

УДК 581.524 (470.3)

М.В. Бочарников¹, М.А. Смирнова²

ПАРЦЕЛЛЯРНАЯ СТРУКТУРА СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ПЛАКОРНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЮГО-ВОСТОКА УСТЬЯНСКОГО ПЛАТО

Проведено детальное исследование парцеллярной структуры лесных биогеоценозов водораздела рек Козловка и Стругница на юге Архангельской области. Методами непрямого ординации и корреляционного анализа выявлены статистические связи между параметрами почв и растительности. Показано, что в среднетаежных лесах 50–70-летнего возраста разнообразие растительного компонента парцелл выше, чем почвенного; различные растительные сообщества могут формироваться на одних и тех же почвенных подтипах, а возможности индикации невелики. Область наиболее тесных связей между параметрами почв и растительности приходится на древесный ярус, подлесок и верхние горизонты почв – подстилку, гумусовый и элювиальный горизонты. Различия в составе напочвенного покрова фитоценозов не отражают особенности строения почвенного профиля, но значимо связаны с некоторыми химическими и физико-химическими свойствами почв.

Ключевые слова: подзолистые почвы, подзолы, бореальные и суббореальные леса, циклы лесных ассоциаций, парцеллы, многомерный анализ

Введение. Растительный покров лесных биоценозов характеризуется пространственной неоднородностью на локальном уровне. Даже на выровненных водораздельных поверхностях, на расстояниях в несколько метров под пологом древесных пород наблюдается смена видового состава травяно-кустарничкового, мохового или лишайникового ярусов. Почвы и растительность, являясь компонентами биогеоценозов, непосредственно связаны между собой потоками вещества и энергии, поэтому изменение одного компонента должно приводить к изменению другого. Однако сенсорность и рефлекторность почв, различия в характерных временах процессов, влияющих на развитие компонентов биогеоценозов, значительно усложняют вид и интерпретацию почвенно-растительных связей [Арманд, Таргульян, 1972; Хорошев, 2004]. Так, на примере южнотаежных ландшафтов показано, что разнообразие почвенных и растительных компонентов парцелл может быть различно: если в дубово-еловых лесах травянистые парцеллы соответствуют разным почвенным подвидам [Бязров с соавт., 1971; Холопова, Карпачевский, 1977; Холопова, 1982], то в монодоминантных сосновых лесах [Герасимова, Лазукова, 1980], черноольшаниках [Карпачевский с соавт., 1993] разнообразие растительных компонентов парцелл выше, чем почвенных. Парцеллярная структура биогеоценозов других ландшафтных зон и подзон остается слабо исследованной. Вместе с тем в каждом типе ландшафтов могут быть свои особенности проявления почвенно-растительных связей и формирования парцеллярной структуры биогеоценозов, что обуславливает важность расширения географии таких исследований.

Структура биогеоценозического покрова на территории Устьянского плато характеризуется значительной пестротой, которая отражена в особенностях их эколого-географической дифференциации, специфичности видового разнообразия сообществ, составе и степени выраженности их вертикальных ярусов [Мяло с соавт., 2012].

Цель работы – оценить взаимосвязи растительности и почв на внутрибиогеоценозическом уровне, соответствующем парцеллярному строению фитоценозов и определяющем тесные межъярусные связи биоты в пределах растительного сообщества и почв. Для ее достижения решались проблемы отражения геоботанических границ в почвенном покрове, их сопряженности с изменением литологического фактора и саморазвитием растительности.

Материал и методы исследований. Исследования проведены на юге Архангельской области в пределах субгоризонтальной поверхности водораздела рек Козловка и Стругница в бореальных и суббореальных мелколиственно-темнохвойных лесах на подзолистых почвах и подзолах на площади около 3 км². Климат умеренно континентальный со средней январской температурой –13°C, июльской +17°C, коэффициентом увлажнения – 1,2–1,3. Почвообразующие породы – двучленные отложения озерно-ледникового и ледникового генезиса, часто содержащие обломки карбонатов с глубин более 0,5 м [Никитина с соавт., 2016]. Исследованная территория относится к району длительного хозяйственного использования: вырубki и распашка проводились до середины XX века, после чего происходило восстановление еловых таежных лесов. Сложность современного растительного покрова участка определяется различными динамическими состояниями лесных со-

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра биогеографии, ст. науч. с., канд. геогр. н.; e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра геохимии ландшафтов и географии почв, науч. с., канд. геогр. н.; e-mail: summerija@yandex.ru

обществ 50–70-летнего возраста в связи с их сукцессионным развитием и варьированием разнообразия в условиях дифференциации экологических условий [Мяло с соавт., 2012].

Типологическое разнообразие растительности определено в системе эколого-ценотического [Нешатаев, 1987] и эколого-морфологического [Лавренко, 1947] подходов к классификации и соотнесено с выделенными на Устьянском плато типами леса [Мяло с соавт., 2012]. Парцеллы, являясь структурными компонентами биогеоценозов и представляющие собой многоярусные образования, обособленные в фитоценотическом и почвенном отношении [Дылис с соавт., 1964], приняты в качестве опорных структурных единиц анализа сопряженности разнообразия растительности и почв на внутрибиогеоценотическом уровне.

В каждой выделенной парцелле (всего 19) проведено стандартное геоботаническое описание [Сукачев, Зонн, 1961] на площади ее выявления и заложен почвенный разрез на расстоянии 1–1,5 м от стволов деревьев на выровненной площадке. Описания почв проведены согласно Классификации и диагностике почв России [2004]; образцы отобраны из генетических горизонтов. В трехкратной повторности определены рН почв прибором фирмы Hanna, гранулометрический состав на лазерном гранулометре «Fritsch Analysette 22», валовое содержание SiO_2 , Al_2O_3 , Fe_2O_3 , MnO , CaO рентген-флуоресцентным методом на приборе DeltaProfessional.

