлена средняя фитомасса (г/м^2) для всех выделенных сообществ (табл. 6). Наибольшую фитомассу имеют разнотравные и разнотравно-кипрейные сообщества с подростом осины и березы (616 г/м^2) за счёт вклада фитомассы особой подростка осины и берёзы. Среди сообществ со сформированным подростом наименьшую фитомассу (377 г/м^2) имеют щучково-ситниковые малиновые с рябиной, крушиной и ивой сообщества, т.к. в них щучка дернистая создает неблагоприятные условия для возобновления древесных пород. Среди травяных сообществ без подростка по фитомассе заметно выделяются кипрейно-ситниковые сообщества, что достигается за счет участия иван-чая узколистого (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.). Наименьшая фитомасса среди травяных сообществ наблюдается в ситниково-вейниковых, всего 260 г/м^2 .

Таблица 6. Средняя фитомасса в сообществах вырубki.

Индекс по легенде к картам	Производные растительные сообщества вырубki	Средняя фитомасса, г/м^2
1а	Разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы	616
2а	Разнотравно-ситниковые с подростом осины и березы	438
3а	Кипрейно-ситниковые с подростом осины и березы	445
4а	Щучково-ситниковые с подростом осины и берёзы	386
3б	Кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте	445
1в	Разнотравные и разнотравно-кипрейные малиновые с рябиной, крушиной, ивой	442
4в	Щучково-ситниковые малиновые с рябиной, крушиной, ивой	377
3	Кипрейно-ситниковые	335
4	Щучково-ситниковые	261
5	Разнотравно-щучковые	285
6	Щучково-вейниковые	285
7	Ситниково-вейниковые	260

Интегральным выражением функциональной структуры изучаемой вырубki служит составленная картосхема распределения фитомассы (рис. 12), на которой отражены средние значения фитомассы в разных типах сообществ, в соответствии с картосхемой производных сообществ ранней стадии поствырубочной сукцессии (рис. 3). Согласно полученной картосхеме, наибольшую фитомассу имеют сообщества, расположенные ближе к кромке леса в более увлажнённых экотопах. Наименьшие значения отмечены в сообществах, лишенных подроста, преимущественно в центральных частях исследуемой территории, в более сухих и нарушенных местообитаниях. Разброс значений фитомассы в пределах сообществ вырубki достаточно большой – от 200 до 500 г/м².

Сравнение распределения фитомассы с картосхемами экотопических условий в системе экологической ординации (рис. 6, 7) показывает, что оптимальные условия накопления фитомассы характеризуются средней степенью увлажнения – 73-я ступень (влажнолуговое) и средним богатством почв – 8.8 (небогатые со слабокислой реакцией почвенного раствора). Предложенный подход изучения распределения фитомассы можно использовать и для выявления изменения фитомассы на примере отдельных видов в различных ценозах и также сравнить эти значения с экотопическими условиями. Так, на картосхеме распределения фитомассы одного вида в сообществах вырубki – ожика волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd; рис. 13) – можно проследить зависимость ее продуцирования фитомассы от экотопических условий. Максимальной фитомассы ожика волосистая достигает в наиболее увлажненных экотопах (ступень 74; рис. 6), что не совпадает с общим распределением фитомассы сообществ, поскольку экологические амплитуды каждого вида индивидуальны.

