

УДК 581.55

**ДЕТЕРМИНАНТЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА  
В НЕМОРАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКАХ (ИЗ *PICEA ABIES* L.)  
ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА\***

**А.П. Кораблёв<sup>1</sup>, Д.С. Кессель<sup>1</sup>, М.Ю. Пукинская<sup>1</sup>,  
К.В. Щукина<sup>1</sup>, В.П. Волков<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Центрально-Лесной государственный заповедник, пос. Заповедный

Изучены факторы, определяющие флористический состав нижних ярусов растительности в ходе флуктуационной динамики в еловых сообществах. Структура древесного яруса определяет видовой и эколого-ценотический состав нижних ярусов (травяно-кустарничкового и мохового). Влияние доминантов на нижние ярусы существенно ограничивается локальными особенностями местообитания (типом леса). Наиболее существенным ценотическим фактором, влияющим на состав нижних ярусов, является обилие широколиственных видов деревьев, главным образом липы.

**Ключевые слова:** ель, южная тайга, широколиственные виды, неморальные виды, динамика растительности.

DOI: 10.26456/vtbio32

**Введение.** Старовозрастные лесные сообщества имеют сложную фитоценотическую структуру, обусловленную гар-динамикой и ветровальными процессами. В результате локального распада древесного полога в образующихся «окнах» формируются участки с различной видовой и доминантной структурой, которую во многом определяют виды-эдификаторы верхних ярусов растительности. В полосе хвойно-широколиственных лесов Европейской России, помимо ели, сильными эдификаторами являются липа и клен. Образуя сомкнутый полог, они изменяют напочвенный покров, формируя парцеллы со значительным участием неморальных видов. Долговременные наблюдения за состоянием ельников сложных в Московском регионе показали, что в последние десятилетия наблюдается тенденция к увеличению доли в растительном покрове широколиственных деревьев и неморальных и нитрофильных видов трав (Абатуров, Меланхолин, 2004; Маслов, 2012). В еловых лесах

---

\* Исследование выполнено в рамках государственного задания БИН РАН № АААА-А17-117071760037-0

Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛЗ) также наблюдается увеличение доли широколиственных пород в составе древостоев, что можно связать с отсутствием экстремальных зимних морозов (Кораблёв и др., 2016). В контексте современных климатических изменений изучение влияния широколиственных видов деревьев на почвенный покров имеет большую актуальность.

В данном исследовании нами поставлена задача выявить какие факторы являются определяющими в формировании видового состава нижних ярусов растительности (травяно-кустарничкового и мохового) в ходе флуктуационной динамики в еловых сообществах, а также определить роль широколиственных видов деревьев в этом процессе.

**Методика.** Район исследований – Центрально-Лесной заповедник расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности (220–280 м н.у.м.), на главном Каспийско-Балтийском водоразделе Русской равнины, на площади 25 тыс. га (Сукцессионные процессы..., 1999). Здесь находится самый крупный в Европейской России малонарушенный человеком массив старовозрастных южнотаежных ельников (Пукинская, 2016). В схеме ботанико-географического районирования территория заповедника находится в самой южной части Валдайско-Онежской подпровинции в полосе южнотаежных лесов (Исаченко, 1980). Почвенный покров главным образом представлен подзолистыми автоморфными, подзолисто-полугидроморфными (болотно-подзолистыми) и гидроморфными (болотными) почвами. Климат района умеренно-континентальный. Средняя многолетняя температура января  $-8,6^{\circ}\text{C}$  (абсолютный минимум  $-43,3^{\circ}\text{C}$ ), июля  $+16^{\circ}\text{C}$  (абсолютный максимум  $+32,4^{\circ}\text{C}$ ). Средняя многолетняя сумма осадков 707 мм. В целом рассматриваемая территория представляет собой типичные моренные ландшафты Верхневолжского региона с малонарушенным растительным покровом, что определяет её репрезентативность для изучения естественной динамики экосистем центральной части Русской равнины.