При описании и анализе связей среди почвенных характеристик учитывались мощности генетических горизонтов и свойства, унаследованные от пород (литологический фактор): мощность верхнего субстрата (I); среднее взвешенное содержание (с учетом мощности горизонтов) гранулометрических фракций, химических элементов и рН в I и в подстилающем субстрате (II); отношение содержания илистой фракции в верхней толще почвенного профиля к нижней толще (Кил); отношение содержания физической глины в верхней толще почвенного профиля к нижней толще (Кфг). Выбранные литологические свойства могут обуславливать смену растительности и не зависят от свойств фитоценозов. Несмотря на хорошую изученность вариабельности литологически обусловленных свойств почв на локальном уровне [Годельман, 1981; Phillips, Marion, 2005], работы, рассматривающие их влияние на вертикальную структуру биоценоза и разнообразие видового состава растительных сообществ – единичны. Отметим, что вопрос влияния растительности на рН почв является дискуссионным [Xu et al., 2006]; ввиду карбонатности почвообразующих пород участка нами было сделано допущение, что рН почв на данной территории контролируются главным образом литологическим фактором, а также, как это было показано А.В. Хорошевым и А.А. Прозоровым [2000] для Устьянского плато, сезонными и годовыми условиями увлажнения.

Среди характеристик растительности были использованы: сомкнутость (СК) древостоя, подрост

та и подростка; проективное покрытие (ПП) травяно-кустарничкового и мохового ярусов, некоторых ценотически значимых видов растений, играющих эдификаторную роль; ПП бореальных и неморальных видов от общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса; показатели СК темных хвойных и мелколиственных пород, ПП бореально-мелкотравья и неморального комплексов видов травяно-кустарничкового яруса; общее количество видов растений; значения индексов Шеннона, Симпсона (рассчитаны для каждого описания парцеллы с учетом проективного покрытия каждого из видов и общего количества видов), экологических статусов в системе координат NMS-ординации.

Сопряженность биотического компонента с почвенными условиями, а также почвенных показателей друг с другом оценены на основе расчета коэффициентов корреляции (КК) Пирсона для показателей с нормальным распределением. Проверка на нормальность проведена с помощью теста Шапиро-Уилка (при уровне значимости 0,01). При расчетах использованы как исходные данные полевых измерений, так и значения точек описаний в осях не прямой ординации, выполненной методом неметрического многомерного шкалирования (NMS), что позволило оценить связи почвенных условий с интегрально выраженным разнообразием растительного компонента биоты.

При выявленных значимых коэффициентах корреляции строилась линейная зависимость между характеристиками древостоя и почвенными показателями и приводился коэффициент детерминации.

Геоботанические описания внесены в базу данных Turboveg 2.3. Обработка данных проведена в программах MEGATAB, TWINSPAN, BioDiversityPro 2.0, ExcelToR, SPSS 11.5, Statistica 10.

Результаты исследований и их обсуждение.

Почвообразующие породы и строение почвенного профиля. Исследованные почвы формируются на двучленных отложениях, представленных супесями–легкими суглинками, подстилаемыми тяжелыми суглинками и глинами. В нижней части могут встречаться обломки карбонатных пород. Средняя (M) мощность I составляет 33,4 см (стандартное отклонение (S) 11,93 см). Верхний субстрат характеризуется большим содержанием SiO_2 ($M=74,6\%$, $S=11,3\%$ в I и $M=68,6\%$, $S=9,6\%$ в II) и меньшим R_2O_3 ($M=14,6\%$, $S=2,2$ в I и $M=18,4\%$, $S=2,8\%$ в II), в сравнении с нижележащим; они близки по содержанию MnO , TiO_2 , CaO . Значения рН верхних горизонтов почв изменяется от кислых до нейтральных ($M=5,38$; $S=0,97$); с глубиной, как правило, происходит увеличение значений до нейтральных.

Все исследованные почвы отличаются друг от друга, главным образом, строением профиля в I, где, в среднем, формируется 4–5 горизонтов, однако их число может достигать семи, либо всего двух-трех. Более простым строением характеризуются почвы с более мощным верхним субстратом: статистическая связь мощности I и числа горизонтов обратно пропорциональна с уровнем значимости 0,01 ($\text{KK} =$

–0,70). Кроме того, число горизонтов обнаруживает обратно пропорциональную статистически значимую связь с рН в II (КК= –0,51), содержанием СаО (КК=0,58) и Fe₂O₃ (КК=0,46) в I; прямо пропорциональную с содержанием SiO₂ в I (КК=0,67). Таким образом, чем беднее и кислее породы, тем сложнее устроены почвы. На основании расчета КК между литологическими свойствами почв и мощностью горизонтов выявлено, что литология играет важную роль в формировании глеевого, субэлювиального, различных элювиальных горизонтов и практически не влияет на формирование гумусовых, иллювиальных, турбированных горизонтов. На исследованном участке выделены 5 типов почв: подзолистые, дерново-подзолистые, подзолы, дерново-подзолы, торфяно-глееземы.

Разнообразие растительных сообществ и почв. Исследуемые бореальные и суббореальные леса

включают в себя сообщества пяти циклов: зеленомошного, кустарничкового, мелкотравного, папоротникового и высокоотрадного (табл.), представленных ассоциациями с разной степенью выраженности парцеллярной структуры.

