

*На правах рукописи*

**Кекишева Юлия Евгеньевна**

**Разнообразие сообществ еловых лесов  
западной части подзоны средней тайги  
Архангельской области**

**03.02.08 – «Экология»**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург – 2010

Работа выполнена в Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования Поморском государственном университете им. М. В. Ломоносова

Научный руководитель

доктор сельскохозяйственных наук,  
профессор **Наквасина Елена Николаевна**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук  
**Крышень Александр Михайлович**

кандидат биологических наук  
**Кучеров Илья Борисович**

Ведущая организация:

Учреждение Российской академии наук  
Институт экологических проблем Севера  
Уральского отделения РАН

Защита состоится 8 декабря 2010 г. в 11.00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Учреждении Российской академии наук Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел.: (812) 346-47-06, факс (812) 346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан « \_\_\_\_ »

2010 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

О. С. Юдина

## Введение

**Актуальность темы.** На Европейском Севере первостепенное значение имеет вопрос изучения и сохранения бореальных (таежных) хвойных лесов, которые играют принципиально важную роль в поддержании как регионального, так и глобального экологического равновесия (Колданов, 1992; Книзе, Романюк, 2005). Однако при этом они активно вовлечены в хозяйственную деятельность человека, что привело к уменьшению площади коренных хвойных лесов, а также к изменению характерного для них флористического состава.

Исследование разнообразия сообществ таежных лесов с целью его дальнейшего сохранения должно проводиться как на региональном, так и на локальном уровнях, что позволит прогнозировать ситуацию дальнейшего развития наиболее распространенных и значимых типов сообществ. Выгодным полигоном для исследований является Плесецкий район, расположенный в западной части Архангельской области. Район характеризуется преобладанием среднетаежных еловых лесов (из *Picea abies* s.l.), разнообразие которых обусловлено в том числе и геологической неоднородностью территории, где силикатные почвообразующие породы сочетаются с карбонатными.

**Цель работы** – изучить современное разнообразие еловых лесов подзоны средней тайги Архангельской области (на примере Плесецкого района).

Для достижения поставленной цели определены следующие **задачи**:

1. Изучить распространение еловых лесов в районе исследований, провести их систематизацию и классификацию.
2. Проанализировать состав и структуру ценофлоры сосудистых растений еловых лесов района исследований.
3. Сравнить видовое и синтаксономическое разнообразие еловых лесов на разных типах почвообразующих пород.

**Научная новизна.** Впервые проведено детальное эколого-ценотическое изучение господствующего типа растительности – еловых лесов – малоизученного региона в пределах западной части подзоны средней тайги Архангельской области. Выполнена эколого-фитоценотическая классификация еловых лесов. Составлен флористический список, уточнены местообитания некоторых видов, выявлены редкие и требующие охраны виды и сообщества. Установлены различия видового и синтаксономического состава, а также параметров структуры ценофлор еловых лесов, растущих на силикатных и на карбонатных почвообразующих породах.

**Практическая и теоретическая значимость.** Результаты исследования могут быть использованы при мониторинге видового и ценотического разнообразия хвойных лесов на Европейском Севере, для планирования путей восстановления еловых лесов, а также для уточнения списка редких и нуждающихся в охране видов и их встречаемости в Архангельской области. Теоретическая значимость заключается в уточнении набора синтаксонов еловых лесов подзоны средней тайги Архангельской области, списков ценофлор сосудистых растений данных сообществ, сведений об эколого-ценотической роли растений и их приуроченности к различным типам местообитаний.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации доложены и обсуждены на XI Перфильевских научных чтениях, посвященных 125-летию со дня рождения И. А. Перфильева (г. Архангельск, май 2007 г.), на III Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (г. Петрозаводск, сентябрь 2007 г.), на XVI Всероссийской молодежной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (г. Сыктывкар, апрель 2009 г.), а также на заседаниях кафедры ботаники и общей экологии Поморского государственного университета им. М. В. Ломоносова

**Публикации.** Результаты исследований опубликованы в 6 научных работах, в том числе в 2 статьях в журналах из списка ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Работа изложена на 133 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, выводов, заключения, списка литературы, который включает 255 наименований, в том числе 22 источника на иностранных языках. Текст сопровождается 15 таблицами, иллюстрирован 20 рисунками. Работа содержит 4 приложения.

## **Глава 1. Изученность таежных лесов Европейской России**

К настоящему времени основные типы лесных сообществ северной и средней тайги Европейской России описаны в ряде отечественных работ как по отдельным регионам (Самбук, 1927, 1930, 1932; Корчагин, 1929, 1940, 1956; Цинзерлинг, 1932; Юдин, 1954; Яковлев, Воронова, 1959; Сабуров, 1972; Леса Республики Коми, 1999), так и в масштабах Европейской России в целом (Растительный покров СССР, 1956; Рысин, 1975; Чертовской, 1978; Растительность европейской части..., 1980; Рысин, Савельева, 2002; Восточноевропейские леса, 2004; Мониторинг..., 2008).

Изученность отдельных регионов неравномерна. Лучше всего изучены леса Республики Коми, издавна привлекавшие внимание исследователей своим

разнообразием (Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Юдин, 1954; Леса Республики Коми, 1999). В наименьшей степени выявлено разнообразие лесов Архангельской области, где по многим регионам существуют лишь единичные работы (Самбук, 1927; Соколова, 1937; Леонтьев, 1937; Корчагин, 1956; Сабуров, 1972).

Назрела необходимость получения сведений о современной структуре еловых лесов Европейской России в связи с сокращением площади коренных лесов и сведения накопленных эколого-ценотических сведений в единую систему данных с равномерной степенью их детализации.

## Глава 2. Характеристика района исследований

Плесецкий район Архангельской области отличается высоким уровнем ландшафтного и ценотического разнообразия, что объясняется как географическим положением региона (рис. 1), так и особенностями его природы.



Рис. 1. Географическое местоположение Плесецкого района

Средняя температура января  $-13^{\circ}\text{C}$ , июля  $+17^{\circ}\text{C}$ , сумма средних суточных температур воздуха за период с температурой выше  $10^{\circ}\text{C}$  –  $1400^{\circ}\text{C}$ . Годовое количество осадков 597 мм. Продолжительную умеренно холодную зиму сменяет короткая весна с неустойчивыми температурами, затем относительно короткое умеренно теплое лето и длительная сырая осень.

Район относится к Онего-Двинской провинции подзолистых и болотно-подзолистых почв Обозерско-Каргопольского округа подзолистых контактно-глееватых

почв на двучленных отложениях с близким залеганием коренных карбонатных пород. Последние почти повсюду перекрыты четвертичными отложениями разнообразного происхождения (рис. 2).

