

РЯДЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЕЛЬНИКОВ ЧЕРНИЧНЫХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

© 2021 г. А. М. Крышень^{1,*}, Н. В. Геникова¹, Ю. В. Преснухин¹

¹ Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

*e-mail: kryshen@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.

После доработки 11.10.2020 г.

Принята к публикации 14.10.2020 г.

Представлена эколого-динамическая модель восстановления ельников черничных, отражающая современное состояние лесов. В пределах возрастной стадии ассоциации выстраиваются по условиям увлажнения и именуется по индикаторным видам. На стадии вырубki в условиях ельников черничных (*Picea abies*–*Vaccinium myrtillus*) выделено 4 ассоциации (P.a.–V.m.: *Vaccinium vitis-idaea*, P.a.–V.m.: *Avenella flexuosa*, P.a.–V.m.: *Calamagrostis arundinacea*, P.a.–V.m.: *Carex canescens*), на стадии молодняков (10–40 (60) лет) – 3 ассоциации (P.a.–V.m.: *Picea abies* + *Betula* spp. + *Pinus sylvestris*–*Vaccinium vitis-idaea*, P.a.–V.m.: *Betula* spp. + *Populus tremula* – *Avenella flexuosa*, P.a.–V.m.: *Betula* spp. + *Populus tremula*–*Calamagrostis arundinacea* + *Geranium sylvaticum*), возрастом от 60 до 100 (120) лет – 3 (P.a.–V.m.: *Picea abies* + *Betula* spp. + *Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*, P.a.–V.m.: *Picea abies* + *Populus tremula* + *Betula* spp.–*Vaccinium myrtillus* + *Calamagrostis arundinacea* + *Hylacomium splendens*, P.a.–V.m.: *Betula* spp. + *Picea abies*–*Calamagrostis arundinacea* + *Gymnocarpium dryopteris*). В возрасте 100–120 лет происходит снижение участия лиственных пород в структуре древостоя, доминирование ели выравнивает условия и структуру напочвенного покрова – динамические ряды сходятся. С этого момента до климакса выделяется только одна ассоциация P.a.–V.m.: *Picea abies*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*. Временные состояния или локальные проявления, отличающиеся структурой и не отражающие естественную динамику, а связанные с хозяйственной деятельностью или разрушением в результате природных явлений, относятся к рангу субассоциаций. Типология учитывает современное состояние лесов, естественную и антропогенную динамику и может служить основой для планирования лесохозяйственных мероприятий.

Ключевые слова: ельник черничный, эколого-динамическая типология, биологическое разнообразие, сукцессия, восстановление ельников черничных, Восточная Фенноскандия, средняя тайга, северная тайга

DOI: 10.31857/S0006813621020071

Статья продолжает серию публикаций, посвященных закономерностям формирования лесных растительных сообществ на автоморфных почвах и представляющих эколого-динамический подход к типологии лесов.

Среди причин катастрофического разрушения лесных сообществ в европейской тайге в настоящее время абсолютно преобладает рубка древостоя, масштабы вмешательства человека хорошо заметны из космоса (Lukina et al., 2015) – происходит активное изменение породной и возрастной структуры таежных лесов. Леса на автоморфных почвах, являющиеся основой лесозащитного фонда, в настоящее время представляют мозаику от вырубki до коренных сообществ. Их разнообразие определяется экотопом, сукцессионной стадией и разнообразным влиянием

природных и антропогенных факторов. Систематизация этого ценотического разнообразия должна опираться на фундаментальные знания формирования структуры лесных растительных сообществ. Все эти моменты мы ранее подробно разбирали в публикациях в Ботаническом журнале: принципы выделения типов лесорастительных условий и возрастных стадий (Kryshen, 2010), эколого-динамическую типологию сосняков (Kryshen et al., 2018); анализ ценофлоры сосняков (Genikova et al., 2012) и ельников черничных (Genikova et al., 2019). Очень коротко повторим основные моменты, необходимые для понимания динамики ельников черничных и принципов классифицирования сообществ. Мы исходим из того, что каждому типу лесорастительных условий соответствует только один тип климаксового

сообщества, характеристики которого достаточно четко определяются геоморфологическими особенностями и характером увлажнения (уровнем залегания грунтовых вод), а также условиями трофности. Всего для покрытых лесом местообитаний Восточной Фенноскандии нами выделено 5 типов лесорастительных условий с автоморфными почвами (подробно см. Kryshen, 2010): песчаные сухие олиготрофные почвы с климаксом лишайниковые сосняки – *Pinus sylvestris*–[*Cladonia*] (P.s.–Cl.); песчаные сухие мезо-олиготрофные почвы – *Pinus sylvestris*–*Vaccinium vitis-idaea* (P.s.–V.v.-i.); песчаные свежие мезо-олиготрофные почвы – *Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus* (P.s.–V.m.); супесчаные свежие мезотрофные почвы – *Picea abies*–*Vaccinium myrtillus* (P.a.–V.m.); супесчаные и суглинистые свежие мезо-эвтрофные почвы – *Picea abies*–*Oxalis acetosella* (P.a.–O.a.).

Условия ельника черничного являются, пожалуй, самыми распространенными в европейской части таежной зоны России. Климаксным сообществом здесь является ельник чернично-зеленомошный (P.a.–V.m.: *Picea abies*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*). В пределы указанных лесорастительных условий укладываются многие типы леса других исследователей (см., например, Kazimirov, 1971; L'vov, Ipatov, 1976; Vasilevich, 1983; 2004). Наиболее точно условия P.a.–V.m. соответствуют группе типов ельников зеленомошных В.Н. Сукачева (Sukachev, 1972), группе ассоциаций черничных ельников В.И. Василевича (Vasilevich, 2004), а также *Hylocomium*-*Myrtillus* тип и *Myrtillus* тип А.К. Каяндера (Cajander, 1926).

Исследования проводились в основном на территории Восточной Фенноскандии, где главными лесобразующими породами являются сосна и ель. Здесь в отличие от остальной территории Северо-Запада преобладают сосняки, что в свою очередь объясняется широким распространением песчаных почв. Механический состав почвы является определяющим для доминирования сосны или ели не только из-за различий в плодородии (Kazimirov, 1971), но главным образом из-за коагуляционной способности частиц разной размерности (Kachinskiy, 1965; Morozova, 1991). Именно этот момент является решающим в силу того, что сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и ель европейская (*Picea abies* s.l. (L.) H. Karst.) значительно отличаются строением корневых систем – ель с поверхностными корнями не устойчива на песках. Следует при этом отметить, что в виде исключения ельники черничные могут произрастать на песчаных почвах. Все случаи находят конкретные физические объяснения (рельеф, защищающий от преобладающих ветров, каркас из крупных деревьев сосны, сильнозавалуненные почвы и др.) устойчивости ели от вывалов. Поэтому не случайно мы проводим формальную грани-

цу между сосняками и ельниками черничными по границе песчаные–супесчаные почвы, понимая, что она во многом условна. В монографии Н.Г. Федорец с соавторами (Fedorets et al., 2000) отмечается, что ельники черничные характеризуются разнообразием почвенных сочетаний, но в автоморфных условиях увлажнения абсолютное большинство ельников приурочены к подзолам иллювиально-гумусово-железистым и подзолам иллювиально-железистым, а также почвам пятнисто-подзолистым супесчаным и суглинистым, буроземам типичным. По данным Р.М. Морозовой (Morozova, 1991) ельники черничные произрастают на подзолах иллювиально-гумусово-железистых, подбурях и буроземах и что особо подчеркивается – с повышенным содержанием илестых частиц. Ранее (Genikova et al., 2019) мы показали, что в отношении ельников черничных разделение на супесчаные и суглинистые почвы нецелесообразно – небольшое число описаний ельников черничных на суглинках располагалось на ординационной диаграмме, построенной по характеристикам напочвенного покрова, “внутри основного облака”. Этот вывод, однако, требует дальнейшей проверки, так как в регионе исследований кисличные и неморально-травные ельники представлены редкими сообществами в условиях богатых почв вблизи крупных озер Ладожского и Онежского, и необходимо дополнить ряд описаний коренных ельников и производных от них сообществ на суглинках.

Исходя из того, что в потенциале любой фитоценоз, сформировавшийся в определенных лесорастительных условиях, в ходе своего развития станет определенным климаксовым сообществом, мы в пределах одного типа лесорастительных условий выделили сообщества разных возрастных стадий: вырубка (до формирования древесного яруса, что в условиях P.a.–V.m. составляет примерно 5–10 лет), молодняк (в целом соответствует характеристикам в лесоводстве – до 40 лет в средней тайге, до 60 лет в северной; в это время, как правило, происходит самоизреживание древостоя и изменяется структура напочвенного покрова), далее период, продолжающийся до 100–120 лет (соответствует средневозрастным и частично спелым сообществам по параметрам древостоя, верхняя граница определяется продолжительностью жизни березы и осины, а в чистых ельниках очередным периодом активного самоизреживания, что также влечет за собой изменения в структуре напочвенного покрова); далее – до 200–250 лет (в это время в ельниках, развивающихся спонтанно, формируется условно разновозрастный древостой); далее субклимакс и климакс (мы в данном случае их не разделяем, т.к. климаксовые ельники – это в большей степени объекты теоретической фитоценологии при существующей периодичности естественных пожа-

ров и других разрушающих древостой факторов). Аналогичные стадии были выделены С.Н. Дыренковым (Dyrenkov, 1984), но только по признаку возрастной структуры древесного яруса. Нами же этапы развития сообщества определялись по признакам древостоя, подлеска и напочвенного покрова, и мы считаем это принципиальным. Кроме этого, этапы развития ельников могут серьезно отличаться по интенсивности обменных процессов, накоплению и структуре биомассы сообщества, разнообразию не только растительной составляющей, но и других групп организмов (Bobkova et al., 2006; Pristova, 2008; Genikova et al., 2012; Dolgin et al., 2012; Kryshen et al., 2018; Likhanova et al., 2018; Osipov et al., 2019 и др.). Ассоциации выделяются уже в пределах ранее определенных этапов развития. В результате мы в равной степени учитываем условия местообитания (тип лесорастительных условий), видовой состав и физиономию сообщества. Видовой состав определяется одновременно лесорастительными условиями, влажностью почвы (уровень залегания грунтовых вод) и возрастом древостоя. Физиономия (внешний вид) фактически определяется доминантами всех ярусов и возрастом древостоя. Таким образом, наш подход в выделении ассоциации в целом соответствует принятому в 1910 году на Ботаническом конгрессе в Брюсселе определению ассоциации (по Aleksandrova, 1969) и следует отметить, что указанные признаки (видовой состав, лесорастительные условия, возраст) только совместно могут четко обозначить положение сообщества в синтаксономической системе, это особенно справедливо для ранних стадий восстановления.