На исследуемой территории преобладают производные сообщества *бореальных лесов*. Сообщества *зеленомошного цикла* занимают максимальную площадь и характеризуются невысоким разнообразием, консервативным видовым составом, слабым горизонтальным расчленением, что приводит к отсутствию выраженной парцеллярной дифференциации. Сосново-березово-еловая (IV.1.2.) и березово-еловая с осинкой (IV.1.1.) марьянничково-чернично-зеленомошные ассоциации представлены средневозрастными коротко-производными сообществами от ельников чернично-зеленомошных. Древоустой сомкнутый, подлесок не выражен. В сложе-

Растительность и почвенный покров парцелл лесных сообществ водораздела

Растительность	Циклы	Парцеллы					
	I	I.1.a.	I.1.b.	I.1.c.	I.2.1.		
Растительность	II	II.1.a.	II.1.b.	II.2.1a.	III.1.1b.		
		II.2.1b.	II.3.1.				
		III.1.1a.					
		IV					
		V	V.1.1b.				
Строение почвенных профилей с указанием средних значений и разброса в мощностях горизонтов							
Подтипы почв	Потечно-гумусовый торфяно-глеезем	Палево-подзолистая грубогумусированная	Палево-подзолистая грубогумусированная турбированная	Палево-подзолистая грубогумусированная контактно-осветленная			

нии травяно-кустарничкового яруса (ПП – до 80%) доминирует *Vaccinium myrtillus* L. с ПП 60% и более, присутствует небольшая примесь видов бореального мелкотравья. Видовая насыщенность невелика: 15–20 видов на пробную площадь. Выражен моховой ярус (ПП 40–60%), доминируют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Pleurozium scheberi* (Brid.) Mitt.

Почвы сообществ формируются на одних из самых бедных R₂O₃ и основаниями породах, в сравнении с породами под сообществами других циклов; для них характерны и максимальные значения Кил, Кфг. Кислотность почв изменяется от очень кислых значений в верхней части, до слабокислых – в нижней. Сочетание бедности, вертикальной контрастности пород, широкое распространение мохового покрова, выступающего в качестве источника органических кислот и губки, обеспечивающей со-

хранение переувлажненного состояния почв, способствуют формированию в них максимального по мощности элювиального горизонта. Различие в составе древесных пород ассоциаций зеленомошного цикла отражается на морфологических свойствах почв: в почве ассоциации с большим участием мелколиственных пород (IV.1.1.) формируется грубогумусовый горизонт, отсутствующий в почве ассоциации IV.1.2. Исследованные почвы отнесены к палево-подзолистым с вложенным микропрофилем подзола контактно-осветленным (разр. IV.1.2.), в том числе грубогумусовым (разр. IV.1.1.), и являются наиболее сложно устроенными в сравнении с другими почвами участка.

Кустарничковый цикл, ценотически наиболее разнообразный, представлен, преимущественно, производными елово-березовыми сообществами с господством черники в напочвенном покрове. Выде-

рек Козловка и Стругнища. Наименования парцелл – см. в тексте

		I.1.1b.				
				II.1.1c.		
				II.3.2.		
						III.2.1.
						III.2.2.
IV.1.1.		IV.1.2.				
				V.1.1a.		
Палево-подзолистая грубогумусированная с микропрофилем подзола контактно-осветленная	Палево-подзолистая с микропрофилем подзола контактно-осветленная	Дерново-палево-подзолистая постагрогенная	Дерново-палево-подзолистая постагрогенная контактно-осветленная	Подзол грубогумусированный контактно-осветленный	Дерново-подзол постагрогенный с микропрофилем подзола	

лены 3 ассоциации. Сосново-елово-березовая мелкотравно-папоротниково-черничная ассоциация характеризуется средневозрастным древостоем с доминированием березы (СК 0,5–0,6) и участием ели (СК 0,2–0,3). Подрост развит неравномерно (СК около 0,1). При фоновом развитии черники (ПП 30–60%) дифференциация в составе и структуре травяно-кустарничкового яруса позволяет выделять 3 парцеллы. Елово-березовая мелкотравно-черничная (II.1.1c) имеет густой подрост с елью и березой более 3 м высотой, разреженный травяно-кустарничковый ярус с редким участием мезо-гигрофильных видов папоротников. Кустарничковый ярус разреженный, сложен *Sorbus aucuparia* L. Елово-березовая папоротниково-черничная парцелла (II.1.1b) имеет наиболее сомкнутый подлесок и характеризуется доминированием мезо-гигрофильных папоротников (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *D. filix-mas* (L.) Schott). В елово-березовой щитовниково-марьянниково-черничной парцелле (II.1.1a) возрастает роль *Melampyrum sylvaticum* L. Моховой ярус для ассоциации нехарактерен.

Дерново-палево-подзолистая постагrogenная контактно-осветленная почва формируется под парцеллой с обильным подростом березы (II.1.1c); в отличие от других почв ассоциации, она сохраняет морфологические следы распашки. На контакте двучленных отложений формируется горизонт контактного осветления, отсутствующий в почвах под двумя другими парцеллами, характеризующимися меньшими значениями Кил и Кфг. Почвы парцелл II.1.1a и II.1.1b представлены наиболее распространенными на исследуемом участке почвами – палево-подзолистыми грубогумусированными.

