

# ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ



НАУЧНЫЙ МИР

УДК 630\*182: 630\*907.32

О 93

ББК 28.588

ISBN 5-89176-083-5

*Коллектив авторов*

**ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА  
В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. – М.: Научный мир, 2000 г. – 196 с.**

В книге представлены результаты анализа различных показателей биоразнообразия лесного покрова заповедных территорий в центре Европейской России в подзонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Оценка биоразнообразия основана на методических подходах, вытекающих из современных представлений о растительном покрове (концепция иерархического континуума). Дан обзор развития концепции и приведены ее основные положения. Благодаря использованию системы иерархических единиц показано значение разных факторов (экологических, фитоценологических, зоогенных, антропогенных) для поддержания современного биоразнообразия.

Проведена оценка альфа-, бета- и гамма-разнообразия лесного покрова, а также структурного разнообразия в пяти заповедниках. Дано представление о потенциальной флоре отдельных пространственных единиц лесного покрова, а также прогнозы развития лесного покрова при заповедном режиме. Показана роль различных способов хозяйствования в поддержании биоразнообразия лесного покрова.

Табл. 56. Ил. 50. Цвет. ил. 7. Библ. 456 назв.

Ответственный редактор:

*Л.Б. Заугольнова*

Авторы:

*Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Евстигнеев О.И., Торопова Н.А., Смирнов В.Э., Шепелева С.А., Пчелинцева О.В., Славгородский А.В., Глухова Е.М., Пономаренко Е.В., Есипова Е.С., Офман Г.Ю., Романовский А.М., Сарычева Е.П.*

Рецензенты:

доктор биол. наук *В.Г. Ошпиченко*, доктор биол. наук *Н.И. Шорина*

© Коллектив авторов, 2000

© Научный мир, 2000

ISBN 5-89176-083-5

---

Научное издание

*Коллектив авторов*

**ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА  
В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

«Научный мир». 119890. Москва, Знаменка, 11/11

Тел./факс (095) 291-28-47. E-mail: [naumir@ben.igex.ru](mailto:naumir@ben.igex.ru). Internet: [www.rbr.ru](http://www.rbr.ru)

ЛР № 030671 от 09.12.95 г. Гигиеническое заключение № 77.99.6.953.П.3619.6.99 от 29.06.1999 г.

Подписано к печати 20.04.2000. Формат 60×88/8. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,5.

Тираж 500 экз. Заказ 450

Издание отпечатано в типографии

ООО «ПОЛИМАГ», Москва, Дмитровское ш., 107

# СОДЕРЖАНИЕ

## ВВЕДЕНИЕ

<i>Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.</i> .....	7
<b>Глава 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ</b> .....	9
1.1. Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения биоразнообразия <i>Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.</i> .....	9
1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий <i>Смирнова О.В.</i> .....	14
1.3. Воздействие производящего хозяйства на состав и структуру лесного покрова <i>Смирнова О.В., М.В. Бобровский</i> .....	22
<b>Глава 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА</b> .....	27
2.1. Выбор системы иерархических единиц для анализа биоразнообразия <i>Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.</i> .....	27
2.2. Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповедников <i>Ханина Л.Г., Заугольнова Л.Б., Смирнов В.Э., Глухова Е.М.</i> .....	30
2.2.1. Показатели и параметры биоразнообразия .....	30
2.2.2. Методика расчета показателей видового разнообразия .....	33
2.2.3. Структура компьютерной информационно-аналитической системы (ИАС) .....	36
2.2.4. Методика типизации и ординации геоботанических описаний .....	37
2.2.5. Методика оценки экологического пространства местообитаний .....	41
2.2.6. Методика определения структурного разнообразия лесных сообществ на основе демографического анализа популяций деревьев .....	43
<b>Глава 3. ПРИРОДНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ ЗАПОВЕДНИК-ЛЕСПАРКХОЗ ГОРКИ</b> <i>В.Н. Коротков</i> .....	46
3.1. Краткая характеристика природных условий и история хозяйственного использования территории .....	46
3.2. Основные типы растительных сообществ .....	48
3.3. Современный уровень биологического разнообразия лесов .....	52

3.4. Характеристика структурного и видового разнообразия Д-фитоценозов в антропогенных границах .....	55
3.4.1. Дубравы .....	55
3.4.2. Березняки неморальные .....	58
3.4.3. Березняки разнотравные .....	58
3.4.4. Сложные сосняки .....	61
3.4.5. Сложные ельники .....	61
3.5. Прогноз развития островных лесных массивов <i>Коротков В.Н., Евстигнеев О.И.</i> .....	62
3.5.1. Коробовский лесопарк .....	62
3.5.2. Сьяновский лесопарк .....	64
3.5.3. Богдановский лесопарк .....	66
3.6. Эксперименты по восстановлению широколиственных лесов .....	68
Заключение .....	69
<b>Глава 4. ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК</b> .....	73
4.1. Краткая характеристика природных условий <i>Заугольнова Л.Б.</i> .....	73
4.2. Археологические и историко-архивные данные по истории природопользования <i>Офман Г.Ю., Пономаренко Е.В.</i> .....	73
4.3. Анализ биоразнообразия лесного покрова на территории заповедника .....	76
4.3.1. Влияние экологических факторов и фитоценотической обстановки на видовое разнообразие в лесной фитоценозе <i>Заугольнова Л.Б., Есипова Е.С.</i> ...	76
4.3.2. Оценка биоразнообразия основных типов лесных сообществ <i>Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э.</i> .....	87
4.3.3. Оценка и прогноз изменения биоразнообразия крупных фитоценозов заповедника <i>Смирнова О.В.</i> .....	95
<b>Глава 5. ЗАПОВЕДНИК КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ</b> <i>Бобровский М.В., Ханина Л.Г.</i> .....	104
5.1. Краткая характеристика природных условий .....	104
5.2. Краткий очерк истории Калужских засек .....	104
5.3. Оценка биоразнообразия растительности заповедника .....	109
5.3.1. Ординация и типизация растительных сообществ заповедника .....	110
5.3.2. Анализ экологических характеристик растительных сообществ .....	114
5.3.3. Оценка альфа-разнообразия растительных сообществ .....	116
5.3.4. Оценка гамма- и бета-разнообразия растительности .....	118
5.4. Оценка сукцессионного состояния сообществ (на основе анализа демографической структуры популяций деревьев) и прогноз изменения биоразнообразия растительности заповедника .....	119
5.4.1. Анализ демографической структуры популяций деревьев в различных сообществах заповедника .....	119
5.4.2. Оценка сукцессионного состояния сообществ и прогноз изменения биоразнообразия растительности заповедника .....	123
Заключение .....	124
<b>Глава 6. ЗАПОВЕДНИК БРЯНСКИЙ ЛЕС</b> .....	125
6.1. Общая характеристика заповедника и Неруссо-Деснянского полейского в целом. Специфические методы исследования <i>Евстигнеев О.И.</i> .....	125

6.2. Характеристика флористического и ценотического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья <i>Евстигнеев О.И.</i> .....	127
6.3. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского полесья <i>Евстигнеев О.И.</i> .....	128
6.4. Изменение биоразнообразия в связи с демулационными процессами в лесных сообществах задровых местностей <i>Евстигнеев О.И., Романовский А.М.</i> .....	135
6.5. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшанников <i>Евстигнеев О.И., Сарычева Е.П.</i> .....	140
✓ Заключение <i>Евстигнеев О.И.</i> .....	147
<b>Глава 7. ЗАПОВЕДНИК ВОРОНИНСКИЙ</b> .....	149
7.1. Краткая характеристика природных условий заповедника <i>Шепелева С.А.</i> .....	149
7.2. Археологические и историко-архивные сведения о природопользовании на территории заповедника <i>Славгородский А.В.</i> .....	151
7.3. Оценка биоразнообразия растительного покрова заповедника <i>Смирнова О.В., Горопова Н.А., Пчелинцева О.В., Шепелева С.А.</i> .....	155
7.3.1. Анализ биоразнообразия растительности заповедника .....	155
7.3.2. Ординация и типизация растительных сообществ заповедника .....	157
7.3.3. Оценка альфа-разнообразия растительных сообществ .....	160
7.3.4. Оценка гамма- и бета-разнообразия растительности .....	164
7.3.5. Редкие виды травянистых растений лугово-степных и луговых сообществ ....	164
7.4. Оценка сукцессионного состояния сообществ и прогноз изменения видового разнообразия растительности заповедника <i>Смирнова О.В., Горопова Н.А.</i> .....	165
7.4.1. Состояние ценопопуляций деревьев-эдификаторов – ключевых видов лесных сообществ .....	168
7.4.2. Прогноз изменения состава древесной синузлы в основных типах сообществ .....	170
Заключение .....	171
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	173
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	176
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ</b> .....	187

## ВВЕДЕНИЕ

В современном мире индустриальной образ жизни изменил потребности большинства населения в основных ресурсах. Качество среды обитания приобрело равноценное значение наряду с такими показателями, как уровень потребления энергии, продуктов питания, обеспеченность жильем и т.д. Такая переориентация запросов вызывает повышенный интерес к сохранению разнообразия животных и растений во всех регионах планеты. Широкую популярность получил лозунг "Чем больше видов обитает рядом с нами, тем выше качество нашей среды обитания".

Эволюция научных представлений в области изучения биоразнообразия уже прошла несколько стадий. Первоначальный интерес к инвентаризации редких видов сменился интенсивным изучением разнообразия сообществ и экосистем. В настоящее время уже накоплен достаточный опыт для следующего шага: изучения разнообразия территориальных комплексов разного масштаба. Интеграция локальных данных может быть эффективной для территорий заповедников, которые обычно занимают площади, достаточные для анализа природных комплексов, и способны поддерживать максимальное разнообразие видов и экосистем. Чем шире сеть заповедников и чем полнее представлены природные особенности каждого региона, тем выше вероятность сохранить высокое качество жизни человека.

Оценки современного уровня биоразнообразия и прогнозы его сохранения особенно интересны для заповедников, где в связи с прекращением антропогенной деятельности активно идут процессы восстановления растительного покрова. Это дает возможность оценить роль и место заповедников в поддержании биологического разнообразия в самом широком смысле. Ориентация на сохранение максимально высокого уровня биоразнообразия растительного покрова приводит к необходимости

пересмотра стратегии и тактики природопользования, которая сочетала бы сохранение биоразнообразия как необходимого ресурса с экономически целесообразной его эксплуатацией.

Большинство заповедников европейской России создано на территориях с длительной и разнообразной хозяйственной деятельностью. По этой причине при анализе биоразнообразия детальное изучение биологии и экологии видов, состава и структуры растительного покрова должно сочетаться с изучением особенностей природопользования. В связи с этим желательно, чтобы программа изучения биоразнообразия растительного покрова в заповедниках включала: 1) анализ природопользования на территории заповедника, 2) выделение территориальных единиц в растительном покрове и типизацию растительных сообществ, 3) определение основных параметров биоразнообразия, 4) изучение экологического пространства основных типов растительных сообществ и типов фитоценозов, 5) популяционно-демографический анализ эдификаторных и редких видов.

Анализ природопользования дает возможность определить вклад антропогенных факторов в структуру ландшафтов, в разнообразие типов растительных сообществ и их количественное участие в растительном покрове. Оценка экологического пространства позволяет выявить роль природных факторов в организации биоразнообразия. Популяционно-демографический анализ является основой для составления прогнозов изменения биоразнообразия лесных сообществ.

Этот комплекс исследований необходимо дополнить сравнительным изучением спонтанной динамики лесных экосистем в заповедниках и на территориях, где происходит современная трансформация природных ландшафтов.

Широкий диапазон пространственно-временных мозаик природных явлений невозможно

объяснять каким-либо одним ведущим фактором. В связи с этим наибольших успехов в решении проблем сохранения разнообразия достигли те исследователи, которые успешно применили концепцию иерархической организации природных комплексов. Для систем каждого уровня выделяют свои ведущие факторы и используют специфические пространственно-временные шкалы происходящих здесь изменений. Следовательно, устойчивость и разнообразие объектов измеряется разными наборами параметров.

В данной работе представлены результаты исследования лесного покрова с точки зрения его разнообразия в Государственном историческом заповеднике-лесопарке Горки и в заповедниках Калужские засеки, Брянский лес, Приокско-Террасный, Воронинский, представляющих обширный регион европейской России. Эти материалы отражают структуру и состав современного лесного покрова разных ландшафтов в подзонах смешанных (хвойно-широколиственных) и широколиственных лесов.

Все эти работы объединяет единый методологический подход и однотипная методика оценки разнообразия лесного покрова, что позволяет выявить как сходство, так и различия современного состояния биоразнообразия в связи с неоднородностью ландшафта, составом древесных видов-эдификаторов, антропогенной предысторией территории и ее географическим положением.