Такие факторы как экспозиция склона, мезорельеф, временное заболачивание после рубки, изреживание древесного яруса в результате выборочных рубок и т.п. оказывают сильное влияние на состав и структуру растительного сообщества. В итоге даже в пределах одного типа лесорастительных условий повышается ценотическое разнообразие, отражающее временные и локальные состояния. Это разнообразие может быть выражено в широком наборе субассоциаций, которые в данной работе не обсуждаются.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описания лесных сообществ для создания эколого-динамической типологии растительных сообществ в условиях ельников черничных (*Picea abies* – *Vaccinium myrtillus* (P.a.–V.m.)) выполнялись с 2002 г. на территории Республики Карелия, незначительное количество описаний выполнено также в Архангельской области. Ставилась задача максимально отразить ценотическое разнообразие на всех стадиях развития от рубки до климакса в исследуемых условиях. Такой подход не

предполагал большой повторности описаний сходных сообществ в аналогичных и близких по географическому положению условиях. Важно было выявить различные факторы, определяющие варианты развития сообществ после катастрофических нарушений (главным образом сплошных рубок). Участки для описаний выбирались в удалении от берегов озер и рек, исключалось непосредственное примыкание к дорогам, постройкам и другим антропогенным местообитаниям, влияние которых могло помешать четкому определению основных причин формирования структуры сообщества. Всего проанализировано 196 описаний, которые распределены неравномерно по возрастным стадиям, что обусловлено историей освоения лесов – сплошные рубки получили широкое распространение на территории Карелии с 50–60-х годов прошлого столетия, и поэтому в настоящее время преобладают молодняки, в значительно меньшей степени – средневозрастные и еще меньше спелых насаждений.

В случае небольшого по размерам выдела геоботаническое описание сообщества проводилось в его границах, при относительно больших размерах однородного выдела определялась наиболее характерная его часть и в зависимости от возраста, полноты и состава древостоя описывался участок, достаточный для отражения структуры древостоя и напочвенного покрова (не менее 400 кв. м). При описании древесного яруса учитывались состав, возраст, высота, диаметр, полнота древостоя, состав и обилие подлеска и подроста. На каждом участке выполнялись почвенный разрез и описание напочвенного покрова. Видовой состав исследовался на территории выдела. Описания выполнялись общепринятыми методами. На каждом участке определялась его “история” – антропогенные и естественные нарушения (маштабы и сроки) по комплексу признаков (почвенный разрез, наличие и состояние пней, состав и структура древесного яруса, наличие и характер повреждений деревьев, состав и структура напочвенного покрова). Для анализа использовались характеристики напочвенного покрова, для уточнения положения сообществ в классификационной схеме использовались также данные по почвам и продуктивности древостоя.

Для определения факторов, влияющих на формирование сообществ в разных типах лесорастительных условий и разного возраста, и проверки гипотезы об усилении влияния древостоя с возрастом растительного сообщества, проведена ординация геоботанических описаний растительных сообществ на основе бестрендового анализа соответствия – DCA (Hill, 1979) с помощью программы PC-ORD. В анализе учитывалось проективное покрытие видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. Нагрузки на

оси рассчитаны с использованием коэффициента Сьеренсена.

Наименование ассоциаций мы приводим по предложенному В.В. Алехиным (Alekhin, 1951) принципу — латинские наименования индицирующих видов (как правило, доминантов) древесного, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Ярусы разделяются “—”, а знаком “+” объединяются виды, в пределах яруса одновременно индицирующие ассоциацию. Добавление возраста и отнесение синтаксона к конкретным лесорастительным условиям (указывается перед собственно именованием синтаксона), делает наименование максимально информативным, указывая доминантов всех ярусов, тип местообитания и стадию развития.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в условиях ельников черничных нами учтены 30 видов напочвенных мхов и лишайников, 240 видов сосудистых растений. Анализ ценофлоры ельников черничных нами обсуждался ранее (Genikova et al., 2019). Здесь мы лишь коротко повторим некоторые моменты, важные для понимания динамики сообществ и их классифицирования.

Повсеместно в условиях ельников черничных преобладают зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum spp.*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., мозаика которых определяется влиянием древесного яруса. В окнах и на повышениях мезорельефа могут временно доминировать кустистые лишайники, а в понижениях — мхи р. *Sphagnum*. Видовое разнообразие сосудистых растений в условиях ельников черничных более чем в 2 раза выше, чем в сосняках (Genikova et al., 2012) при том, что площадь последних в Карелии в 1.5 раза больше (Yurkovskaya, Elina, 2009).

В условиях ельников черничных наибольшее видовое разнообразие наблюдается на ранних стадиях восстановления растительности, наименьшее — в старовозрастных (старше 100–120 лет) лесах (табл. 1). Общими для ценофлор растительных сообществ всех возрастных стадий являются 53 вида сосудистых растений. Только на вырубках обнаружено 79 видов растений (33% от всей ценофлоры ельников черничных), в молодняках — 10 видов, в 60–120-летних — 15. В лесах с древостоем старше 100–120 лет специфичные виды отсутствуют. По результатам анализа адвентивной и аборигенной фракций ценофлоры ельников разных возрастных стадий был сделан вывод о том, что возрастные стадии восстановления ельников черничных обладают характерными свойствами и принципиально отличаются по составу видов, эколого-ценотической и таксономической структурам. Этот вывод еще раз свиде-

тельствует о том, что ассоциации должны выделяться в пределах стадий сукцессии.

Число видов на ранних стадиях развития сообществ после катастрофических разрушений во многом состоит из непостоянной составляющей (Kryshen, 2003, 2006). Состав таких сообществ в большей степени определяется окружением и удаленностью сообщества от населенных пунктов и сельхозземель и число видов здесь будет ожидаемо увеличиваться за счет синантропной составляющей флоры (см. Kryshen et al., 2016).

В основе эколого-динамической модели лежит тезис о том, что развитие лесного сообщества идет по пути восстановления коренного (климаксного), характеризующего лесорастительные условия. Структура и динамика (главным образом древесного яруса) коренных ельников черничных описана во многих работах (Dyrenkov, 1984; Volkov, 2003; Shorohova et al., 2009; Kuuluvainen, Aacala, 2011; Kuuluvainen et al., 2014; Kreutz et al., 2015 и др.). Береза и осина, присутствующие в древостое — следствие оконной динамики, а единичные сосны, часто, старшего, чем ель возраста — свидетельства прошлого пожара. Подрост в ельниках черничных в зависимости от условий может быть и редким, и обильным, как правило, еловый, в окнах — с березой и осиной. В подлеске обычны *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L. и *Juniperus communis* L. В средней тайге встречается шиповник (*Rosa acicularis* Lindl). Кроме кустарничков в коренных ельниках черничных в травяно-кустарничковом ярусе присутствуют и могут доминировать в окнах *Avenella flexuosa* (L.) Drej., *Convallaria majalis* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Geranium sylvaticum* L. Обычны также *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *Oxalis acetosella* L., *Rubus saxatilis* L., *Solidago virgaurea* L., *Trientalis europaea* L.

Ельники черничные являются одной из основных составляющих лесоэксплуатационного фонда на Северо-Западе России, поэтому в этих лесорастительных условиях большие площади вырубков. Для сообществ в условиях *Picea abies* — *Vaccinium myrtillus* (P.a.—V.m.) на стадии вырубки нами выделено 4 ассоциации (перечислены в порядке увеличения влажности почвы): 1.¹ брусничная (P.a.—V.m.: *Vaccinium vitis-idaea*), 2. луговиковая (P.a.—V.m.: *Avenella flexuosa*), 3. вейниковая (P.a.—V.m.: *Calamagrostis arundinacea*) и 4. осоковая (P.a.—V.m.: *Carex canescens*) (табл. 1).

В условиях ельников черничных на вырубках нами не выделяется (как в сосняках) “центральная” ассоциация, которая образуется в случае незначительных изменений влажности верхних горизонтов почвы после рубки. Дело в том, что здесь наблюдается разделение на среднюю и

¹ Здесь и далее номера ассоциаций соответствуют таковым в табл. 1.