Осиново-сосново-елово-березовая мелкотравно-костяниково-черничная ассоциация отличается от описанной выше большим развитием березы в древостое (СК – 0,7–0,8) с единичным присутствием осины, хорошо выраженным подлеском из черемухи, рябины и шиповника иглистого, большую ролью бореальных и неморальных (*Asarum europaeum*, *Ajuga reptans*) видов. Общее ПП травяно-кустарничкового яруса составляет 60%, на долю черники приходится 20%. Выражены две парцеллы: с обильным подростом ели, разреженным подлеском с преобладанием бореальных элементов в травостое (II.2.1a) и с обильным подростом березы, сомкнутым подлеском, значительным участием широколиственных видов (II.2.1b). Почвы представлены палево-подзолистыми грубогумусированными, в том числе, турбированными (II.2.1a) вследствие ветровала.

Бликие по составу и структуре елово-березовая марьянниково-черничная (II.3.1) и березово-еловая чернично-марьянниково-черничная (II.3.2) ассоциации представляют восстановительные стадии коренных еловых черничных лесов. В древостое развита береза (СК около 0,5), подлесок слабо выражен (присутствует рябина с ПП до 10%). В подросте формируется достаточно сомкнутый полог из ели с еди-

ничным участием березы. Травяно-кустарничковый ярус беден по видовому составу и прост по структуре. Доминируют черника и марьянник, небольшую примесь составляют виды мелкотравья. Встречаются отдельные пятна бореальных зеленых мхов. Парцеллы для ассоциаций не выражены. Почвы ассоциаций формируются на наиболее кислых и слабо контрастных по гранулометрическому составу породах (Кил и Кфг менее 2,8) в сравнении с почвами других циклов. Почвы елово-березовой марьянниково-черничной (II.3.1) и чернично-марьянниково-черничной (II.3.2) ассоциации относятся к разным отделам классификации (альфагумусовому и текстурно-дифференцированному), но близки по своим свойствам, находятся на периферии таксономических групп.

В целом, особенностью почв сообществ кустарничкового цикла является повышенная мощность подстилки (максимальна в сравнении с почвами других циклов). Сообщества формируются на почвах различного гранулометрического состава и кислотности.

Мелкотравный цикл представлен небольшими фрагментами производных березово-еловых и березово-елово-сосновых сообществ. Березово-еловая мелкотравно-голокучниковая ассоциация характеризуется сомкнутым древостоем с равным участием ели и березы, разреженным подлеском из рябины (СК 0,1), бедным травяно-кустарничковым ярусом с доминированием видов бореального мелкотравья и незначительным участием широколиственных видов. Хорошо выражены елово-березовая мелкотравно-голокучниковая (III.1.1a) и березово-еловая с обильным подростом ели мелкотравно-рыхлопокровная (III.1.1b) парцеллы. Вторая отличается густым еловым подростом, под полог которого не проникает голокучник, а травяно-кустарничковый покров разрежен и обеднен. Почвы представлены палево-подзолистыми грубогумусированными, в том числе, контактно-осветленными под парцеллой III.1.1b, где Кил и Кфг, соответственно, равны 5,1 и 3,7.

В сообществах березово-елово-сосновой черемуховой майниково-кисличной (III.2.1) и сосново-березово-еловой майниково-кисличной (III.2.2) развит древостой (СК – 0,7–0,8) с участием сосны, разреженным подлеском из рябины и рыхлопокровным напочвенным покровом, преимущественно, из *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt с небольшой примесью черники. Для первой ассоциации характерно участие черемухи в подлеске (СК–0,1) и пятна *Pleurozium schreberii*. Во второй ассоциации развит еловый подрост высотой более 3 м (СК – до 0,4). Их особенностью является наличие постагrogenного горизонта. Почвы диагностированы как дерново-подзолы постагrogenные.

Почвы мелкотравного и кустарничкового цикла близки по своим свойствам: они формируются на породах с разной мощностью верхнего субстрата, средними значениями, в сравнении с почвами других циклов, pH и SiO₂. В почвах формируется мощный элювиальный горизонт, некоторые почвы сохраняют следы распашки. Почвы мелкотравного цик-

ла, в отличие от почв других циклов, формируются на наиболее легких по гранулометрическому составу породах.

Суббореальные леса встречаются на территории локально, однако их сообщества характеризуются большей видовой насыщенностью, связанной, прежде всего, с увеличением в травостое роли неморальных видов и представителей мезо-гигрофильного высокоотравья. Эти сообщества формируются на наиболее богатых основаниями и R_2O_3 породах. Для каждой выделенной парцеллы характерен свой подтип почв.

Папоротниковый цикл представлен осиново-сосново-елово-березовой смородиново-черемуховой мелкоотравно-широкоотравно-щитовниковой ассоциацией. Выражен сомкнутый подлесок (СК 0,2–0,3) из ольхи, черемухи и смородины. Травостой сложен мезо-гигрофильными папоротниками (*Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, *Athyrium filix-femina*) и неморальными видами (*Asarum europaeum*, *Ajuga reptans*, *Galium odoratum* (L.) Scop.) при заметном участии бореального мелкоотравья. Общее ПП достигает 80%. Моховой ярус не выражен, встречаются отдельные пятна *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. Парцеллярная дифференциация в ассоциации, связана, прежде всего, с развитием подлеска. Выражены сосново-елово-березовая мелкоотравно-землянично-щитовниковая (V.1.1a) и елово-березовая с обильным подлеском из черемухи широкоотравно-мелкоотравно-щитовниковая (V.1.1b) парцеллы. Для почв характерен мощный гумусовый горизонт. Почвы диагностированы как дерново-палево-подзолистые постагрогенные (V.1.1a) и палево-подзолистые грубогумусированные (V.1.1b).

