

ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ СОСТАВ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ГРЯДОВОМ ЛАНДШАФТЕ НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНОЙ ТЕРРИТОРИИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕТРГУ

Платонова Е.А.¹

В работе использован современный подход, базирующийся на концепции мозаично-циклической организации лесной растительности и сопоставлении единиц растительного покрова и земной поверхности, выделенных по разным признакам. Методика впервые используется для исследования лесов таежной зоны. На заповедной территории Ботанического сада, структура которой типична для грядового ландшафта, дан сравнительный анализ экотопов по основным экологическим параметрам, выявлена функциональная единица ландшафта — катена второго порядка. Определены ограничивающие факторы формирования полночленных популяций древесных видов. На основе полученных данных выявлено, что в составе древесной синузии в исследуемых экотопах грядового ландшафта потенциально могут участвовать 5—6 основных лесообразующих видов древесных растений. Для катены определено ограниченное число экологически детерминированных вариантов. Основными экологическими факторами, определяющими потенциальный состав древесной синузии, выступают, прежде всего, увлажнение, микроклиматические условия и трофность почв. Количественное соотношение видов обусловлено внутриценотическими взаимодействиями.

Влияние антропогенного фактора на лесную растительность отмечается на территории Карелии уже со времен неолита [Гурина, 1961; Tolonen, 1983]. В результате даже на заповедных территориях, организованных в XX веке, растительный покров в той или иной степени антропогенно трансформирован. В связи с этим, моделирование потенциальной структуры растительного покрова представляет несомненный теоретический интерес, может служить основой для оценки нарушенности лесных систем, разработки методов лесовосстановления.

Исследования последних десятилетий XX века, посвященные структуре и динамике спонтанно развивающихся бореальных лесов, и развитие концепции мозаично-циклической организации лесной растительности [Remmert, 1991; Восточноевропейские..., 1994] позволили достаточно четко определить наиболее существенные черты ненарушенных лесов. В северных лесах Европы проведен широкий круг работ, посвященных механизмам функционирования лесных экосистем [Яковлев, Воронова, 1959; Казимиров, 1974; Сосновые леса..., 1974; Дыренков, 1984; Зябченко, 1984; Экосистемы ландшафтов..., 1990; Kuuluvainen, 1994; Zackrisson, Nilsson et al., 1995; Hornberg et al., 1995; Rydgren et al., 1998; Ипатов и др., 1998], однако, целостной картины вклада природных и антропогенных факторов и модели потенциальной лесной растительности для разных типов ландшафта с учетом новой парадигмы не получено.

Целью настоящей работы являлось выяснение состава потенциальной лесной растительности в заповедной территории Ботанического сада Петргу, которая включает наиболее типичные типы экотопов грядового ландшафта. Потенциальной растительностью, согласно Р. Тюксену считалась та,

которая могла бы сформироваться на конкретной территории при снятии воздействия антропогенного фактора [Tuxen, 1956 цит. по Hardtle, 1995]. Проведен сравнительный анализ и выявление различающихся вариантов экотопов, выявление ограничивающих факторов формирования полночленных популяций древесных видов, выяснение потенциального состава видов древесной синузии.

Место и методика исследований

Денудационно-тектонический грядовый ландшафт характеризуется ярко выраженным рельефом [Экосистемы ландшафтов..., 1990]. Рассматриваемая территория представляет собой ось одной из антиклинальных складок, выраженной в современном рельефе в виде мощного крутосклонного кряжа, сложенного вулканогенно-осадочными породами среднего протерозоя [Куликов, Куликова, 1995]. Склоны водораздела представляют собой серию структурных, или денудационных, террас. По данным И. Н. Демидова, А. Д. Лукашева, средняя мощность четвертичных отложений редко превышает 2 метра. Они представлены, преимущественно, мореной последнего верхневалдайского оледенения и озерными песчано-гравийными отложениями, фиксирующими изменения уровня Онежского озера в поздне- и послеледниковое время [Марковская и др., 1997].

Основными лесообразующими видами являются характерные для средней подзоны тайги ель европейская (*Picea abies* Karst.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Реже встречаются широколиственные виды: липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.) и ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), которые располагаются в среджнетаежной подзоне на северном пределе ареала. В состав ценозов также входят два вида берез (*Betula*

pendula Roth., *Betula pubescens* Ehrh.) и осина (*Populus tremula* L.).