Таблица 1. Видовой состав ассоциаций растительных сообществ на различных стадиях восстановления
Table 1. Species composition of associations of plant communities at different stages of restoration

	Вырубки Clear cuttings				Молодняки (10–40 лет) Young stands (10–40 years)				41(61)–100(120) лет 41(61)–100(120) years		121–200 лет 121–200 years		>200 лет >200 years
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
№ ассоциации/№ of association	10	10	22	8	15	6	20	33	9	15	24	7	
Количество описаний Number of relevés	38	46	133	63	62	40	95	78	70	102	54	30	
Всего видов сосудистых растений* Number of vascular plant species	12	9	4	11	25	7	11	24	9	23	25	12	
Всего видов в мохово-лишайниковом ярусе* Number of species in moss-lichen layer	30	37	120	53	53	30	80	64	58	88	43	24	
Число видов по этапам развития* Number of species by successional stages	200				119				129				71
Древесный ярус и подрост/Tree stand and regrowth													
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	I	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	–	–	II	I	I	–	II	I	–	II	I	–	–
<i>Betula pendula</i> Roth	V	IV	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	V	IV	II	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
<i>Pinus sylvestris</i> L.	II	III	II	III	IV	V	IV	IV	V	III	V	III	III
<i>Populus tremula</i> L.	I	II	II	I	II	III	IV	IV	III	II	III	–	–
Подлесок/Undergrowth													
<i>Daphne mezereum</i> L.	–	–	–	–	–	–	I	I	I	–	–	–	–
<i>Frangula alnus</i> Mill.	–	–	I	–	–	–	–	I	III	I	–	–	–
<i>Juniperus communis</i> L.	II	I	–	–	I	II	I	II	III	II	II	III	III
<i>Padus avium</i> Mill.	–	–	–	–	–	–	I	–	II	I	–	–	–
<i>Ribes spicatum</i> E. Robson	–	–	–	–	–	–	I	–	–	I	–	–	–
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	II	I	–	II	–	–	I	I	I	I	I	III	III
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	–	–	I	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Rubus idaeus</i> L.	–	I	II	I	I	I	II	I	II	I	I	–	–
<i>Salix aurita</i> L.	–	–	I	I	–	–	–	I	–	–	–	–	–
<i>Salix caprea</i> L.	–	–	–	–	III	III	IV	II	–	I	I	–	–
<i>Salix phylicifolia</i> L.	I	II	II	–	–	II	I	–	–	–	I	–	–

Таблица 1. Продолжение

№ ассоциации/№ of association	Вырубки Clear cuttings			Молодняки (10–40 лет) Young stands (10–40 years)			41(61)–100(120) лет 41(61)–100(120) years			121–200 лет 121–200 years		>200 лет >200 years	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	V	IV	V	III	V	V	IV	V	V	V	V	IV	
	Мохово-лишайниковый ярус/Moss-lichen layer												
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	–	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–
<i>Cladonia</i> spp.	I ⁺	I ⁺	–	–	III ^{1–2}	III ^{1–2}	–	II ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	–	–	–	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	III ⁺
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	I ⁺	–	–	I ⁺	I ⁺	–	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr	–	–	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–	–
<i>Dicranum</i> spp.	III ¹	II ¹	–	IV ¹	IV ^{1–2}	II ¹	I ⁺	V ^{1–2}	III ¹	III ^{1–2}	V ^{1–2}	V ¹	–
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	III ^{1–2}	II ¹	–	III ¹	IV ^{1–2}	I ¹	II ¹	V ^{1–2}	II ^{1–2}	III ^{1–2}	V ^{2–3}	V ^{2–3}	–
<i>Mnium</i> sp.	–	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	–	–
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.	–	–	–	–	–	–	–	I ¹	–	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	IV ^{1–2}	II ^{1–2}	I ¹	IV ^{1–2}	V ^{2–3}	III ^{2–3}	II ^{1–2}	V ^{1–3}	IV ^{1–2}	IV ^{1–3}	V ^{2–3}	V ²	–
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	IV ^{1–2}	IV ²	I ²	IV ¹	II ²	III ²	I ^{1–2}	III ^{1–2}	II ⁺	I ¹	III ¹	V ^{1–2}	–
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	I ¹	–	I ⁺	I ⁺	III ⁺	II ¹	II ⁺	II ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	II ⁺	I ⁺	–	II ⁺	II ⁺	–	–	II ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	IV ⁺
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	–	–	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	II ⁺	I ⁺	II ⁺	II ⁺	I ⁺	–
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	–	–	–	–	I ⁺	–	–	II ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Sphagnum</i> spp.	II ¹	III ¹	I ²	IV ²	III ⁺	–	I ¹	III ^{1–2}	–	II ⁺	III ^{1–2}	V ²	–
	Травяно-кустарниковый ярус/Herb-dwarf shrub layer												
<i>Achillea millefolium</i> L.	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	I ⁺	–	–	–
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	–	–	–	–	–	–	I ¹	I ⁺	I ⁺	–	–	–	–
<i>Agrostis capillaris</i> L.	–	I ¹	II ²	I ¹	I ⁺	II ⁺	I ²	I ⁺	II ¹	II ¹	–	–	–
<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	–	I ⁺	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Angelica sylvestris</i> L.	–	–	II ⁺	–	I ¹	–	III ¹	I ⁺	II ⁺	II ⁺	I ⁺	–	–
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	–	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	–	–	II ⁺	–	–	–	II ^{1–2}	–	II ⁺	I ⁺	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

№ ассоциации/№ of association	Молодняки (10–40 лет) Young stands (10–40 years)							41(61)–100(120) лет 41(61)–100(120) years		121–200 лет 121–200 years	>200 лет >200 years	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	–	–
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.	V ^{2–3}	V ^{3–4}	IV ^{1–2}	V ^{1–2}	V ¹	V ³	III ^{1–2}	IV ^{1–2}	–	III ^{1–2}	V ^{1–1}	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	I ²	II ¹	V ^{2–3}	I ³	III ¹	III ²	V ^{2–3}	IV ¹	V ²	IV ^{1–2}	II ¹	–
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	–	–	I ⁺	–	I ⁺	I ²	I ²	I ⁺	I ⁺	I ²	I ⁺	–
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartm.	–	–	I ²	–	–	I ²	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–
<i>Callitriche palustris</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	I ¹	I ¹	I ⁺	–	III ^{1–1}	I ²	I ¹	I ⁺	–	–	I ⁺	–
<i>Campanula patula</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ¹	–	–	–	–	–
<i>Campanula persicifolia</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ¹	–	–	–	–	–
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–
<i>Carex acuta</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir	I ¹	II ⁺	I ²	II ^{2–3}	–	–	–	–	–	–	I ²	–
<i>Carex canescens</i> L.	–	–	I ¹	I ³	–	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Carex globularis</i> L.	I ¹	I ²	I ¹	IV ²	II ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	II ⁺	V ⁺
<i>Carex leporina</i> L.	–	I ⁺	II ⁺	II ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	–	–	I ⁺	II ¹	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex pallescens</i> L.	–	I ⁺	I ⁺	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–
<i>Carex vaginata</i> Tausch	–	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	I ¹	–	–
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	V ^{1–2}	V ^{1–2}	IV ^{1–2}	V ^{1–2}	III ⁺	V ^{1–2}	V ^{1–2}	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Asch. & Graebn.	I ²	–	–	II ⁺	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	–	–
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Convallaria majalis</i> L.	I ¹	–	II ⁺	–	I ⁺	I ²	III ^{1–2}	II ^{1–1}	IV ^{1–2}	III ^{1–1}	I ⁺	–
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	–	I ⁺	I ⁺	–	–	I ¹	I ¹	I ⁺	–	I ¹	–	–
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	I ⁺	–	II ⁺	II ¹	II ⁺	I ⁺	II ^{1–1}	III ⁺	III ⁺	IV ⁺	I ⁺	–
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy	–	I ⁺	I ¹	–	–	–	–	I ⁺	–	I ¹	I ⁺	–
<i>Empetrum nigrum</i> L. s.l.	I ¹	–	–	II ¹	II ¹	I ⁺	–	I ⁺	–	–	III ⁺	III ¹

Таблица 1. Продолжение

№ ассоциации/№ of association	Вырубки Clear cuttings						Молодняки (10–40 лет) Young stands (10–40 years)		41(61)–100(120) лет 41(61)–100(120) years		121–200 лет 121–200 years	>200 лет >200 years
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Epilobium palustre</i> L.	–	–	II ⁺	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	II ⁺	III ⁺	II ⁺	IV ¹	I ¹	–	II ⁺	II ⁺	I ²	III ⁺⁻¹	III ⁺	V ⁺
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	–	–	I ⁺	I ¹	–	–	I ⁺	–	–	I ¹	I ⁺	–
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	II ⁺⁻¹	–	I ⁺	I ²	II ¹	I ⁺	III ⁺⁻¹	II ⁺	–	–
<i>Galium album</i> Mill.	–	–	I ⁺⁻¹	–	I ¹	I ¹	II ⁺⁻¹	–	–	I ⁺	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	I ⁺	–	III ⁺⁻¹	II ⁺	I ⁺	I ¹	III ¹⁻²	I ⁺	II ⁺	II ⁺⁻¹	I ⁺	I ⁺
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	II ⁺	–	I ⁺	–
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	I ⁺	I ⁺	II ⁺⁻¹	II ⁺⁻¹	I ¹	III ¹	I ¹	III ⁺⁻¹	–	II ⁺⁻¹	I ⁺⁻¹	I ⁺
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	II ¹	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	–	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	II ⁺	I ⁺	–	–
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries	–	–	I ⁺	–	II ⁺	–	–	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	–	–	I ⁺	–	–	–	II ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Juncus effusus</i> L.	–	–	II ¹⁻²	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Juncus filiformis</i> L.	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–
<i>Lamium album</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	I ⁺	–	I ⁺	–	–	–	I ¹	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–
<i>Ledum palustre</i> L.	–	–	–	II ²	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–
<i>Linnaea borealis</i> L.	III ⁺	I ⁺	I ⁺	III ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	III ⁺	II ⁺	II ⁺	V ⁺	V ⁺
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	–	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	IV ⁺	IV ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	II ⁺	III ⁺	V ⁺⁻¹	II ⁺	IV ⁺	IV ⁺	II ⁺	V ⁺	IV ⁺
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	II ⁺	–	I ⁺	II ⁺	III ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	III ⁺
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	III ¹	II ⁺	II ⁺	III ¹	III ⁺	IV ⁺	III ⁺⁻¹	IV ⁺⁻¹	V ¹	IV ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	III ⁺
<i>Melampyrum pratense</i> L.	III ⁺	I ⁺	II ⁺⁻¹	IV ⁺	IV ⁺⁻¹	IV ²	IV ¹⁻²	IV ⁺⁻¹	V ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	III ⁺	IV ⁺
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	III ⁺	I ⁺	–	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	III ⁺⁻¹	IV ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	II ⁺	III ⁺
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–
<i>Melica nutans</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	II ⁺⁻¹	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–