Авторы выражают глубокую благодарность руководству и сотрудникам заповедников (Приокско-Террасный, Брянский лес, Калужские засеки, Воронинский), Природно-исторического заповедника-лесопарка Горки за помощь в организации исследований; студентам Московского, Пушкинского, Тамбовского госуниверситетов за помощь в сборе материала; М.А.Исаеву и Л.М.Денисовой за финансовую помощь в приобретении лицензионного программного обеспечения. Мы признательны Л.М.Носовой за инициативу и организационную поддержку в создании этой книги.

Авторы выражают благодарность студентам Тамбовского государственного университета, принимавшим участие в сборе материала в 1998–1999 годах: Т.Агаповой, Н.Берлинской, Э.Михайловой, А.Пальцеву, И.Токаревой, директору заповедника В.В.Емельянову и инспекторам заповедника за помощь в организации сбора материала, заместителю директора по научной работе Н.Н.Колобаеву за консультации и помощь в обработке материала. Авторы благодарят Л.Г.Ханину, В.Э.Смирнова, Е.М.Глухову, М.В.Бобровского за помощь в обработке материала и постоянные консультации.

Сбор и обработка материала и подготовка рукописи осуществлялась при поддержке грантов ФЦНТП "Биоразнообразие", РФФИ №98-04-48846 и №98-04-48329, Глобального экологического фонда (проект Б2.5.11), INCO-Copernicus №94-104.

## Глава 1

# ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

### 1.1. Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения биоразнообразия

Вторая половина уходящего столетия в фитоценологии характеризуется постепенной сменой научной парадигмы; основные различия сменяющих друг друга представлений достаточно подробно отражены в ряде обобщающих статей [Миркин, 1986, 1990а, б, 1995] и недавно вышедшей в свет монографии [Миркин, Наумова, 1998]. Согласно современным представлениям, растительный покров рассматривается как континуальное, неоднородное (мозаичное) образование, организованное разными факторами, обладающее иерархической структурой и стохастическими связями. Поскольку признаки континуальности и иерархичности являются ведущими в современных взглядах на растительный покров, наиболее удачным названием для современной концепции может служить термин "иерархический континуум", предложенный в работе Коллинза с соавторами [Collins et al., 1993] для более узкого круга понятий.

Концепция "иерархического континуума" формировалась постепенно в недрах классических представлений фитоценологии и по этой причине включает положения, предложенные разными авторами в разное время.

Основные составляющие этой концепции можно представить в следующем виде (табл. 1.1).

Содержание этой концепции выражено в следующих положениях.

1. Растительный покров континуален, а дискретность единиц, выделяемых при его изучении, является частным случаем континуальности. Выделение любых единиц производится по договорному условию. Представление о континуальности расти-

тельного покрова не отрицает повторяемости определенных видовых сочетаний в его структуре.

2. Растительный покров неоднороден и состоит из мозаик разного размера и природы (абиотических, биотических, антропогенных). Разноразмерные фрагменты включены друг в друга, т.е. растительный покров имеет иерархическую структуру. Иерархия структур связана с различными размерами видовых популяционных единиц и разным пространственным масштабом экологических градиентов.

3. Преобразования растительного покрова (сукцессии) представляют собой сложные матрицы вероятностных переходов из одного состояния в другое. Разные видовые популяции изменяются с различными скоростями и в разных направлениях. Все сукцессии включают популяционные циклы разной длительности. Потенциальный растительный покров рассматривается как экотопическая и сукцессионная климакс-мозаика, создающая высокую степень гетерогенности среды. Таким образом, устойчивое состояние (климакс) непременно включает сукцессионные варианты покрова, пространственный и временной масштаб которых определяется природными факторами (популяционная жизнь ключевых видов, природные нарушения под воздействием абиотических факторов).

В развитии концепции "иерархического континуума" можно выделить следующие этапы.

**Первый этап:** растительный покров рассматривается как множество дискретных единиц – фитоценозов.

Формирование представлений о структуре и динамике фитоценозов и их комплексов напрямую связано с развитием фитоценологии и лесоведения [Морозов, 1950; Сукачев, 1975; Дылис, 1978]. На начальном этапе развития фитоценологии господствовала парадигма организмизма [Миркин, 1985]. Под влиянием этой парадигмы возникли пред-

Таблица 1.1

## Источники и составные части современных представлений о растительном покрове

№ п/п	Содержание представлений	Авторы, год
1	Континуум растительного покрова	Раменский, 1924, цит. по: Раменский, 1971 Gleason, 1926, цит. по: Уиттекер, 1980
2	Экологическая индивидуальность видов	Раменский, 1924, цит. по: Раменский, 1971 Gleason, 1926, цит. по: Уиттекер, 1980
3	Асимметрия кривых толерантности, представления об оптимумах	Прозоровский, 1940; Шенников, 1942; Ellenberg, 1953; Работнов, 1978; Austin, Smith, 1989; Austin, Gaywood, 1994
4	Ценобиотические типы растений, фитоценоотипы Типы стратегий	Гордягин, 1921; Braun-Blanquet, Pavillard, 1925; Сукачев, 1928; Раменский, 1935; Grime, 1974, 1979
5	Закономерности структуры и динамики популяций, сообщество как множество взаимодействующих популяций	Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1977; Harper, 1967, 1977
6	Популяционная концепция организации биоценоотического покрова	Смирнова и др., 1993; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998
7	Лесная гэл-парадигма, мозаично-циклическая концепция организации экосистем	Watt, 1925; Сукачев, Поплавская, 1927; Richards, 1952; The mosaic-cycle..., 1991; Picket, White, 1985
8	Иерархическая структура растительности	Allen, Starr, 1982, O'Neil et al., 1986
9	Полимоделная концепция фитоценоза	Раменский, 1935; Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998
10	Ключевые виды, эдификаторы	Сукачев, 1928; Clements, 1936
11	Механизмы и модели сукцессии	Сукачев, 1955; Connell, Slatyer, 1977; Разумовский, 1981; Forest succession..., 1981
12	Понятие климакса и потенциальной растительности	Schmithüsen, 1950; Whittaker, 1953; Tüxen, 1956; Dauhenmire, 1968

ставления о дискретности фитоценозов, о наличии хорошо выраженных границ между ними, о совпадении биотических и абиотических границ и о достаточно жестко детерминированных связях в сообществах, обусловленных взаимодействием растений. Наиболее четко концепция организации растительного покрова как системы дискретных единиц была разработана на примерах растительности лесных территорий умеренного пояса Евразии (см. [Александрова, 1969; Нищенко, 1971; Сукачев, 1975] и др.). Теоретические представления концепции организмизма получили в этих работах хорошее подтверждение, поскольку исследователи работали в антропогенно преобразованных лесах с упрощенным составом и структурой и четкими границами, возникшими в результате хозяйственной деятельности.

**Второй этап: растительный покров рассматривается как географический континуум распределения общих видов по градиентам экологических факторов.**

На этом этапе основные исследования были посвящены выяснению закономерностей органи-

зации растительного покрова, хотя некоторые авторы подчеркивали значимость полученных выводов для животного населения и для биогеоценоотического покрова в целом (см. [Уиттекер, 1980; Бишон и др., 1989]).

Представления о континуальности растительного покрова [Раменский, 1971] возникли почти одновременно с представлениями об его дискретности, но они долго оставались нереализованными [Миркин, 1985, 1990а]. Однако крупные успехи экологии растений и развитие методов градиентного анализа привели к представлению о том, что коренным свойством растительности является ее континуальность.

Представления о непрерывности растительного покрова основывались на экологической индивидуальности видов (концепция Раменского-Глисона, см. [Миркин, Розенберг, 1978]). В многочисленных работах 60–70-х годов было показано, что видовые популяции распределяются в пространстве соответственно градиенту факторов среды и что кривые толерантности довольно часто носят одновершинный характер [Раменский, 1935; Уиттекер,

1980]. На этой основе были разработаны региональные экологические шкалы [Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983] и методы ordinalности условно выделяемых скопления видов (растительных сообществ) по градиентам факторов среды [Whittaker, 1967; Austin, Gaywood, 1994]. Эти представления в настоящее время дополнены концепцией "ядро-саггелиты" [Collins et al., 1993], которая связывает характер распределения видов с их экологической валентностью и спецификой создаваемых микроусловий ("safe-sites" по [Harper, 1977]).

Одним из путей членения континуального растительного покрова стал эколого-флористический анализ растительности – выявление экологически сопряженных групп видов. В пределах этих групп выделяются диагностические виды как экологические маркеры пригодности местообитаний для успешного существования того или иного набора видов. На этой основе были разработаны принципы иерархического эколого-флористического членения растительного покрова и созданы региональные классификации растительности [Braun-Blanquet, 1964; Ellenberg, 1974; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 1989; Kogotkov et al., 1991].

Третий этап: растительный (и биогеоценоотический) покров представляет собой хорологический и хронологический континуум популяционных мозаик.

Концепция популяционных узоров вобрала в себя наиболее общие представления популяционной биологии и ключевые моменты фитоценологии [Whittaker, 1953; Whittaker, Levin, 1977; Forest Succession, 1981]. С фитоценологической точки зрения наиболее значимыми следует считать представления о наличии в растительном покрове разноразмерных элементов, повторяющихся в пространстве и включенных друг в друга. Это отражается в разном масштабе пространственного членения растительности [Allen, Starr, 1982; O'Neill et al., 1986; Acker, 1990; Collins et al., 1993] и ведет к поиску элементарных единиц, поддерживающих такую иерархию [Василевич, 1983; van der Maarel, 1993; Смирнова и др., 1993].

Развитие демографических подходов в популяционной биологии растений и животных перенесло акцент с экологической специфичности видов на их биологические особенности, обуславливающие пространственно-временную организацию их популяций [Шварц, 1967; Наумов, 1970; Ценопопуляциями..., 1976, 1977, 1988; The population..., 1985; Шилов, 1988]. При этом подчеркивалось, что положение каждого вида в сообществе опреде-

ляется не только его экологической толерантностью, но и типом популяционного поведения. Это нашло отражение в концепциях биологической индивидуальности видов [Раменский, 1935] и типов популяционных стратегий [Работнов, 1975; Grime, 1979; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Ценопопуляциями..., 1988; Заугольнова, 1994].

Разносторонние исследования в популяционной биологии видов разных трофических групп и поиск минимальных (элементарных) популяционных единиц, в которых возможен устойчивый поток поколений в конкретных экотопических условиях [Смирнова и др., 1988, 1989, 1990, 1993; Жизнеспособность..., 1989; Заугольнова и др., 1992], обеспечили необходимый для решения биогеоценологических задач уровень интеграции основных представлений популяционной биологии в целом. Ведущим в популяционной биологии постепенно становится представление о том, что каждая элементарная популяционная единица – это ограждение (моментальный снимок) потока поколений в конкретном пространстве.

С этой точки зрения биогеоценологический покров предлагается рассматривать как множество сосуществующих элементарных популяционных единиц. Каждая такая единица, в свою очередь, состоит из множества особей одного вида, необходимого и достаточного для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве. Эти элементарные популяционные единицы могут быть охарактеризованы следующими признаками: 1 – время жизни одного поколения (T); 2 – минимальное пространство, необходимое для устойчивого потока поколений (S); 3 – специфический уровень плотности (N). В демографии растений [Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993] эти единицы получили название *элементарных демографических единиц (ЭДЕ)*, в популяционной экологии животных [Жизнеспособность..., 1989] подобные единицы были названы *минимальными жизнеспособными популяциями (МЖП)*.

Пространственная реализация потоков поколений приводит к формированию видоспецифичных популяционных узоров или популяционных мозаик. Хорологическая и хронологическая континуальность биогеоценологического покрова связана с совмещением популяционных мозаик разных видов, имеющих разные времена оборота поколений и разные минимальные площади устойчивого самоподдержания популяций. Из-за различий этих параметров на конкретном участке территории формируется разномасштабная популяционная мозаика (или несколько наложенных

друг на друга разноразмерных мозаик) фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и гетерогенность биогенной среды.

Представление об организующей роли потоков поколений в биогеоценологическом покрове ведет к сближению понятий "биогеоценоз" и "экосистема" [Реймерс, 1990], поскольку анализируемые при экосистемном подходе циклы веществ и потоки энергии реализуются именно в потоках поколений популяций взаимодействующих видов. При таком подходе и биогеоценоз, и экосистема могут рассматриваться как множество элементарных популяций разных видов, взаимодействующих между собой и со средой обитания.

