

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРУПНОПАПОРОТНИКОВЫХ ЛЕСОВ
В ВЕРХОВЬЯХ РЕКИ ПЕЧОРЫ (ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)**

© 2012 А.А. Алейников¹, А.А. Лазников²

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва
²Брянская государственная инженерно-технологическая академия, г. Брянск

Поступила 15.03.2012

В статье проанализирована специфическая форма пространственной организации елово-пихтарника крупнопапоротникового в верховьях реки Печоры. На основе анализа перекрытия крон 1058 деревьев показано, что «окна» занимают больше 55% пробной площади. Выявлена сложная пространственная организация древесной синузии, включающая в себя одиночные деревья, одновозрастные и разновозрастные парцеллы.

Ключевые слова: средняя тайга, Северный Урал, экосистемы, ценопопуляции, парцеллы, онтогенетический спектр, гар-динамика.

Выявление особенностей пространственной организации малонарушенных лесов составляет необходимую основу познания их структуры и функционирования. Подобные исследования были проведены в бореально-неморальных лесах Европейской России, в сообществах пихто-ельников с липой [16-18]. В этих лесах пространственная организация обусловлена формированием мозаики возрастных парцелл в процессе потоков поколений в популяциях деревьев разных видов. В результате исследований были выделены парцеллы: 1) «окна» (без древостоя с разросшимся крупнотравьем и подлеском); 2) подростка деревьев; 3) взрослых и генеративных особей деревьев. Эти работы соответствуют классическим представлениям концепции *gap-mosaic*, широко обсуждаемой в отечественной и мировой литературе [4, 5, 9, 14, 19, 20]. Более поздние исследования пространственной структуры бореально-неморальных лесов южного Сихотэ-Алиня [15] показали, что в сложном кедрово-широколиственном лесу развитие подростка осуществляется без образования четко выраженной оконной мозаики. Это связано с формированием скоплений подростка в подкрановом пространстве взрослых деревьев до начала распада верхнего яруса и с его развитием в процессе диффузного распада верхнего яруса.

В нашей работе пространственная организация древесной синузии бореальных лесов исследована в бассейне реки Большая Порожня, правого притока реки Печоры (60°02' с. ш. и 58°59' в. д.). С 2008 года начаты комплексные исследования биогеоценотического покрова речного бассейна [12], в том числе и популяционной структуры древесных видов в разных типах леса [1]. Анализ исторических и архивных материалов показал, что последние несколько столетий эта территория не была вовлечена в интенсивную хозяйственную деятельность: отсутствовали постоянные поселения [3, 8,

10], велось слабоинтенсивное лесное хозяйство с выборочными рубками [6]. По всей видимости, на протяжении длительного времени пожары оставались единственным фактором, влияющим на леса этой территории. Действительно, поиск углей в почве и пожарных подсушин на стволах старых кедров показал, что пожарами в значительной степени была затронута территория, прилегающая к р. Печоре. С удалением от реки следы пожаров постепенно исчезают.

Для исследования пространственной организации древесной синузии в пределах исследуемого бассейна выбраны сообщества, где следы пожаров не обнаружены. К ним относятся высокотравные и крупнопапоротниковые леса [2].

В настоящей работе представлены результаты исследования пространственной организации древесной синузии елово-пихтовых крупнопапоротниковых лесов с абсолютным доминированием в напочвенном покрове *Dryopteris dilatata*. Дешифрирование космоснимков сверхвысокого разрешения (Isonos, 1 м) показало, что эти леса занимают обширные хорошо дренированные участки в верхних частях склонов и на водоразделах. В 2010 году была заложена пробная площадь размером 1 га (50x200 м). Абсолютные высоты – 340-345 м над у. м, склон слабопологий (уклон 1°) восточной экспозиции. В межкрановых пространствах этого сообщества преобладают подзолы иллювиально-железистые на элюво-делювии горных пород [11]. На пробной площади проведен сплошной перепись деревьев с $D_{1.3m} > 2$ см., определены их основные морфометрические и биологические показатели [7, 14], закартированы основания стволов и горизонтальные проекции крон. Дальнейшая обработка полученных материалов проводилась в ArcGIS 9.3.1.