Таблица 1. Продолжение

№ ассоциации/№ of association	Молодняки (10–40 лет) Young stands (10–40 years)						41(61)–100(120) лет 41(61)–100(120) years		121–200 лет 121–200 years	>200 лет >200 years		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Milium effusum</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	II ⁺	–	–
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch. Bip. & F. Schultz	–	I ⁺	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	–	I ⁺	III ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	III ⁺
<i>Oxalis acetosella</i> L.	I ⁺	–	II ⁺	II ⁺	I ⁺	–	II ¹	III ¹⁻²	III ¹⁻²	IV ¹⁻²	I ¹	I ⁺
<i>Paris quadrifolia</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	II ⁺	I ⁺	II ⁺	II ⁺	–	–
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	–	–	–	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raesch.	–	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Pteridium latiusculum</i> (Desv.) Hieron. ex Fries	–	–	–	–	–	–	I ⁺	I ⁺	II ⁺	–	–	–
<i>Pyrola minor</i> L.	–	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	–	I ⁺	–	II ¹	–	I ⁺
<i>Ranunculus acris</i> L.	–	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–	–	–	I ⁺	–	–
<i>Ranunculus repens</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–
<i>Rubus arcticus</i> L.	I ⁺	I ⁺	I ⁺	II ¹	–	–	–	–	–	I ⁺	–	II ⁺
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	–	–	–	II ⁺	–	–	–	–	–	–	–	III ⁺
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	I ⁺	IV ¹	I ⁺	II ¹	–	IV ¹⁻²	III ¹⁻¹	V ¹⁻²	III ¹	II ¹⁻¹	–
<i>Rumex acetosella</i> L.	–	I ⁺	I ⁺	I ¹	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Solidago virgaurea</i> L.	III ¹	II ¹	IV ¹⁻¹	I ⁺	IV ¹⁻¹	V ¹	IV ¹	IV ¹	IV ¹	III ¹	III ⁺	II ⁺
<i>Stellaria graminea</i> L.	–	–	I ⁺	I ⁺	–	–	I ¹	–	I ⁺	I ⁺	–	–
<i>Taraxacum officinale</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–
<i>Trientalis europaea</i> L.	III ⁺	I ⁺	I ⁺	IV ⁺	III ⁺	I ⁺	III ⁺	III ⁺	V ⁺	IV ⁺	III ¹⁻¹	IV ⁺
<i>Trifolium pratense</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ¹	–	–	–	–	–
<i>Trifolium repens</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ¹	I ⁺	–	–	–	–
<i>Trollius europaeus</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	I ¹	–	–
<i>Tussilago farfara</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–
<i>Urtica dioica</i> L.	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–

Таблица 1. Окончание

№ ассоциации/№ of association	Вырубки Clear cuttings				Молодняки (10–40 лет) Young stands (10–40 years)			41(61)–100(120) лет 41(61)–100(120) years		121–200 лет 121–200 years	>200 лет >200 years	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	V ¹⁻²	IV ⁺¹	V ⁺¹	V ¹	V ²	V ¹⁻²	IV ¹	V ²⁻³	V ²	IV ¹⁻²	V ³⁻⁴	V ³⁻⁴
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	II ⁺	I ⁺	–	I ¹	I ¹	I ⁺	–	I ¹	–	–	I ¹⁻²	II ¹
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	V ²	IV ¹	III ⁺¹	V ²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	III ⁺¹	V ¹⁻²	V ¹⁻²	III ⁺¹	V ²	V ²
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	–	–	I ⁺	–	I ⁺	–	II ⁺	–	II ⁺	II ⁺	–	–
<i>Veronica officinalis</i> L.	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	–	–
<i>Vicia sepium</i> L.	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	II ⁺	I ⁺	–	–
<i>Vicia sylvatica</i> L.	–	–	–	–	–	–	I ¹	–	–	–	–	–
<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	I ⁺	–	–
<i>Viola mirabilis</i> L.	–	–	–	–	–	–	I ⁺	I ⁺	II ⁺	–	–	–
<i>Viola nemoralis</i> Kütz.	–	–	–	–	I ⁺	–	II ¹	I ⁺	II ⁺	I ⁺	–	–
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Viola tricolor</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. * – приводится информация о всех учтенных видах, а не только тех, которые представлены в таблице – в таблице не указаны виды, встречающиеся единично в 1–2 описаниях.

Классы постоянства (%): I – менее 20; II – 21–40; III – 41–60; IV – 61–80; V – 81–100. В верхнем индексе указано обилие вида по шкале Браун–Бланке: “+” – вид редкий и имеет малое проективное покрытие до 1%; 1 – проективное покрытие вида 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – выше 75%.

Note. * – the number of species is that of all recorded species, not only of those presented in the table; the table does not specify the species encountered singly in 1–2 relevés.

Constancy classes (%): I – less than 20; II – 21–40; III – 41–60; IV – 61–80; V – 81–100. The upper index indicates the species abundance on the Braun–Blanquet scale: + – the species is rare and has a projective cover less than 1%; 1 – the projective cover of the species is 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – above 75%.

Названия ассоциаций/Names of plant communities associations:

1 – P.a.–V.m.: *Vaccinium vitis-idaea*;

2 – P.a.–V.m.: *Avenella flexuosa*;

3 – P.a.–V.m.: *Calamagrostis arundinacea*;

4 – P.a.–V.m.: *Carex canescens*;

5 – P.a.–V.m.: *Betula* spp. + *Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*;

6 – P.a.–V.m.: *Betula* spp. + *Populus tremula* + *Picea abies*–*Avenella flexuosa*;

7 – P.a.–V.m.: *Betula* spp. + *Populus tremula* + *Picea abies*–*Calamagrostis arundinacea* + *Geranium sylvaticum*;

8 – P.a.–V.m.: *Picea abies* + *Betula* spp. + *Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*;

9 – P.a.–V.m.: *Picea abies* + *Betula* spp. – *Vaccinium myrtillus* + *Calamagrostis arundinacea*–*Hylocomium splendens*;

10 – P.a.–V.m.: *Picea abies* + *Betula* spp. – *Calamagrostis arundinacea* + *Gymnocarpium dryopteris*;

11 – P.a.–V.m.: *Picea abies*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*;

12 – P.a.–V.m.: *Picea abies*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*.

северную тайгу — в первом случае вырубки зарастают вейником лесным, а луговик вытесняется на наиболее сухие, или, наоборот, на переувлажненные участки. По всей видимости луговик имеет более широкую экологическую амплитуду, чем вейник лесной, но не способен конкурировать с последним в условиях его фитоценотического оптимума. Таким образом, мы имеем две ассоциации сообществ, образующихся на вырубках ельников черничных при незначительных изменениях увлажнения: **3.** P.a.—V.m.: *Calamagrostis arundinacea* (средняя тайга) и **2.** P.a.—V.m.: *Avenella flexuosa* (северная тайга, средняя тайга — при снижении влажности почвы). В сообществах обеих ассоциаций указанным индикаторным видам практически всегда содоминирует иван-чай, обильны таежные кустарнички, мелкотравье, золотарник и др. Естественное возобновление древесных пород на вырубках данных ассоциаций состоит преимущественно из *Betula* spp.

Рубка ельников черничных в верхних частях пологих склонов южной и юго-западной экспозиции приводит к иссушению верхних слоев почвы. Следствием является формирование сообществ с доминированием таежных кустарничков, в первую очередь, брусники (ассоциация **1.** P.a.—V.m.: *Vaccinium vitis-idaea*). Невысокое обилие злаков позволяет сохранить свое присутствие таежному мелкотравью, зеленым мхам и лишайникам. Такие вырубки возобновляются в равной степени *Betula* spp. и *Picea abies*.

В нижних частях склонов, наоборот, уничтожение древесного яруса приводит к увеличению увлажнения. Характерными видами в таких условиях являются осоки, сфагновые и политриховые мхи (ассоциация **4.** P.a.—V.m.: *Carex canescens*). Кроме этого, отсутствие конкуренции со стороны злаков позволяет сохраняться с достаточно высоким обилием таежным кустарничкам и разнотравью. Подрост древесных пород состоит из *Betula* spp. и *Picea abies*.

На следующем этапе, в целом соответствующем молоднякам в лесоводстве, развитие напочвенного покрова идет уже под влиянием формирующегося древесного яруса. Естественное восстановление древостоя в условиях ельников черничных практически всегда идет через смену пород. Восстанавливающийся древостой с одной стороны упрощает структуру напочвенного покрова, выравнивая среду под пологом. С другой — сам древесный ярус неоднороден, и на ранних стадиях здесь могут содоминировать ель, сосна, береза и осина. Структура древесного яруса определяется в первую очередь составом вырубленного древостоя, а также способом рубки, проведенными мероприятиями по восстановлению леса, уходами. В то же время исследования показали, что все сообщества достаточно четко “укладыва-

ются” в три ассоциации: **5.** P.a.—V.m.: *Betula* spp.+*Pinus sylvestris*—*Vaccinium myrtillus*—*Pleurozium schreberi*, **6.** P.a.—V.m.: *Betula* spp.+*Populus tremula*+*Picea abies*—*Avenella flexuosa*, **7.** P.a.—V.m.: *Betula* spp.+*Populus tremula*+*Picea abies*—*Calamagrostis arundinacea*+*Geranium sylvaticum* (табл. 1, рис. 1).