Существенным достижением популяционной биологии (помимо представлений об ЭДЕ и МЖП) является представление о разной ценологической роли видов. В какой-то степени оно дает возможность разрешить дилемму дискретности и континуальности биогеоценологического покрова.

Вначале представление о разной ценологической роли видов возникло в фитоценологии (и развивается в этой науке до сих пор), а затем и в экологии экосистем. Это представление о ведущих видах: эдификаторах [Braun-Blanquet, Pavillard, 1925; Сукачев, 1975], виолентах [Раменский, 1935], средообразователях [Мирошниченко, 1986], ключевых видах (key species) [The mosaic-cycle..., 1991]. Затем эти же представления возникли в популяционной биологии в виде учения о стратегии жизни видов, или о популяционной стратегии [Работнов, 1975; Grime, 1979; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989]. В настоящее время для обозначения ведущих видов в иностранной литературе часто употребляется термин "ключевые виды", а в отечественной – "эдификаторы". Поскольку представление о ведущих (или ключевых) видах еще не в полной степени сформировано, ниже дается их краткая характеристика.

1. К ключевым видам относятся виды разных трофических групп и систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включают в циклы поколений большую (по сравнению с другими видами) порцию энергии и вещества. В ходе жизнедеятельности эти виды производят значительные преобразования биотической и абиотической среды, которые ведут к изменению гидрологического, температурного, светового режимов; микро-, мезо-, макро-рельефа; строения почвенного покрова и пр.

2. Результат популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды на микро-, мезо- и макроуровнях. На локальном (микро- и мезо-) уровне этим определяется возможность совместного обитания популяций экологически различных подчиненных видов. На региональном уровне и выше (макроуровень) преобразования среды, производимые наиболее крупными ключевыми видами, по масштабам и характеру изменений сопоставимы с изменениями среды, обусловленными влиянием климата.

3. Ключевые виды, как правило, имеют обширные ареалы и характеризуются большими диапазонами экологической толерантности.

4. Средообразующий эффект ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от этого проявляется на разных уровнях: от локального до континентального. По размерам и длительности существования популяционных мозаик ключевые виды различаются на несколько порядков. При этом в пределах одной территории популяционные мозаики ключевых видов образуют иерархический континуум.

5. По особенностям воздействия на среду ключевые виды условно можно объединить в небольшое число функциональных типов. В настоящее время описаны ключевые виды детритных и пастбищных биогеоценозов (экосистем) водораздельных ландшафтов и ключевые виды биогеоценозов в пойменных ландшафтах.

**Четвертый этап: биогеоценологический покров – это множество сочетаний популяционных мозаик видов, объединенных популяционными потоками ведущих (ключевых) видов.**

Современный этап характеризуется прежде всего тем, что становится очевидным искусственное выделение растительного покрова из биогеоценологического покрова в целом, поскольку реально на любой территории с экотопом взаимодействуют одновременно популяции растений, животных, представителей других царств. По этой причине в качестве объекта анализа выступает биогеоценологический покров, который рассматривается как сочетание множества популяционных мозаик видов [Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998], объединенных популяционными потоками средообразователей (ключевых видов – key species).

Континуальность биогеоценологического покрова обусловлена разными размерами популяционных мозаик всех существующих на данной территории видов, а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биогеоценозов)

связана с тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики ключевых видов. Размеры элементарных популяционных единиц ключевых видов разных трофических групп могут отличаться на порядок величины (и более) [Смирнова, 1998]. В связи с этим, в биогеоэкологическом покрове целесообразно выделять ряды экосистем (экосистем, биогеоценозов), охватывающих иерархию мозаик ключевых видов. Однако построение таких систем задерживается из-за недостатка количественных данных о параметрах популяционных мозаик ключевых видов разных природных зон.

Следует ожидать, что развитие представлений о роли популяционных мозаик ключевых видов в организации (структуре и динамике) живого покрова существенным образом дополнит успешно распространяющуюся в экологии концепцию мозаично-циклической организации экосистем [The mosaic-cycle..., 1991]. Суть ее заключается в том, что устойчивое существование многих видов в пределах одной экосистемы (т.е. поддержание видового разнообразия) достигается за счет постоянно происходящих в ней естественных нарушений местообитаний в результате жизни и смерти особей и их групп (смерть и падение старых деревьев, уничтожение подроста деревьев, перерывание почвы животными и др.).

Последовательное применение представлений о популяционных мозаиках к концепции мозаично-циклической организации экосистем позволит:

1 – рассматривать разноразмерность как инвариантное свойство экосистем (биогеоценозов), обусловленное разными размерами популяционных мозаик ключевых видов;

2 – рассчитывать минимальные площади выявления экосистем (биогеоценозов) на основании определения параметров популяционных мозаик ключевых видов;

3 – развивать представление о климаксе как о состоянии экосистемы, которое характеризуется устойчивыми потоками поколений в популяциях всех потенциальных обитателей данной территории как ключевых, так и подчиненных видов;

4 – формировать представления о сукцессиях как процессах разрушения или восстановления популяционных мозаик ключевых видов.

Отсутствие представлений о структуре и размерах популяционных мозаик ключевых видов было причиной широко распространенных ранее заключений о сокращении видового разнообразия на заключительных этапах сукцессий (т.е. в

климаксовых сообществах). Так, на примере лесных территорий многие экологи (см. [Уиттекер, 1980]) отмечали, что высокое видовое разнообразие растений (или растений и животных), характерное для начальных этапов сукцессий, постепенно падает. Анализ фактических материалов показывает, что падение видового разнообразия, регистрируемое авторами, обычно совпадает с максимальным развитием взрослых растений первого поколения поздесукцессионных или климаксовых древесных видов (обычно теневыносливых и образующих сомкнутый затеняющий полог). Однако этот промежуточный этап восстановительных сукцессий еще не приводит к формированию устойчивых популяционных мозаик ключевых видов, определяющих возможность существования многих подчиненных видов. В связи с этим становится понятным так долго обсуждавшийся в лесной экологии парадокс падения видового разнообразия при достижении "климакса" [Andel, 1994].

Совместное присутствие в биогеоценозах популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов приводит к формированию биотических мозаик. Каждая биотическая мозаика включает: 1) часть популяционной мозаики ключевого вида (или нескольких видов), 2) множество популяционных мозаик подчиненных видов. При наличии в данной биотической мозаике не одного, а нескольких ключевых видов, они обычно относятся к одной функциональной группе (например, или деревья, или стадные копытные животные), в то время как подчиненные виды могут относиться к разным функциональным группам (примеры см. ниже).

Биотические мозаики или контактируют друг с другом, или включены одна в другую и имеют маркеры из групп подчиненных видов. Эти мозаики постоянно возникают и поддерживаются вследствие преобразования среды, которое осуществляется в потоке поколений, в первую очередь, ключевых видов. Иногда размеры биотических мозаик могут совпадать с размерами популяционных мозаик ключевого вида, но обычно они меньше нее. Это связано с тем, что в разных частях популяционных мозаик среда преобразуется по-разному и, следовательно, создаются различные условия для существования подчиненных видов (например, локусы взрослых деревьев и окна распада в лесу; бобровые "пруды" и бобровые "лесосеки", более подробно см. ниже).

К сожалению, в современной экологии биотические мозаики часто изучаются вне связи с популяционными мозаиками ключевых видов, и им

даже присваивается статус экосистем. Такой подход не позволяет определить полный видовой состав и все разнообразие структуры экосистемы в целом, отличить ее устойчивое состояние от неустойчивого и сделать прогнозы о возможности поддержания того или иного уровня биоразнообразия.

Несомненно, что это положение вызвано современным состоянием биогеоценотического покрова. В связи с очень сильными антропогенными преобразованиями большей части суши трудно найти территории, где популяции ключевых видов существуют в спонтанном режиме. Обычно мы находим фрагменты популяционных мозаик ключевых видов, состав и структура которых в значительной степени определяется антропогенной деятельностью. Это очень осложняет выявление параметров популяционных мозаик ключевых видов и выявление взаимосвязей популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов.

В условиях антропогенного пресса биотические мозаики (представляющие собой совокупность популяционных мозаик подчиненных видов) могут формироваться и при отсутствии природных ключевых видов. Это достигается в том случае, если антропогенные воздействия имитируют отдельные аспекты средообразующей деятельности ключевых видов.

### Заключение

Концепцию иерархического континуума в применении к растительному покрову можно рассматривать как теоретическую основу решения проблем сохранения таксономического и структурного биоразнообразия. Основные положения этой концепции в кратком виде сформулированы ниже.

Растительный покров континуален, а дискретность выделяемых при его изучении единиц является частным случаем. Выделение любых единиц производится по договоренному условию.

Растительный покров неоднороден и состоит из разноразмерных мозаик разной природы (абиотических, биотических, антропогенных).

Растительный покров имеет иерархическую структуру, т.е. разноразмерные его фрагменты включены друг в друга.

Преобразования растительного покрова (сукцессии) представляют собой сложные матрицы разновеероятностных переходов из одного состояния в другое. Разные видовые популяции изменяются с разными скоростями и в разных направлениях. Все сукцессии включают популяционные циклы разной длительности.

Потенциальная растительность рассматривается как совокупность микросукцессионных мозаик, определяющих высокую степень гетерогенности среды.

Постараемся показать, каким образом решаются проблемы оценки биоразнообразия растительного покрова с учетом основных положений этой концепции.

Следствием континуальности растительного покрова является условность выделения как территориальных, так и синтаксономических единиц. По этой причине любое членение покрова должно быть достаточно четко определено, что позволит получать сопоставимые данные по биоразнообразию для разных территорий. Переходные ситуации зачастую требуют наиболее внимательного исследования, поскольку они, как правило, могут раскрывать механизмы процессов трансформации растительного покрова соседствующих единиц.

Представления об иерархической соподчиненности территориальных единиц при решении проблем биоразнообразия помогают находить такую их последовательность, которая позволяет выявить ведущие факторы изменения биоразнообразия как в результате сукцессий, так и вследствие неоднородности самой территории.

При анализе биоразнообразия растительного покрова важной характеристикой оказывается степень его неоднородности. Учет мозаично-циклической структуры покрова дает в руки исследователю инструмент для выявления механизмов поддержания видового и структурного разнообразия территории.

Представления о потенциальной растительности как микросукцессионной климакс-мозаике позволяет найти принципиальное решение для определения ее структуры и состава. Устойчивое поддержание максимального биоразнообразия той или иной территории возможно, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания (safe-sites) разного ранга, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств, способных обитать на данной территории.

## 1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий

Современное разнообразие лесных биогеоценозов, их пространственная мозаика и направления смен в значительной степени определяются дли-

тельной историей использования, существенно изменившей облик природных ландшафтов [Восточноевропейские..., 1994; Lerart, Debucche, 1992]. Одни ключевые виды были полностью уничтожены, а подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию их популяционных мозаик, встроились в антропогенно регулируемые сообщества. Другие ключевые виды существуют в настоящее время или благодаря антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций. Такое состояние современных лесов диктует необходимость реконструкции их исходного облика. Основой такой реконструкции является сведения о популяционных и биотических мозаиках ныне существующих и вымерших ключевых видов.

### Ключевые виды Северной Евразии

**А – ключевые виды водораздельных пастбищных экосистем:** животные-фитофаги разных размеров – от очень крупных стадных копытных (зубры, туры, тарпаны и др.) до сравнительно небольших (суслики, сурки и пр.). Их функциональные воздействия проявляются: 1 – в формировании полуоткрытых или открытых ландшафтов вследствие образования разрывов мезомасштаба в древесной растительности и развития в них травянистых сообществ; 2 – в обеспечении устойчивого существования светолюбивой флоры и фауны; 3 – в формировании высокопродуктивных пастбищ вследствие пастыби и удобрения почв; 4 – в сглаживании растительности при пастыбе, формировании обнаженных субстратов и возникновении эрозионных процессов микро- и мезомасштаба; 5 – в роющей деятельности, регулирующей гидрологический и почвенный режим [Смирнова, 1998].