Исследования выполнены на 7 постоянных пробных площадях (ПП): в липняково-ясменниковых (4), неморально-кисличных (2) и в черничном ельниках; площадь ПП варьировала от 0,29 до 0,67 га. Эти ПП были заложены в 1972-1984 гг. в изначально однородных участках леса. В результате ветровалов и естественного отпада деревьев на ПП сформировались участки с различной структурой древесного яруса. На них мы выделяли однородные по составу и строению древесного яруса контуры, в пределах которых закладывали мониторинговые площади (МП) 10x10 м, от 5 до 8 на каждой ПП. Геоботанические описания нижних ярусов (травяно-кустарничкового и мохового) выполняли на площадках 0,5x0,5 м, закладываемых в

регулярном порядке на МП, по 20 площадок на каждую. Всего 48 геоботанических описаний.

Статистический анализ данных выполняли в среде R (R Core Team, 2016). Градиентный анализ проводили с помощью неметрического многомерного шкалирования (NMS). При ординации применяли трансформацию данных по Anderson (2006), коэффициент Брея–Кертиса, число осей 2. Оценку влияния факторов и характеристик местообитаний на растительность выполняли с помощью функции *envfit()*. Вклад номинальных переменных в варьирование растительности также оценивали с помощью функции *envfit()* на основе показателя "Goodness of fit" и  $R^2$ . Достоверность различий спектров эколого-ценотических групп (ЭЦГ) оценивали с помощью пермутационного *t*-теста. Для выявления видов, специфичных для выделенных типов сообществ, использовали анализ индикаторных видов (De Cáceres, Legendre, 2009). Спектры ЭЦГ и значения по шкалам Элленберга рассчитывали в программе SPEDIV (Смирнов, 2006).

**Результаты и обсуждение.** На основе доминирования видов в древесном ярусе мы выделили 5 типов древесного полога: с доминированием ели, липы, клена, рябины и со смешанным составом. Варьирование состава и структуры нижних ярусов растительности на МП анализировали с использованием ординационных диаграмм (рис. 1).

При наличии существенных различий в структуре верхних ярусов в пределах каждой ПП, растительность нижних ярусов довольно специфична (рис. 1а). При разделении МП по типам леса (рис. 1б) эта специфичность еще более выражена. В ельнике черничном при распаде древесного полога сформировались сообщества с доминированием ели либо рябины; в неморально-кисличных ельниках также формируются участки с преобладанием клена, липы или смешанным составом; в ельниках липово-ясменниковых рябиновых сообществ встречено не было. На состав нижних ярусов также влияет тип древесного полога, или структура верхних ярусов (рис. 1в); особенно различается растительность на участках с доминированием рябины и липы. Однако анализ влияния вышеперечисленных факторов на состав нижних ярусов показал, что тип леса определяет варьирование растительности в большей степени, чем тип древесного полога:  $R^2$  равен 0,573 и 0,448 соответственно (при  $p < 0,001$ ).

Для оценки влияния на нижние ярусы доминантов древесного полога и характеристик местообитания, рассчитанных по шкалам Элленберга, мы проанализировали связь этих факторов с координатами площадок в ординационном пространстве NMS (табл. 1).