Сообщества ассоциации **5.** P.a.—V.m.: *Betula* spp.+*Pinus sylvestris*—*Vaccinium myrtillus*—*Pleurozium schreberi* (березняки черничные) формируются на вырубках, отнесенных нами к ассоциации **1.** P.a.—V.m.: *Vaccinium vitis-idaea*. В этих условиях при естественном зарастании древесный ярус складывается, главным образом, березой и сосной. Развитие напочвенного покрова идет по пути смены светолюбивой брусники теневыносливой черникой. Ее среднее покрытие уже даже несколько выше, чем у брусники, и ее экологический ареал более четко разделяется с луговиком, индицирующим другую ассоциацию (рис. 1). Кроме таежных кустарничков достаточно обильны *Melampyrum pratense* (может содоминировать), *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Chamaenerion angustifolium*, а также злаки *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea*, особенно обильные в окнах. Состав древостоя — смешанный с участием *Picea abies*, *Betula* spp. и *Pinus sylvestris*.

Ассоциация **6.** P.a.—V.m.: *Betula* spp.+*Populus tremula*+*Picea abies*—*Avenella flexuosa* образуется на луговиковых вырубках. В напочвенном покрове помимо луговика обильны *Calamagrostis arundinacea* и *Chamaenerion angustifolium*. С формированием древесного яруса возрастает обилие лесных видов *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, присутствующих практически во всех описаниях, но пока еще с невысоким проективным покрытием. В древостое преобладает *Betula* spp.

Ассоциация **7.** P.a.—V.m.: *Betula* spp.+*Populus tremula*+*Picea abies*—*Calamagrostis arundinacea*+*Geranium sylvaticum* занимает крайнее положение в ряду увлажнения и продуктивности местообитания. Сообщества этой ассоциации формируются на вейниковой и осоковой вырубках. Древесный ярус с каждым годом усиливает свое влияние, становясь ведущим фактором, он выравнивает условия увлажнения, что в свою очередь приводит к замещению осок злаками, таежными кустарничками, разнотравьем, а сфагновых и политриховых мхов — зелеными мхами. Ассоциацию индицируют помимо вейника лесного *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris* и/или *Anthriscus sylvestris*, *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*. В древостое преобладают *Betula* spp. и *Populus tremula*.

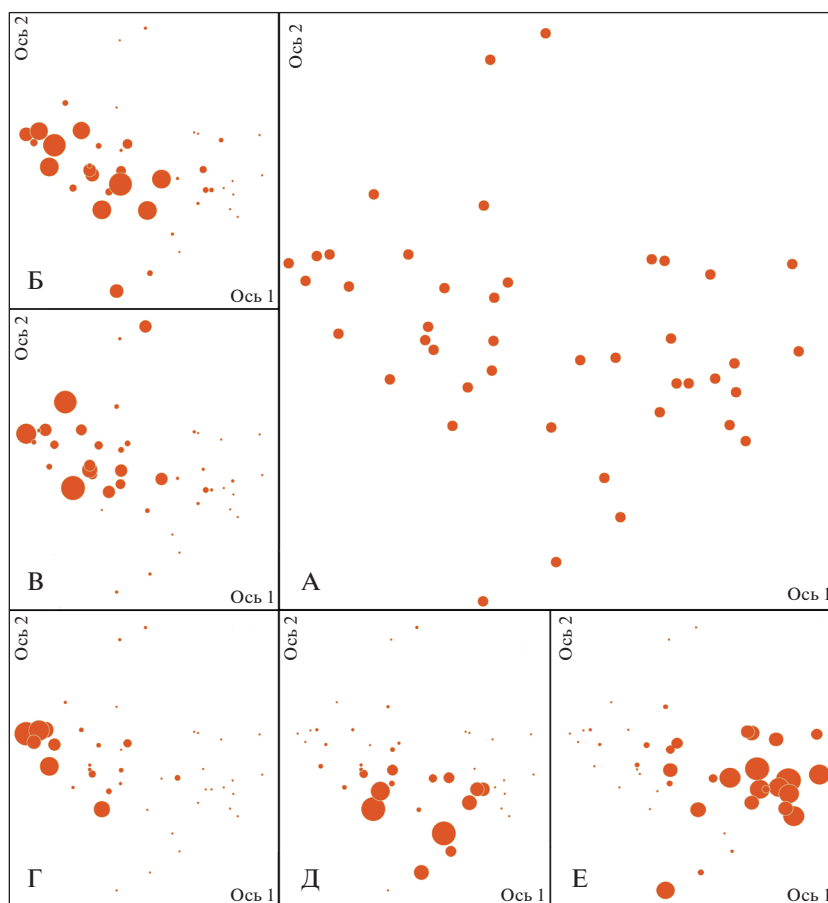


Рис. 1. Ординационная диаграмма геоботанических описаний молодняков (ассоциации №№ 5–7) в лесорастительных условиях ельников черничных (А). Б, В, Г, Д, Е – та же ординационная диаграмма, где размером значка, обозначающего геоботаническое описание сообщества, показано участие определенного вида растений в сложении напочвенного покрова (чем больше значок, тем выше проективное покрытие вида): Б – *Vaccinium vitis-idaea*, В – *V. myrtillus*, Г – *Pleurozium schreberi*, Д – *Avenella flexuosa*, Е – *Calamagrostis arundinacea*.

Fig. 1. Ordination diagram of geobotanical relevés of young forest (associations 5–7) in bilberry spruce conditions (А). Б, В, Г, Д, Е – the same ordination diagram, where the circle size corresponds to the participation of a certain plant species in the ground cover in geobotanical relevés of the community (the larger circle the higher coverage of the species): Б – *Vaccinium vitis-idaea*, В – *V. myrtillus*, Г – *Pleurozium schreberi*, Д – *Avenella flexuosa*, Е – *Calamagrostis arundinacea*. Ось – axis.

Следующий этап развития совпадает по возрасту древостоя со средневозрастными и частично спелыми лесами, окончание его мы определяем предельным возрастом жизни березы и осины в условиях ельников черничных. Это, как правило, 100–120 лет. В чистых ельниках в этот период часто наблюдается естественное самоизреживание древостоя. Здесь нами выделены также 3 ассоциации: **8.** Р.а.–V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.+*Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*, **9.** Р.а.–V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.–*Vaccinium myrtillus*+*Calamagrostis arundinacea*–*Hylocomium splendens*, **10.** Р.а.–V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.–*Calamagrostis arundinacea*+*Gymnocarpium dryopteris*.

Большинство описаний сообществ от 60 до 100–120 лет в условиях ельников черничных отнесены нами к ассоциации **8.** Р.а.–V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.+*Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi* (табл. 1). Сформировавшийся древесный ярус уже фактически контролирует среду и обеспечивает доминирование типичных таежных видов и зеленых мхов, среди последних наиболее обильны *Pleurozium schreberi*. Характерным для этой ассоциации является высокая встречаемость при низком проективном покрытии лесных злаков – сообщество постепенно выстраивает структуру напочвенного покрова, типичную для коренных ельников – луговик и вейник в надземной части представлены мелкими вегетирующими особями. Таежное мелкотравье, также как и злаки, имеет высокую встречаемость, но низкое проективное покрытие. Рядом с деревьями березы и осины могут быть обильны ландыш и костяника. В древостое пре-

обильны ландыш и костяника. В древостое пре-

обладает *Picea abies*, реже *Pinus sylvestris* и *Betula* spp., единично присутствует *Populus tremula*.

Следующая ассоциация 9. Р.а.—V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.—*Vaccinium myrtillus*+*Calamagrostis arundinacea*—*Hylocomium splendens* отличается от предыдущей более активным участием березы и, как следствие, увеличенным покрытием *Hylocomium splendens* и злаков. Из разнотравья к индицирующим видам можно также отнести *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis* (табл. 1). В древостое преобладают *Betula* spp. и *Populus tremula*.

Еще одна ассоциация 10. Р.а.—V.m.: *Betula* spp.+*Picea abies*—*Calamagrostis arundinacea*+*Gymnocarpium dryopteris* характеризуется еще более высоким обилием злаков. Индицирует ассоциацию низкое проективное покрытие таежных кустарничков. В напочвенном покрове множество видов разнотравья, но, как правило, с невысоким обилием. Моховой покров мозаичен — на фоне *Pleurozium schreberi* пятнами произрастают примерно в равных долях *Hylocomium splendens*, *Dicranum* spp., *Polytrichum* spp., *Sphagnum* spp. Мозаика определяется структурой древесного яруса и микрорельефом. В древостое преобладают *Picea abies*, *Betula* spp., реже *Pinus sylvestris*.