**Б – ключевые виды водораздельных детритных экосистем:** деревья, листогрызущие насекомые и грибы. Функциональные воздействия деревьев проявляются: 1 – в создании взрослыми деревьями затененных местообитаний с выровненным режимом влажности и температуры, обеспечивающим устойчивое существование теневой флоры и фауны; 2 – в появлении прорывов в пологе леса вследствие смерти старых деревьев, сопровождающихся почвенными пертурбациями. Эти воздействия обеспечивают развитие молодого поколения деревьев, постоянное присутствие видов полуоткрытых местообитаний и приводят к созданию гетерогенной среды микро- и мезомасштаба. Функ-

циональные воздействия листо- и хвостгрызущих насекомых проявляются в создании прорывов в пологе леса вследствие повреждения листовых деревьев. Эти повреждения могут иметь кратковременный характер и обратимые последствия. Они обычно не сопровождаются почвенными пертурбациями и не приводят к смерти деревьев, но меняют экологическую обстановку в созданных прорывах полого леса не только вследствие изменения режима освещенности и влажности, но и поступления большого количества экскрементов. Воздействия древоразрушающих грибов имеют необратимые последствия, так как приводят к смерти групп деревьев. Они также меняют экологическую обстановку в сформированных прорывах в пологе леса, способствуя развитию светолюбивых видов [Стороженко, 1992].

**В – ключевой вид пойменных ландшафтов малых и средних рек – бобр.** Функциональные воздействия этого вида проявляются: 1 – в регулировании гидрологического режима на мезо- и макроуровне вследствие постройки плотин, каналов и прудов; 2 – в затоплении лесов, образовании низинных болот и лугов; 3 – в уничтожении древесной растительности по берегам малых водотоков и формировании травянистых экосистем [Скалон, 1951; Смирнова, 1998].

### Реконструкция состава и структуры популяционных и биотических мозаик ключевых видов лесных ландшафтов

**Мозаики автотрофов (популяционные и биотические мозаики ключевых видов деревьев).** Анализируя лесные территории, исследователи относят леса к экосистемам детритного типа [Одум, 1975; Vogman, Likens, 1979; The mosaic-cycle..., 1991], в которых основными средообразователями (ключевыми видами) являются виды деревьев обычно С и S стратегии [Grime, 1979]. Представления о средообразующей роли популяционных мозаик деревьев оказываются результативными в тех случаях, когда изучаются только лесные сообщества [Forest succession..., 1981].

При разработке концепции мозаично-циклической организации экосистем в качестве основы использовалась "gap mosaic concept" (концепция мозаики "окон возобновления"). Она возникла при исследовании лесов, которые не испытали экзогенных воздействий (рубки, распадки, выжигания, ураганы, извержения вулканов и пр.), нарушающих естественную смену поколений деревьев, т.е. развивались в спонтанном режиме [Watt, 1925;

Дыренков, 1984; Турков, 1985 и др.]. Подробный обзор "gap mosaic concept" проведен в ряде работ [Tropical trees..., 1978; The ecology..., 1985; Коротков, 1991].

**Основные положения концепции мозаики "окон возобновления".** Вне зависимости от географического положения и флористического состава, леса, существующие в спонтанном режиме, состоят из множества асинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры. Каждый элемент представляет собой "окно возобновления", находящееся на той или иной стадии развития. Маркерами этих элементов являются скопления особей деревьев одного или нескольких видов, имеющих одинаковый онтогенетический или календарный возраст. Скопления молодых деревьев формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения деревьев и кустарников животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов в пологом леса (gaps, "окна возобновления"). Прорывы в пологом леса имеют разные размеры и конфигурацию, что и создает в них специфическую микроклиматическую ситуацию. Начальные размеры окон и особенности их развития определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов, их количественные соотношения, а также популяционную мозаику подчиненных видов: автотрофов и отчасти гетеротрофов [Brokaw, 1985; The ecology..., 1985; Brokaw, Scheiner, 1989; Schowalter, 1989].

Анализ существующей литературы по структуре и динамике лесов с хорошо выраженной gap mosaic позволяет констатировать, что популяционные мозаики деревьев гетерогенны и состоят из четко различимых возрастных локусов. Каждый элемент популяционной мозаики ключевого вида дерева — возрастной локус (например, скопление молодых, взрослых или старых деревьев) — создает условия для существования специфического набора подчиненных видов (кустарников, трав, мелких позвоночных и беспозвоночных животных) и таким образом реализуется как биотическая мозаика. Популяционная мозаика каждого ключевого вида дерева существует в биогеоценозе не сама по себе, а в составе множества биотических мозаик.

Популяционные и биотические мозаики ключевых видов деревьев (табл. 1.2) к настоящему времени наиболее полно исследованы в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах [Восточноевропейские..., 1994; Самохина, 1997]. Необходимую основу для определения параметров популяционных мозаик деревьев составила идея онтогенетических (возрастных) групп [Уранов,

1975; Gaižuk et al., 1980]. Исследования популяционной биологии деревьев позволили оценить площади, на которых успешно развиваются молодые (имматурные, виргинильные) или взрослые (генеративные) популяционные локусы деревьев [Smirnova et al., 1999].

Анализ размеров окон в восточноевропейских широколиственных лесах [Восточноевропейские..., 1994] показал, что ни у одного вида деревьев не возможен переход молодых особей к плодоношению в малых окнах площадью до 200 кв. м, соизмеримых с проекциями крон 1–2 взрослых деревьев. Даже наиболее теневыносливые из них (*Fagus sylvatica* L., *Acer campestre* L.), поселяясь в таких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез теневыносливых деревьев (*Fagus sylvatica* L., виды рода *Acer* L., *Tilia cordata* Mill.) возможен в окнах среднего размера (200–600 кв. м), а светолюбивых (*Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L.) — только в больших окнах (1500–2500 кв. м). Вместе со светолюбивыми видами здесь все онтогенетические этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантные. Разнообразие экологических условий в больших окнах способствует одновременному существованию и развитию видов разной экологии и разных типов стратегий. В окнах площадью более 2500 кв. м условия лесной среды заметно различаются в разных частях. Такие окна обычно возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий. Продолжительность периодически повторяющихся циклов развития окон в рассматриваемых лесах соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее крупного и самого дощавчатого вида — дуба черешчатого. Во многовидовых сообществах при каждом прохождении цикла развития окна виды обычно сменяют друг друга, перемещаясь по площади. В результате асинхронного развития популяционных мозаик на ограниченной территории одновременно существует большое число видов. Биологической основой асинхронности является разнообразие популяционных стратегий видов и поливариантность онтогенеза каждого вида, которая выражается в разнообразии размерных характеристик, темпов развития, способов размножения [Восточноевропейские..., 1994].

Мозаика окон возобновления и их спонтанное развитие описаны и для хвойно-широколиственных, и для тасжных лесов [Скворцова и др., 1983; Дыренков, 1984; Smirnova et al., 1995; Самохина,

Таблица 1.2

**Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах  
(по литературным и собственным данным)**

Типы местообитаний, создаваемых растениями и животными	Размеры мозаик	Время существования мозаик	Изменения экотопа	Диагностирующие группы растений
<b>организменный уровень</b>				
кратовины	кв. дц	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники
"лежки" кабанов	кв. м	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
элементы ВПК: бугры	кв. м	десятки-сотни лет	вынос иловидного горизонта, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элементы ВПК: ямы	кв. м	десятки-сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развигие оглеения	мезо- и гидрофитные травы
элементы ВПК: валеж	десятки кв. м	сотни лет	появление нового, хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев и кустарников и трав рудеральной стратегии
стойла зубров	сотни кв. м	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
"кататки" зубров	тысячи кв. м	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-малолетники
<b>популяционный уровень</b>				
окна распада древостоя	сотни-тысячи кв. м	десятки-сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стоянки стад зубров	тысячи кв. м	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни кв. м	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи-десятки тысяч кв. м	десятки-сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни-тысячи кв. м	десятки-сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые нитрофильные травы

1997]. В хвойно-широколиственных лесах, на первом этапе развития окна, который длится в

течение нескольких лет после гибели и падения небольшой группы старых деревьев, господствуют

крупные травы, среди которых доминирует нитрофильный светолюбивый вид – *Urtica dioica* L., а возобновление как хвойных, так и лиственных видов деревьев подавлено. На следующем этапе, который длится одно-два десятилетия, доминирование крупнотравья сохраняется, но видовой состав становится более разнообразным. Господство делят такие виды трав и полукустарников, как *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Aconitum septentrionale* Koelle и др. Одновременно на разрушающихся стволах начинается возобновление ели (*Picea obovata* Ledeb.), а по периферии окна – возобновление пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). На следующем этапе, который длится многие десятилетия, по мере затенения окна окружающими его деревьями крупнотравье сильно сокращает свои позиции. При этом в местах, где до образования окна произрастала липа (*Tilia cordata* Mill.) и сохранился ее вегетативный подрост или осина (*Populus tremula* L.), наибольшее развитие получают неморальные виды трав (*Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L. и др.). В местах, где успешно развивается пихта и ель, растут бореальные виды (*Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L. и др.). Еще одним результатом спонтанного оборота поколений деревьев являются биотические мозаики ветровально-почвенных комплексов – ВПК (tree fall) [Falinski, 1978; Скворцова и др., 1983; Brokaw, 1985]. Они возникают в результате падения деревьев, которое сопровождается выворотом корневой системы и образованием новых микроместобитаний (microsites): вывальной ямы, бугра, ствола (валежины), упавшей кроны. В каждом из этих микроместобитаний развивается собственная биотическая мозаика, а комплекс биотических мозаик ВПК входит в биотическую мозаику окон возобновления.

Биотические мозаики, связанные с ВПК, описаны довольно подробно. Так, в широколиственных и хвойно-широколиственных восточноевропейских лесах западины часто характеризуются застойным увлажнением и локальным оглеением. В связи с этим в них преобладают виды трав, обычные для пойменных черноольшаников – *Ranunculus repens* L., *Lysimachia nummularia* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cardamine pratensis* L., а среди подроста деревьев такие виды, как *Fraxinus excelsior* L., *Padus avium* Mill., *Ulmus glabra* Huds., также выдерживающие застойное увлажнение. Разложившиеся валежины во всех лесах представляют собой оптимальный субстрат для мхов, многих видов трав, кустарников и деревьев разных стратегий (*Impatiens noli-tangere* L., *Urtica dioica* L., *Sambucus*

*racemosa* L., *Salix caprea* L., *Populus tremula* L. и др.). А в хвойно-широколиственных лесах валежины – наиболее благоприятный субстрат для возобновления основных средообразователей: ели европейской и сибирской (*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb.) [Скворцова и др., 1983; Smirnova et al., 1995].

Исследования разных типов биотических мозаик, возникающих вследствие средообразующей деятельности деревьев, показали, что развитие их происходит по типу циклических микро- и наносукцессий [The mosaic cycle..., 1991; Восточноевропейские..., 1994; Parviainen et al., 1994]. В результате многовидовой лесной фитоценоз функционирует как система мозаичных сукцессий разного ранга.

Рассмотренные мозаики оказывают существенное влияние на жизнь гетеротрофов [Forest succession..., 1981; Showalter, 1985; Schaetzl, 1989]. Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон [Denslow, 1987; Mladenoff, 1987] сказывается на распределении животных по мозаикам разного ранга [Фридман, 1995; Хлебосолов, 1995].

Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных популяционных и биотических мозаик. Элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы природных мозаик, поскольку вырубка, выпас, распашка занимают пространства, превосходящие по площади окна распада древесного полога. Вследствие увеличения размеров мозаик падает природное биоразнообразие, поскольку в антропогенных мозаиках создаются неблагоприятные микроклиматические и почвенные условия для приживания подроста многих видов. Кроме того, для видов с малым радиусом распространения семян или вегетативных зачатков крупные антропогенные мозаики – непреодолимые препятствия для расселения.

Обзор исследований о фитогенных мозаиках позволяет сделать заключение, что одним из путей разрешения существующего противоречия между необходимостью использования лесов и стремлением поддержать максимально возможное биоразнообразие (как потенциальный ресурс) может быть имитация природных мозаик [Debussche, Lepart, 1992; Чумаченко, 1998].

Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики). Несмотря на крупные достижения “gap mosaic concept”, представления о фитогенных мозаиках недостаточны для реконструкции биоценотического покрова лесных территорий в целом. В рамках этой концепции гете-

ротрофы – это пассивная часть биогеоценоза, использующая существующие мозаики, но активно их не создающая. В то же время рассмотрение биогеоценозического покрова как множества взаимодействующих популяционных мозаик видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представления о лесах как экосистемах, где эдификаторная функция принадлежит исключительно деревьям. Необходимость такого подхода становится очевидной, если встает задача оценки возможностей сохранения видового разнообразия не только собственно лесных сообществ, но и лесных ландшафтов в целом (включая нелесные сообщества). Так, анализ изменения флористического разнообразия в лесных заповедниках европейской России показал, что введение заповедного режима приводит к повсеместной инвазии лесных видов. Светлолюбивая автохтонная флора открытых местообитаний (луговая, опушечная, рудеральная), в настоящее время поддерживаемая только выпасом или сенокосением, исчезает при заповедании [Смирнова и др., 1997]. Как установлено при исследовании судьбы светлолюбивой флоры, в доагрикультурных ландшафтах ее устойчивое существование определялось в первую очередь крупными фитофагами [Пучков, 1991, 1992, 1993; Смирнова, 1998]. Особенности питания и территориального поведения этих животных предполагают наличие в непосредственной близости как сомкнутых лесных, так и открытых травяных пространств и экотонов. В связи с этим актуальной задачей является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светлолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагрикультурный период. Анализ литературы свидетельствует о том, что в течение большей части голоцена в европейских лесах наиболее крупные мозаики создавались (и отчасти могут быть найдены сейчас) крупными стадными копытными (зубрами, турами, тарпанами), а также бобрами.