Древесный ярус сложен елью сибирской (*Picea obovata*), пихтой сибирской (*Abies sibirica*), кедром сибирским (*Pinus sibirica*) и березой пушистой (*Betula pubescens*). Единично встречается древесная рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*). По сумме площадей поперечного сечения в древесном ярусе преобладают пихта и ель, значительно меньше кедр и березы. Состав древостоя: 4,9П

Алейников Алексей Александрович, к.б.н., н.с. лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем, e-mail: aaacastor@gmail.com; Лазников Александр Александрович, студент лесохозяйственного факультета, e-mail: aalaznikov@gmail.com

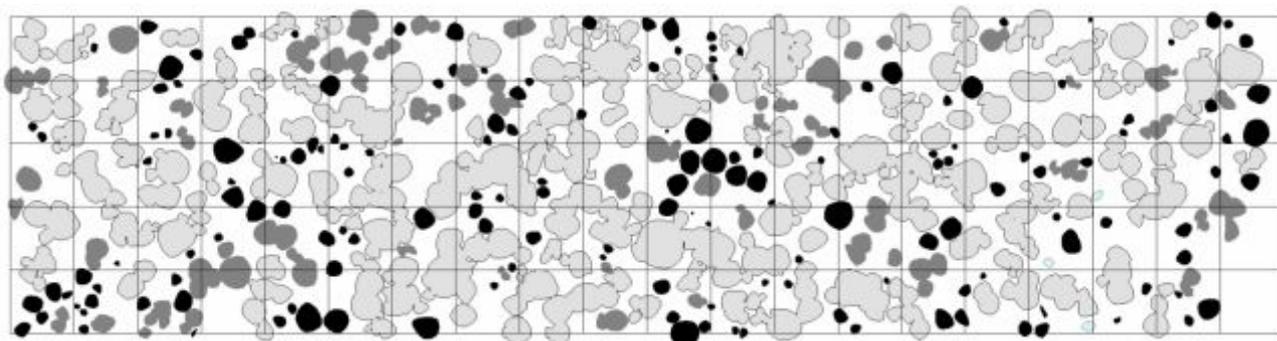


Рис. 1. Пространственная структура елово-пихтарника крупнопаротникового. Одиночные деревья выделены черным цветом, одновозрастные парцеллы - темно-серым, разновозрастные - светло-серым. Размер сети: 10x10 м.

3,0Е 2,0К 0,1Б. Проективное покрытие кустарникового яруса (В) - 10-20 %, он беден в видовом отношении и состоит из *Rosa acicularis* и *Juniperus communis*. Относительно сомкнутые участки древо-стоя (0,5-0,6) чередуются с крупными окнами, где господствует абсолютный доминант напочвенного покрова - крупный папоротник *Dryopteris dilatata* (покрытие 80-100 %). Под его пологом в небольшом обилии встречаются мелкие бореальные травы и кустарнички: *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, образующие слабо выраженный второй подъярус яруса С. Ярус D развит очень слабо и состоит из зеленых бореальных мхов.

В результате длительного спонтанного развития крупнопаротниковых лесов сформировалась неоднородная горизонтальная структура с групповым размещением деревьев (рис. 1), при этом больше половины площади (55,3 %) занимают «окна», где подрост практически полностью отсутствует.