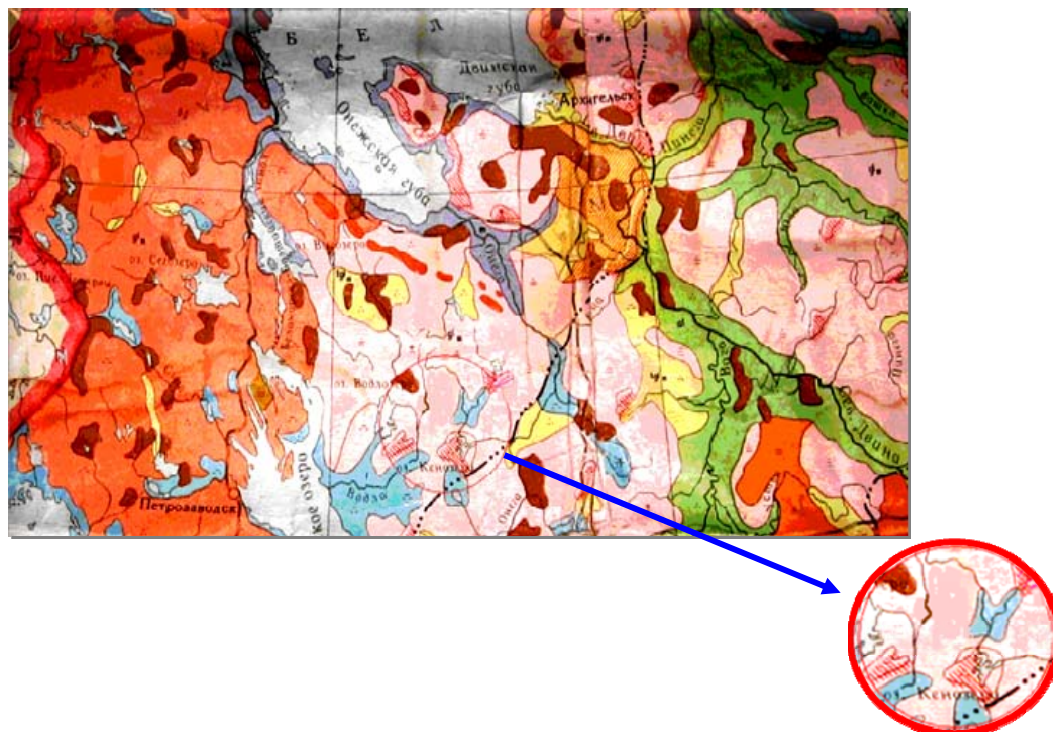


Рис.2. Карта повообразующих пород района исследований

	Скандинавская основная морена
	Смешанная морена магматических и осадочных пород
	Элюво-дельтовый карбонатных пород
	Флювиогляциальные отложения
	Органогенные отложения
	Аллювиальные отложения

Почвы, формирующиеся на выходах известняков, по сравнению с подзолистыми почвами на силикатных породах, характеризуются лучшей дренированностью, повышенной степенью насыщенности основаниями и пониженной гидролитической кислотностью. Они имеют маломощный профиль с хорошо диагностируемым гумусовым горизонтом зернистой структуры и интенсивно черным цветом. Почвы отличаются повышенным содержанием гумуса (до 10–13 %), богаты общим и легкогидролизуемым азотом, кальцием и магнием, имеют слабокислую, а в нижних горизонтах – слабощелочную реакцию среды (Афанасьев, 1964; Скляр, Шарова, 1970). Эти почвы не заболачиваются и имеют лучшие лесорастительные свойства по сравнению с не подстилаемыми известняками (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика основных типов почв района исследования (верхние минеральные горизонты в толще 5–20 см)

Показатели	Подзолистые почвы		Дерново-карбонатные почвы**
	на силикатах *	на известняках*	
Гумус по Тюрину, %	0.4–1.3	0.7–1.9	2.3–12.0
Азот по Кьельдалю, %	0.02–0.04	0.03–0.08	0.39–0.64
pH <sub>H2O</sub>	3.8–5.7	4.4–5.9	6.0–7.5
Гидролитическая кислотность, мг-экв. / 100 г	3.6–10.6	4.3–13.7	0.4–1.2
Сумма обменных оснований Ca <sup>2+</sup> + Mg <sup>2+</sup> , мг-экв. / 100 г	0.6–4.4	1.5–3.8	26.2–64.8

Примечание: \* – по: Г. А. Скляр, А. С. Шарова (1970); \*\* – по: Г. В. Афанасьев, А. Д. Кашанский (1964).

В Плесецком районе широко представлены зональные темнохвойно-таежные сообщества подзоны средней тайги. На еловые леса (из *Picea abies* s. l.) приходится 60 % площади, покрытой лесом. Средний возраст древостоев 80–100 л., полнота 0.6–0.8, бонитет II–Va (Лесной фонд..., 1999). Как и для подзоны в целом, характерно преобладание ельников зеленомошной группы ассоциаций. На пониженных местоположениях с торфяно-глеевыми и перегнойно-торфяными почвами широко распространены и заболоченные ельники сфагновые, а также болота различных типов. На аллювиях в поймах рек и ручьев произрастают травяные ельники и заливные луга.

Коренной лесной покров Плесецкого района нарушен рубками и пожарами. В современной структуре лесного фонда значительную роль играют формации мелколиственных видов деревьев – осины, березы, ольхи. Значительная часть еловых лесов развивается на месте бывших рубок в ходе восстановительных сукцессий.

### Глава 3. Методика исследований

Изучение сообществ еловых лесов проводилось в 2004–2009 гг. Выполнено 273 геоботанических описания в ельниках различных типов, произрастающих на разных типах почвообразующих пород: на силикатной валдайской морене и на известняках. Число описаний по типам леса пропорционально их представленности на территории лесничеств; предварительный выбор площадей для исследования осуществлялся по

данным последнего лесоустройства.

Описания пробных площадей (площадью 400 м<sup>2</sup>) проводились по стандартной методике (Раменский, 1938; Комплексные..., 1963; Понятовская, 1964; Оценка и сохранение..., 2000). Растительность описана по основным ярусам; из характеристик экотопа учтены гидрологический режим и данные морфологического описания почвенных разрезов (Наквасина, Шаврина, 2001; Наквасина и др., 2007). Для совокупности описаний растительности проведена ее эколого-фитоценотическая (доминантная) классификация (Сукачев, 1931). Использована система рангов 3 уровней: группа ассоциаций (группа типов леса) → ассоциация → субассоциация (в качестве дополнительного классификационного ранга – экологический вариант).