**Мозаики, создаваемые зубрами и некоторыми другими копытными.** В качестве примера рассмотрим вид, по которому существует наиболее полная информация: зубр (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758). В позднем голоцене его ареал охватывал Западную, Центральную, Восточную Европу и Кавказ. На севере его ареал доходил до Балтийского моря, на юге – до Черного и Азовского морей [Гептнер и др., 1961]. До XVI–XVIII веков зубры были обычными обитателями европейских лесов от Прибалтики до Кавказа [Рудзский, 1899; Кулагин, 1918].

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования элементарных популяционных единиц (МЖП) зубра, сильно различаются. Так, в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок площадью от 500 до 1 000 га, в то же время отдельные особи кочуют на большие расстояния – несколько десятков километров. В связи с тем, что зубры существуют сейчас в антропогенно преобразованных ландшафтах, количественные характеристики МЖП этого вида надо рассматривать как сугубо приблизительные. Можно только отметить, что и на Русской равнине, и на Кавказе они значительно превышают площадь выявления ЭДЕ самых крупных деревьев (табл. 1.3) и составляют десятки–сотни квадратных километров [Корочкина, 1958, 1973; Вейнберг, 1986].

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных (Приокско-Террасный, Центральнокавказский, Хоперский, Беловежская пуца) заповедниках в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах, вследствие уничтожения древесной растительности возникают сообщества лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогеных полей с луговой флорой составляют от 0,1 до 3–5 га. [Корочкина, 1969, 1972; Буневич, 1991; Казьмин, Смирнов, 1992]. Анализ списков кормовых растений зубров

Таблица 1.3

Соотношение размеров ландшафтных единиц и мозаик средообразователей восточноевропейских широколиственных лесов (по литературным данным)

	Размеры		
	десятки–сотни тысяч кв. м	десятки тысяч кв. м – кв. км	десятки–сотни кв. км
Популяционные мозаики	Ландшафтные единицы		
	элементарная геохора (фашия элементарный ландшафт)	микрогохора (урочище, геохимический ландшафт)	мезогеохора (группа урочищ, элементарный бассейн)
	Популяционные единицы разных рангов		
деревьев	элементарная популяция	локальная популяция	ландшафтная популяция
бобров	популяционный локус (семья)	элементарная популяция	элементарная популяция
зубров	–	популяционный локус (стадо)	элементарная популяция
листогрызущих насекомых	–	микрораспространение (популяционный локус)	локальная популяция

из Беловежской пуши и Приокско-Террасного заповедника [Заблоцкая, 1957; Корочкина, 1969] и сравнение их с современной флорой сенокосов и пастбищ выявил их значительное экологическое сходство [Смирнова и др., 1997]. После того как зубры покидают созданные ими поляны из-за переуплотнения почвы и практически полного уничтожения растительности, начинается инвазия пионерных видов деревьев. Зоогенные поляны на разных стадиях развития были основными местобитаниями подроста светолюбивых древесных видов в доагркультурных европейских лесах [Olf et al., 1999].

Постоянное присутствие видов зубрового комплекса в лесных ландшафтах определяло в доагркультурный период принципиально иную структуру биоценологического покрова: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой окон возобновления чередовались с зоогенными полянами, в результате очень широко были представлены экотонные сообщества. Полное истребление в Восточной Европе к XVI–XIX векам зубров и других мощных фитофагов привело к серьезным последствиям: крупные зоогенные мозаики исчезли, начали преобладать теневыносливые лесные виды. Некогда единый биогеоценологический покров лесных ландшафтов распался на фрагменты (лесные, луговые и пр.), которые в настоящее время многими исследователями рассматриваются как самостоятельные сообщества. Сохранившиеся в лесах копытные (лоси, олени и пр.) в связи со значительно меньшими размерами и не выраженной стадностью не образуют зоогенных полей. Отсутствие природных механизмов поддержания светлюбивой флоры и фауны приводит к тому, что лесные заповедники теряют ее быстрее, чем территории с традиционным природопользованием [Смирнова и др., 1997].

**Мозаики, созданные бобрами.** Виды рода *Castor* были самыми мощными средообразователями в доисторических лесах большей части Евразии [Скалон, 1951; Гептнер и др., 1961]. Ареал евразийского бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в позднем голоцене на севере Восточной Европы доходил до Белого и Балтийского морей, на юге – до Черного и Азовского морей.

Средообразующая деятельность этих животных так велика, что места их современного обитания получили название “бобровые ландшафты”. Среди всех средообразующих воздействий бобра наибольшее значение имеет мелиорация [Дьяков, 1975; Балодис, 1990]. Плотины бобров на ручьях и малых реках существенно преобразуют гидрологический режим лесных ландшафтов. Ручьи и речки превращаются в каскады прудов;

площадь затопления в восточноевропейских лесах колеблется от 0,2–0,5 до 20–30, иногда – 50 га [Феклистов, 1984; Ставровский, 1986]. Деятельность бобров обуславливает возникновение и длительное существование в пределах лесных массивов низинных болот [Балодис, 1990; Канышев, 1986, 1987]. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры вают деревья в первую очередь. Здесь формируются прирусловые поляны размером примерно 25×300 м, на которых начинают преобладать лугово-опушечные травы [Дворникова, Коробейникова, 1983]. Вследствие избирательной поедаемости кормов изменяется соотношение древесных видов на освоенной территории [Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Канышев, 1986, 1987]. Созданный деятельностью бобров особый “бобровый ландшафт” [Фадеев, 1981] осваивают ранее здесь не жившие птицы. Медководье и пруды обеспечивают условия для нереста рыб и земноводных [Верещагин, Русанов, 1979; Балодис, 1990]. Хатки, ходы и норы бобров используются многими животными как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий.

Оценивая средообразующую деятельность бобров, следует обратить внимание на их роль в динамике растительности. Так, исследования в заповеднике Брянский лес показали [Евстигнеев, 1995; Евстигнеев, Беляков, 1997], что движущей силой сукцессий в долинах малых рек выступает популяционная жизнь бобра. Наиболее значимы здесь: 1 – строительство запруд, при котором изменяется почвенно-гидрологический режим территории и создается наиболее крупная мозаика растительного покрова; 2 – использование территории по “переложной” системе, определяющее циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки.

**Мозаики, формируемые листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами.** Зоогенная дефолиация, вызываемая хвое- и листогрызущими насекомыми, и последующее изменение режима и интенсивности биоценологических процессов приводят к изменению состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова. Увеличивается интенсивность солнечной радиации на поверхности почвы, повышается температура воздуха и почвы на несколько градусов [Злотин, 1970а, б; Злотин, Ходашева, 1974; Домников, 1979а, б]. В годы массового размножения насекомых усиленно развиваются светолюбивые лесные и опушечные травы.

В современных лесах очень трудно найти участки для оценки естественных размеров мозаик листо- и хвоегрызущих насекомых. Вероятно, в

донисторических лесах они были сравнимы с размерами окон, возникающих вследствие естественной смерти старых деревьев. В нарушенных лесах с однородной структурой верхнего полога размеры мозаик этих насекомых в первую очередь определяются размерами подобных участков.

Сходную мозаику образуют древоразрушающие грибы. Так, исследования Е.А. Прудникова (неопубликованные данные), проведенные на Среднем Урале (заказник Сабарский), позволили получить данные о размерах и роли грибных мозаик в спонтанном развитии разновозрастных хвойно-широколиственных лесов. Причина появления локальных окон площадью от 100–300 кв. м до 1–3 га – возбудители корневых гнилей: опенок осенний (*Armillariella mellea* (Fr.) Karst.) и корневая губка (*Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst.), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми-ксилофагами [Стороженко, 1992]. Эти грибы вызывают массовое усыхание пихты и ели, что приводит к усиленному развитию лиственных видов деревьев: в основном липы, а также вяза, клена остролистного и березы. После формирования лиственного полога активность корневых гнилей сильно снижается. Под лиственными деревьями идет активное возобновление и развитие пихты и ели, которые затем выходят в первый ярус. В результате средообразующей деятельности грибов в массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов возникает достаточно сложная мозаика популяционных локусов лиственных и хвойных деревьев, отражающая различные стадии развития и угасания очагов возбудителей корневых гнилей. Грибные мозаики, как и мозаики листо- и хвоегрызущих насекомых, в ненарушенных лесах, вероятно, сопоставимы по размерам с окнами, возникающими в результате смерти крупных деревьев от старости; в производных лесах они на порядок больше окон возобновления.

**Сравнение мозаик автографов и гетеротрофов.** Представленные примеры показывают, что зоо- и микогенная мозаичность – столь же характерное свойство лесов, как и фитогенная мозаичность. Размеры пространств, преобразованных гетеротрофами, весьма различны и образуют практически непрерывные ряды от сантиметров до сотен тысяч метров, а площади их популяционных мозаик сравнимы с крупными ландшафтными подразделениями (см. табл. 1.3). Для исследований структурно-функциональной организации лесных биогеоценозов наибольшее значение имеют мозаики, сопоставимые по размерам с популяционными мозаиками деревьев. Наиболее близки по

размерам и отчасти по средообразующему эффекту: 1 – элементы ВПК, с одной стороны, и кротовины, пороги кабанов, выбросы барсуков и пр., с другой; 2 – окна развала, окна, образованные листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами, разные элементы бобрового ландшафта, зубровые поляны и пр. (см. табл. 1.2).

Несомненно, фитогенные и зоогенные воздействия не тождественны. Специфические воздействия животных на почву: вытаптывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление – вызывают иные изменения субстрата, чем при образовании ВПК и окон возобновления. Это приводит к более существенному изменению видового состава растений, набора экологических групп и т.п. Так, деятельность зубров сопровождается появлением лугово-степных растений в местах их обитания, а деятельность бобров – лугово-болотных видов. Кроме того, мозаики ключевых видов-гетеротрофов значительно больше, чем мозаики ключевых видов-фитотрофов (см. табл. 1.2). Именно существование крупных популяционных мозаик гетеротрофов определяло в прошлом интеграцию отдельных элементов лесного биоценотического покрова в климакс-мозаику.

## Заключение

Концепция популяционной организации биоценотического покрова позволяет по-новому решить наиболее существенные теоретические и практические задачи сохранения видового разнообразия. Исходя из этой концепции можно заключить, что устойчивое поддержание максимального биологического разнообразия той или иной территории возможно, если в результате средообразующей деятельности ключевых видов, в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания (*safe-sites*) разного ранга, соответствующие экологическим потребностям разных видов растений, животных и представителей других царств.

Количественная и качественная характеристика средообразующих воздействий ключевых видов и определение сопряженных наборов подчиненных видов позволяет реконструировать потенциальный состав и структуру биогеоценотического покрова модельных территорий. Сравнивая видовой состав и структуру конкретных сообществ и реконструированного биогеоценоза, принятого за эталон, можно количественно оценить степень успешной нарушенности конкретных сообществ и установить уровень их видовых потерь.

Выявление основного набора ключевых видов конкретной территории и определение (моделирование) параметров их популяционных мозаик – необходимая основа для разработки унифицированной методики оценки климаксового, субклимаксового и сукцессионного состояния биогеоценозов.

Исследование биогеоценологического покрова как разномасштабной, иерархически структурированной мозаики популяционных единиц приводит к некоторому изменению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовое сообщество рассматривается как множество мозаик средопреобразователей, циклически развивающихся в спонтанном режиме, и связанных с ними мозаик подчиненных видов. Сильные экзогенные воздействия (антропогенные или природные катастрофы), уничтожая отдельные элементы мозаик (или мозаику в целом), разрывают циклы оборотов поколений ключевых видов и до восстановления естественной мозаики развитие становится однонаправленным – сукцессионным. Понимание климакса как иерархии устойчиво существующих популяционных мозаик позволяет обнаружить взаимосвязь между структурным и таксономическим разнообразием: максимальное таксономическое разнообразие проявляется в климаксе за счет структурного разнообразия популяционных мозаик всех членов биоценоза и их пространственно-временной гетерогенности. Устойчивое поддержание всего потенциального видового разнообразия ландшафта в целом возможно только в том случае, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств на данной территории.