Для описания структуры грядового ландшафта использованы следующие территориальные единицы: экотоп - участок земной поверхности, однородный по характеру рельефа и подстилающих пород [Ипатов, 1990], катена - склоновая последовательность экотопов, для которой свойственны односторонний поток вещества, энергии и информации [Ландшафтно-геохимические..., 1989]. Для подробного исследования в пределах Соломенской гряды были выбраны катены, характеризующиеся наибольшей контрастностью экологических условий. Проведено полное геоботаническое описание 182 пробных площадей размером 100 кв.м, инструментальные замеры сквозистости крон (по методике В. С. Ипатова и др., 1979), кислотности (рН водной вытяжки), мощности органогенных горизонтов почвы. Датировка пожаров проведена на основе анализа комплекса показателей [Горчаковский, Шиятов, 1985]. Расчет значений остальных экологических параметров пробных площадей (общий термо- и омброрежим климата, трофность, увлажнение) производился косвенным методом на основе шкал В. Д. Цыганова [1983] с использованием программы "Ecoscale" [Заугольнова и др., 1995]. В работе были использованы шкалы общего терморезима и омброрезима климата, увлажнения и трофности почв. Оценка местообитания представляла

собой средний взвешенный балл с учетом проективного покрытия каждого вида.

Для анализа демографической структуры ценопопуляций древесных видов дана характеристика трех онтогенетических групп, которые соответствовали ярусам растительности: древесный ярус (А) представлен генеративными особями, кустарниковый (В) — виргинильными, травяно-кустарничковый (С) — иматурными и ювенильными (подрост) [Ценопопуляции..., 1988; Восточноевропейские..., 1994].

Пробные площади ординировали в пространстве экологических факторов, и выявляли экологические ареалы разных типов ценопопуляций древесных видов. В качестве ведущих факторов рассматривались те из них, которые ограничивали экологическое пространство каждого из вышеперечисленных вариантов структуры [Заугольнова, 1999, 2000]. Потенциальный состав древесной синузии в исследуемых экотопах грядового ландшафта определяли путем совмещения экологических ареалов видов и экологического пространства экотопов. При этом в тех областях экологического пространства, где ареалы нескольких видов перекрывались, предполагалась возможность совместного произрастания видов и образование олиго- или полидоминантных древостоев.

Таблица 1

Типы экотопов исследуемой территории

№	Форма рельефа	Рыхлые отложения		
		Тип отложений	Мощность	Занимаемая площадь (% от площади экотопа)
1	Выпуклые поверхности вершин и структурных террас	Элюво-делювий, морена	до 0.5 м	менее 30
2	Плоские поверхности вершин и террас	Элюво-делювий, морена	до 0.5 м	более 70
3	Покатые и крутые ступенчатые склоны возвышенностей и террас	Элюво-делювий, морена	до 0.5 м	более 50
4	Плоские поверхности, пологие склоны вершин и террас	Морена	0.5—2.0 м	100
5	Пологие склоны и плоские поверхности террас	Морена, местами перекрываемая озерными песчаными отложениями	Морена — более 2 м, песч. отл. — до 0.5 м	100
6	Вогнутые поверхности террас и межрядовые ложбины	Морена и торфяные отложения	Морена — более 2 м, торф — до 1 м	100

Таблица 2

Расстояния между центрами групп описаний в пространстве экологических факторов (результаты дискриминантного анализа)

Экологические факторы	Тип экотопа	1	2	3	4	6
терморезим и режим влажности климата	2	11.66				
	3	25.95	5.51			
	4	11.51	0.35*	7.52		
	6	80.71	61.14	33.43	80.27	
	7	2.96	8.81	12.94	7.61	48.70
трофность и кислотность почв	2	3.10				
	3	8.25	0.71*			
	4	4.98	0.58*	2.87*		
	6	56.72	37.22	53.76	48.21	
	7	22.63	16.03	22.68	15.99	2.77*
увлажнение почв и освещенность	2	0.40*				
	3	6.92	8.06			
	4	13.04	8.39	16.61		
	6	38.74	28.77	32.72	11.06	
	7	48.76	34.85	74.00	38.74	46.36

* *недостовверные значения*

Таблица 3

Характеристики катен исследуемой территории

Типы катен		Общая протяженность, м	Перепад высот, м	Количество типов экотопов в составе катены	Ориентация	Базис денудации
Катены первого порядка	Катена 1	800	90	6	Север-юг	Онежское озеро
	Катена 2	800	65	6	Север-юг	Онежское озеро
	Катена 3	1300	57	8	Север-юг	Онежское озеро
Катены второго порядка	Катена 1	100-200	5-8, 7-20	3	Север-юг	Онежское озеро
	Катена 2	350	20, 30	3	Север-юг	Вогнутая поверхность структурной террасы
	Катена 3	50-150	3-10	3—4	Север-юг, запад-восток	Межгрядовое понижение