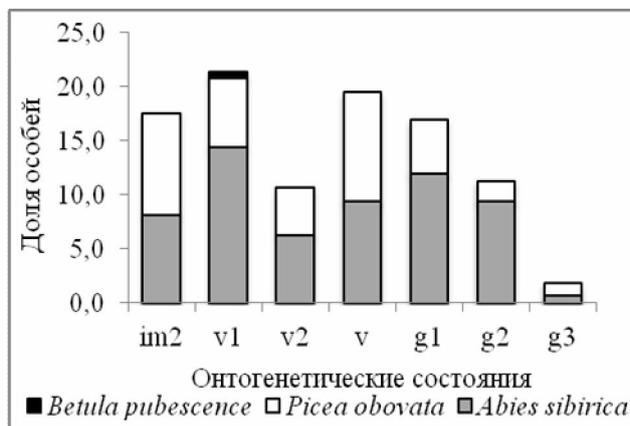


Рис. 2. Распределение одиночных деревьев по онтогенетическим состояниям и видам

Анализ проекций кроны позволил выделить два элемента пространственной структуры: отдельные деревья и их скопления с перекрывающимися кронами (парцеллы). Доля отдельных деревьев в синузидии незначительна (16,4 % от всех деревьев). Среди них преобладают иматурные и виргинильные деревья (70,0 %), генеративных значительно меньше (30 %), причем среди них меньше всего (0,6 %) старых генеративных (Рис. 2). Уменьшение числа от-

дельных деревьев с возрастом объясняется тем, что к достижению деревом генеративного состояния в большинстве случаев под ним уже приживается подрост других деревьев и образуется парцелла.

Парцеллы отличаются значительным разнообразием по числу деревьев и онтогенетическому составу. Среднее число деревьев в парцеллах – 5,4. По числу деревьев парцеллы разделены на три группы (табл. 1). Преобладают парцеллы из 2-5 деревьев: на их долю приходится 40 % всей площади парцелл. С увеличением числа деревьев, число парцелл постепенно уменьшается. Парцелл с 5-10 деревьями меньше в 2,5 раза по сравнению с предыдущими (23 % всей площади), с 11 и более деревьями встречаются единично (37 % площади).

Таблица 1. Группы парцелл по числу деревьев.

Группа	Число деревьев в пар-ле	Число пар-л	Общая площадь, м ²	Средняя площадь 1 пар-лы, м ²
1	2-5	113	1545,5	15,8
2	5-10	43	910,34	34,3
3	11-49	13	1419,7	116,9

По набору онтогенетических состояний парцеллы разделены на две группы: одновозрастные и разновозрастные. Одновозрастные парцеллы сформированы небольшим числом деревьев (2-7) одного или смежных онтогенетических состояний. При этом абсолютное большинство (55 %) сформировано двумя деревьями, немного меньше (23 %) – тремя. В зависимости от онтогенетического состава деревьев парцеллы объединены в четыре типа: иматурно-виргинильные (im-v), виргинильные (v), виргинильно-генеративные (v-g) и генеративные (g). Большинство одновозрастных парцелл относятся к виргинильно-генеративному (51 %) и виргинильному (28 %) типам. Значительно меньше в сообществе парцелл генеративного и иматурно-виргинильного типа (7 % и 16 % соответственно). По всей видимости, такое соотношение одновозрастных парцелл характерно для исследованных лесов (рис. 3). По мере взросления деревьев и приживания подроста одновозрастные парцеллы превращаются в разновозрастные.

К разновозрастным относятся парцеллы, сформированные деревьями разных онтогенетических

состояний. Такие парцеллы формируются, когда в подкороновом пространстве генеративных деревьев приживаются имматурные или виргинильные особи.

В зависимости от возрастного состояния генеративных деревьев выделены три типа парцелл:

1) парцеллы с g_1 деревьями. Это наиболее молодые парцеллы, сформированные деревьями нескольких онтогенетических состояний. Число деревьев 2 – 9. Наиболее часто (45 %) встречаются парцеллы с деревьями двух состояний (g_1 – im_2 ; g_1 – v_1), немного меньше – трех (g_1 – im_2 – v_1/v_2) и четырех (g_1 – im_2 – v_1 – v_2) состояний (33% и 22% соответственно).