Для совокупности собранных описаний составлен сводный список ценофлоры сосудистых растений еловых лесов Плесецкого района. Он проанализирован по следующим показателям:

- число видов, родов, семейств;
- ранжированный семейственно-видовой спектр (Толмачев, 1974);
- соотношение зонально-координатных (широтных и долготных) географических элементов по В. М. Шмидту (2005) с уточнениями по E. Hultén, M. Fries (1986);
- соотношение жизненных форм сосудистых растений по системам К. Раункиера (Raunkiær, 1934) и И. Г. Серебрякова (1962) в модификации Т. Г. Полозовой (1981, 1983, 1986; Кучеров и др., 2000);
- соотношение экологических групп видов по отношению к влажности и богатству почвы на основе шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), по отношению к кислотности почвы – по шкалам Д. Н. Цыганова (1983);
- соотношение эколого-фитоценотических групп видов, произрастающих в еловых лесах, по шкалам Л. Б. Заугольной (Заугольнова, Морозова, 2006).

Аналогичные списки ценофлор выявлены и проанализированы отдельно также для ельников, произрастающих на силикатных и на карбонатных почвообразующих породах, а характеристики видового богатства – для каждого из синтаксонов.

Номенклатура сосудистых растений приводится по сводке С.К. Черепанова (1995), мохообразных – по М. С. Игнатову и О. М. Афоной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников – по O. Vitikainen et al. (1997). Для оценки природоохранного статуса растений использован сборник «Редкие виды растений... лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране» (2005).



## Глава 4. Разнообразие сообществ еловых лесов и его анализ

### 4.1. Ценотическое разнообразие ельников

Современное разнообразие еловых лесов района представлено 4 группами ассоциаций с 11 ассоциациями, 7 субассоциациями и 7 вариантами. В каждой группе ассоциаций выделено разное количество ассоциаций (от 1 до 5; табл. 2).

Группой ассоциаций, наиболее представленной по площади, занимаемой лесами подчиненных синтаксонов, является **Piceeta (P.) hylacomiosa**. На долю этой группы приходится 60 % всех ельников. Леса зеленомошной группы обычны на склонах и ровных участках водоразделов как в силикатных (моренная и флювиогляциальная равнина), так и в карбонатных (карстово-денудационная равнина) ландшафтах. Отмечены 2 широко распространенные ассоциации (*P. myrtillosum* и *P. oxalidosum*; Василевич, 2004б; Василевич, Бибикина, 2004) с большим числом субассоциаций (5) и вариантов (7), разнообразие которых обусловлено различиями почвообразующих пород и особенностями рельефа. Последний перераспределяет условия увлажнения и богатства почвы и тем самым влияет как на гигрофильную, так и на мезофильную растительность. Особый интерес представляют *P. myrtillosum* subass. *vaccinosum* var. *Juniperus communis* и subass. *rubetosum* var. *Convallaria majalis*, приуроченные к известнякам и обуславливающие синтаксономическое своеобразие региона.

Ельники группы **polytrichosa** встречаются сравнительно редко (7 %), исключительно на слабодренированных участках моренной равнины. Обе описанные ассоциации не являются коренными; их наличие обусловлено возрастом (< 100 л.) и сукцессионным статусом соответствующих участков леса.

На долю **P. sphagnosa** приходится 20 % от общего числа еловых лесов. Характерно большое разнообразие ассоциаций (5), что отражает многообразие экологических режимов при переувлажнении. Сфагновые ельники встречаются в бессточных западинах в основном на моренной и флювиогляциальной равнине, за исключением редкой ассоциации *P. caespitosi-caricoso-sphagnosum*, повсюду на Европейском Севере приуроченной к условиям жестководного питания (Юдин, 1954; Кучеров, 2010).

На группу **P. herbosa** приходится 13 % от общего числа описаний. Единственная ассоциация (*P. filipendulosum*) встречается в поймах рек во всех типах ландшафта. Из 2 субассоциаций subass. *tyricum* является широко распространенной (Василевич, 2004а), subass. *aconitosum* характерна для европейского Северо-Востока (Kucherov, 2008).

Для каждого из синтаксонов в тексте диссертации дана подробная фитоценотическая характеристика.

Таблица 2. Синтаксономия еловых лесов Плесецкого района

Группы ассоциаций	Ассоциации	Субассоциации	Варианты
<b>Piceeta hylocomiosa</b> (Ельники зеленомошные)	Piceetum myrtillosum (Ельник черничный)	typicum	–
		vaccinosum (Е. бруснично- черничный)	typicum Juniperus communis (Е. можжевельниково- брусничный)
		rubosum saxatilis (Е. мелкотравно- черничный)	typicum Convallaria majalis (Е. ландышево- черничный)
	P. oxalidosum (Е. кисличный)	typicum	typicum Atragene sibirica (Е. травяно-кисличный)
		dryopteridosum (Е. папоротниково- кисличный)	–
<b>P. polytrichosa</b> (Е. долгомошные)	P. polytrichosum (Е. долгомошный)	–	–
	P. myrtilloso- polytrichosum (Е. чернично- долгомошный)	–	–
<b>P. sphagnosa</b> (Е. сфагновые)	P. myrtilloso- sphagnosum (Е. чернично- сфагновый)	–	–
	P. ledoso-sphagnosum (Е. багульниково- сфагновый)	–	–
	P. menyanthoso- sphagnosum (Е. вахтово-сфагновый)	–	–
	P. equisetoso- sphagnosum (Е. хвощово- сфагновый)	–	–
	P. caespitosi-caricoso- sphagnosum (Е. дернистоосоково- сфагновый)	–	–
<b>P. herbosa</b> (Е. травяные)	P. filipendulosum (Е. таволговый)	typicum	–
		aconitosum (Е. аконитово- таволговый)	–

Наиболее высокие значения среднего числа видов сосудистых растений в описаниях свойственны группе ассоциаций **Piceeta herbosa** (70±1), 2-е и 3-е места делят **P. sphagnosa** (51±1) и **P. hylcomiosa** (50±2), наименее богаты видами описания **P. polytrichosa** (25±2). На уровне ассоциаций наиболее богаты видами сосудистых **P. myrtillosum subass. rubosum saxatilis var. typicum** и **var. Convallaria majalis**, а также обе субассоциации **P. filipendulosum**, т.е. сообщества, развитые на богатых почвах при отсутствии избыточного застойного увлажнения.

#### 4.2. Анализ ценофлоры сосудистых растений еловых лесов

В ценофлоре еловых лесов отмечено не менее 160 видов сосудистых растений (17 % от региональной аборигенной флоры; Шмидт, 2005) из 115 родов и 49 семейств. В 10 «ведущих» семействах ценофлоры сосредоточено 58 % всего видового богатства. Первая «тройка» в семейственно-видовом спектре типична для флор бореальной области (Толмачев, 1974) и для региональной аборигенной флоры (Шмидт, 2005). В спектре ведущих семейств ценофлоры еловых лесов по сравнению с региональной флорой возрастает роль *Ericaceae* и *Rubiaceae* и снижается роль *Caryophyllaceae* (табл. 3), что отражает как зональное положение сообществ, так и роль ели как почвообразователя.