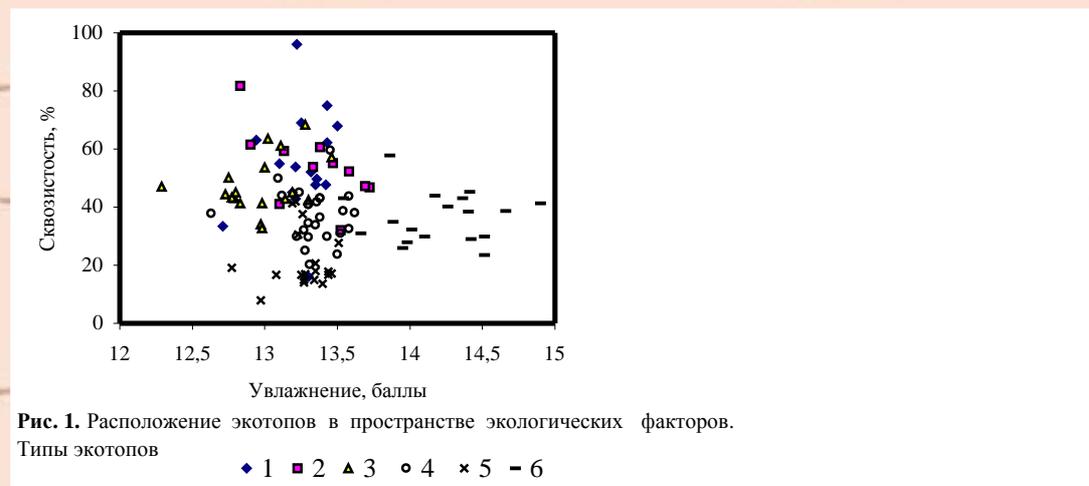
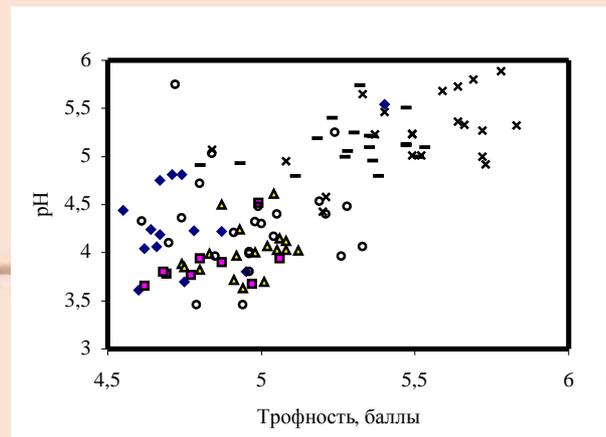
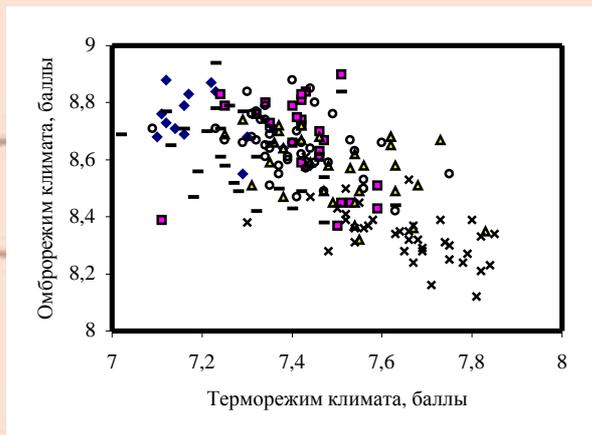
Результаты

Характеристика экотопов

В пределах исследуемых катен было выделено 6 типов экотопов (табл. 1). Результаты ординации (рис. 1) и дискриминантного анализа (табл. 2) показали что экотопы 2 и 4 типов (плоские поверхности и пологие склоны вершин и структурных террас с моренными отложениями мощностью до 0.5 м и 0.5—2 м) по экологическим режимам имеют наибольшее сходство. Это дает основание предполагать в данных экотопах формирование однотипной потенциальной растительности. Выявлены наиболее отличающиеся по совокупности экологических

параметров типы экотопов: 1 (выпуклые поверхности рельефа с преобладанием кристаллических пород), 3 (крутые и покатые склоны южной экспозиции), 5 (плоские и пологие террасы с мощными моренными отложениями) и 6 (отрицательные формы рельефа с моренными отложениями).