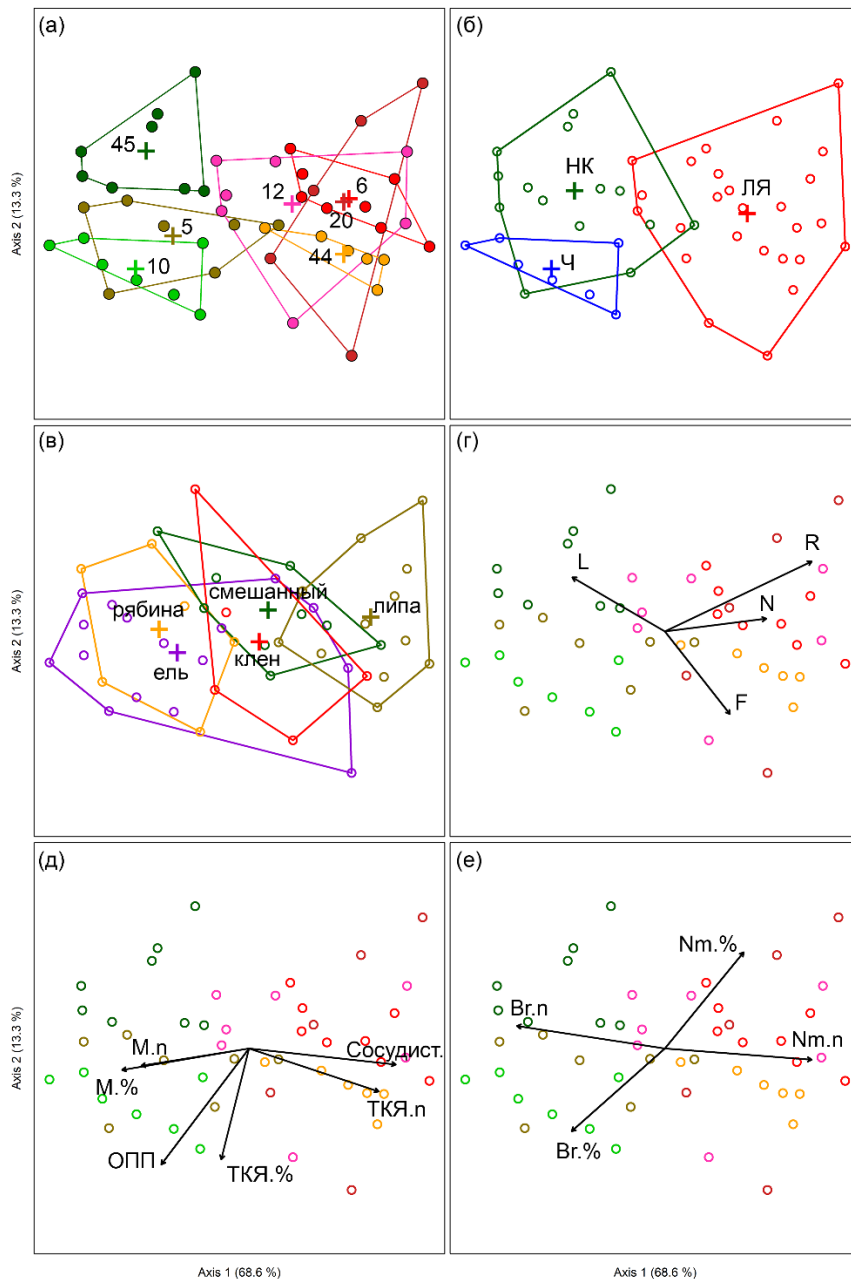


Рис. 1. Ординационные диаграммы NMS растительности нижних ярусов на мониторинговых площадках. На рисунках обозначены: а) номера пробных площадей; б) типы леса: Ч – ельник черничный, НК – неморально-кисличный, ЛЯ – липняково-ясенниковый; в) доминанты древесного яруса; г) векторы факторов, рассчитанных по шкалам Элленберга; д) векторы ценоотических характеристик: М.п – число видов мохообразных, М.% – общее проективное покрытие мохообразных, ОПП – общее проективное покрытие нижних ярусов, ТКЯ.% – общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, ТКЯ.п – число видов трав и кустарничков, Сосудист. – число видов сосудистых растений; е) векторы эколого-ценотических групп видов: Br.п – число видов бореальной ЭЦГ, Br.% – проективное покрытие бореальной ЭЦГ, Nm.п – число видов неморальной ЭЦГ, Nm.% – проективное покрытие видов неморальной ЭЦГ. Точки – мониторинговые площадки, крестики – центроиды.

Таблица 1

Коэффициенты детерминации показателей с ординационным пространством

| Показатель                                     | $R^2$ | $p$   | Показатель                            | $R^2$ | $p$   |
|--|-------|-------|---------------------------------------|-------|-------|
| Характеристика верхних ярусов:                 |       |       | Проективное покрытие нижних ярусов:   |       |       |
| Суммарное проект. покр. широколиственных пород | 0,630 | 0,001 | Травяно-кустарничковый                | 0,338 | 0,001 |
| Липа   | 0,493 | 0,001 | Моховой                               | 0,430 | 0,001 |
| Подрост широколиственных пород                 | 0,462 | 0,001 | Видовое богатство:                    |       |       |
| Подрост клена                                  | 0,276 | 0,002 | Сосудистые растения                   | 0,566 | 0,001 |
| Лещина   | 0,260 | 0,001 | Травы, кустарнички                    | 0,484 | 0,001 |
| Значение по шкале Элленберга:                  |       |       | Мохообразные                          | 0,308 | 0,001 |
| Увлажнение (F)                                 | 0,299 | 0,001 | Доля видов эколого-ценотических групп |       |       |
| Кислотность (R)                                | 0,716 | 0,001 | Бореальной (Br)                       | 0,860 | 0,001 |
| Богатство почвы азотом (N)                     | 0,282 | 0,001 | Неморальной (Nm)                      | 0,838 | 0,001 |
| Освещенность (L)                               | 0,310 | 0,002 | Нитрофильной (Pn)                     | 0,166 | 0,016 |