Представления о популяционных мозаиках ключевых видов могут быть использованы для разработки систем природопользования, ориентированных на получение продукции при сохранении максимального биоразнообразия.

### 1.3. Воздействие производящего хозяйства на состав и структуру лесного покрова

Как было упомянуто в разделе 1.2, современное состояние лесного покрова является результатом длительного воздействия производящего хозяйства на состав и структуру природных биогеоценозов.

Производящее хозяйство как мощный фактор воздействия на биогеоценологический покров, по своей

силе соизмеримый с воздействиями ключевых видов – оформляется в среднем голоцене [Краснов, 1971; Мерперт, 1974]. Стремительное увеличение уровня производящего хозяйства в Восточной Европе происходило на протяжении бронзового века (2500–5000 лет назад).

Начало оформления наиболее древних – трипольской и древнеямной культур на юге Восточной Европы датируется временем около 6000 л.н. По оценке Д.Л.Арманд [1955], плотность населения трипольской культуры достигала 30–35 (!) человек на кв. км. Основным занятием было скотоводство и отчасти земледелие, а также выплавка медных орудий [Городцов, 1927].

У племен катакомбной (3600–4000 л.н.), а затем и срубной (3100–3600 л.н.) культур, сменивших племена древнеямной культуры, уровень воспроизводящего хозяйства был уже достаточно высок. Основой экономической жизни было достигшее высокого уровня скотоводство [Мерперт, 1974]. В остеологическом материале большую долю находок составляет домашний скот [Цалкин, 1956]; в споропыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков.

Около 4000 л.н. земледелие и скотоводство прослеживаются уже на большей части современных лесостепи и широколиственных лесов. Для 2-го тысячелетия до н.э. отмечено распространение скотоводческих племен до Приильменя [Кривошеев, 1998]. В течение бронзового века земледелие получило распространение на территории современных хвойно-широколиственных лесов и южной тайги у племен фатьяновской, среднеднепровской и других культур. Основной формой земледелия была подсека, о чем свидетельствует огромное число рабочих топоров на каждой стоянке [Краснов, 1971]. При этом археологические памятники располагаются в самых различных топографических условиях, часто вдали от речных долин, на самых разнообразных по механическому составу почвах – от легких до тяжелых. Это свидетельствует о возможности охвата подсечно-огневым земледелием в течение бронзы значительной части территории.

Технология подсечно-огневого земледелия многократно описана в литературе. Урожай при подсеке обеспечен приносом элементов минерального питания с золой, получаемой за счет сжигания деревьев. Большие затраты труда на расчистку участков окупались высокими урожаями: в хорошие годы урожай составляли сам-10–сам-20, а иногда до сам-70 (!) [Милов, 1998]. Другие существенные достоинства подсечной системы – независимость от скотоводства и специальных средств производ-

ства. Расчищенный участок использовался 1–3 года на песчаных почвах и до 5–8 лет на суглинистых, после чего его оставляли зарастать лесом, либо некоторое время использовали как сенокос или пастбище. Общая длительность хозяйственного цикла составляла 40–80 лет. При отсутствии внешних воздействий (рубок, выпаса скота) за время “отдыха” снова нарабатывался органогенный горизонт, который замещался с нижележащими горизонтами неглубокими вывалами и землероями – восстанавливался единый гумусовый горизонт. Обычно считается, что “отдыха” в течение 40–60 лет хватало для практически полного восстановления структуры и плодородия почвы. Однако это можно допустить лишь для начального периода освоения территории подсекой и только для центра и юга лесной зоны, где сравнительно высока скорость биологического круговорота. В принципе же этот срок явно недостаточен для старения деревьев и образования вывалов, возвращающих илстые фракции на поверхность и ведущих к глубокой реградационной почве.

Подсечно-огневое земледелие было системой природопользования, включавшей собственно земледелие, рубки, палы, а во многих районах также выпас и сенокосение. Эта система природопользования приводит к обнажению поверхности почвы, инициации поверхностного перемыва, выравниванию микрорельефа, обеднению почвенной фауны, увеличению поверхностного стока и эрозии почв, изменению видового состава и структуры растительных сообществ, увеличению пожароопасности лесов и другим отрицательным последствиям [Михайлов, 1977; Осипов, Гаврилова, 1983 и др.].

Хотя площадь обрабатываемых участков сравнительно невелика, а длительность цикла кажется большой, за сотни (тысячи) лет огромные территории были глубоко преобразованы подсекой. Не имея количественных оценок по охвату территорий подсечным земледелием для эпохи бронзы, мы можем привести пример современной Финляндии, где за XVIII–XIX века через подсеку прошло 85% территории [Куусела, 1991]. Последствия подсечной системы особенно быстро отразились на территориях с легкими почвообразующими породами (в частности на территориях полесий). На массивах песчаных почв были сформированы специфические пирогенные экосистемы, где в древесной растительности доминировала сосна.

Кроме следов подсечно-огневого земледелия на всех стоянках современной лесной зоны присутствуют костные остатки крупного рогатого скота.

Вероятно, в лесной зоне скот пасли в лесу, на заброшенных полях, на полянах, созданных и поддерживаемых ранее дикими копытными. *Лесной выпас*, получивший развитие в бронзе, был чрезвычайно распространенным явлением на протяжении тысячелетий (!), вплоть до 60-х годов XX века. Лес являлся основным местом содержания скота с ранней весны до поздней осени. Влияние интенсивного выпаса на почву весьма разнообразно: обнажение поверхности почвы, разрушение почвенных агрегатов, уплотнение и связанное с этим поверхностное оглеение почв и др. Кроме того, скотом практически полностью уничтожались подрост деревьев, следствием чего было формирование лесов паркового типа либо пустошей. С другой стороны, длительный умеренный выпас увеличивает долю световой флоры в травяном покрове, способствует возобновлению светолюбивых деревьев (дуба, сосны), приводит к ротации лесных и луговых угодий без обнажения поверхности почвы и оподзоливания.

В целом производящее хозяйство бронзового века постепенно уменьшало буферность экосистем: в результате расчисток и выпаса сглаживался микрорельеф, преобразовывался почвенный покров (прежде всего на песчаных и щебнистых породах). Прямая (рубки, расчистки) и опосредованная (выпас, пожары) антропогенная деятельность становилась ведущим фактором регуляции потока поколений древесных видов. Нарушалась естественная мозаика лесов, в том числе упрощалась эколого-ценотическая структура травяного покрова.

На юге Восточной Европы наступление железного века (2500 л.н.) совпало с практически полным переходом скотоводческо-земледельческих племен к кочевому и полукочевому скотоводству. Из южных районов Восточной Европы скотоводство и земледелие все шире распространяются в центральные и северные (преимущественно северо-западные) районы [Комаров, 1951]. Если для юга Восточной Европы раннежелезный век был временем, по существу, окончательного оформления современных зон, то для центра и севера – это время значительных антропогенных преобразований, последствия которых в виде формирования зон проявились в последующую эпоху – средневековье (V–XV века н.э.).

Начало средневековья (V–VI века н.э.) в лесной зоне отмечено двумя крупными событиями: распространением подсечного земледелия на севере и развитием пахотного земледелия на юге лесной зоны. На севере развитие подсечно-огневого земледелия, сопряженного с массовым выжиганием лесов [Едина и др., 1996], привело к отступлению

на юг северных границ арсалов широколиственных видов (ильма, липы, дуба и др.) и в результате – к формированию собственно тасжной зоны.

*Пахотное земледелие* связано с использованием сравнительно обширных безлесных пространств (в том числе расчищенных из-под леса). Основой урожайности в нем является мобилизация имеющегося в почве запаса питательных элементов за счет разрушения почвенных агрегатов почвообрабатывающими орудиями [Офман и др., 1998]. Соответственно, для обработки почвы используются сравнительно мощные орудия: прежде всего соха. Главной проблемой пахотного земледелия является необходимость постоянного поддержания плодородия почвы. Основной системой пахотного земледелия в Восточной Европе являлось трехполье. Оно сравнительно быстро распространилось из южных районов в центральные и северные – вероятно, вместе со славянской колонизацией. Во второй половине 1-го тысячелетия н.э. пахотное земледелие охватило уже весь центр Восточной Европы – современную зону смешанных лесов [История крестьянства..., 1987; Краснов, 1987]. В XI–XII веках практически полностью освоены водораздельные территории центральных и северо-западных районов. В это время увеличивается плотность населения: на территории Московской области – на одно сельское поселение приходилось около 10 кв. км [Колчин, Куза, 1985; Абатуров и др., 1997]. Максимальной численности население центральных и северо-восточных районов достигает в XIV–XV веках, увеличившись за сто лет более чем в два раза. В это время во владениях Новгорода деревни размещались через 1–2 км, “словно в шапечном порядке” [Буров, 1994, с. 125]. Достигнута предельная плотность поселений, и начинает увеличиваться их размер: в первой половине XVI века средний размер поселения в большинстве уездов центральной Руси увеличился до 5–10 дворов [Рожков, 1899].

Площадь земель, освоенных под папшу, значительно превысила возможности их унаваживания. При отсутствии унаваживания неизбежно наступает полное истощение пашни. Компромиссным средством поддержания почвенного плодородия при невозможности нормального унаваживания в XV–XVI веках стала *переложная система земледелия* (перелог), получившая в это время широкое распространение в хозяйстве лесной зоны [Данилова, 1998 и др.]. При перелог земледельец берет на себя только одну из функций поддержания плодородия – обеспечение рыхлого сложения почвы [Офман и др., 1998]. Участок

используется в распашке, пока не произойдет обезыливание пахотного слоя, после чего участок оставляют для зарастания лесом и восстановления плодородия почвы. Время выпашивания для суглинистых почв центральной России составляет в среднем 20 лет [Милов, 1998; Офман и др., 1998]. Время отдыха почв при перелог составляло 10–30 лет и определялось не столько реальными сроками восстановления почвы, сколько минимальным временем, на которое можно было исключить участок из распашки. Отметим, что в основе как подсеčno-огневой, так и переложной систем земледелия лежала способность лесной распашки восстанавливать почвенное плодородие после антропогенной деградации. В связи с быстрым истощением песчаных почв и необходимостью длительного отчуждения участка для их восстановления применение перелога на них не получило распространения.

Практически одновременно с перелогом получает распространение практика разделения лесов на дровяные и строевые. В дровяных лесах оборот рубки составляет 10–40 лет; в результате столь интенсивного использования деревьев можно получать больше древесины (конечно, низкокачественной, дровяной) за единицу времени. Платой за такую интенсивность является прежде всего все то же истощение почв. Однако в условиях быстро растущего дефицита топлива дровяные леса были единственным средством избежать полного уничтожения лесов вообще [Арнольд, 1880, 1891].

“Великая русская распашка” (см. [Кульпин, Пантин, 1993]) привела к массивной деградации почвенного покрова – широкому распространению подзолистых почв в центре и на севере Восточной Европы, а также к деградации экотопов, изменению гидрологического режима территорий. Повсеместно уменьшилась лесистость, что привело к появлению разрывов в ареалах деревьев, прежде всего широколиственных. Так, по оценке Н.А. Рожкова [1899], в XVI веке лесистость в некоторых уездах центральной России уменьшилась до 6%. Во многих районах, прежде всего северных, означенные воздействия привели к развитию заболачивания на водоразделах, с одной стороны, и развитию пирогенных ландшафтов (формированию значительных массивов светлохвойных лесов), с другой.

Наше обращение к истории земледелия вызвано тем, что именно в лесной зоне оно привело к наиболее глубокой и масштабной трансформации живого покрова, ландшафтов, климата. В частности, земледелие рассматривается нами как ведущий фактор подзолообразования, приведший к

широкому распространению в лесной зоне Восточной Европы деградированных "зональных" почв подзолистого ряда (см. [Михайлов, 1977; Осипов, Гаврилова, 1983]).

В течение *современности* (0 - 500 л.н.) в последние столетия на севере Восточной Европы происходило уменьшение интенсивности земледелия и к 30-м годам XX века во многих районах земледелие было практически полностью прекращено. Одновременно (особо интенсивно с XVIII века) здесь возрастали объемы промышленной заготовки древесины. Длительное время основным способом заготовок были выборочные рубки, а с 1930-х годов получили широкое распространение сплошные, в том числе концентрированные рубки. Эти воздействия выразились, в первую очередь, в изменении гидрологического режима территорий, в том числе в усилении процессов заболачивания.