В результате сравнения экологических режимов данных типов экотопов, располагающихся на разных структурных террасах и отличающихся по высоте над уровнем озера, различий не выявлено. На исследуемой территории выделены катены первого и второго порядка, отличающиеся по признакам, указанным в таблице 3.



Функциональной единицей для исследований организации растительного покрова выбрана катена второго порядка, диапазон значений экологических факторов которой охватывает все разнообразие экологических режимов, характерных для территории [см. также Платонова, 2000].

Особенности размещения древесных видов в экотопах

Исследования показали, что ценопопуляции основных лесобразующих древесных видов имеют в исследуемых экотопах разную онтогенетическую структуру. Ординация разных вариантов ценопопуляций в пространстве основных экологических факторов позволила выявить экологические условия нормального прохождения онтогенетического цикла видов и факторы, ограничивающие этот процесс. Если вид присутствовал во всех ярусах ценоза (А, В и С), ценопопуляция определялась нами как полночленная. Если вид присутствовал только в ярусе А — неполночленная ценопопуляция с длительным

перерывом в цикле развития; в ярусах А и С — с перерывом средней продолжительности; в ярусах А и В — с коротким перерывом в цикле развития. Если вид присутствовал в ярусах В и С — ценопопуляция с продолжающейся инвазией; только в ярусе С — ценопопуляция с начинающейся инвазией. Для некоторых видов два последних варианта могут рассматриваться как регрессивные ценопопуляции.

Определено, что *Pinus sylvestris* (рис. 2 а, б, в) встречается и может давать возобновление во всем экологическом диапазоне, однако, образует неполночленные ценопопуляции в условиях относительно высокой теплообеспеченности и низкой влажности климата, высокой трофности и pH почв, что связано с усилением в таких условиях конкуренции со стороны представителей древесного и травянокустарничкового яруса. В таких условиях экологическими нишами для возобновления сосны могут служить участки обнаженной почвы (ветровально-вывальные комплексы, порои животных).

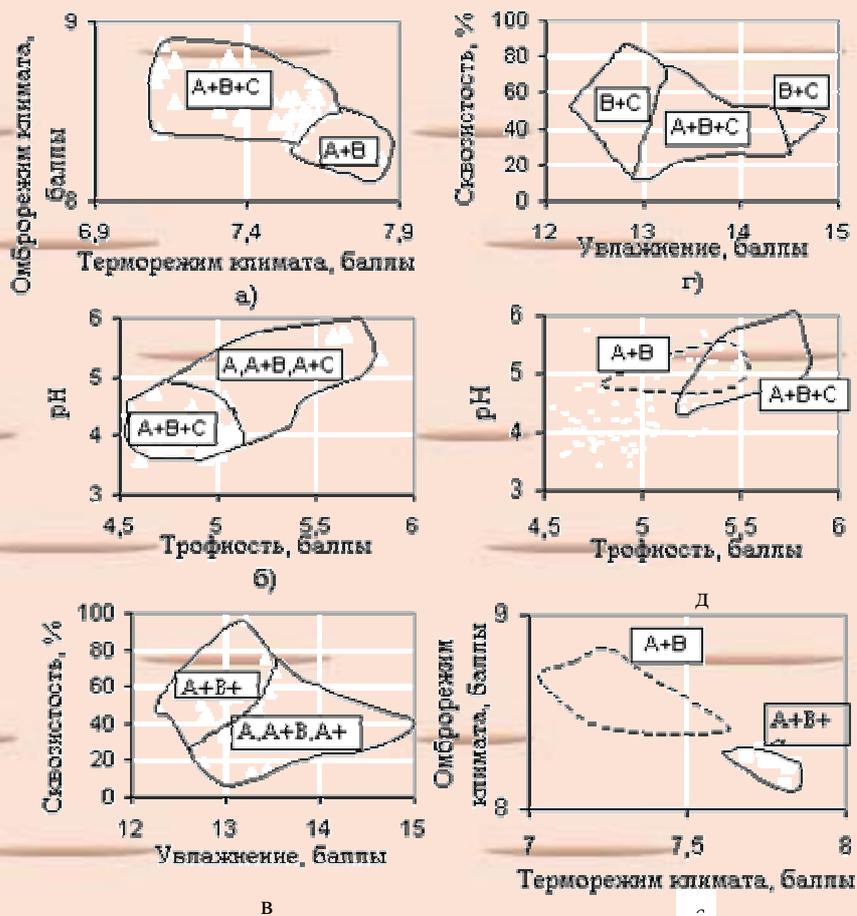


Рис. 2 . Области разных вариантов ценопопуляций древесных видов в пространстве экологических факторов: а),б),в) - *Pinus sylvestris*, г) - *Picea abies*, д), е) — *Tilia cordata*, --- *Alnus glutinosa*
Условные обозначения: A+B+C - полночленные популяции (вид в трех ярусах растительности), А, А+B, А+С, - неполночленные популяции с перерывом в цикле развития, В+С, В, С - инвазионные или инвазионно-регрессивные популяции, ед – единичные особи.