Таблица 3. «Ведущие» семейства ценофлоры еловых лесов

Семейства	Число (%) видов / ранг во флоре		
	ельников Плесецкого р-на	аборигенной региона (Шмидт, 2005)	% от региональной флоры
<i>Poaceae</i> Barnhard	17 (11) / 1	90 (10) / 1	19
<i>Asteraceae</i> Dumort.	16 (10) / 2	87 (9) / 2	18
<i>Cyperaceae</i> Juss.	13 (8) / 3	85 (9) / 3	15
<i>Rosaceae</i> Juss.	12 (8) / 4	46 (5) / 5	26
<i>Ranunculaceae</i> Juss.	7 (4) / 5	43 (5) / 6	16
<i>Ericaceae</i> Juss.	7 (4) / 6	9 (1) / 19	78
<i>Orchidaceae</i> Juss.	6 (4) / 7	25 (3) / 10	24
<i>Scrophulariaceae</i> Juss.	5 (3) / 8	40 (4) / 7	13
<i>Rubiaceae</i> Juss.	5 (3) / 9	9 (1) / 26	56
<i>Fabaceae</i> Lindl.	4 (3) / 10	35 (4) / 8	11
<i>Salicaceae</i> Mirb.	2 (1) / 22	29 (3) / 9	7
<i>Caryophyllaceae</i> Juss.	2 (1) / 24	49 (5) / 4	4
<b>Итого в 10 ведущих семействах</b>	<b>92 (58)</b>	<b>529 (56)</b>	-
<b>В целом во флоре</b>	<b>160 (100)</b>	<b>941(100)</b>	<b>17</b>

В спектре широтных геоэлементов ценофлоры преобладают бореальные виды (70 %), что совпадает со значением в региональной аборигенной флоре. Доля бореально-неморальных видов повышена (13 % против 4 %), плюризональных – снижена (10 % против 17 %). Это свидетельствует о меньшей нарушенности ельников по сравнению со всей растительностью региона, в силу чего снижается представленность луговых и сорно-луговых полизональных видов, а также отражает специфику ценофлоры ельников на известняках. Известно, что в бореальных лесах на карбонатных горных породах возрастает роль более «южных» (бореально-неморальных и неморальных) видов, тяготеющих к более теплым и лучше аэрируемым почвам (Лархер, 1976).

Среди долготных геоэлементов преобладают виды с евразийским типом распространения (60 % от общего числа видов ценофлоры), что соотносится с евразийским генезисом темнохвойной тайги как класса формаций (Толмачев, 1954).

По данным анализа биоморфного спектра ценофлоры, преобладающей группой жизненных форм в ельниках являются многолетние вегетативноподвижные травы.

В спектрах экологических групп видов по отношению к влажности почвы доминируют мезофиты (61 %), что характеризует свойства ельников как формации, но также соответствует преобладающей доле среднеувлажненных зеленомошных ельников в общем ценоспектре еловых лесов региона. Значительно меньше гигромезофитов и мезогигрофитов (в сумме 21 %) а также гигрофитов (14 %). Сравнительно с сообществами долгомошных, сфагновых и травяных ельников, для лесов зеленомошной группы ассоциаций характерны наилучшие условия аэрации и дренажа почвы, что приводит к снижению роли мезогигрофитов и гигрофитов, особенно на известняках. Наименее значима роль ксеромезофитов (< 5 %).

В аналогичных спектрах по отношению к фактору богатства почвы преобладают мезотрофы и мезоэвтрофы (42 % и 39 %). Весомая доля последних косвенно отражает геохимическое богатство почвообразующих пород и значимую роль лесов, произрастающих на известняках. Намного меньше олигомезотрофов (14 %), еще меньше типичных эвтрофов (4 %) и олиготрофов (1 %). При градиентном анализе наблюдается отчетливая сопряженность в распределении видов по факторам увлажнения и богатства почвы. Однако многие растения сухих местообитаний (*Festuca ovina*, *Dactylis glomerata*, *Hypericum perforatum*, *Hieracium pilosella* и др.) чаще встречаются на выходах известняков, но не являются кальцефилами и не тяготеют к почвам повышенного богатства (Раменский и др., 1956). Их появление следует считать реакцией на лучший дренаж, а также на более высокий уровень поверхностной эрозии.

В спектре распределения видов по отношению к кислотности корнеобитаемых горизонтов почвы (Цыганов, 1983) лидируют виды из групп мезоацидофилов и субацидофилов (42 % и 35 %). Вдвое меньше (17 %) перацидофилов, характерных для сильнокислых почв. Незначительно количество нейтрофилов (5 %), а также видов, предпочитающих почвы с тенденцией к повышению рН в сторону щелочной среды. Повсеместное преобладание мезо – и субацидофилов в коренных и условно-коренных хвойных лесах таежной зоны обусловлено выраженной биогенной трансформацией верхнего горизонта почвенного профиля.

В еловых лесах наблюдается большое разнообразие микроразнообразия. Это связано с существованием «оконной» мозаики (Watt, 1925, 1947; Коротков, 1994), ветровально-почвенного комплекса (Скворцова и др., 1983; Васенев, Таргульян, 1995), естественных и антропогенных нарушений верхних горизонтов почвы, а также с иными причинами, определяющими возможность совместного произрастания трав и кустарничков разной экологии. На основании анализа сводного списка флоры лесов Европейской России было предложено 10 эколого-ценотических групп растений (Заугольнова, Морозова, 2006), из которых в ценофлоре еловых лесов региона преобладают бореальная (совокупность таежных кустарничков и мелкотравья) и луговая (по 20 %), неморальная, высокотравная и водно-болотная (по 14 %). Немного меньше роль растений олиготрофных болот (6 %), незначительно участие видов опушечной и боровой групп.

По своему постоянству в сообществах формации виды сосудистых растений распределены следующим образом: очень часто (IV–V классы постоянства) – 11 видов (7 %), часто – 28 (18 %), спорадически – 21 (13 %), редко – 40 (25 %), очень редко – 60 (38 %). Основную роль в сложении напочвенного покрова еловых лесов играют 11 «активных» (Юрцев, 1968) видов: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*, *Geranium sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Melica nutans*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*. Эти растения являются верными лесным экотопам и по преимуществу входят в темнохвойно-таежный флороценотический комплекс (Толмачев, 1954).