Сообщества **высокоотравного цикла** занимают на водоразделе небольшие участки. Елово-березовая шиповниковая кислично-борцово-хвощевая ассоциация приурочена к ложбине и имеет четко выраженную парцеллярную структуру. В елово-березовой широкоотравно-кислично-хвощевой парцелле (I.1.1a) подлесок разрежен (СК – 0,1), сложен шиповником. В сомкнутом травостое (ПП – 80%) выражен доминант – хвощ лесной, в примеси развит *Dryopteris expansa*. Моховой ярус имеет ПП около 50%, доминирует *Rhytidiadelphus triquetrus*. В почве диагностированы следы ветровала.

Елово-березовая мелкоотравно-щитовниково-хвощевая парцелла (I.1.1c) при сходстве структуры характеризуется отсутствием подлеска, большей ролью видов бореального мелкоотравья, менее сомкнутым моховым ярусом и общим обеднением видового состава. Она формируется на палево-подзолистой грубогумусированной почве. Обедненность видового состава растительности может быть обусловлена более кислыми, в сравнении с почвами других парцелл ассоциации, значениями pH и более мощным элювиальным горизонтом.

Наиболее специфичная парцелла представлена таволгово-хвощево-борцовым ценозом в лесном окне (I.1.1b) на палево-подзолистой постагрогенной

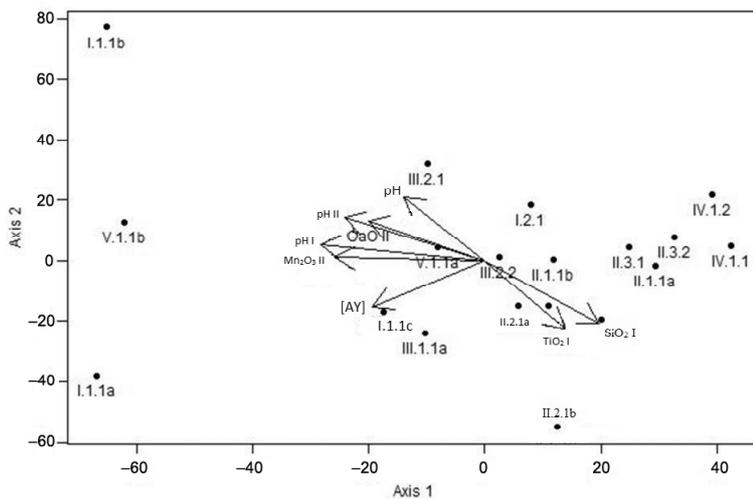
почве. Древостой не выражен, но по периферии произрастают березы и осины, обеспечивающие поступление листового опада. Из кустарников встречаются *Lonicera pallasii* Ledeb., *Rosa acicularis* Lindl. В сомкнутом травостое доминируют *Aconitum septentrionale* Koelle, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Crepis sibirica* L., *Equisetum sylvaticum* L. Активное участие принимают широкоотравные виды и кислица. Моховой покров выражен, доминируют представители рода *Mnium*, встречается неморальный вид *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr.

Березово-еловая шиповниковая влажнотравно-чиновная ассоциация четко приурочена к периферийной части верхового болота на водоразделе. СК древостоя составляет 0,8. Кустарниковый ярус разнообразен по видовому составу (жимолость Палласа, рябина, шиповник иглистый, можжевельник сибирский). В травостое (ПП – 80%) доминируют чина весенняя, черника, костяника. Моховой ярус фрагментарный из *Rhytidiadelphus triquetrus*. Сообщество развивается на торфяно-глееземе потечно-гумусовом. Верхние 5 см глеевого горизонта прокрашены подвижным органическим веществом, поступающим из мощного вышележащего торфяного горизонта, pH почв слабокислый.

В целом почвы высокоотравного цикла характеризуются наиболее высокими значениями pH, формируются в условиях повышенного содержания физической глины в почвообразующих породах, в сравнении с почвами других циклов. Для них характерна минимальная мощность элювиального горизонта.

Сопряженный анализ компонентов парцелл показывает, что различные растительные сообщества могут формироваться на одних и тех же почвенных подтипах. Палево-подзолистые грубогумусированные почвы и почвы, сохраняющие следы механических нарушений (распашка, ветровал) были обнаружены под сообществами всех циклов, за исключением зеленомошного. В то же время, только под последними формировались палево-подзолистые почвы с вложенным микропрофилом подзола контактно-осветленные. Наибольшее разнообразие почвенных подтипов обнаружено под сообществами, формирующимися на наиболее богатых почвообразующих породах (высокоотравном и папоротниковом). Несовпадение почвенных и геоботанических границ может быть вызвано процессами саморазвития растительности, включающих, в том числе, сукцессионные изменения и «захват» растительными сообществами новых территорий, а также влиянием антропогенного фактора.

Анализ корреляционных связей растительности и почв с использованием непрямой ординации. Среди морфологических свойств почв фитоценоотическое разнообразие на парцеллярном уровне обнаруживает наиболее тесные связи с мощностью элювиального горизонта, влияющего на доступность элементов питания. Высокие значения КК отмечены также между осью 1 NMS-ординации со значениями суммарной мощности гумусового горизонта (рис.). Среди аналитических свойств почв



Положение точек описаний парцелл в осях NMS-ординации (коэффициент различия – евклидово расстояние). Отображены векторы почвенных параметров со значимой коррелятивной связью: $p=0,05$ – для [AY] (суммарная мощность гумусового горизонта), pH (средневзвешенное значение pH), pH II (pH в II), SiO₂ I (средневзвешенное содержание SiO₂ в I), CaO II (CaO в II), TiO₂ I (средневзвешенное содержание TiO₂ в I); $p=0,01$ – для pH I (pH в I), Mn₂O₃ II (Mn₂O₃ в II)

Position of the points of parcels description within the axes of the NMS-ordination (the coefficient of difference is the Euclidean distance). The vectors of soil parameters with significant correlation are shown: $p=0,05$ for [AY] (total depth of humus horizon), pH (pH-weighted average), pH II (pH in II), SiO₂ I (weighted average SiO₂ in I), CaO II (CaO in II), TiO₂ I (weighted average content of TiO₂ in I); $p=0,01$ for pH I (pH in I), Mn₂O₃ II (Mn₂O₃ in II)

высокие значения КК получены для значений кислотности. В целом, фитоценологическое разнообразие формируется при пониженной кислотности в условиях небольшой мощности элювиального горизонта.