Picea abies способна формировать полночленные ценопопуляции в широком диапазоне экологических условий, неполночленные — в условиях избыточного увлажнения (рис. 2 г). Неполночленные ценопопуляции характерны и для условий недостаточного увлажнения, что обусловлено гибелью ели после прохождения пожаров. Однако здесь встречаются отдельные генеративные деревья ели, занимающие понижения микрорельефа. Аналогичные данные для таких условий приводятся также в ряде работ [Яковлев, 1951; Чертов, 1973; Ипатов, 1998].

Распределение *Tilia cordata* и *Alnus glutinosa* характеризуется узким диапазоном по большинству параметров среды (рис. 2 д, е), виды приурочены лишь к отдельным вариантам экотопов. *Tilia cordata* произрастает в условиях относительно высокой теплообеспеченности и низкой влажности климатопы, высокой тропности и pH почв, ценозы с участием этого вида характеризуются наибольшей сомкнутостью крон.

Alnus glutinosa встречается в условиях более низкой теплообеспеченности и высокой влажности климатопы, относительно высокой тропности и pH почв, избыточного увлажнения.

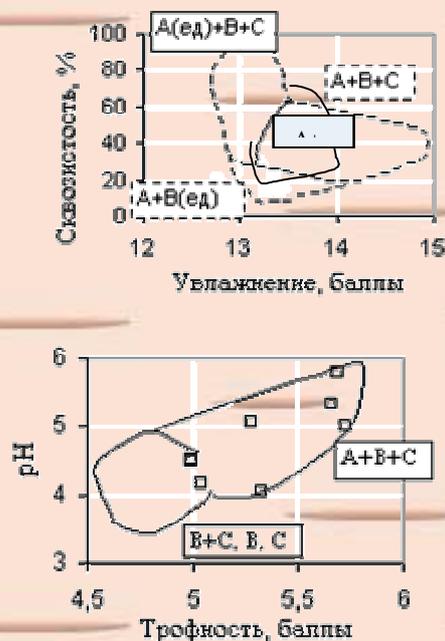


Рис. 3. Области разных вариантов ценопопуляций *Populus tremula* (—) и *Betula pubescens* (---) в пространстве экологических факторов

На более дренируемых участках усиливается конкуренция со стороны ели. У широколиственных видов преобладает вегетативное, но встречается и семенное возобновление.

Populus tremula способна формировать полночленные популяции практически во всем диапазоне климатических факторов, в условиях относительно высокой трофности в сочетании с низкой кислотностью и средним увлажнением почв (рис. 3). Инвазионные или инвазионно-регрессивные популяции осина формирует при сочетании низкой теплообеспеченности и высокой влажности климатопы, недостаточного увлажнения, низкой трофности и рН почв, характерных для экотопа 1 типа. В таких экотопах возможно поселение вида в крупных тектонических трещинах, заполненных рыхлым материалом. В этом экотопе лимитирующим фактором могут быть также низовые пожары. Инвазионно-регрессивные популяции вид образует в условиях избыточного увлажнения.

Полночленные популяции *Betula pubescens* занимают практически всю область в пространстве экологических факторов. Ограничивающим фактором является недостаточное увлажнение на выходах скал в экотопах 1 и 3 типа (рис. 3), где вид, все же может поселяться в понижениях рельефа.

Полночленные популяции *Betula pendula* формирует в широком диапазоне по климатическим факторам, трофности и кислотности почв, в условиях среднего увлажнения и освещенности. Вид не произрастает в условиях избыточного увлажнения. Ценопопуляции березы повислой инвазионного и инвазионно-регрессивного типа занимают более широкий ареал в пространстве экологических факторов, который раздвигается в сторону низких значений увлажнения в сочетании с высокой освещенностью, и в сторону сильного затенения.

Таким образом, используемый в данном разделе подход позволил определить потенциальные возможности видов в различных экологических условиях глядового ландшафта и выявить те факторы, которые обуславливают распределение видов на исследуемой территории. Проведенный анализ показал, что для исследуемых видов формирование различных вариантов популяций в глядовом ландшафте обуславливается разным сочетанием экологических факторов.