### 4.3. Бриофлора и лишенофлора ельников

В еловых лесах Плесецкого района нами отмечено 42 вида мохообразных из 23 родов и 17 семейств, при этом выявлены преимущественно доминанты напочвенного мохового яруса. Практически во всех группах ассоциаций зеленые мхи играют важную

часть в сложении напочвенного покрова; это наиболее выражено в сфагновой группе ассоциаций, где мхам свойственно также наибольшее разнообразие видов.

Ельники зеленомошные характеризуются хорошо развитым моховым покровом с проективным покрытием 60–100 % в зависимости от степени развития травяно-кустарничкового яруса и влажности почвы. Чаще всего доминантом является олигомезотрофный таежно-лесной вид *Hylocomium splendens*, обильный в ельниках на силикатных отложениях. Содоминантами являются *Pleurozium schreberi*, нередко также *Rhytidiadelphus triquetrus*. На приствольных повышениях, валежнике и пнях произрастают *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Plagiomnium medium*, *Sanionia uncinata*, *Thuidium recognitum* и др. В ельниках долгомошных и сфагновых моховой покров развит наиболее мощно (90–100 %). В первой из этих групп ассоциаций наиболее обычны *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, во второй господствуют *Sphagnum girgensohnii* либо *S. russowii*, *S. warnstorffii*, *S. magellanicum*, сопутствуют им *Polytrichum commune* и таежные зеленые мхи. В ельниках травяных покрытие мохового яруса составляет 30–45 % (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum girgensohnii* и др.).

В составе лишенофлоры изученных нами сообществ еловых лесов было отмечено 20 видов из 14 родов и 10 семейств (лишенофлора выявлена лишь частично). 52 % от общего числа обнаруженных нами видов являются эпифитами. В формировании стволовых лишеносинузий наибольшее участие принимают обычные для бореальных лесов виды: *Hypogymnia physodes*, *Evernia mesomorpha*, *Parmelia sulcata*, *Platismatia glauca*. В комлевой части стволов поселяются эпиксильные виды рода *Cladonia*: *C. cenotea*, *C. coniocraea*. На почве распространены эпигейные лишайники рода *Peltigera* – *P. aphthosa* s. l., *P. canina* s. l., *P. malacea*.

## **Глава 5. Ценотическое разнообразие и видовой состав ельников на различных типах почвообразующих пород**

На четвертичных силикатных (моренных и флювиогляциальных) отложениях представлено 16 синтаксонов из всех 4 групп ассоциаций еловых лесов. В то же время на карбонатных породах (прежде всего, на элюво-делювии известняков) встречаются 11 синтаксонов, в том числе 10 из состава зеленомошной и травяной групп ассоциаций. Из них 9 обычны на почвообразующих породах всех типов, и лишь ландышево-черничные ельники *P. myrtillosum* subass. *rubosum* var. *Convallaria majalis* встречены только на известняках. Отмечена также ассоциация *P. caespitosi-caricoso-sphagnosum*,

специфичная для карбонатных ландшафтов. Другие ассоциации сфагновых ельников, равно как и долгомошные ельники, на карбонатных породах отсутствуют в силу лучшей дренированности почв. Однако отсутствие пойменной *P. filipendulosum* subass. *typicum* скорее случайно (табл. 4).

Только в ельниках на силикатной морене отмечено 23 вида сосудистых растений (14 % от всей ценофлоры еловых лесов), в том числе *Empetrum nigrum*, *Menyanthes trifoliata* и др. Большая часть из этих видов свойственна заболоченным экотопам.

Таблица 4. Встречаемость синтаксонов еловых лесов на почвообразующих породах различных типов

Синтаксон	Встречаемость, абс. число (%)		
	на силикатах	на известняках	в целом
<b>В целом</b>	<b>185 (68)</b>	<b>88 (32)</b>	<b>273 (100)</b>
<b>Piceeta hylocomiosa</b>	<b>87 (47)</b>	<b>78 (89)</b>	<b>165 (60)</b>
<i>Piceetum myrtillosum</i> subass. <i>typicum</i>	28 (15)	10 (11)	38 (14)
– subass. <i>vaccinosum</i> var. <i>typicum</i>	13 (7)	13 (15)	26 (10)
– var. <i>Juniperus communis</i>	8 (4)	5 (6)	13 (5)
– subass. <i>rubosum saxatilis</i> var. <i>typicum</i>	11 (6)	13 (15)	24 (9)
– var. <i>Convallaria majalis</i>	–	13 (15)	13 (5)
– var. <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	10 (5)	5 (6)	15 (5)
<i>P. oxalidosum</i> subass. <i>typicum</i> var. <i>typicum</i>	8 (4)	9 (10)	17 (6)
– var. <i>Atragene sibirica</i>	4 (2)	5 (6)	9 (3)
– subass. <i>dryopteridosum</i>	5 (3)	5 (6)	10 (4)
<b>P. polytrichosa</b>	<b>20 (11)</b>	–	<b>20 (7)</b>
<i>P. polytrichosum</i>	9 (5)	–	9 (3)
<i>P. myrtilloso-polytrichosum</i>	11 (6)	–	11 (4)
<b>P. sphagnosa</b>	<b>52 (27)</b>	–	<b>53 (20)</b>
<i>P. myrtilloso-sphagnosum</i>	13 (7)	–	13 (5)
<i>P. ledoso-sphagnosum</i>	15 (8)	–	15 (5)
<i>P. menyanthoso-sphagnosum</i>	13 (7)	–	13 (5)
<i>P. equisetoso-sphagnosum</i>	11 (6)	–	11 (4)
<i>P. caespitosi-caricoso-sphagnosum</i>	–	1 (1)	1 (< 1)
<b>P. herbosa</b>	<b>26 (14)</b>	<b>9 (10)</b>	<b>35 (13)</b>
<i>P. filipendulosum</i> subass. <i>typicum</i>	15 (8)	–	15 (6)
– subass. <i>aconitosum</i>	11 (6)	9 (10)	20 (7)

Только на известняках найдено 4 вида (3 %). Это *Larix sibirica* (на северо-востоке Русской равнины тяготеющая к известнякам; Цинзерлинг, 1933), *Convallaria majalis* (вид на северном пределе ареала; Шмидт, 2005), а также редкие орхидные *Epipogium aphyllum* и *Epipactis helleborine*. Межландшафтные различия наблюдаются и во встречаемости и покрытии обычных видов. В ельниках на силикатах обильнее ряд олигомезотрофных и мезотрофных темнохвойно-таежных растений – доминантов

(*Vaccinium myrtillus*, *Hylocomium splendens*) и содоминантов (*Linnaea borealis*, *Pleurozium schreberi*) травяно-кустарничкового и мохового ярусов. На известняках выше встречаемость и покрытие мезоэвтрофных бореально-неморальных (*Lathyrus vernus*, *Paris quadrifolia*) и луговых плюризональных (*Pimpinella saxifraga*) видов. Из содоминантов возрастает покрытие *Rubus saxatilis* и *Rhytidiadelphus triquetrus* (табл. 5).