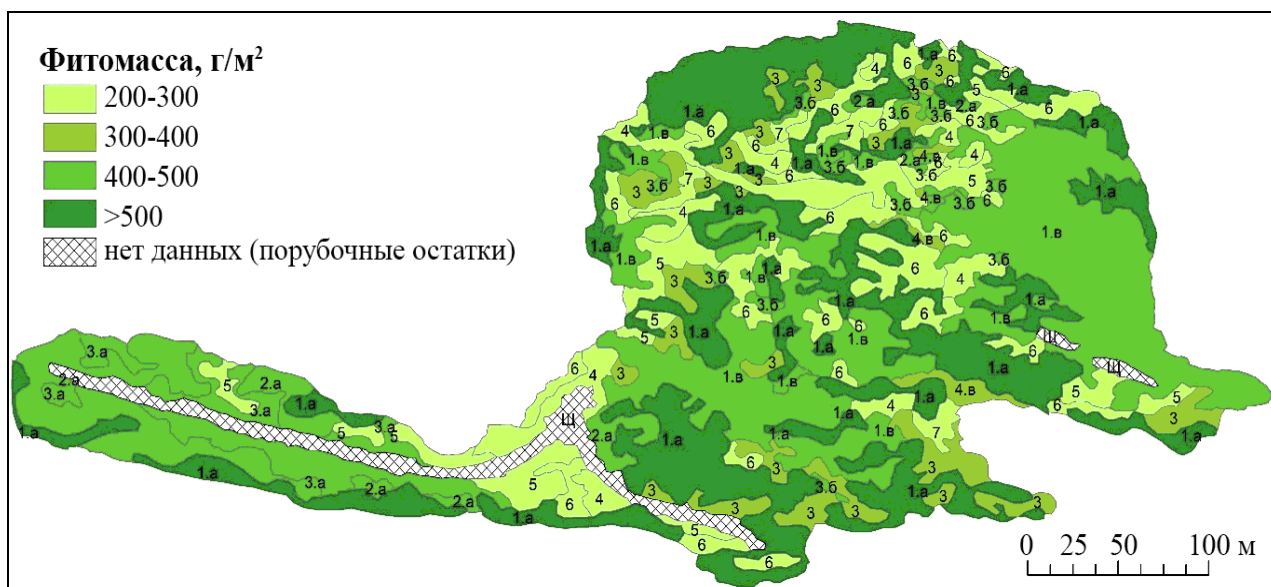


Рис. 12. Распределение фитомассы на вырубке; индексы сообществ даны в соответствии с таблицей 2.

Полученные данные позволили рассчитать запасы фитомассы по площадям, занимаемым разными типами сообществ, и суммарный запас фитомассы на исследуемой вырубке (табл. 7). С учетом занимаемой площади наибольший вклад в фитомассу дают разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы (45%) и разнотравные и разнотравно-кипрейные малиновые с рябиной, крушиной, ивой (24%) сообщества. Общий запас фитомассы на вырубке составил 219 ц сухого вещества.

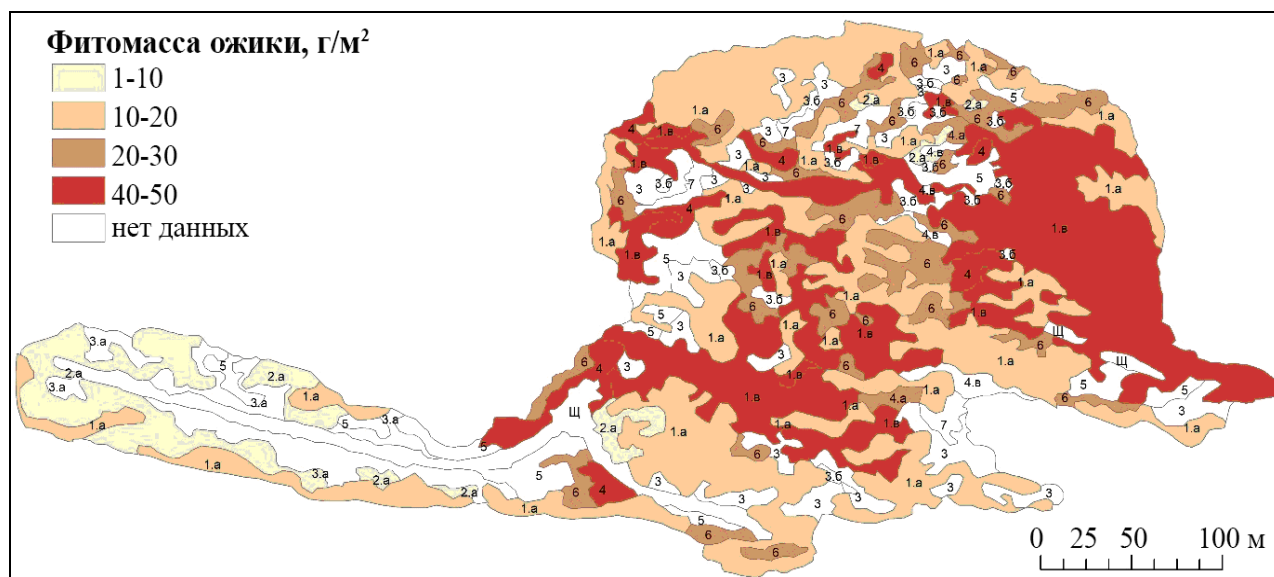


Рис. 13. Распределение фитомассы ожики волосистой (*Luzula pilosa*) по сообществам вырубки; индексы сообществ даны в соответствии с таблицей 2.