Потенциальный состав древесных видов

В результате сопоставления экологических ареалов исследуемых древесных видов был выявлен их потенциальный состав в разных экологических условиях: в тех областях экологического пространства, где ареалы нескольких видов перекрывались,

предполагалась возможность совместного произрастания видов и образование олиго- или полидоминантных древостоев. Идентифицированные таким образом области экологического пространства соотносили с экологическими ареалами экотопов. Одним из ведущих факторов, определяющих структуру лесных сообществ, являются пожары. Естественный пирогенный режим в спонтанно развивающихся таежных лесах остается недостаточно изученным, и его учет при моделировании динамических процессов в ненарушенных лесных экосистемах — дело будущего. В настоящей работе пожары рассматривались как антропогенные вследствие близости населенных пунктов и относительно высокой частоты пожаров (десять-сотни лет). Кроме того, пожары на территории Карелии за последние 300 лет имеют в большинстве случаев антропогенное происхождение [Громцев, 1998], а случаи естественного возгорания лесов крайне редкое явление [Горшков, 1998].

В результате проведенного анализа мы выделили три группы экотопов, отличающихся по потенциальному составу видов древесной синузии (табл. 4).

В группе экотопов вершин, склонов водораздела и плоских поверхностей террас, где оглаженные ледником кристаллические породы выходят на поверхность или перекрыты моренными отложениями мощностью до 2 м (типы экотопов 1—4) возможно совместное произрастание 5 основных лесообразующих видов. Количественные сочетания видов определяются наличием ниш для разных онтогенетических групп.

В экотопе 1 типа полночленные популяции могут формировать ель и сосна, при этом происходит разделение данных видов по микроэдафотопам. Сосна, имеющая якорную корневую систему и менее требовательная к увлажнению, может конкурировать с елью, которая способна поселяться в понижениях и трещинах с развитым слоем рыхлых отложений. Относительно высокая освещенность вследствие разреженного расположения древесных видов благоприятны для возобновления сосны. Таким образом, предполагается потенциальное содоминирование сосны и ели в древесном ярусе. Осина и два вида берез также приурочены к понижениям рельефа и формируют в большинстве случаев неполночленные популяции инвазионно-регрессивного типа.

При увеличении площади, занятой моренными отложениями, возрастает число экологических ниш, доступных для произрастания ели, осины, березы повислой и пушистой — видов, требовательных к влажности почв. Соответственно, позиции сосны

становятся менее устойчивыми, усиливается роль ценологических факторов.

Так, в экотопе 4 типа все указанные виды способны образовывать полночленные популяции. Для ели не выявлено ограничений по основным экологическим факторам, что, наряду с высокой конкурентной мощностью, свидетельствует о возможности доминировать в таких экотопах. Требовательные к условиям освещенности сосна и пионерные листовенные виды могут осуществлять полный онтогенетический цикл только при наличии окон в пологе древостоя.

Наряду с указанными выше типами экотопов, наиболее отличающимися по площади и мощности рыхлых отложений, существуют промежуточные по данным признакам типы экотопов 2 и 3 типа. Предполагается, что в данных экотопах все указанные древесные виды (сосна, ель, осина и два вида берез) могут осуществлять полный онтогенетический цикл. По количественному соотношению видов промежуточные типы близки к типу экотопа 4.

По составу древесных видов отличаются экотопы плоских поверхностей террас с мореной мощностью более 2 м, перекрытой песчаными отложениями толщиной 0.5 м (тип экотопа 5). Здесь возможно совместное произрастание ели, липы, сосны, осины, березы пушистой, березы повислой. Все виды способны формировать полночленные популяции. Для ели экологических запретов не выявлено, этот вид может стать потенциальным доминантом. Липа обладает высокой толерантностью, кроме того, нерегулярное семенное возобновление вида компенсируется вегетативным. Это позволяет предполагать включение данного вида в состав потенциального ценоза в качестве содоминанта. Для возобновления сосны имеются ценологические запреты (затенение и конкуренция). Однако, при наличии благоприятных условий освещенности и снятия конкуренции со стороны травяного покрова (например, при вывале деревьев) поселение сосны в таких экотопах становится возможным. Осина и два вида берез способны формировать полночленные

популяции в условиях достаточной освещенности при образовании окон в древесном пологе.

В экотопах отрицательных форм рельефа (тип экотопа 6) могут произрастать 5 древесных видов: ель, сосна, ольха черная, береза пушистая, осина. Однако здесь выявлены отличия по режиму увлажнения, обуславливающие разную представленность онтогенетических групп древесных видов.