В сообществах, достигших возраста спелости, в период после естественного отмирания листовых пород и активного самоизреживания ценпопуляции ели (Alekseev, Molchanov, 1954; Дугенков, 1984) формируется напочвенный покров, близкий к климаксовому сообществу. Фактически с этого момента мы выделяем одноименные ассоциации Р.а.—V.m.: *Picea abies*—*Vaccinium myrtillus*—*Pleurozium schreberi*, обозначенные в таблице 1 под номерами 11 и 12 в соответствии с этапом развития древостоя, где и происходят основные (качественные) изменения. С достижением елью предельного возраста динамика сообщества определяется локальными разрушениями (оконная динамика). В окнах в зависимости от их размеров могут вырастать и выходить в первый ярус листовые породы, которые позволяют существовать неопределенно долгое время лесным злакам, разнотравью. Периодические пожары определяют участие сосны в древостое. В древесном ярусе преобладает *Picea abies*, редко *Pinus sylvestris*; *Betula* spp. и *Populus tremula* представлены незначительно (до 2 единиц по запасу). В целом древостой ели, несмотря на локальные разрушения, имеет относительно стабильную возрастную, породную и размерную структуру (см. также Дугенков, 1984; Манов, 2017; 2019) за счет непрерывного возобновления и взаимодействий деревьев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в условиях ельников черничных демонстрируется четкая закономерность уменьшения ценотического разнообразия по мере развития древостоя. На рисунке 2 представлена ординация описаний в условиях ельников черничных — конфигурация “облака” имеет форму треугольника, в вершине которого — сообщества коренных лесов. Следует отметить, что интерпретация осей затруднена, т.к. обилие видов напочвенного покрова определяется одновременно увлажнением, плодородием и составом древесного яруса. Кроме этого, все основные древесные породы имеют широкие и значительно накладывающиеся друг на друга экологические ареалы. Здесь же на рисунке 2 продемонстрировано, как виды индицируют ассоциации. Основная масса описаний сообществ старше 120 лет характеризуется доминированием в травяно-кустарничковом ярусе черники, а в мохово-лишайниковом — *Pleurozium schreberi*. Здесь также обильна брусника, но ее “облако” смещено по обеим осям, и что удивительно, в том же направлении, что и описания с высоким обилием сфагнума. Эти виды индицируют противоположные условия увлажнения, как на вырубках, так и в напочвенном покрове коренных лесов. Объясняется этот момент может тем, что оба вида в исследуемых лесорастительных условиях вытесняются доминантами и на диаграмме они сближены (но не накладываются) по признаку низкого обилия черники, и плеуроциума, или в случае вырубок — вейника и луговика. Говоря о двух поздних этапах развития сообществ, следует отметить еще два момента. Черника доминирует как в старо-, так и в средневозрастных сообществах. Пара старовозрастных сообществ с высоким обилием кислицы (рис. 2) оказалась смещена в зону распространения средневозрастных ельников, причиной изменений в напочвенном покрове явились выборочные рубки, проведенные 40–50 лет назад, в результате которых в первом ярусе по количеству стволов преобладали деревья ели 60 лет, поднявшиеся из подроста. Еще два сообщества, отнесенные нами по возрасту главной породы к старовозрастным, по сути, находились на границе между двух стадий — в период отмирания березы и осины. В образовавшихся окнах естественным образом доминировали лесные злаки, и это объясняет “сдвиг” этих сообществ на диаграмме (рис. 2) в сторону молодняков. Как отмечалось выше, они могут быть отражены в наборе субассоциаций как временные состояния.

Описания сообществ 40–120 лет расположены на диаграмме (рис. 2) также достаточно компактно, но вытянутым облаком, пересекающим пространство старовозрастных лесов. Напочвенный покров здесь во многом сходен со старовозраст-

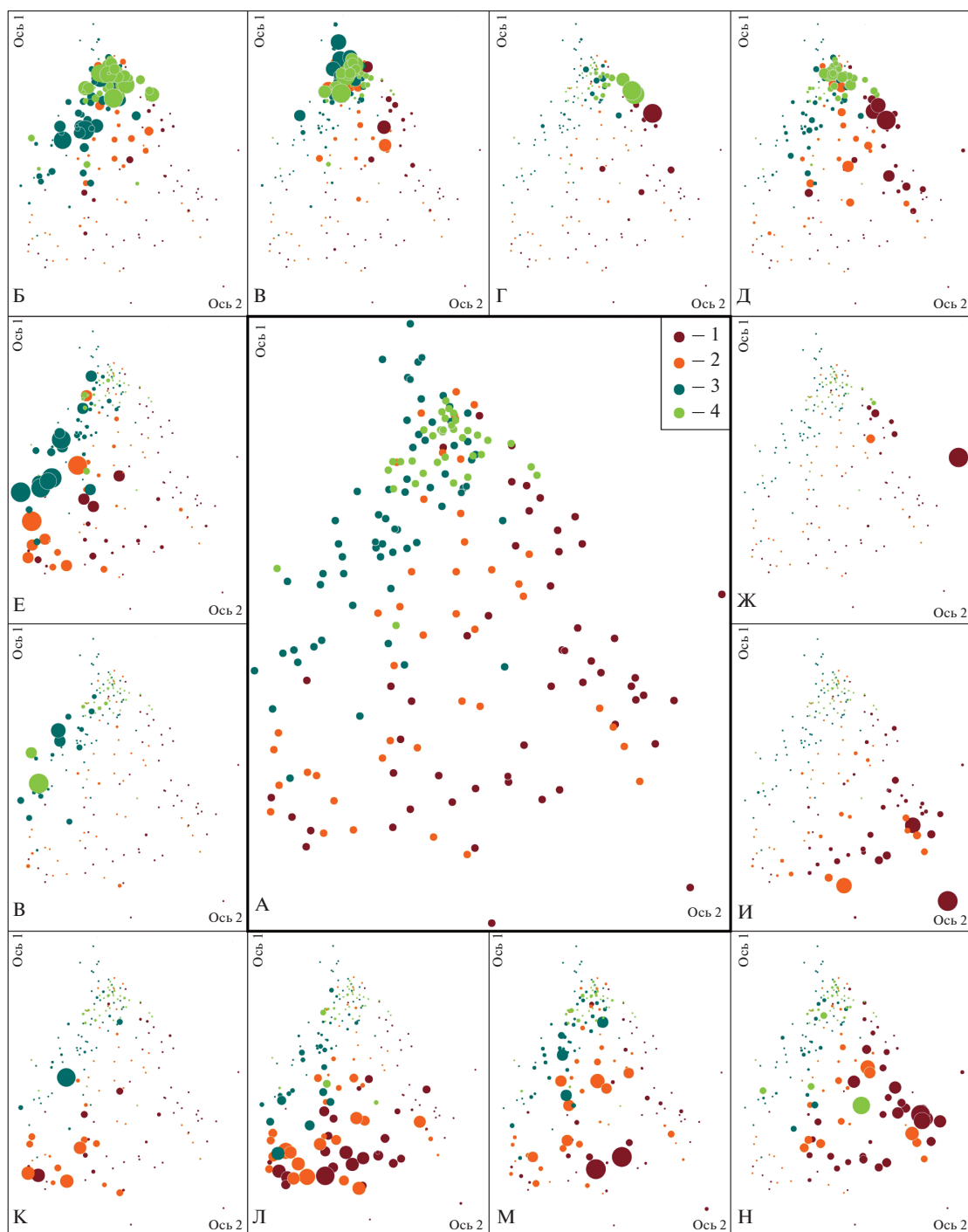


Рис. 2. Ординационная диаграмма геоботанических описаний растительных сообществ в типе лесорастительных условий ельника черничного.

Нагрузки на оси: 1-й фактор – 45%, 2-й – 15.1%. Условные обозначения: 1 – растительные сообщества вырубков, 2 – сообщества до 60 лет, 3 – сообщества с возрастом древостоя от 60 до 100–120 лет, 4 – сообщества с возрастом древостоя больше 120 лет. Вокруг основной диаграммы (А) представлены иллюстрации участия видов в структуре напочвенного покрова (чем больше диаметр кружка, тем выше проективное покрытие вида).

Fig. 2. Ordination diagram of geobotanical relevés in conditions of bilberry spruce forest (A).

Factor contribution: 1st factor (axes) – 45%, 2nd – 15.1%. Colored symbols: 1 – plant communities of clear cuttings, 2 – young forest communities under 60 years old, 3 – communities with the age of the stand 60 to 100–120 years, 4 – communities with the age of the stand over 120 years. Around the main diagram, there are pictures of the same ordination diagram where the circle size corresponds to participation of a certain plant species in the ground cover in the geobotanical relevés of the community (the larger circle the higher coverage of the species).

Б – *Vaccinium myrtillus*, В – *Pleurozium shreberi*, Г – *Sphagnum* spp., Д – *Vaccinium vitis-idaea*, Е – *Rubus saxatilis*, Ж – *Carex globularis*, З – *Oxalis acetosella*, И – *Chamaenerion angustifolium*, К – *Geranium sylvaticum*, Л – *Calamagrostis arundinacea*, М – *Solidago virgaurea*, Н – *Avenella flexuosa*. Ось – axis.



Рис. 3. Восстановительные ряды растительных ассоциаций в условиях ельников черничных (P.a.—V.m.).

Fig. 3. Restoration series of plant associations in bilberry spruce forests (P. a.—V. m.). Увеличение почвенной влажности — soil moisture increase. Вырубки — clear cuttings. Молодняки до 40–60 лет — young forests 40–60 years old. Сообщества до 100–120 лет — communities aged up to 100–120 years. Сообщества с возрастом старшего поколения больше 200 лет — communities with the age of oldest trees of stand over 200 years.

ными лесами, но при значительном участии в древесном ярусе лиственных пород или при изреженном древостое в числе доминантов могут быть виды лесного разнотравья: *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*, *Solidago virgaurea*, *Gymnocarpium dryopteris* и др.

Центральная часть “облака” занята описаниями молодняков, в напочвенном покрове которых содоминируют лесные апофиты, лесное разнотравье и кустарнички, индицируя различные ассоциации, описанные выше.

“Треугольное” облако с двух сторон ограничивают (очерчивают?) описания вырубок с достаточно четкими границами между выделенными ассоциациями. Временно заболачивающиеся участки с доминированием *Carex globularis* — это достаточно редкий случай, продемонстрированный на рис. 2, — выделены нами в отдельную ассоциацию т.к. их существование стабильно на протяжении всей стадии вырубки и только при формировании сомкнутого древесного яруса на стадии молодняка происходит нормализация увлажнения и перестройка структуры напочвенного покрова. Следует особо прокомментировать позицию распространенного на вырубках *Chaetenerion angustifolium*, на диаграмме он выделяется очень высоким проективным покрытием в отдельных описаниях участков, пройденных пожаром.

Динамические ряды в условиях ельников черничных отличаются от таковых в условиях сосня-

ков (Kryshen et al., 2018) не только тем, что отсутствует “центральная” ассоциация на вырубках, но и тем, что на определенных этапах может происходить раздвоение направления развития (рис. 3). Обусловлено это не только более широким экологическим ареалом ельников черничных, но и развитием древесного яруса, главным образом, густотой древостоя и породным составом, что в свою очередь может объясняться естественными или антропогенными причинами. В монографии С.Н. Дыренкова (Dyrenkov, 1984) представлена схема, названная им “Основные направления современной динамики южно- и среднетаежных ельников и сопряженности возрастной структуры древостоев с отдельными фазами сукцессии”. Представленные в ней динамические ряды, построенные только по признакам древесного яруса, в целом согласуются с предложенными нами.