Флористические особенности ельников на различных типах почвообразующих пород отражают и семейственно-видовые спектры. Только в сообществах на силикатах Таблица 5. Приуроченность отдельных видов растений к почвообразующим породам различных типов

Вид	Проективное покрытие (встречаемость), %		
	на силикатах	на известняках	в целом
<i>Empetrum nigrum</i>	2 (37)	–	1 (17)
<i>Menyanthes trifoliata</i>	12 (8)	–	8 (2)
<i>Vaccinium myrtillus</i>	25 (100)	10 (100)	15 (100)
<i>Linnaea borealis</i>	8 (82)	4 (64)	6 (73)
<i>Pleurozium schreberi</i>	28 (82)	10 (68)	13 (75)
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	22 (58)	2 (5)	9 (28)
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	10 (100)	15 (100)	12 (100)
<i>Hylocomium splendens</i>	45 (88)	25 (76)	34 (81)
<i>Rubus saxatilis</i>	3 (48)	20 (90)	12 (69)
<i>Lathyrus vernus</i>	2 (26)	6 (78)	4 (52)
<i>Geranium sylvaticum</i>	1 (46)	3 (80)	2 (63)
<i>Paris quadrifolia</i>	<1 (34)	3 (82)	<1 (46)
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1 (12)	5 (38)	1 (23)
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	3 (38)	12 (86)	3 (61)
<i>Larix sibirica</i>	–	5 (100)	1 (19)
<i>Convallaria majalis</i>	–	15 (94)	3 (18)

отмечены представители семейств *Thelypteridaceae*, *Ophioglossaceae*, *Polygonaceae*, *Brassicaceae*, *Empetraceae*, *Lythraceae*, *Menyanthaceae*. В первой тройке «ведущих» семейств различия между ценофлорами на разных типах породах незначительны, однако число видов *Ericaceae* выше в ельниках, развитых на силикатной морене, а видов *Orchidaceae* – на известняках (табл. 6).

Представленность видов различных долготных географических элементов (Шмидт, 2005) в ельниках на разных типах почвообразующих пород сходна, что естественно с точки зрения единства генезиса региональной флоры. Высокий уровень сходства характерен и для спектров жизненных форм, рассчитанных как по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934), так и по И. Г. Серебрякову (1962; Полозова, 1981, 1983, 1986; Кучеров



Таблица 6. «Ведущие» семейства ценофлор ельников на почвообразующих породах различных типов

Семейства	Число (%) / ранг видов в ценофлоре ельников		
	на силикатах	на известняках	в целом
<i>Poaceae</i> Barnhard	17 (11)/1	14 (10)/1	17 (11)/1
<i>Asteraceae</i> Dumort.	16 (10)/2	14 (10)/2	16 (10)/2
<i>Cyperaceae</i> Juss.	13 (8)/3	10 (7)/3	13 (8)/3
<i>Rosaceae</i> Juss.	12 (8)/4	10 (7)/4	12 (8)/4
<i>Ranunculaceae</i> Juss.	7 (5)/5	5 (4)/6	7 (4)/5
<i>Ericaceae</i> Juss.	7 (5)/6	2 (1)/10	7 (4)/6
<i>Orchidaceae</i> Juss.	3 (2)/9	6 (4)/5	6 (4)/7
<i>Scrophulariaceae</i> Juss.	5 (3)/7	5 (4)/7	5 (3)/8
<i>Rubiaceae</i> Juss.	5 (3)/8	3 (2)/9	5 (3)/9
<i>Fabaceae</i> Lindl.	3 (2)/10	4 (3)/8	4 (4)/10
<b>Итого в 10 ведущих семействах</b>	<b>76 (49)</b>	<b>73 (52)</b>	<b>92(58)</b>
<b>В целом во флоре</b>	<b>156(98)</b>	<b>141(88)</b>	<b>160(100)</b>

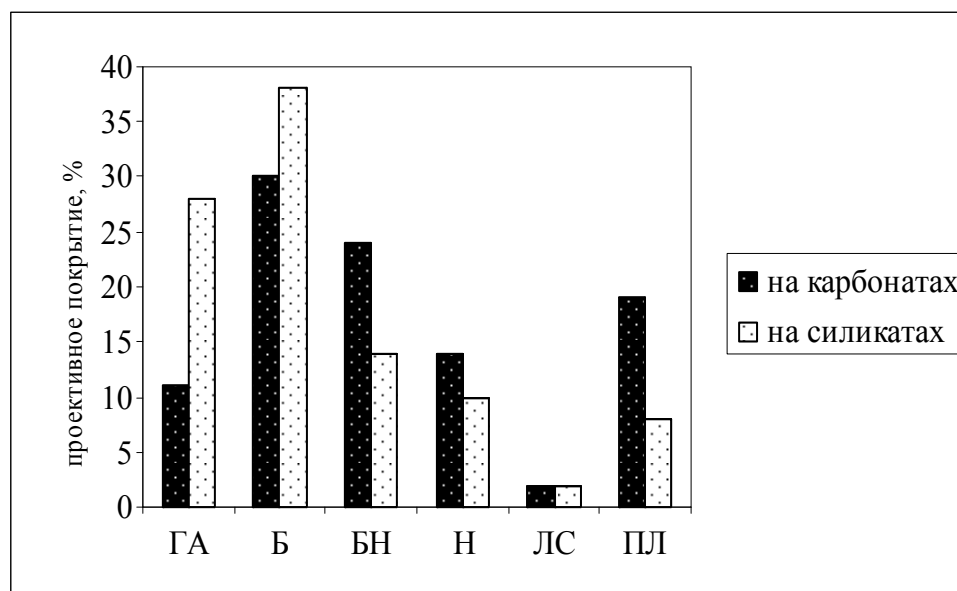


Рис. 3. Удельное проективное покрытие видов сосудистых растений различных широтных элементов (Шмидт, 2005) в травяно-кустарничковом ярусе ельников на разных типах почвообразующих пород

Широтные элементы: ГА – гипоарктический, Б – бореальный, БН – бореально-неморальный, Н – неморальный, ЛС – лесостепной, ПЛ – плюризональный.