Более дренированные или со слабопроточным увлажнением участки располагаются на террасах и межрядовых ложбинах. Толщина торфянистого слоя менее 30 см. В таких условиях могут осуществлять полный онтогенетический цикл все указанные древесные виды. Возобновление ольхи черной, сосны и березы требовательно к условиям освещенности, поэтому позиции этих видов определяются наличием окон в пологе древостоя.

Осина только на менее увлажненных участках достигает яруса А, а в условиях сильного увлажнения формирует неполночленные популяции инвазионно-регрессивного типа. Подобный тип ценоза с доминированием ели и незначительным участием ольхи черной и березы пушистой характерен для Карелии и описан у Ф. С. Яковлева и Т. Н. Вороновой [1959].

Менее дренируемые участки располагаются на понижениях структурных террас, увлажнение застойного характера, слой торфа имеет мощность 30—80 см. В составе древесной синузиды предполагаются ольха черная, береза пушистая, сосна, ель, осина. Из них только ольха черная, береза пушистая и сосна может проходить полный онтогенетический цикл. Данный тип экотопа отличается от предыдущего тем, что в условиях избыточного застойного увлажнения на менее дренированных участках экотопа условия сильного увлажнения являются лимитирующими для таких видов как ель и осина. Эти виды способны формировать инвазионно-регрессивные ценопопуляции только при поступлении диаспор из соседних экотопов. Сходные по составу ценозы описаны у J. Kjelland-Lund [1981], а также упоминаются у И. В. Ермакова [1992].

Таблица 4

Потенциальный состав древесных видов в экотопах грядового ландшафта

№ экотопа	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Populus tremula</i>	<i>Betula pubescens</i>	<i>Betula pendula</i>
1	+	+			+	+	+
2	+	+			+	+	+
3	+	+			+	+	+
4	+	+			+	+	+
5	+	+	+		+	+	+
6	+	+		+	+	+	+

Таким образом, в составе древесной синузии в исследуемых экотопах грядового ландшафта потенциально могут участвовать 5—6 основных лесобразующих видов древесных растений. Для катены выявлено ограниченное число экотопически детерминированных вариантов. Основными экологическими факторами, определяющими потенциальный состав древесной синузии, выступают, прежде всего, увлажнение, микроклиматические условия и трофность почв. Количественное соотношение видов обусловлено внутривидовыми взаимодействиями.

Полученные результаты являются основой для оценки состояния растительного покрова и выделения наиболее ценных объектов охраны, характеризующимися наименьшей нарушенностью.

За ценные советы и критические замечания автор выражает глубокую признательность д. б. н., ст. науч. сотр. лаборатории устойчивости и продуктивности лесов ЦЭПЛ РАН Л. Б. Заугольной, д. б. н., профессору Е. Ф. Марковской, к. б. н., доценту кафедры ботаники и физиологии растений А. С. Лантратовой, за сотрудничество в комплексных исследованиях — научным сотрудникам Института геологии и биологии КНЦ РАН В. С. Куликову, В. В. Куликовой, А. Д. Лукашеву, И. Н. Демидову, П. В. Красильникову, студентам биологического факультета ПетрГУ.

Исследования поддерживались ФЦП “Интеграция” (рег. № 639).

Список литературы

Восточноевропейские широколиственные леса / Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова, С. И. Чумаченко / Отв. ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 1994. 364 с.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.

Горшков В. В. Борейные лесные сообщества: формирование и восстановление стационарного состояния лесных экосистем после внешних нарушений // Биотическая регуляция окружающей среды: Тез. докл. Петрозаводск. Гатчина, 1998. С. 138—197.

Громцев А. Н. Пирологическое районирование таежных территорий на ландшафтной основе // Лесной журнал. 1998. № 6. С. 12—16.

Гурина Н. Н. Древняя история Северо-Запада Европейской части СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 588 с.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. 1984. 174 с.

Ермаков И. В. Отличительные особенности ольхи черной на северном пределе распространения //

Анатомия, физиология и экология лесных растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1992. С. 46—49.

Заугольная Л. Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-террасного заповедника) // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 42—56.

Заугольная Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С., Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Островский М. А., Зубкова Е. В., Глухова Е. М., Паленова М. М., Губанов В. С., Грабарник П. Я. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пущино: Пущинский научный центр РАН. 1995. 51 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1984. 244 с.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—8.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Динамическая классификация сосново-еловых лесов на скалах // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 13—24.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоев (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Казмиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. 140 с.