Таблица 7. Запасы фитомассы в сообществах вырубки (ц).

Индекс по легенде к картам	Производные растительные сообщества вырубки	Запасы фитомассы, ц	Доля в общей фитомассе, %
1а	Разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы	98.06	44.8
2а	Разнотравно-ситниковые с подростом осины и березы	14.97	6.8
3а	Кипрейно-ситниковые с подростом осины и березы	9.76	4.5
4а	Щучково-ситниковые с подростом осины и березы	1.01	0.5
3б	Кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте	2.94	1.3
1в	Разнотравные и разнотравно-кипрейные малиновые с рябиной, крушиной, ивой	52.32	23.9
4в	Щучково-ситниковые малиновые с рябиной, крушиной, ивой	1.49	0.7
3	Кипрейно-ситниковые	10.93	5.0
4	Щучково-ситниковые	6.55	3.0
5	Разнотравно-щучковые	7.08	3.2
6	Щучково-вейниковые	12.19	5.6
7	Ситниково-вейниковые	1.68	0.8
Всего:		219.04	100.0

Выводы

В ходе проведенного исследования пространственно-функциональной неоднородности растительности вырубки были сделаны следующие выводы.

1. Сочетание гидротермических характеристик, характера рельефа и подстилающих пород способствуют формированию переувлажненных почв и развитию процессов заболачивания как во всем заповеднике, так и на исследуемом участке. В растительном покрове преобладают переувлажнённые еловые леса, которые при рубке заменяются мелколиственными лесами из березы бородавчатой, осины обыкновенной, ольхи серой.

2. Характер лесовозобновления на вырубке зависит не только от зонального положения вырубки, но и от ряда других факторов: микрорельефа, режима увлажнения, состава и возраста исходного древостоя, структуры нижних ярусов вырубленного леса, степени сохранности подроста, которые обуславливают внутреннюю мозаичность вырубки.

3. Исследования видового состава сообществ показали увеличение видового богатства на первой стадии зарастания (видовая насыщенность более 30 видов на 100 м²), при этом формируется группа характерных видов с высокими классами постоянства, играющих активную роль в сложении растительного покрова.

4. Анализ пространственной структуры растительности вырубки выявил 7 типов производных сообществ по доминантам травяно-кустарничкового яруса и три типа формирующегося подроста. Наибольшую площадь (более 60%) занимают разнотравные и разнотравно-кипрейные с подростом осины и березы сообщества, и ситниковые сообщества без подроста.

5. Приросты и сомкнутость древесно-кустарничкового подроста зависят от лесорастительных условий на конкретной территории, а именно от расстояния до кромки леса и распространения того или иного наземного покрова. Наиболее благоприятные условия для возобновления подроста формируются в разнотравно-кипрейных сообществах вблизи лесного массива.

6. Анализ экотопических условий вырубки с помощью экологических шкал Л.Г. Раменского показал, что для исследуемой территории характерно увлажнение от свежелугового до сыролугового и небогатые мезотрофные слабокислые почвы. Дифференциация условий отражена в распределении сообществ: щучковые приурочены к наиболее уплотненным и нарушенным участкам вырубки, кипрейно-ситниковые с широколиственными породами в подросте сообщества формируются в наиболее сухих экотопах; в наиболее влажных – щучково-ситниковые и ситниково-вейниковые сообщества.

7. Результатом функционирования фитоценоза является первичная биологическая продуктивность, проявляющаяся в накоплении фитомассы, величине высоты, прироста, опада и отпада. Наибольший вклад в формирование фитомассы и депонирование углерода вносят две группы растений: подрост деревьев (береза повислая и осина) и некоторые виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса (иван-чай-узколистный, вейник тростниковидный). Эти виды могут быть использованы как индикаторы определенного уровня накопления фитомассы.

8. Интегральным выражением функциональной структуры изучаемой территории является картосхема распределения суммарной фитомассы растительных сообществ. Наибольшую фитомассу имеют разнотравные и разнотравно-кипрейные сообщества с подростом осины и березы, наименьшую – наиболее нарушенные разнотравно-щучковые и щучково-вейниковые сообщества.