Первая ось NMS отражает наибольшую долю варьирования видов (69,6 %) и с ней связаны все значимые факторы местообитания и ценотические характеристики (табл. 1), за исключением общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ). Оно имеет коэффициент детерминации  $R^2$  со второй осью 0,28 (при  $p = 0,001$ ); эта ось отражает 13 % дисперсии. Из детерминантов верхних ярусов растительности наибольшее влияние оказывают суммарное проективное покрытие широколиственных видов деревьев, липы и подроста широколиственных пород (табл. 1). Умеренные  $R^2$  имеют проективные покрытия лещины и подроста клена. Значения шкал Элленберга указывают на высокую связь распределения видов нижних ярусов с кислотностью почвы и гораздо меньше, но значимо с освещенностью, увлажнением и богатством почв азотом (табл. 1, рис. 1г). Также по оси 1 проявляется градиент от неморального к бореальным типам леса (рис. 1б). С этим же градиентом связано увеличение видового богатства сосудистых растений, в основном видов ТКЯ, и уменьшение суммарного проективного покрытия мохообразных и их видового богатства (табл. 1, рис. 1д).

Структура верхних ярусов определяет характер спектра эколого-ценотических групп видов ТКЯ (рис. 2).

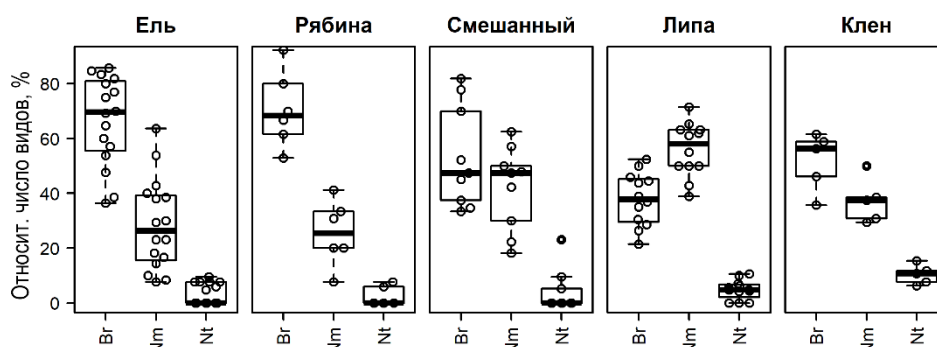


Рис. 2. Спектры эколого-ценотических групп видов по относительному числу видов на мониторинговых площадках с различными доминантами древесного яруса (указаны над окошками диаграмм). Эколого-ценотические группы: Br – бореальная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная.

Бореальная ЭЦГ по числу видов преобладает на всех МП, за исключением участков с доминированием липы, где доля видов неморальной группы выше. Интересно отметить, что обилие и число видов в бореальной и неморальной группах тесно отрицательно скоррелированы ( $R = -0,96$ ), что можно также видеть на диаграмме (рис. 1e). Доминирование липы положительно сказывается на видовом богатстве сосудистых растений (среднее 22,3) и отрицательно на числе видов мохообразных (8,2). По этим параметрам МП с доминированием липы достоверно (при  $p < 0,05$ ) отличаются от МП с доминированием ели, среднее число видов в которых составляет 15,5 и 12,6 соответственно. Для местообитаний липы характерны такие неморальные виды, как *Galeobdolon luteum* (индикаторное значение  $IV = 56$ ), *Galium odoratum* ( $IV = 53$ ) и *Aegopodium podagraria* ( $IV = 51$ ). Для местообитаний ели видов с достаточно высоким индикаторным значением не выявлено. Доля видов нитрофильной ЭЦГ увеличивается на МП с доминированием клена, к этим местообитаниям тесно приурочен папоротник *Athyrium filix-femina* ( $IV = 88$ ). При этом прямой зависимости богатства почвы азотом от обилия клена мы не выявили.