Типологии многих авторов предлагают различное число типов леса в пределах условий ельников черничных. Так Ф.С. Яковлев и В.С. Воронова (Yakovlev, Voronova, 1959) выделили для Карелии северотаежные воронично-черничный и воронично-брусничный ельники, отличающиеся друг от друга большим или меньшим участием черники или брусники. Н.И. Казимиров (Kazimirov, 1971) выделил также ельник черничный свежий и ельник брусничный на супесчаных почвах. У Т.К. Юрковской (Yurkovskaya, 1993) определены ассоциации ельник воронично-черничный и воронично-брусничный или просто брус-

ничный. Действительно в ельниках черничных содоминантом в травяно-кустарничковом ярусе выступает брусника, ее обилие зависит от рельефа и микрорельефа, от стадии развития сообщества, проведенных лесоводственных мероприятий и т.п. В северной тайге часто встречаются сообщества с приблизительно равным обилием *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum* s.l., и преобладание на отдельных участках или в отдельные периоды развития сообщества того или иного вида, на наш взгляд, может быть выражением временных или локальных состояний, не отражающих общих закономерностей формирования сообщества. Кроме того, здесь мы сталкиваемся с общеизвестным принципом – географические (климатические, зональные) черты сообществ могут компенсироваться плодородием почвы. В северной тайге на наиболее плодородных участках встречаются типичные по продуктивности и составу всех ярусов среднетаежные сообщества, справедлива и обратная закономерность. Ряд исследователей представляли еще более дробное деление на типы в пределах исследуемых лесорастительных условий (Chertovskoj, 1978; Rysin, Savel'eva, 2002 и др.), что объясняется не только стремлением отразить все разнообразие сообществ, но и тем, что шире был географический охват и не учитывалась динамика (типы не выстраивались в динамические ряды, а представлялись одним комплексом). С практической точки зрения большое число синтаксонов делает невозможным не только прикладной аспект, но и маскирует основные факторы динамики растительности множеством второстепенных, затрудняя определение закономерностей развития сообщества. Поэтому мы посчитали логичным при выделении ассоциаций в пределах типа лесорастительных условий и этапов восстановления ограничиться только реакцией видов древесного, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на изменение условий увлажнения. В результате же все три признака (тип лесорастительных условий, возраст, влажность–продуктивность) индицируются обилием определенных видов, набор которых не велик, и поэтому делает возможным развитие прикладного аспекта типологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.П. Гнатюк, Е.Э. Костиной, Н.И. Рыжковой, Ю.Н. Ткаченко за помощь в сборе и обработке материала.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alekhin] Алехин В.В. 1951. Растительность СССР в основных зонах. М. 512 с.
- [Aleksandrova] Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л. 275 с.
- [Aleksseev, Molchanov] Алексеев С.В., Молчанов А.А. 1954. Выборочные рубки в лесах Севера. М. 146 с.
- [Bobkova et al.] Бобкова К.С., Галенко Э.П., Загирова С.В., Сенькина С.Н., Тужилкина В.В., Машика А.В., Патов А.И., Никонов В.В., Лукина Н.В., Исаева Л.Г. 2006. Коренные еловые леса севера: биоразнообразии, структура, функции. СПб. 337 с.
- Cajander A.K. 1926. The theory of forest types. – Acta Forestalia Fennica. 29: 1–108.
- [Chertovskoj] Чертовской В.Г. 1978. Еловые леса европейской части СССР. М. 176 с.
- [Dolgin et al.] Долгин М.М., Колесникова А.А., Конакова Т.Н. 2012. Динамика численности почвенной мезофауны в среднетаежных лесах республики Коми. – Вестник САФУ. Серия: Естественные науки. 4: 61–68.
- [Dyrenkov] Дыренков С.Н. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л. 174 с.
- [Fedorets] Федорец Н.Г., Морозова Р.М., Синькевич С.М., Загуральская Л.М. 2000. Оценка продуктивности лесных почв в Карелии. Петрозаводск. 195 с.
- [Genikova et al.] Геникова Н.В., Гнатюк Е.П., Крышень А.М. 2012. Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии. – Бот. журн. 97 (11): 1424–1435.
- [Genikova et al.] Геникова Н.В., Гнатюк Е.П., Крышень А.М. 2019. Ценофлора ельников черничных Восточной Фенноскандии. – Бот. журн. 104 (5): 699–716.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050041>
- Hill M.O. 1979. DECORANA – a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. N.Y. 31 p.
- [Kachinskiy] Качинский Н.А. 1965. Физика почв. М. 324 с.
- [Kazimirov] Казимиров Н.И. 1971. Ельники Карелии. Л. 140 с.
- Kreutz A., Aakala T., Grenfell R., Kuuluvainen T. 2015. Spatial tree community structure in three stands across a forest succession gradient in northern boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*. 49 (2).
<https://doi.org/10.14214/sf.1279>
- [Kryshen] Крышень А.М. 2003. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки. Ч. 1. Видовой состав. – Бот. журн. 88 (4): 48–62.
- [Kryshen] Крышень А.М. 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М. 262 с.
- [Kryshen] Крышень А.М. 2010. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии. – Бот. журн. 95 (3): 281–297.
- [Kryshen et al.] Крышень А.М., Геникова Н.В., Гнатюк Е.П., Преснухин А.М., Ткаченко Ю.Н. 2018. Ряды восстановления сосняков восточной Фен-

- носкандии на песчаных автоморфных почвах. — Бот. журн. 103 (1): 5–35.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618010015>
- [Kryshen et al.] Крышень А.М., Гнатюк Е.П., Геникова Н.В., Рыжкова Н.И. 2016. Сравнительный анализ эколого-ценологических групп в структуре парциальных флор антропогенно фрагментированной территории. — Бот. журн. 101 (5): 489–516.
- Kuuluvainen, T., Aakala, T. 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. — *Silva Fennica*. 45 (5): 823–841.
- Kuuluvainen T., Wallenius T.H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., et Ogibin, B. 2014. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe. — *For. Ecol. Manag.* 320: 96–103.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.024>
- [L'vov, Ipatov] Львов П.Н., Ипатов Л.Ф. 1976. Лесная типология на географической основе. Архангельск. 195 с.
- [Likhonova et al.] Лиханова И.А., Генрих Э.А., Перминова Е.М. 2018. Динамика растительности после сплошнолесосечных вырубок среднетаежных ельников черничных Северо-Востока европейской части России. — В сб.: Материалы XVI Всерос. конф. “Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем”. Киров. С. 77–81.
- [Lukina et al.] Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирин А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. 2015. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами. — *Лесоведение*. 4: 243–254.
- [Manov] Манов А.В. 2017. Динамика горизонтальной структуры древостоя коренного разнотравно-черничного ельника подзоны средней тайги республики Коми. — *Известия РАН. Серия биологическая*. 5: 573–580.
- [Manov] Манов А.В. 2019. Горизонтальная структура древостоя и подрост ельника разнотравно-черничного средней тайги республики Коми. — *Лесоведение*. 4: 286–293.
<https://doi.org/10.1134/S024114819030069>
- [Morozova] Морозова Р.М. 1991. Лесные почвы Карелии. Л. 184 с.
- [Osipov et al.] Осипов А.Ф., Тужилкина В.В., Дымов А.А., Бобкова К.С. 2019. Запасы фитомассы и органического углерода среднетаежных ельников при восстановлении после сплошнолесосечной рубки. — *Известия РАН. Серия биологическая*. 2: 215–224.
- [Pristova] Пристова Т.А. 2008. Биологический круговорот веществ во вторичном лиственнично-хвойном насаждении средней тайги. — *Экология*. 3: 189–195.
- [Rysin, Savel'eva] Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2002. Еловые леса России. М. 335 с.
- Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jogiste K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. — *Ann. For. Sci.* 66 (2): 1–20. <https://doi.org/10.1051/forest/2008083>
- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1972. Избранные труды. Т. 1. Л. 418 с.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1983. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада. — *Бот. журн.* 68 (12): 1604–1613.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2004. Ельники черничные Европейской России. — *Бот. журн.* 89 (11): 1728–1739.
- [Volkov] Волков А.Д. 2003. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск. 246 с.
- [Yakovlev, Voronova] Яковлев Ф.С., Воронова В.С. 1959. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск. 190 с.
- [Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1993. Растительный покров Карелии — В кн.: Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск. С. 8–36.
- [Yurkovskaya, Elina] Юрковская Т.К., Елина Г.А. 2009. Восстановленная растительность Карелии на геоботанической и палеокартах. Петрозаводск. 136 с.