Дифференциация фитоценологического разнообразия сопряжена также с изменением ряда химических характеристик – положительная связь с содержанием CaO, Mn₂O₃, TiO₂ и отрицательная с содержанием SiO₂. Эти соединения характеризуются значимыми значениями КК между собой и pH, поэтому зависимость фитоценологического разнообразия от их содержания может быть проинтерпретирована как зависимость от богатства пород в целом, а не содержания отдельных элементов.

Анализ связей растительности и почв на основе конкретных показателей. Развитие ели в древостое парцелл (по показателю сомкнутости) ожидаемо прямо пропорционально содержанию физической глины в почве, что согласуется с тяготением вида к суглинистым почвам. Невысокое значение коэффициента детерминации ($R^2=0,22$) свидетельствует о важной роли других факторов, определяющих формирование породного состава древостоя. Участие березы в древостое парцелл прямо пропорционально мощности подстилки, что связано с обилием поступающего листового опада. Суммарная мощность гумусового горизонта характеризуется прямо пропорциональной связью с участием сосны в древостое. Полученная статистическая связь скорее отражает особенности сохранения в почвах постагрогенных горизонтов, харак-

теризующихся максимальной мощностью в сравнении с другими гумусовыми; почвы парцелл, в фитоценологическом компоненте которых присутствует сосна, преимущественно представлены постагрогенными подтипами с мощностью гумусового горизонта более 10 см.

Состав и структура напочвенного покрова (травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый ярусы) обнаруживают менее тесные связи с почвенными параметрами, сопряженность отмечается, преимущественно, с химическими и физико-химическими свойствами. С увеличением содержания Mn₂O₃ в верхних, и уменьшением содержания MgO в нижних горизонтах почв возрастает ПП бореальных видов в травяно-кустарничковом ярусе парцелл. Объяснение причин полученных корреляций требует дальнейшего исследования, и может быть обусловлено особенностями биологического накопления элементов в верхних горизонтах, минералогическим составом пород. Накопление Mn в гумусовых горизонтах по сравнению с породой часто связывают с его высокой биогенной аккумуляцией [Kabata-Pendias, 2011]; следовательно, увеличение ПП видов травяно-кустарничкового яруса (то есть и фитомассы) может повлиять на увеличение содержания Mn₂O₃ в верхнем минеральном

почвенном горизонте. Уменьшение содержания MgO в нижних почвенных горизонтах, входящего в состав минералов доломитов, может свидетельствовать об уменьшении карбонатности пород и, следовательно, более благоприятных условий произрастания бореальных видов в сравнении с неморальными, а значит, увеличением их ПП. Высокая теснота связей обнаружена между показателем максимальной высоты травостоя и значениями pH почв, на которых они развиваются. Вероятно, данная связь является косвенной и объясняется приуроченностью суббореальных лесов к почвам с более высокими значениями pH в сравнении с бореальными; исследованные суббореальные леса представлены сообществами с развитием крупных мезо-гигрофильных видов.

На парцеллярном уровне не обнаружено значимых связей между видовым разнообразием фитоценозов (насыщенность видов на учетную площадь, индексы Шеннона и Симпсона) и большинством почвенных параметров. Индекс Шеннона положительно связан с мощностью гумусового горизонта (КК = 0,47) и отрицательно – с мощностью элювиального горизонта (КК = -0,59). Отмечается тенденция к увеличению видового богатства с возрастанием значений pH в I. Оно максимально в условиях слабокислой и близкой к нейтральным средам. При pH < 4 количество видов не превышает 20.

Морфологические свойства почв обнаруживают наиболее тесные связи с параметрами древесного яруса и подроста. Травяно-кустарничковый

ярус, сложенный большим числом видов, имеет большую вариабельность признаков, поэтому его сопряженность с почвенными показателями выражена в меньшей степени. Основную роль в парцеллярной дифференциации плакорных среднетаежных еловых лесов в условиях их сукцессионного развития играет участие и соотношение лиственных и хвойных пород и связанное с ними влияние фитогенного поля, что подтверждается аналогичными исследованиями [Карпачевский с соавт., 1971; Карпачевский с соавт., 2007], в отличие от сосновых лесов, где парцеллярность связана с особенностями биологического круговорота в сообществах [Герасимова, Лазукова, 1980].