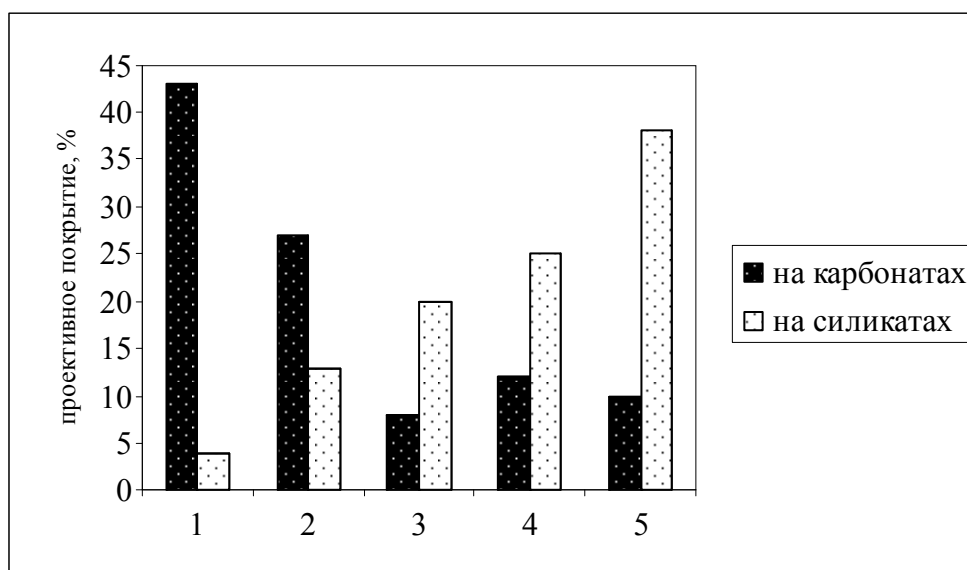


Рис. 4. Удельное проективное покрытие видов сосудистых растений различных экологических групп по отношению к влажности почвы (Раменский и др., 1956) в травяно-кустарничковом ярусе ельников на разных типах почвообразующих пород, %

Экологические группы: 1 – ксеромезофиты, 2 – мезофиты, 3 – гигромезофиты, 4 – мезогигрофиты, 5 – гигрофиты.

и др., 2000). Более выражены различия спектров широтных элементов (Шмидт, 2005; рис. 3). При постоянстве господствующей роли бореального элемента на силикатных породах больше гипоарктических видов, тяготеющих к заболоченным экотопам, а на карбонатных – «южных» плюризональных видов, приуроченных к участкам локальных нарушений, а также более теплолюбивых бореально-неморальных видов.

Значимые различия наблюдаются и по отношению к фактору увлажнения почвы (Раменский и др., 1956; рис. 4). В сообществах на известняках почти в 10 раз больше покрытие ксеромезофитов и вдвое больше – мезофитов, тогда как на силикатной морене вчетверо больше покрытие гигрофитов и втрое – гигромезо- и мезогигрофитов. Наблюдаемая разница порождена особенностями почв, формирующихся на известняках: их лучшей аэрацией и дренажем, большей теплообеспеченностью, а также меньшей мощностью лесной подстилки по сравнению с почвами на силикатах:  $4 \pm 1.4$  против  $10 \pm 1.4$  см. Известно, что подстилка обладает высокой влагоемкостью и удерживает часть осадков (Скляр, Шарова, 1970; Чертов, 1981).

Аналогичное сопоставление по отношению к фактору богатства почвы показывает, что в ельниках на известняках вдвое больше мезоэвтрофов, а покрытие олигомезотрофов впятеро меньше, чем на силикатной морене. Это объясняется улучшенными условиями азотного питания растений: в умеренно сухих и более

прогреваемых почвах создаются лучшие условия для аммонификации и нитрификации (Родин, Базилевич, 1965; Лархер, 1976).

На фактор кислотности почвы (Цыганов, 1983) наиболее отчетливо реагируют перацидофилы (*Carex limosa*, *Comarum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и др.) – оксифилиты, предпочитающие сильнокислые почвы. В ельниках на известняках вчетверо увеличивается также роль растений, предпочитающих почвы с пониженной кислотностью (субацидофилов). Прочие группы видов на изменения кислотности почвы значимо не отзываются.

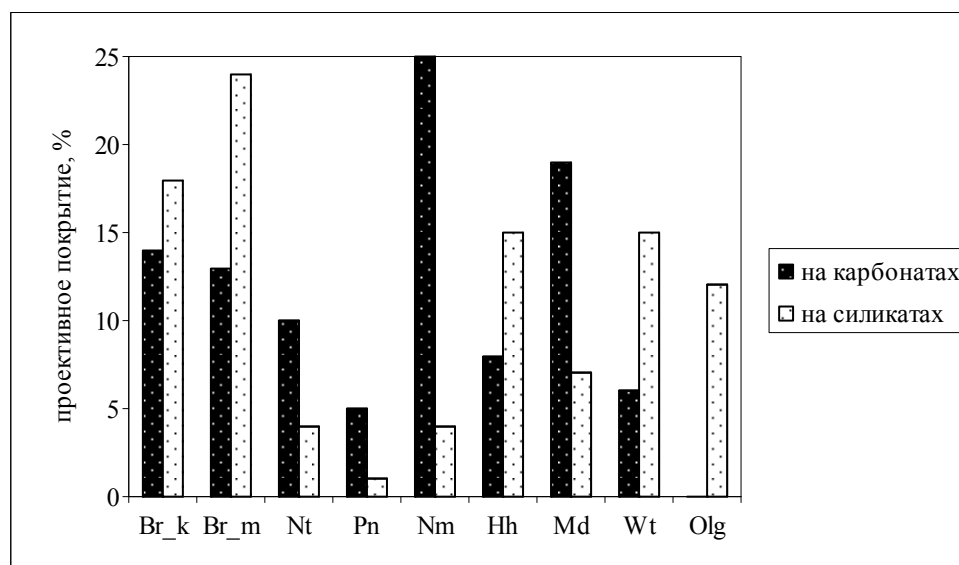


Рис. 5. Проективное покрытие видов сосудистых растений различных эколого-ценотических групп (ЭЦГ; Заугольнова, Морозова, 2006) в травяно-кустарничковом ярусе ельников на разных типах почвообразующих пород, %

ЭЦГ: Br\_k – бореальные кустарнички; Br\_m – бореальное мелкотравье; Nt – ольшанниковая (нитрофильная); Pn – боровая; Nm – неморальная; Hh – высокотравье, Md – луговая; Wt – водно-болотная; Olg – олиготрофно-болотная.