На юге, напротив, шло интенсивное земельное освоение лесостепных и степных районов. Основные его последствия — значительное уменьшение лесистости; деградация почвенного покрова; эвтрофикация водоемов; изменения гидрологического режима, ведущие чаще всего к развитию процессов аридизации.

В центральных районах отмечена наибольшая скорость ротации угодий при высокой плотности населения и большом разнообразии антропогенных воздействий. Среди основных воздействий на живой покров следует назвать земледелие, рубки и посадки леса.

*Рубка* леса иногда рассматривается в качестве положительного фактора, ведущего к развитию "дернового процесса" и в итоге — улучшению свойств почвы. Между тем при рубке отчуждается и исключается из круговорота огромная биомасса, наработанная деревьями, развивается поверхностное осветление почвы вследствие ее обнажения, исключается возможность оборота почвы вывалами и др. Рубки были наиболее масштабными в XVIII—XIX веках и привели к более чем двукратному уменьшению лесистости центральных районов. Во многом лесистость была восстановлена в нынешнем веке в результате зарастания сельскохозяйственных угодий, брошенных вследствие социальных катаклизмов.

*Посадки леса* для нужд государства начаты во времена Петра I. Более или менее регулярное искусственное возобновление лесов в центральной России начинается с середины XIX века. Наибольший всплеск лесокультурного дела можно отнести к 1890—1914 годам, когда, по словам Г.Ф.Морозова [1950], эта практика "распространилась ... на все пространство государственных

лесов Европейской равнины России, где ведется, по крайней мере, лесосечное хозяйство". В результате на огромных площадях были созданы лесные культуры, прежде всего "коренных пород" (ели, сосны, дуба). Эти культуры сейчас составляют большинство спелых насаждений центральной части Восточной Европы, долгое время описываемых лесоведами и геоботаниками как "коренные типы леса" [Речан и др., 1993].

Увеличение площади угодий, стабилизация их границ и связанное с этим уменьшение протяженности и площади экотонов к настоящему времени привели к почти полной потере смешанного характера флоры и фауны. Размеры угодий в тысячи и миллионы раз превысили размеры естественных биогеоценологических мозаик. Некогда единый биогеоценологический покров расчленен на две принципиально отличные группы экосистем: экосистемы, способные поддерживать себя при спонтанном развитии (теневые леса), и экосистемы, требующие для своего поддержания постоянных антропогенных воздействий (пойменные и суходольные луга, луговые степи, леса с господством пионерных видов деревьев).

### Заключение

Таким образом, современный живой покров Восточной Европы можно представить как огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инспирировано хозяйственной деятельностью человека. Отдельные элементы этой системы в большинстве соответствуют настоящим или прошлым хозяйственным угодьям. Перечень основных вариантов лесных сообществ с указанием их сукцессионного статуса и происхождения в различных природных зонах приведен в таблице 1.4. Ведущим фактором, определяющим направление сукцессий, является состояние популяций ключевых видов, а также характер антропогенного преобразования почвенного покрова и экотопа. Скорость сукцессий определяется в первую очередь темпами расселения и скоростью оборота поколений ключевых видов. Для деревьев скорость оборота поколений в значительной степени определяется климатом.

Спонтанное восстановление теневых мозаичных многовидовых разновозрастных лесов со всем комплексом видов различных царств, для жизни которых необходимы специфические лесные местообитания, принципиально возможно в заповедниках и национальных парках. Вместе с тем инвазия деревьев и кустарников в луговые и залежные сообщества при заповедании приводит

Таблица 1.4

Схема основных вариантов лесных сообществ с указанием их сукцессионного статуса и происхождения в различных природных зонах

Сукцессионный статус	Зоны		
	широколиственных лесов	хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов	средне- и северо-таежных лесов
<i>зональный субклимакс</i> – отсутствие хозяйственных воздействий в течение времени, превышающем длительность 2-3 поколений деревьев-эдификаторов при условии свободного заноса семян потенциальных эдификаторов и доминантов	Полидоминантный теневой широколиственный (без дуба) лес	Полидоминантный темнохвойно-широколиственный (без дуба) лес	Олигодоминантный темнохвойно-мелколиственный лес
<i>диаспорический субклимакс</i> – отсутствие хозяйственных воздействий в течение времени, превышающем длительность 2-3 поколений деревьев-эдификаторов при ограниченном доступе семян потенциальных эдификаторов и доминантов	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес и моно-олигодоминантный темнохвойный лес	Моно-олигодоминантный темнохвойный лес
<i>сукцессионные варианты: первое поколение после следующих хозяйственных воздействий:</i>			
многократные рубки без нарушения напочвенного покрова	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес и моно-олигодоминантный темнохвойный лес	Моно-олигодоминантный темнохвойный лес
распашки, многократные рубки с нарушением напочвенного покрова	Мелколиственный лес	Мелколиственный лес	Мелколиственный лес
антропогенно инициированные пожары	Сосновый лес	Сосновый лес	Сосновый лес
создание лесных культур	Сосновые, дубовые, еловые леса	Сосновые, дубовые, еловые леса	Сосновые, еловые леса

к сокращению позиций светолюбивых видов, к исчезновению луговых и экотонных экосистем.

Отсутствие ключевых видов-фитофагов приводит к необходимости целенаправленного решения задачи сохранения светолюбивых видов путем организации экосистемного природопользования. Наиболее простой способ поддержания луговых и лугово-степных сообществ – сенокосение, более сложный – регулируемый выпас скота. Наиболее трудный, но близкий к природе способ – реинтродукция зубров. Однако в этом случае необходимо учитывать, что наименьшая площадь устойчивого существования элементарной популяции зубров составляет десятки-сотни кв. км и должна охватывать хотя бы один бассейн небольшой реки с притоками. При реинтродукции бобров необ-

ходимо предварительно определять запасы кормов и оценивать возможности их восстановления. Также необходимо оценивать возможные пути перемещения семей бобров в пределах площади элементарной популяции и обеспечивать охрану долин ручьев и рек даже вне особо охраняемой территории.

Процесс спонтанного восстановления лесных сообществ происходит довольно медленно, поскольку большинство деревьев распространяется со скоростью нескольких сотен метров за одно поколение, а большинство трав – со скоростью от нескольких сантиметров до нескольких метров. В связи с этим необходима организация экосистемного лесопользования, способствующего более быстрому восстановлению биоразнообразия.

## Глава 2

# МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА

Степень сохранения и возможность восстановления биоразнообразия в заповедниках лесной зоны можно оценить путем сравнения современного разнообразия, возникшего в результате сложного сочетания природных и антропогенных процессов, и доагрикультурного разнообразия, которое поддерживалось на данной территории в спонтанном режиме благодаря жизнедеятельности ключевых видов животных и растений в разнообразных экологических условиях.

Основными этапами оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова являются:

- Выбор единиц для анализа растительного покрова, обязательная их территориальная привязка с целью получения сопоставимых результатов для разных территорий.
- Характеристика экологического пространства местообитаний по базальным значениям амплитуд экологической толерантности растений или по результатам непосредственных измерений экологических параметров.
- Подбор и оценка параметров видового и структурного разнообразия для выбранных единиц растительного покрова.
- Анализ факторов, определяющих динамику биоразнообразия растительности при спонтанном развитии биогеоценологического покрова.
- Оценка потерь видового разнообразия на основе сравнения современного видового состава и потенциальной флоры фитоценоз разного ранга.
- Историческая реконструкция доагрикультурного облика биогеоценологического покрова исследуемого региона.
- Анализ систем природопользования и оценка воздействий разного рода с точки зрения изменения биоразнообразия растительности.

### 2.1. Выбор системы иерархических единиц для анализа биоразнообразия

Выбор единиц для оценки и анализа показателей биоразнообразия – один из самых сложных вопросов, который встает перед исследователем. Решение этого вопроса возможно на основе представлений об иерархической структуре растительного покрова, которая определяется, с одной стороны, популяционной мозаикой ключевых видов, с другой стороны – иерархией экологических единиц.

Объектами оценки биоразнообразия, как и объектами управления, в конечном счете являются территориальные единицы. Многообразие существующих подходов к выделению территориальных единиц анализа растительного покрова можно свести к двум основным вариантам.

1. Единицы для исследования растительного покрова выделяют в границах ландшафтных подразделений (обычно исходя из предположения о жесткой связи между растительным покровом и свойствами территории). В рамках этого подхода существует два разных способа членения территории: морфологический – с учетом генезиса территории [Анненская и др., 1963; Исаченко, 1991], и геохимический [Ландшафтно-геохимические..., 1989]. При первом способе для локального уровня используется следующая последовательность иерархически соподчиненных единиц: фация – урочище – местность – ландшафт. Фация выделяется на основе однородности всех компонентов ландшафта, а для других единиц ведущими являются литологические и геоморфологические признаки, т.е. собственные признаки геосистем. При втором способе членения этот набор единиц выглядит следующим образом: элементарный ландшафт –

каскадная ландшафтно-геохимическая система (катена) – ландшафтно-геохимическая арена. Локальные каскадные системы совпадают с водосборными бассейнами малых рек (несколько кв. км). При этом способе элементарный ландшафт выделяется по однородности растительности в пределах однородного экотопа, а для выделения остальных единиц используются топографические и геохимические признаки.

2. Единицы анализа выделяются отдельно для территории (геосистемы) и растительного покрова (биосистемы-фитоценозы) по признакам, специфичным для гео- и биосистем. Подобный подход только начинает развиваться, он реализуется при анализе как геосистем [Ласточкин, 1995], так и растительного покрова [Заугольнова, 1999]. Этот подход также связан с распространением и совершенствованием компьютерных геоинформационных систем (ГИС). В ГИС каждый полигон может характеризоваться определенным набором признаков. Пространственное распределение полигонов по тому или иному значению любого признака легко визуализировать и оценить степень скоррелированности признаков гео- и биосистем.

Любые единицы, выделенные тем или иным способом в растительном покрове, можно представить в виде двух взаимосвязанных иерархических рядов. Первый ряд включает единицы, однородные по составу и структуре и часто разнесенные в пространстве, а второй образован единицами, гетерогенными по этим признакам, но представляющими пространственно очерченный контур. Единицы первого ряда были названы фитоценомерами [Сочава, 1968]; впоследствии автор заменил название на менее удачное и назвал геомерами, или фитогеомерами [Сочава, 1972]. Для обозначения единиц второго ряда предложено несколько терминов: фитоценозоны, или фитоценозы [Норин, 1970; Сочава, 1972], геоценозы [Сочава, 1972], ценозоны [Миркин и др., 1989]. Наиболее удачным из всех перечисленных терминов мы считаем термин “фитоценоз”, впервые предложенный Б.Н.Нориным [1970].

В иерархии фитоценомер одну и ту же ступень могут занимать пространственно удаленные объекты, в том случае если они имеют заранее определенный уровень сходства. Например, к одному и тому же уровню иерархии могут относиться пространственно удаленные участки (фитоценомеры) лесов со сходным набором видов в древостое и травяном покрове. Фитоценомеры в понимании В.Б.Сочавы соответствуют “образу” растительных сообществ и являются классификационными единицами. В этом смысле им со-

ответствует термин “фитоценоз” [Миркин и др., 1989].

В иерархии фитоценозов объекты каждой последующей ступени формируются из непосредственно примыкающих объектов (фитоценозов) предшествующей ступени. Так, широколиственные леса на водоразделах и склонах объединяются с пойменными черноольховыми лесами и низинными болотами, образуя катенный комплекс сообществ (фитокатену). Только единицы самого нижнего уровня (принятые за элементарную единицу) предполагаются однородными по составу и структуре.

Иерархическую систему фитоценомер (в понимании В.Б.Сочавы) можно построить по признакам растительности – например, в доминантной классификации: от ассоциации через группу ассоциаций, формацию к группе формаций и типу растительности. Своя иерархия фитоценозов существует в классификации, основанной на константных видах [Миркин, Наумова, 1998].

Оба отмеченных подхода (выделение единиц анализа как фитоценозов или фитоценомер) достаточно широко распространены в науках о Земле и их использование вполне правомерно. Так, например, две сводки по растительности крупных территорий [Растительный..., 1956; Растительность..., 1980] базируются на разных подходах: первая реализована на базе классификации фитоценозов, а вторая – на основе классификации комплексов фитоценозов (фитоценомер – по В.Б.Сочаве).