Выводы:

– в условиях активного хозяйственного использования среднетаежных лесов, при восстановлении их сообществ не наблюдается четкого соответствия фитоценотического и почвенного компонентов парцелл за счет инертности исследуемых почвенных свойств по отношению к быстрее меняющимся биотическим компонентам. Различные растительные сообщества могут формироваться на одних и тех же почвенных подтипах. Фактор саморазвития фитоценозов является более существенным при формировании геоботанических границ в сравнении с литогенным;

– исследованные сообщества зеленомошного и мелкотравного циклов характеризуются отсутстви-

ем выраженной парцеллярной дифференциации. Увеличение парцеллярного разнообразия, выявленного в пределах кустарничкового, высокотравного и папоротникового циклов связано с участием видов широколиственной, высокотравной эколого-ценотических групп, мезо-гигрофильных папоротников. Сообщества двух последних циклов характеризуются максимальным почвенным разнообразием;

– существенна роль состава и структуры древесного, кустарничкового ярусов и подроста в отношении сопряженности фитоценозов и почв, на которых они развиваются, за счет влияния фитогенного поля образующих полог видов. С большей вариабельностью состава и структуры напочвенного покрова фитоценозов (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы) как в пространстве, так и во времени, связано отсутствие их сопряженности с морфологическим строением почвенного профиля;

– фитоценотическое разнообразие, определенное на основе индексов разнообразия, не имеет тесной взаимосвязи с изменением почвенных параметров. Выявленные корреляции показателя индекса Шеннона (положительная – с мощностью гумусового горизонта, отрицательная – с мощностью элювиального горизонта) свидетельствуют о тенденции к увеличению видового богатства при улучшении условий доступности элементов питания. Увеличение количества видов совпадает с уменьшением кислотности почв.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-35-60056 мол_а_дк. Авторы выражают благодарность докт. геогр. н. А.В. Хорошеву и канд. геогр. н. Н.Б. Леоновой за помощь при обсуждении результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арманд А.Д., Таргульян В.О. Принцип дополнительности и характерное время в географии // Системный подход в географии. М.: Наука, 1972. С. 18–23.
- Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Жукова В.М. и др. Основные типы широколиственно-еловых лесов и их производных Малинского лесничества Краснопахринского района Московской области // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука, 1971. С. 70–150.
- Герасимова М.И., Лазукова Г.Г. О парцеллярности биогеоценозов сосновых лесов на полиминеральных песках центра Русской равнины // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5: География. 1980. № 2. С. 46–59.
- Годельман Я.М. Неоднородность почвенного покрова и использование земель. М.: Наука, 1981. 200 с.
- Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1964. Т. 69. № 4. С. 65–72.
- Емельянова Л.Г., Горяинова И.Н., Леонова Н.Б. Виды растений и животных северной периферии ареалов в биоценозах средней тайги на территории европейской части России // Вопросы географии. Актуальная биогеография. Сб. 134. М.: Изд. дом «Кодекс», 2012. С. 212–223.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 312 с.
- Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташинова Л.Н., Руденко Р.Н. Почвенный покров и структура лесного биогеоценоза // Лесоведение. 2007. № 6. С. 107–113.
- Карпачевский Л.О., Холопова Л.Б., Михайленко Н.В. Почвы черноольшаников Московской области // Почвоведение. 1993. № 6. С. 5–15.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Лавренко Е.М. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.: Наука, 1947. С. 9–13.
- Мяло Е.Г., Горяинова И.Н., Леонова Н.Б. Ценотическое разнообразие среднетаежных лесов европейской части России // Вопросы географии. Актуальная биогеография. Сб. 134. М.: Изд. дом «Кодекс», 2012. С. 133–148.
- Нештаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.
- Никитина О.А., Горбунова И.А., Леонова Н.Б. Фитоиндикация автоморфных среднетаежных почв Устьянского плато (Архангельская область) // Проблемы региональной экологии.

2016. № 3. С. 41–46.

Сукачѳв В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

Холопова Л.Б. Динамика свойств почв в лесах Подмоскoвья. М.: Наука, 1982. 120 с.

Хорошев А.В. Факторы саморазвития пространственной структуры таѳжного ландшафта // География и природные ресурсы. 2004. № 4. С. 5–12.

Хорошев А.В., Прозоров А.А. Динамика щелочно-кислотных условий в почвах среднетаѳжных ландшафтов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5: География. 2000. Т. 5. № 1. С. 50–55.

Kabata-Pendias A. Trace elements in soils and plants. New York: CRC Press, 2011. 506 p.

Webster R. Is soil variation random? // Geoderma. 2000. V. 97. P. 149–163.

Xu J.M., Tang C., Chen Z.L. The role of plant residues in pH change of acid soils differing in initial pH // Soil Biology and Biochemistry. 2006. V. 38. № 4. P. 709–719.

Поступила в редакцию 05.07.2018

После доработки 21.01.2019

Принята к публикации 21.02.2019

M.V. Bocharnikov¹, M.A. Smirnova²

PARCEL STRUCTURE OF THE MIDDLE TAIGA UPLAND BIOGEOCENOSSES WITHIN THE SOUTH-EASTERN PART OF THE USTYANSK PLATEAU

The parcel structure of forest biogeocenoses of the watershed of the Kozlovka and the Strugnica rivers in the south of the Arkhangelsk region was studied in detail. Statistical relationships between the parameters of soils and vegetation have been revealed by the indirect ordination and correlation analysis. It was shown that the diversity of plant component of parcels in the middle taiga forests of 50–70 years of age is higher than that of soils. Different plant communities can be formed on the same soil subtypes, and the potential of indication is small. The closest connections between the parameters of soils and vegetation are characteristic of the tree and shrub layers and the upper horizons of soils (litter, humus and eluvial horizons). Differences in the composition of the ground cover of phytocenoses do not reflect the features of the soil profile structure, but are significantly associated with several chemical and physical-chemical soil characteristics.

Key words: podzolic soils, podzols, boreal and subboreal forests, forest association cycles, parcels, multidimensional analysis

Acknowledgements. The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project 16-35-60056 mol_a_dk). The authors are grateful to A.V.Khoroshev, D.Sc. in Geography, and N.B.Leonova, PhD. in Geography, for their assistance during the discussion of results.