На всех типах почвообразующих пород высоко участие видов лесных ценоципов. Однако во флоре ельников на силикатной морене сравнительно часто встречаются растения водно-болотной эколого-ценотической группы, а в ельниках на карбонатах – представители лугового ценоципа (рис. 5). Последнее отчасти объясняется тем, что в описанных участках леса ранее проводились выборочные рубки либо рубки ухода; не исключено, что мог осуществляться занос семян луговых растений с людьми и техникой. Кроме того, на территории Приозерного лесхоза со стороны р. Онеги перед лесными массивами развита широкая (более 2 км) полоса пойменных лугов, что также должно способствовать заносу семян растений лугового ценоципа. Вероятно, однако, что большая роль луговых растений в ельниках на известняках связана с меньшей мощностью лесной

подстилки (см. выше), что обусловлено более высокой скоростью разложения опада. Из-за этого почвы на известняках более подвержены локальным нарушениям – в первую очередь, в силу естественных причин (гравитационная эрозия, не менее чем в 20 % случаев также карст). К этим нарушенным участкам и приурочены луговые эксплеренты (Раменский, 1938). Лучшей прогреваемостью почв вне связи с их нарушенностью можно объяснить усиление на карбонатах роли неморально-лесных видов.

Представители группы водно-болотных растений (*Comarum palustre*, *Carex acuta*, *Caltha palustris* и др.), достаточно редкие на известняках, гораздо более обычны на силикатной морене, где в силу худших условий дренажа и большей заболоченности почв представлены синтаксоны долгомошных и сфагновых еловых лесов. Также только в составе последних отмечена группа видов олиготрофных болот (*Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris* и др.).

Выявленные различия в совокупности свидетельствуют о том, что свойства почвообразующих пород существенно влияют на разнообразие синтаксонов еловых лесов, характерных для территории Плесецкого района.

## **Глава 6. Редкие и охраняемые растения и сообщества еловых лесов Плесецкого района**

В еловых лесах района отмечено 4 редких вида сосудистых растений. Из них 2 (*Cypripedium calceolus* и *Epipogium aphyllum*) подлежат охране на территории всей России (Об утверждении..., 2008), 2 (*Epipactis helleborine*, *Pulsatilla patens*) – на территории Архангельской обл. (Красная Книга..., 2008). Находки *Epipogium aphyllum* являются новыми для области. Большинство находок редких видов приурочено к известнякам, в частности, к сообществам ландышево-черничных ельников *P. myrtillosum* subass. *rubosum* var. *Convallaria majalis*. Последние заслуживают охраны в качестве как рефугиумов охраняемых растений, так и специфичных для региона редких сообществ на северном пределе ареала ландыша. Охраны заслуживают также сообщества *P. myrtillosum* subass. *vaccinosum* var. *Juniperus communis* с густым покровом можжевельника под пологом ели, а также повсеместно редкие сфагновые ельники на известняках *P. cespitosi-caricoso-sphagnosum*.

## Выводы

1. По результатам эколого-фитоценотической классификации в еловых лесах Плесецкого района Архангельской области выделено 4 группы ассоциаций (ельники зеленомошные, долгомошные, сфагновые и травяные) и 11 ассоциаций с 7 субассоциациями и 7 вариантами. На перечисленные группы ассоциаций приходится соответственно 60, 7, 20 и 13 % площади еловых лесов.

2. Видовое богатство ценофлоры еловых лесов составляет не менее 160 видов сосудистых растений, или 17 % от региональной аборигенной флоры. Среднее число видов сосудистых растений в описаниях выше в ельниках на влажных богатых почвах по сравнению с сообществами бедных местообитаний: 71 вид в ельниках травяных против 22 в долгомошных.

3. В спектре «ведущих» семейств ценофлоры еловых лесов по сравнению с региональной флорой возрастает роль *Ericaceae* и *Rubiaceae* и снижается роль *Caryophyllaceae*. Доля бореально-неморальных видов по сравнению с региональной флорой повышена (13 % против 4 %), а плюризональных – снижена (10 % против 17 %) в силу большей представленности неморально-лесных и меньшей – луговых и водно-болотных растений.

4. В спектре экологических элементов ценофлоры еловых лесов по отношению к богатству почвы преобладают мезотрофы и мезоэвтрофы, по отношению к влажности почвы – мезофиты, что отражает преобладание ельников зеленомошной группы ассоциаций и существенную региональную роль карбонатных почвообразующих пород.

5. Встречаемость и/или проективное покрытие многих таежно-лесных видов, включая *Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*, снижается в ельниках на известняках сравнительно с таковыми на силикатной морене. Одновременно возрастает роль *Rubus saxatilis*, а также неморально-лесных и луговых видов. Ряд болотных видов отмечен только на морене, а *Convallaria majalis* и *Larix sibirica* – только на известняках.

6. Большинство синтаксонов долгомошных и сфагновых ельников отмечено только на силикатных породах, тогда как ельники ландышево-черничные и дернистоосоково-сфагновые – только на карбонатах. Встречаемость прочих синтаксонов ельников зеленомошных и травяных сопоставима на различных типах почвообразующих пород.

7. В еловых лесах Плесецкого района отмечено 4 редких вида сосудистых растений, подлежащих охране на общегосударственном (*Cypripedium calceolus*, *Epipogium aphyllum*) либо областном (*Epipactis helleborine*, *Pulsatilla patens*) уровне.

Большинство находок редких видов приурочено к известнякам, в первую очередь, к ландышево-черничным ельникам *P. myrtillosum* subsp. *rubosum* var. *Convallaria majalis*, которые заслуживают охраны также как редкий тип сообществ.

## Публикации по теме диссертации

### Статьи в журналах из списка рекомендованных ВАК РФ:

1. Кекишева Ю. Е., Наквасина Е. Н. Ценоотическая структура и флористический состав растительности ельников зеленомошных средней подзоны тайги // Лесной журнал. 2008. № 4. С. 26–32.
2. Кекишева Ю. Е., Наквасина Е. Н. Биогеохимическая дифференциация ельников средней подзоны тайги // Вестник МГУЛ «Лесной Вестник». 2009. № 3. С. 15–20.

### Материалы конференций и тезисы докладов:

1. Кекишева Ю. Е. Флористический состав напочвенного покрова еловых лесов черничного типа средней подзоны тайги Архангельской области // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Мат. XI Перфильевских науч. чтений, посв. 125-лет. со дня рожд. И.А. Перфильева, Архангельск, 23–25 мая 2007 г. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2007. Ч. 1. С. 203–206.
2. Кекишева Ю. Е. Флористический состав напочвенного покрова ельников-черничников средней подзоны тайги // Актуальные проблемы геоботаники: Мат. III Всероссийск. школы-конф. Ч. I. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. С. 240–243.
3. Кекишева Ю. Е. Биологическое разнообразие экосистем еловых лесов средней подзоны тайги // Экологические проблемы Севера: Межвуз. сб. науч. тр. Архангельск: АГТУ, 2009. Вып. 12. С. 29–31.
4. Кекишева Ю. Е. Флористический комплекс ельников средней подзоны тайги Архангельской области // Актуальные проблемы биологии и экологии. Мат. XVI Всероссийск. молодежн. конф.. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2009. С. 87–88.