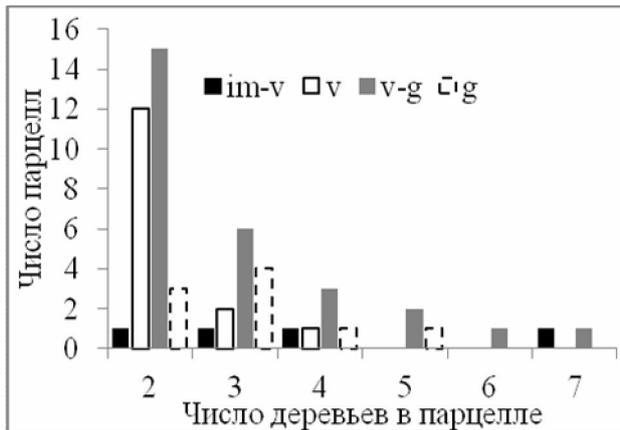


Рис. 3. Соотношение одновозрастных парцелл разных типов в зависимости от числа деревьев

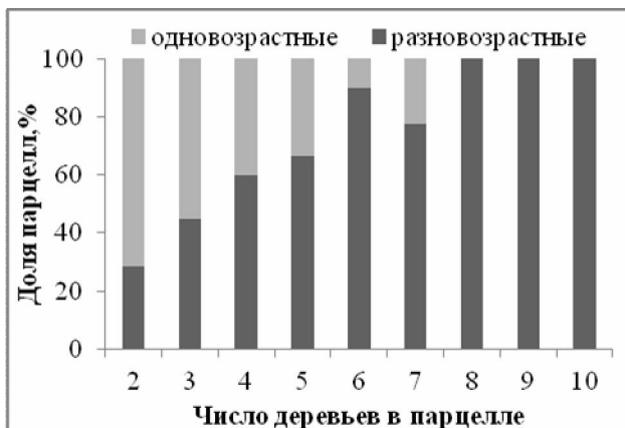


Рис. 4. Соотношение разновозрастных и одновозрастных парцелл в зависимости от числа деревьев

2) парцеллы с g_2 деревьями. Это более взрослые парцеллы, половина которых сформирована деревьями двух онтогенетических состояний: g_2 – v_1/v_2 , с числом деревьев от 2 до 9. Преобладают (35%) парцеллы с деревьями трех состояний: g_2 – im_2 – $v_1(v_2)$, значительно меньше (11%) – четырех (g_2 – im_2 – v_1 – v_2) и только 1 парцелла (4%) состояла из деревьев пяти состояний (g_2 – g_1 – im_2 – v_1 – v_2).

3) парцеллы с g_3 деревьями. Это наиболее старые парцеллы, образованные от 2 до 49 деревьев. Выделены следующие варианты: с деревьями двух состояний (g_3 – $im_2/v_1/v_2/g_1$) – 21%, трех состояний (g_3 – $im_2/v_1/g_1$ – $v_1/v_2/g_2$) – 17%. Больше всего пар-

целл (36 %), сформированы деревьями четырех онтогенетических состояний, в которых помимо g_3 присутствуют в разных сочетаниях g_1/g_2 , im_2 и v_1/v_2 особи. Парцелл с деревьями пяти состояний значительно меньше (13 %). В них отсутствуют деревья только одного из шести возможных онтогенетических состояний: в большинстве парцелл отсутствует im_2 , в единичных случаях – v_1 и g_1 . Столько же (13 %) отмечено полночленных парцелл, состоящих из деревьев шести онтогенетических состояний: g_3 – g_2 – g_1 – v_2 – v_1 – im_2 . Такие парцеллы состоят из 18 - 49 деревьев.

Соотношение одновозрастных и разновозрастных парцелл различно при разном числе деревьев (рис. 4). Небольшие парцеллы (2 - 3 дерева) чаще всего одновозрастные, с увеличением числа деревьев возрастает доля разновозрастных (все парцеллы с 8 и более деревьями – разновозрастные).