REFERENCES

Armand A.D., Targul'yan V.O. Princip dopolnitel'nosti i harakternoe vremya v geografii [The principle of complementarity and characteristic time in geography] // Sistemnyj podhod v geografii. M.: Nauka, 1972. P. 18–23. (In Russian)

Byazrov L.G., Dylis N.V., Zhukova V.M. i dr. Osnovnye tipy shirokolistvenno-elovyh lesov i ih proizvodnyh Malinskogo lesnichestva Krasnopahhrinskogo rajona Moskovskoj oblasti [The main types of broadleaf-spruce forests and their derivatives in the Malinsky forestry of the Krasnopakhhrinsky district of the Moscow region] // Biogeocenoticheskie issledovaniya v shirokolistvenno-elovyh lesah. M.: Nauka, 1971. P. 70–150. (In Russian)

Dylis N.V., Utkin A.I., Uspenskaya I.M. O gorizontāl'noj strukture lesnyh biogeocenozov [On the horizontal structure of forest biogeocenoses] // Byull. MOIP. Otd. biologii. 1964. T. 69. № 4. P. 65–72. (In Russian)

Emel'yanova L.G., Goryainova I.N., Leonova N.B. Vidy rastenij i zhivotnyh severnoj periferii arealov v biocenozah srednej tajgi na territorii evropejskoj chasti Rossii [Plants and animals species

of the northern periphery of areas in biocenoses of the middle taiga within the European part of Russia] // Voprosy geografii. Aktual'naya biogeografiya. Sb. 134. M.: Izd. dom «Kodeks», 2012. P. 212–223. (In Russian)

Gerasimova M.I., Lazukova G.G. O parcellyarnosti biogeocenozov osnovnyh lesov na polimineral'nyh peskah centra Russkoj ravniny [On the parcellarity of biogeocenoses of pine forests on polymineral sands of the center of the Russian Plain] // Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya. 1980. № 2. P. 46–59. (In Russian)

Godel'man Ya.M. Neodnorodnost' pochvennogo pokrova i ispol'zovanie zemel' [Heterogeneity of soil cover and land use]. M.: Nauka, 1981. 200 p (In Russian)

Holopova L.B. Dinamika svojstv pochv v lesah Podmoskov'ya [Dynamics of soil properties in the forests of the Moscow region]. M.: Nauka, 1982. 120 p. (In Russian)

Horoshev A.V. Faktory samorazvitiya prostranstvennoj struktury tayozhnogo landshafa [Factors of self-development of

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Senior Research Scientist, PhD. in Geography; e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Landscape Geochemistry and Soil Geography, Senior Research Scientist, PhD. in Geography; e-mail: summerija@yandex.ru

the spatial structure of taiga landscape] // *Geografiya i prirodnye resursy*. 2004. № 4. P. 5–12. (In Russian)

Horoshev A.V., Prozorov A.A. Dinamika shchelochno-kislotnyh uslovij v pochvah srednetaezhnyh landshaftov [Dynamics of alkaline-acid conditions in soils of the middle taiga landscapes] // *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*. 2000. T. 5. № 1. P. 50–55. (In Russian)

Kabata-Pendias A. Trace elements in soils and plants. New York: CRC Press, 2011. 506 p.

Karpachevskij L.O., Zubkova T.A., Tashninova L.N., Rudenko R.N. Pochvennyj pokrov i struktura lesnogo biogeocenoza [Soil cover and structure of forest biogeocenosis] // *Lesovedenie*. 2007. № 6. P. 107–113. (In Russian)

Karpachevskij L.O. Pestrota pochvennogo pokrova v lesnom biogeocenoze [Diversity of soil cover in forest biogeocenosis]. M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1977. 312 p. (In Russian)

Karpachevskij L.O., Holopova L.B., Mihajlenko N.V. Pochvy chernool'shanikov Moskovskoj oblasti [Soils of black alder forests of the Moscow Region] // *Pochvovedenie*. 1993. № 6. P. 5–15. (In Russian)

Klassifikaciya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Ojkumena, 2004. 342 p. (In Russian)

Lavrenko E.M. Principy i edinicy geobotanicheskogo rajonirovaniya [Principles and units of geobotanical zonation] //

Geobotanicheskoe rajonirovanie SSSR. M.: Nauka, 1947. P. 9–13. (In Russian)

Myalo E.G., Goryainova I.N., Leonova N.B. Cenoticheskoe raznoobrazie srednetaezhnyh lesov Evropejskoj chasti Rossii [Cenotic diversity of the middle taiga forests of the European part of Russia] // *Voprosy geografii. Aktual'naya biogeografiya*. Sb. 134. M.: Izd. dom «Kodeks», 2012. P. 133–148. (In Russian)

Neshataev Yu.N. Metody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods of analysis of geobotanical materials]. L.: Izd-vo LGU, 1987. 192 p. (In Russian)

Nikitina O.A., Gorbunova I.A., Leonova N.B. Fitoindikaciya avtomorfnyh srednetaezhnyh pochv Ust'yanskogo plato (Arhangel'skaya oblast') [Phytoindication of automorphic middle taiga soils of the Ustyansk Plateau (Arkhangelsk Region)] // *Problemy regional'noj ehkologii*. 2016. № 3. P. 41–46. (In Russian)

Sukachyov V.N., Zonn S.V. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Methodological guidelines for the study of forest types]. M.: Izd-vo AN SSSR, 1961. 144 p. (In Russian)

Webster R. Is soil variation random? // *Geoderma*. 2000. V. 97. P. 149–163.

Xu J.M., Tang C., Chen Z.L. The role of plant residues in pH change of acid soils differing in initial pH // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. V. 38. № 4. P. 709–719.

Received 05.07.2018

Revised 21.01.2019

Accepted 21.02.2019