REFORESTATION SERIES OF BILBERRY SPRUCE FORESTS IN EASTERN FENNOSCANDIA

A. M. Kryshen^{a, #}, N. V. Genikova^a, and Yu. V. Presnukhin^a

^a Forest Research Institute of Karelian Research Centre RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

[#]e-mail: kryshen@krc.karelia.ru

The article presents an ecological–dynamic model of the bilberry spruce forests restoration. It reflects the current state of forests. Within the age stage, associations are arranged according to moisture conditions and named by the indicator (usually dominant) species. Four associations were identified in the conditions of bilberry spruce forests (*Picea abies*–*Vaccinium myrtillus*, hereinafter “P.a.–V.m.”) at the stage of clear-cutting (P.a.–V.m.: *Vaccinium vitis-idaea*, P.a.–V.m.: *Avenella flexuosa*, P.a.–V.m.: *Calamagrostis arundinacea*, P.a.–V.m.: *Carex canescens*); 3 associations (P.a.–V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.+*Pinus sylvestris*–*Vaccinium vitis-idaea*, P.a.–V.m.: *Betula* spp.+*Populus tremula*–*Avenella flexuosa*, P.a.–V.m.: *Betula* spp.+*Populus tremula*–*Calamagrostis arundinacea*+*Geranium sylvaticum*) at the stage of young forest (10–40(60) years); and 3 associations at the next stage aged 60 to 100(120) years (P.a.–V.m.: *Picea abies*+*Betula* spp.+*Pinus sylvestris*–*Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*, P.a.–V.m.: *Picea abies*+*Populus tremula*+*Betula* spp.–*Vaccinium myrtillus*+*Calamagrostis arundinacea*+*Hylocomium splendens*, P.a.–V.m.:

Betula spp.+*Picea abies*—*Calamagrostis arundinacea*+*Gymnocarpium dryopteris*). At the age of 100–120 years, the dynamic series converge: birch and aspen influence on the structure of the community decreases, and the dominance of spruce evens the conditions and the structure of the ground cover. From this moment till the climax, only one association is distinguished, namely P.a.—V.m.: *Picea abies*—*Vaccinium myrtillus*—*Pleurozium schreberi*. The temporary or local states of the communities that differ in structure but do not reflect natural dynamic mechanisms and are associated with antropogenic activity or local natural disturbances belong to the rank of subassociations. The typology takes into account the current state of forests, natural and antropogenic dynamics and can serve as a basis for planning forest management activities.

Keywords: bilberry spruce forests, bilberry spruce forests reforestation, species biodiversity, bilberry spruce forests dynamics, forest typology, Eastern Fennoscandia, middle taiga, northern taiga

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to E.P. Gnatyuk, E.E. Kostina, N.I. Ryzhkova, Yu.N. Tkachenko for help in collecting and processing the data.

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Forest Research Institute, Karelian Research Centre RAS.

REFERENCES

- Alekhin V.V. 1951. Rastitel'nost' SSSR v osnovnykh zonakh [Vegetation of the USSR in the main zones]. Moscow. 512 p. (In Russ.).
- Aleksandrova V.D. 1969. Classification of vegetation. Principles of classification and classification systems of various phytocoenological schools. Leningrad. 275 p. (In Russ.).
- Alekseev S.V., Molchanov A.A. 1954. Vyborochnye rubki v lesakh Severa [Selective logging in the forests of the North]. Moscow. 146 p. (In Russ.).
- Bobkova K.S., Galenko E.P., Zagirova S.V., Sen'kina S.N., Tuzhilkina V.V., Mashika A.V., Patov A.I., Nikonov V.V., Lukina N.V., Isaeva L.G. 2006. Korennye elovye lesa severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii [Indigenous spruce forests of the North: biodiversity, structure, functions]. St. Petersburg. 337 p. (In Russ.).
- Cajander A.K. 1926. The theory of forest types. — *Acta Forestalia Fennica*. 29: 1–108.
- Chertovskoy V.G. 1978. Elovye lesa evropeyskoy chasti SSSR [Spruce forests of the European part of the USSR]. Moscow. 176 p. (In Russ.).
- Dolgin M.M., Kolesnikova A.A., Konakova T.N. 2012. Dynamics of the soil mesofauna population in the middle taiga forests of the Komi Republic. — *Vestnik SAFU*. 4: 61–68 (In Russ.).
- Dyrenkov S.N. 1984. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov [Structure and dynamics of taiga spruce forests]. Leningrad. 174 p. (In Russ.).
- Fedorets N.G., Morozova R.M., Sinkevich S.M., Zagural'skaya L.M. 2000. Evaluation of forest soils capacity in Karelia. Petrozavodsk. 195 p. (In Russ.).
- Genikova N.V., Gnatyuk E.P., Kryshen A.M. 2012. The analysis of forest coenoflora on sandy automorphic soils in Karelia. — *Botanicheskii zhurnal*. 97 (11): 1424–1435 (In Russ.).
- Genikova N.V., Gnatyuk E.P., Kryshen A.M. 2019. Coenoflora of bilberry spruce forests in Eastern Fennoscandia. — *Botanicheskii zhurnal*. 104 (5): 699–716 (In Russ.).
- Hill M.O. 1979. DECORANA — a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. N.Y. 31 p.
- Kachinskiy N.A. 1965. Fizika pochv [Soils physics]. Moscow. 324 p. (In Russ.).
- Kazimirov N.I. 1971. Elniki Karelii [Spruce forests of Karelia]. Leningrad. 140 p. (In Russ.).
- Kreutz A., Aakala T., Grenfell R., Kuuluvainen T. 2015. Spatial tree community structure in three stands across a forest succession gradient in northern boreal Fennoscandia. — *Silva Fennica*. 49 (2). <https://doi.org/10.14214/sf.1279>
- Kryshen A.M. 2003. Structure and dynamics of small-reed clear-cutting community in southern Karelia. 1. Species composition. — *Botanicheskii zhurnal*. 88 (4): 48–62 (In Russ.).
- Kryshen A.M. 2006. Rastitelnye soobshchestva vyrubok Karelii [Plant communities of Karelian felling]. Moscow. 262 p. (In Russ.).
- Kryshen A.M. 2010. Types of forest habitats over automorphic soils in Karelia. — *Botanicheskii zhurnal*. 95 (3): 281–297 (In Russ.).
- Kryshen A.M., Genikova N.V., Gnatyuk E.P., Presnukhin Yu.V., Tkachenko Yu.N. 2018. Reforestation series of pine forest communities in Eastern Fennoscandia on sandy automorphic soils. — *Botanicheskii zhurnal*. 103 (1): 5–35 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618010015>
- Kryshen A.M., Gnatyuk E.P., Genikova N.V., Ryzhkova N.I. 2016. Comparative analysis of ecological-coenotic groups in the structure of partial floras of antropogenically fragmented territory. — *Botanicheskii zhurnal*. 101 (5): 489–516 (In Russ.).
- Kuuluvainen T., Aakala T. 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. — *Silva Fennica*. 45 (5): 823–841.
- Kuuluvainen T., Wallenius T.H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., et Ogin B. 2014. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe. — *For. Ecol. Man*. 320: 96–103. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.024>
- Likhanova I.A., Genrikh E.A., Perminova E.M. 2018. Dinamika rastitel'nosti posle sploshnolesosechnykh vyrubok srednetaezhnykh el'nikov chernichnykh Severo-Vostoka evropeyskoy chasti Rossii [Vegetation dynamics after cutting of middle taiga blueberry spruce

- forests in the North-East of the European part of Russia]. — In: Biodiagnostika sostoyaniya prirodnykh i prirodno-tehnogennykh sistem. Materialy XVI Vserossiyskoy konferentsii. Kirov. P. 77–81 (In Russ.).
- Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Yu.N., Bartalev S.A. 2015. Research priorities in forest science — the basis of sustainable forest management. — *Lesovedenie*. 4: 243–254 (In Russ.).
- L'vov P.N., Ipatov L.F. 1976. *Lesnaya tipologiya na geograficheskoy osnove* [Forest typology on a geographical basis]. Arkhangel'sk. 195 p. (In Russ.).
- Manov A.V. 2017. Dynamics of the horizontal structure of the tree stand in a pristine herb-bilberry forest of the subzone of the middle taiga in the Komi Republic. — *Biology Bulletin*. 5: 573–580 (In Russ.).
- Manov A.V. 2019. Lateral structure of stand and undergrowth in herbaceous-blueberry spruce forest in middle taiga, the Republic of Komi. — *Lesovedenie*. 4: 286–293 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S024114819030069>
- Morozova R.M. 1991. *Lesnye pochvy Karelii* [Forest soils of Kareila]. Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Morozova R.M. 1991. *Lesnye pochvy Karelii* [Forest soils of Kareila]. Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Osipov A.F., Tuzhilkina V.V., Dymov A.A., Bobkova K.S. 2019. Phytomass and organic carbon stocks in the middle taiga spruce forests during restoration after clear cutting. — *Biology Bulletin*. 2: 215–224 (In Russ.).
- Pristova T.A. 2008. Biological turnover of chemical elements in a secondary deciduous-coniferous forest of the middle taiga subzone. — *Russian Journal of Ecology*. 3: 189–195 (In Russ.).
- Rysin L.P., Savel'eva L.I. 2002. *Elovye lesa Rossii* [Spruce forests of Russia]. Moscow. 335 p. (In Russ.).
- Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jogiste K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. — *Ann. For. Sci.* 66 (2): 1–20.
<https://doi.org/10.1051/forest/2008083>
- Sukachev V.N. 1972. *Izbrannye trudy* [Selected works]. V. 1. Leningrad. 418 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1983. O rastitel'nykh associaciyakh el'nikov Severo-Zapada [About plant associations of spruce forests of the North-West]. — *Botanicheskii zhurnal*. 68 (12): 1604–1613 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2004. Bilberry spruce forests in European Russia. — *Botanicheskii zhurnal*. 89 (11): 1728–1739 (In Russ.).
- Volkov A.D. 2003. Bioekologicheskie osnovy ekspluatatsii el'nikov severo-zapada taezhnoy zony Rossii [Bioecological bases of spruce forests exploitation in the North-West of the taiga zone of Russia]. Petrozavodsk. 246 p. (In Russ.).
- Yakovlev F.S., Voronova V.S. 1959. *Tipy lesov Karelii i ikh prirodnoe raionirovanie* [Forest types of Karelia and its natural zoning]. Petrozavodsk. 190 p. (In Russ.).
- Yurkovskaya T.K. 1993. *Rastitel'nyy pokrov Karelii* [Vegetation cover of Karelia] — In: *Rastitel'nyy mir Karelii i problemy ego okhrany*. Petrozavodsk. P. 8–36 (In Russ.).
- Yurkovskaya T.K., Elina G.A. 2009. *Vosstanovlennaya rastitel'nost' Karelii na geobotanicheskoy i paleokartakh* [Restored vegetation of Karelia on geobotanical maps and paleomaps]. Petrozavodsk. 136 p. (In Russ.).