9. Полученные картосхемы распределения растительных сообществ, фитомассы, экологических режимов показывают пространственные связи процессов накопления фитомассы с экотопическими и ценогическими условиями.

Полученные данные в дальнейшем могут быть использованы для сопряженного анализа с данными пульсационных измерений по составляющим баланса углерода. Несмотря на то, что по данным наших исследований на вырубке активно идет процесс накопления фитомассы, по данным измерений методом турбулентных пульсаций (работы лаборатории биогеоценологии ИПЭЭ РАН) на этом этапе она все еще является источником CO₂ для атмосферы. Подробные сведения о структуре и ходе продукционных процессов в разных типах сообществ помогут более подробно изучить суть процессов депонирования углерода, и оценить вклад отдельных сообществ и видов в депонирование углерода. Проведенное исследование растительности является первым этапом в изучении этих связей. В будущем представляется возможным установить более точные корреляции между высотой, проективным покрытием и фитомассой отдельных видов растений в разных типах сообществ. Измерение показателей для ключевых видов-доминантов позволит дать оценку запасов фитомассы на территории и, соответственно, темпов депонирования/эмиссии углерода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989 / Ред. В.Д. Александрова, Т.К. Юрковская. Л: Наука. 64 с.
- Зоны и типы поясности растительности России. 1999. Карта. Масштаб 1:8000000 / Ред. Г.Н. Огуреева. М.: ЭКОР. 2 л.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н., Сухих В.И., Титов С.П., Уткин А.И., Голуб А.А., Замолотчиков Д.Г., Пряжников А.А. 1995. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. М.: Центр экологической политики. 156 с.
- Крышень А.М. 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М: Наука. 262 с.
- Кудеяров В.Н. 2017. Современное состояние углеродного баланса на территории России: методы исследования и естественные ограничения интенсификации стока углерода почвенным покровом // Биogeоценология в XXI веке: идеи и технологии. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Т. 24. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 115-132.
- Курбатова Ю.А., Ольчев А.В. 2017. Современные наземные методы исследования энерго- и массообмена в биогеоценозах // Биogeоценология в XXI веке: идеи и технологии. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Т. 24. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 115-132.
- Леонова Н.Б. 2000. Особенности изменения флористического разнообразия растительных сообществ на вырубках центральной части Европейской России // Микроочаговые процессы – индикаторы дестабилизированной среды. М.: РАСХН. С. 86-97.
- Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. 2011. Восстановление лесной растительности на вырубках в средней тайге Архангельской области по данным многолетних наблюдений // Материалы Московского городского отделения Русского географического общества. Биогеография. Вып. 16. М.: РАСХН. С. 21-29.
- Мамкин В.В. 2017. Энерго-массообмен с атмосферой на вырубке в подзоне южной тайги Европейской территории России // Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 71-81.
- Мелехов И.С. 1980. Лесоведение. М.: Лесная промышленность. 406 с.
- Молчанов А.Г., Курбатова Ю.А., Ольчев А.В. 2017. Влияние сплошной вырубки леса на эмиссию CO₂ с поверхности почвы // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 190-196.
- Открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран.

- 2007 [Электронный ресурс www.plantarium.ru (дата обращения 12.03.2019-11.05.2019)].
Официальный сайт Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. 2005 [Электронный ресурс <http://clgz.ru> (дата обращения 10.04.2019-11.05.2019)].
- Раменский Л.Г.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Уланова Н.Г.* 2012. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках ЦЛГПБЗ // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Великие Луки: Великолукская городская типография. С. 152-157.
- Уланова Н.Г.* 2007. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 198-215.
- Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник 2007 / Сост. Пузаченко Ю.Г. и др. М.: Деловой мир. 80 с.
- Amiro B.D.* 2001. Paired-tower measurements of carbon and energy fluxes following disturbance in the boreal forest // *Global Change Biology*. Vol. 7. P. 253-268.
- Kimball J.S., Ghornton P.E., White M.A.* 1997. Simulating forest productivity and surface atmosphere carbon exchange in the BOREAS study region // *Tree Physiology*. Vol. 17. P. 589-599.
- Williams C.A., Vanderhoof M.K., Khomik M., Ghimire B.* 2014. Post-clearcut dynamics of carbon, water and energy exchanges in midlatitude temperate, deciduous, broadleaf forest environment // *Global Change Biology*. Vol. 20 (3). P. 997-1007.