Таким образом, пространственная организация крупнопоротниковых лесов представлена набором одиночных деревьев, одновозрастных и разновозрастных парцелл, постоянно развивающихся по мере взросления и старения деревьев. Это определяет непрерывный процесс лесообразования. Проведенное исследование позволило выявить специфическую форму пространственной организации древесной синузии. По всей видимости, формирование такой структуры обусловлено доминированием в напочвенном покрове крупного папоротника, который практически полностью препятствует развитию подроста под его пологом. В связи с этим, приживание подроста и развитие молодых деревьев возможно лишь в подкороновом пространстве взрослых и старых деревьев.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ (проект МК-2102.2012.4) и РФФИ (проект № 10-04-00355).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алейников А. А. Состав и строение древостоев сфагновых ельников в верховьях реки Печоры (Печоро-Ильчский заповедник // Известия Самарского НЦ РАН. Том 13 (39). № 1 (4). 2011. С. 960-964.
2. Алейников А. А., Бовкунов А. Д. Микромозаичная организация крупнопоротниковых и высокотравных пихто-ельников Печоро-Ильчского заповедника // Известия ПГПУ им. В. Г. Беллинского. 2011. № 25. С. 38-46.
3. Белдыцкий Н.В. В парме. Очерки северной части Чердынского уезда. Пермь, 1901. 127 с.
4. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 2004. Кн.1. 479 с. Кн.2. 575 с.
5. Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.
6. Материалы к оценке земель Пермской губернии. Чердынский уезд. Том III. Вып. 1. Пермь, 1901. 452 с.
7. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова бассейна малой реки / Отв. ред. Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская. - М.: 2010. 383 с.
8. Ончуков Н.Е. По Чердынскому уезду. Поездка на Вишеру, Колву и Печору // Живая старина. 1901. № 5. С. 1-38.

9. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000 г. 196 с.
10. Сборник статистических сведений по Чердынскому уезду Пермской губернии. Отдел хозяйственной статистики. Пермь, 1889. 385 с.
11. Семиколенных А. А., Бовкунов А. Д., Алейников А. А. Почвы и почвенный покров таежного пояса Северного Урала (верховья реки Печоры) // Почвоведение. 2012 (в печати).
12. Смирнова О. В., Алейников А. А., Семиколенных А. А., Бовкунов А. Д., Запрудина М. В., Смирнов Н. С. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // Лесоведение. 2011. № 6. С. 67-78.
13. Смирнова О.В., Торопова Н. А., Луговая Д. Л., Алейников А. А. Методология исследования популяционной организации и сукцессионной динамики лесных экосистем (биогеоценозов) / Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская (отв. ред.). М.: 2010, с. 20 - 40.
14. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О. В. Смирновой, Е. С. Шапошникова. Спб., 549 с.
15. Ухваткина О. Н., Омелько А. М. Особенности ГАР-динамики в хвойно-широколиственном лесу южного Сихотэ-Алиня // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Мат-лы Всерос. конф. Т.2. С.-Петербург, 2011. С. 265–267.
16. Широков А. И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19-27.
17. Широков А. И. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклиматических лесов неморально-бореальных сообществ / Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 2004. Кн.1. С. 62-89.
18. Широков А. И., Сырова В. В. Возрастнопарцеллярная мозаичность малонарушенных ельников Висимского заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2010. № 2 (2). С. 479-485.
19. McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests // Environmental Reviews. 2001. Vol. 9, № 1. P. 1–59.
20. Watt A.S. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Pt 2, section 2,3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // J. Ecol. 1925. Vol.13. P. 27-73.

SPATIAL ORGANIZATION OF LARGE FERN FORESTS IN UPPER PETCHORA (PETCHORO-ILITCHSKY STATE NATURE RESERVE)

© 2012 A.A. Aleynikov¹, A.A. Laznikov²

¹Centre for Problems of Ecology and Productivity of Forests RAS, Moscow

²Bryansk State Engineering and Technology Academy, Bryansk

Specific spatial organization of a spruce and fir forest with large ferns in upper Petchora is analyzed. Gaps cover over 55% of the sample plot as the analysis of 1058 tree crowns shows. Complicated spatial organization of a tree synusia including alone standing trees, even-aged and uneven-aged parcels is revealed.

Key words: boreal forests, Northern Ural, ecosystems, coenopopulations, parcels of forest, ontogenetic structure, gap-dynamics.