**Заключение.** При распаде древесного яруса в исследованных еловых лесах Центрально-Лесного заповедника формируются участки с различным набором древесных видов-доминантов. В ельнике черничном таковыми выступают либо ель, либо рябина, тогда как в неморально-кисличных и липово-ясенниковых ельниках доминантами и содоминантами чаще являются широколиственные виды деревьев. Структура верхних ярусов (древесного и подлеска)

определяет видовой и эколого-ценотический состав нижних ярусов (травяно-кустарничкового и мохового). Наиболее специфичные условия создает липа сердцевидная, формируя под своим пологом напочвенный покров с преобладанием видов неморальной ЭЦГ. В целом, наиболее значимым ценотическим фактором, влияющим на состав нижних ярусов, является обилие широколиственных видов деревьев, главным образом липы, которые затевают подпологовое пространство и опад которых подщелачивает почву. С этим же фактором положительно скоррелировано видовое богатство сосудистых растений и отрицательно – мохообразных. Влияние доминантов на нижние ярусы существенно ограничивается локальными особенностями местообитания, т.е. типом леса.

### Список литературы

- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н.* 2004. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула. 334 с.
- Пукинская М.Ю.* 2016. Очаговое усыхание ели в южнотаежных ельниках // Бот. журн. 101(6). С. 650-671.
- Маслов А.А.* 2012. Флуктуации и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // Изв. Самарского НЦ РАН. Т. 14. № 1(5). С. 1316-1319.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- De Cáceres M., Legendre P.* 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference // Ecology. V. 90 (12). P. 3566–3574.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H.* 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecology Letters. V. 9. 683–693.
- Кораблёв А.П., Волков В.П., Катютин П.Н., Кессель Д.С., Пукинская М.Ю., Щукина К.В.* 2016. Долговременная динамика сообществ еловых лесов на постоянных пробных площадях Центрально-Лесного заповедника // Стационарные экологические исследования: опыт, цели, методология, проблемы организации: Материалы Всероссийского совещания. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 76-81.
- Исаченко А.Г.* 1980. Методы прикладных ландшафтных исследований. Л.: Наука. 220 с.
- Смирнов В.Э.* 2006. SPEDIV – программа для анализа разнообразия растительности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. С. 142-143.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. 1999. СПб.: РБО. 549 с.

**DRIVERS OF FIELD LAYERS COMPOSITION IN NEMORAL  
SPRUCE FORESTS (*PICEA ABIES* L.)  
OF CENTRAL-FOREST NATURE RESERVE**

**A.P. Korablev<sup>1</sup>, D.S. Kessel<sup>1</sup>, M.Yu. Pukinskaia<sup>1</sup>, K.V. Schukina<sup>1</sup>,  
V.P. Volkov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

<sup>2</sup>Central-Forest State Reserve, Zapovedny

Factors affecting the floristic composition of field layers during natural dynamics in spruce forests of Central Forest State Nature Biosphere Reserve (Russia) were studied. The tree layer structure governed species composition and ecological-coenotical plant species groups of lower layers (herb and moss layers). The influence of tree dominants on lower layers was greatly restricted by forest type. The most significant coenotic factor was the abundance of broad-leaved trees especially of *Tilia cordata*.

**Keywords:** spruce, *Picea abies*, taiga, broad-leaved trees, nemoral species, vegetation dynamics.

*Об авторах:*

КОРАБЛЁВ Антон Павлович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, e-mail: akorablev@binran.ru.

КЕССЕЛЬ Дарья Сергеевна – младший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, e-mail: dkessel@binran.ru.

ПУКИНСКАЯ Мария Юрьевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории общей геоботаники ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, e-mail: mpukinskaya@binran.ru.

ЩУКИНА Ксения Владимировна – научный сотрудник лаборатории общей геоботаники ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, e-mail: schukina@binran.ru.

ВОЛКОВ Владислав Петрович – старший научный сотрудник ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник», 172521, Тверская обл., Нелидовский район, пос. Заповедный, e-mail: vladlenvolkov@list.ru.

Кораблев А.П. Детерминанты напочвенного покрова в неморальных ельниках (из *Picea abies* L.) Центрально-лесного заповедника / А.П. Кораблев, Д.С. Кессель, М.Ю. Пукинская, К.В. Щукина, В.П. Волков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 4. С. 118-125.