Куликов В. С., Куликова В. В. О границе заонежской и суйсарской свит людииковийского надгоризонта на полуострове Бараний Берег Онежского озера // Геология и магматизм Карелии. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1995. С. 3—6.

Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды / Отв. ред. М. А. Глазовская. М.: Недра, 1989. 264 с.

Марковская Е. Ф., Антипина Г. С., Груздева (Платонова) Е. А., Демидов И. Н., Клабуков Б. Н., Красильников П. В., Куликов В. С., Куликова В. В., Лантратова А. С., Лукашов А. Д., Прохоров А. А., Шредерс А. М. Экосистемные исследования на территории Ботанического сада Петрозаводского университета // Бюллетень ГБС. 1996. Вып. 173. С. 67—71.

Платонова Е. А. Факторы организации лесной растительности в грядовом ландшафте (южная Карелия). Автореф. ... канд. биол. наук, 2000. 23 с.

Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности / Виликайнен М. И., Зябченко С. С., Иванчиков А. А. и др. / Науч. ред. Л. К. Поздняков. Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1974. 256 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.

Чертков О. Г., Дыренков С. А., Федорчук В. Н., Мельницкая Г. Б., Рябинин Б. Н. Взаимоотношения ели и сосны в скальных местообитаниях северной части Карельского перешейка // Всесоюзное совещание по биогеоценологии и методам учета первичной продукции в еловых лесах: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1973. С. 134—135.

Экосистемы ландшафтов запада средней тайги / Сост. Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Петрозаводск: Карелия, 1990. 284 с.

Яковлев Ф. С. Леса на кристаллических породах Карело-Финской ССР // Научная сессия Карело-Финского филиала АН СССР, посвященная итогам научно-исследовательских работ за 1946—1950 гг. Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1951. С. 1—4.

Яковлев Ф. С., Воронова Т. Н. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Карелия, 1959. 170 с.

Hardtle W. On the theoretical concept of the potential natural vegetation and proposals for an up-to-date modification // *Folia geobot. Phytotax.* 1995. Vol. 30. №3. Pp. 263—276.

Hornberg G., Ohlson M., Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration pattern and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp forests // *J. Veg. Sci.* 1995. Vol. 6. №2. Pp. 291—298.

Kielland-Lund J. *Die Waldgesellschaften SO-Norwegens* // *Phytocoenologia.* 1981. Vol. 9. № 1/2. Pp. 53—250.

Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography and regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // *Ann. Zool. Fennici.* 1994. Vol. 31. Pp. 35—51.

Remmert H. Was geschient in klimax-stadium? *Okologisches Gleichgewicht dyrh Mosaik aus desynchronen Zyklen* // *Naturwissenschaften.* 1985. Bd. 72. № 10. S. 505—512.

Rydgren K., Hestmark G., Okland R. H. Regeneration following experimental disturbance in a boreal oldgrowth *Picea abies* forest // *J. Veg. Sci.* 1998. Vol. 9. № 6. Pp. 763—776.

Tolonen K. The post-glacial fire record // *The role of fire in ecological systems.* Chichester—N.Y.—Brisbane—Toronto—Singapore: J. Wiley & Sons. N.Y. at al., 1983. Pp. 21—40.

Zackrisson O., Nilsson M.-C. et al. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands // *J. Ecol.* 1995. Vol. 83. № 3. Pp. 469—483.

POTENTIAL COMPOSITION OF ARBOREOUS SPECIES IN THE RIDGE TYPE OF LANDSCAPE ON THE EXAMPLE OF THE PROTECTED TERRITORY OF THE PETRSU BOTANIC GARDEN

Platonova E. A.

In this work a new approach is used, based on the concept of the mosaic-cyclical organization of the forest vegetation and on the comparison of vegetation units chosen by different indications. The method is used for the investigation of taiga forests for the first time. The structure of the Botanic Garden's protected territory is typical for ridge landscape. The comparative analysis of its ecotops is given relatively to its main ecologic parameters, a functional landscape unit is revealed — a cathena of the second order. The restrictive factors in the formation of full-term populations of arborous species are defined. On the basis of the got data the fact is elicited that 5—6 main forest-forming species of arborous plants can in potential make part of the arborous layer in the ridge landscape ecotops under investigation. They determined a limited number of variants restricted by the cathena ecotops. The main ecological factors determining the potential structure of the arborous layer are on the first part the dampness, microclimatic conditions and the richness of soils. The quantitative correlation of species is stipulated by intracenetotic interaction.

¹ Ботанический сад ПетрГУ. 185640 Петрозаводск, пр. Ленина, 33. E-mail: garden@mainpgu.karelia.ru