Следует обратить внимание исследователей, что использование подхода с выделением фитоценомер – это способ анализа растительности модельной территории, когда на основании обобщения геоботанических описаний, проведенных в разных участках, формируется “образ” (тип) фитоценоза (фитоценоз). В то же время использование подхода с выделением фитогеоценозов – это способ анализа растительного покрова, когда мы анализируем территориальные объекты (контуры) увеличивающейся площади и возрастающей гетерогенности. Часто эти подходы в той или иной мере совмещаются, так как низшие объекты любой из двух иерархий обычно пространственно совмещены. Например, таксономические подразделения геосистем В.Б.Сочавы [1978], включающие иерархию геомеров и геоценозов, начинаются с одной и той же единицы – элементарной структуры, названной им биогеоценоз или фация.

В разных разделах ландшафтоведения и геоботаники используются различные “наборы”

Таблица 2.1

## Иерархические системы территориальных единиц

Авторы	Признаки выделения	Иерархия территориальных единиц
Исаченко, 1991	Геоморфологические, литологические, генетические	Фация, урочище, местность, ландшафт, комплекс ландшафтов
Ландшафтно-геохимическая..., 1989	Геохимический состав	Элементарный ландшафт, геохимическая катена, микрогеохимическая арена, мезогеохимическая арена, макрогеохимическая арена
Сочава, 1972, 1978	Состав растительности	Элементарная фитогеохора, микрогеохора, мезогеохора, макрогеохора
Грибова, Исаченко, 1972	Состав и структура растительности	Фитоценоз, микрокомбинация (совокупность фитоценозов или фрагментов), мезокомбинация, макрокомбинация

территориальных иерархических единиц, которые трудно сопоставить друг с другом, за исключением единиц самого нижнего уровня (табл.2.1). Подобная картина объясняется тем, что разные авторы используют разное сочетание признаков, которые в итоге дают несовпадающие подразделения территории.

При изучении растительности или растительного покрова в качестве элементарной единицы рассматривается контур – фитогеохора или фитохора – обладающий набором признаков, по которым автор оценивает этот контур как элементарную пространственную единицу. Следует подчеркнуть, что вопрос определения размеров элементарного контура (или фитохоры) – один из наиболее сложных в теоретической и практической фитоценологии, решение которого в первую очередь зависит от степени нарушенности растительного покрова.

Исходя из представлений, изложенных в главе 1, в спонтанно развивающемся длительном времени лесном покрове исследователь вынужден оперировать иерархией контуров, каждый из которых в зависимости от задачи может быть условно назван элементарным. Так, для лесов с хорошо выраженными ветровально-почвенными комплексами и окнами возобновления можно предложить такую последовательность пространственных единиц: ВПК–окно возобновления–набор окон возобновления разных размеров и времени появления, характеризующих полночленную структуру популяций деревьев–эдификаторов–участок растительного покрова, в пределах которого имеют полночленные популяции одних и тех же видов–эдификаторы. В ненарушенных лесах такие контуры могут занимать площади в несколько десятков сотен кв. км с различной геоморфологической структурой экотопа. Для определения их границ возможно использование космических и аэроснимков разного масштаба и разрешения с последующей верификацией этих крупных контуров на местности. В ряде случаев

такие контуры хорошо различимы на планах насаждений как огромные таксационные выделы.

В лесном покрове, где отсутствуют основные элементы спонтанно развивающихся лесов или они выражены неполностью, исследование видового разнообразия можно начинать с фитохор любого размера, для которых предполагается существование однородности по измеряемым показателям (см. [Мэгарран, 1992]). Наиболее просто в практическом плане этот вопрос решается в лесах, где видовое разнообразие и структура популяций деревьев определяется в первую очередь хозяйственными воздействиями. Здесь в качестве элементарной единицы может выступать таксационный выдел с четко сформированной рубками (иногда и посадками) структурой и обычно хорошо отличающийся от соседних выделов. Размер выдела в первую очередь определяется ведением хозяйства и во вторую – экотипической однородностью территории. Целесообразно характеризовать растительность в одноплощадных выделах таким числом площадок небольших размеров (от 25 до 400 кв. м), при котором кумулята числа выловов выходит на плато (см. [Мэгарран, 1992]).

Далее рассмотрим те варианты пространственных единиц растительного покрова (фитохор), которые использованы для анализа биоразнообразия лесных территорий в данной книге (см. табл.2.1), начиная с наиболее крупной. Такая фитохора выделяется в границах одного ландшафтного района (см. гл.6). Как правило, ландшафтный район далее делится на более однородные ландшафтные образования – местности [Анненская и др., 1963]. Однако при использовании такого членения затруднен анализ растительного покрова пространственно сопряженных комплексов местностей. Поэтому в отдельных случаях использовано разделение лесного покрова ландшафтного района на единицы, соответствующие бассейну малой реки 3–4 порядка (см. гл.4). Эта единица относительно просто определяется на

картах по середине водораздела между соседними водотоками и вполне доступна для полевого обследования. Такой подход позволяет показать взаимосвязи растительности на всех элементах рельефа в пределах ограниченной территории. Эта естественная единица позволяет также проводить сопоставления крупных фитоценозов в различных ландшафтах и геоботанических районах. Для такой фитоценозы можно использовать термин фитокатена [Катенин, 1988; Холод, 1991]. В этой книге осуществлена попытка оценки биоразнообразия лесного покрова для одной фитокатены на территории Приокско-Террасного заповедника.

Малый речной бассейн, как правило, охватывает основное разнообразие экотопических условий соответствующего ландшафта. Площадь такого бассейна обычно составляет несколько квадратных километров. На этой территории могут быть обнаружены все элементы зональной растительности, что делает ее достаточной для выявления основных показателей видового разнообразия.

Внутри каждого речного бассейна или в пределах однотипной местности существует такая неоднородность лесного покрова, которая связана с различием экологических условий, складывающихся на разных элементах рельефа и (или) его литологических вариантах. Именно к единицам такого типа применимо понятие экотопа. Хотя в литературе предлагаются несколько различающиеся трактовки этого понятия [Раменский, 1935; Миркин и др., 1989; Ипатов, 1990], имеет смысл закрепить за ним тот объем, который был предложен еще Л.Г.Раменским и достаточно четко сформулирован В.С.Ипатовым. Согласно этому определению, экотоп выделяется на основе абиотических характеристик местообитания (положение в рельефе, характер почвообразующих и подстилающих пород, тип водного режима). Фитоценозы в пределах одного типа экотопа могут служить объектами для характеристики биоразнообразия малого речного бассейна или определенного типа местности. Фитоценоза в пределах однотипного экотопа, по-видимому, соответствует простому урочищу в серии ландшафтных единиц. Анализ биоразнообразия таких фитоценозов позволяет выявить влияние экологических свойств местообитания на показатели биоразнообразия.

Практика изучения лесного покрова показывает, что разные группы видов деревьев-индикаторов (в первую очередь темнохвойные и широколиственные) в силу специфического средообразующего эффекта формируют в фитоценозах различные биотопы [Ипатов, 1990], где создаются

своеобразные экологические режимы и различный уровень фитоценотической конкуренции.

Биотические факторы способны существенно влиять на показатели биоразнообразия. По этой причине имеет смысл определять показатели биоразнообразия для лесных фитоценозов, выделяемых по признаку доминирования древесных видов-индикаторов. При использовании доминантной классификации они соответствуют сообществам в ранге формации. Разделение таких фитоценозов на более мелкие единицы зависит от степени их неоднородности в составе нижних ярусов. При членении фитоценозов, выделенных в ранге формации, на более мелкие единицы можно использовать доминанты нижних ярусов, постоянные виды или преобладающие эколого-ценотические группы. В данной работе в большинстве случаев фитоценозы с сходными доминантами в древостое и сходным составом нижних ярусов выступают в качестве элементарных фитоценозов (табл.2.2). Однако нередко в пределах таких фитоценозов обнаруживается неоднородность более мелкого масштаба, представленная как мозаика микросайтов. Она может быть связана с мелкой неоднородностью рельефа (например, в поймах малых рек) или вызвана средообразующим воздействием растений и животных (см. гл.1 и 6).

В данной работе такие фитоценозы выступают как наиболее мелкие единицы анализа. Чем менее нарушена анализируемая фитоценоза в результате антропогенных воздействий, тем больший, как правило, набор фито-, зоо- и микрогенных микросайтов характеризует биотоп (см. гл.1).

## 2.2. Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповедников

### 2.2.1. Показатели и параметры биоразнообразия

Биологическое разнообразие в Конвенции UNEP [Convention..., 1992] определяется как вариативность живых организмов, которая включает разнообразие внутри вида, между видами и между экосистемами. В качестве параметров биоразнообразия обычно используется число и соотношение подсистем или элементов разного рода, входящих в состав анализируемых биосистем.

В данной работе рассматривается разнообразие видов и растительных сообществ. Первое понятие обычно в биологической литературе называется

Таблица 2.2

Перечень фитоценозов разного пространственного масштаба

№ п/п	Признаки для выделения фитоценоза	Условные названия фитоценозов (фитоценоз)	Тип фитоценоза (фитоценозов)	Объект исследования
1	Ландшафтные	Фитоценоза ландшафта		Неруссо-Деснянское полесье
2	Геоморфологические, литологические	Фитоценоза местности		Неруссо-Деснянское полесье
3	Границы малого речного бассейна	Фитоценоза малого бассейна (фитоценоза)		Приокско-Террасный заповедник
4	Геоморфологические, литологические	Фитоценоза экотопа, Э-фитоценоза		Неруссо-Деснянское полесье, Приокско-Террасный заповедник
5	Доминанты древесного полога и их характеристики	По виду-доминанту, условная аббревиатура, Д-фитоценоза	Формации или группа формаций	Брянский лес, Горки, Приокско-Террасный заповедник, Калужские засеки, Воронинский заповедник
6	Доминанты древесного полога и сходство флористического состава	По виду-доминанту, условная аббревиатура	Ассоциация или группа ассоциаций	Приокско-Террасный заповедник, Калужские засеки, Воронинский заповедник
7	Доминирующая эколого-ценотическая группа видов	По ведущей ЭЦГ, Ц-фитоценоза	Ассоциация или группа ассоциаций	Брянский лес, Горки, Приокско-Террасный заповедник
8	Доминанты нижних ярусов	Микрогруппировка	Фрагмент ассоциации	Брянский лес

видовым, или таксономическим (species diversity, taxon diversity) разнообразием [Global..., 1995; van der Maarel, 1997]. Разнообразие растительных сообществ (community diversity) оценивается набором сообществ разного типа в пределах более крупных территориальных единиц. Оно может рассматриваться как синоним экосистемного разнообразия [van der Maarel, 1997]. В качестве подсистем при оценке разнообразия сообществ используются синтаксоны (типы сообществ), выделяемые с помощью различных подходов (физиономического, доминантного, флористического).

Биоразнообразие сообществ также может оцениваться по соотношению различных структурно-функциональных элементов. В качестве таких элементов могут выступать экологические, эколого-ценотические группы видов, а также видовые популяции с разными свойствами. В данной работе такой набор элементов рассматривается как признак структурного разнообразия. Оно соответствует понятию "функционального разнообразия" [Global..., 1995] и может использоваться как его синоним.

В данной книге для оценки биоразнообразия лесного покрова использованы прежде всего те показатели видового разнообразия, которые были предложены в работах Р. Уиттекера [Whittaker, 1972; Whittaker, Lewin, 1977] и стали традиционными в экологии (табл.2.3).

Основная идея Р. Уиттекера состоит в том, что видовое разнообразие должно рассматриваться на разных пространственных масштабах. Правда, границы раздела между ними до сих пор не уста-

новлены, и практически каждый исследователь решает эту проблему заново, исходя из задач исследования и специфики собранного материала. С учетом пространственного членения Р. Уиттекер предложил разделять показатели видового разнообразия на две группы: инвентаризационное разнообразие, которое оценивает разнообразие объектов любого масштаба как целого и дифференцирующее разнообразие, отражающее варьирование разнообразия и внутреннюю неоднородность соответствующих единиц растительного покрова.

Показатели инвентаризационного разнообразия оцениваются с помощью набора параметров. Как показывает практика исследований, начиная с работ самого Р. Уиттекера [Whittaker, 1960; van der Maarel, 1997; Pollock et al., 1998; Gould, Walker, 1999], для оценки инвентаризационного разнообразия (альфа-, гамма-разнообразие) используются два параметра. Один из них – число видов на единицу площади – можно назвать видовой насыщенностью (species density – видовой плотность [Hurlbert, 1971]). Этот параметр можно определять в расчете на любой размер пробной площади в зависимости от пространственного масштаба фитоценоза. Реально используемый диапазон для оценки альфа-разнообразия – от 1 кв. м до 0,25–1 гектара.

Наряду с параметром видовой насыщенности для оценки видового разнообразия также используется показатель, отражающий общее число видов, отмеченное в фитоценозах того или иного типа. Собственно именно этот параметр дает оценку видового богатства (species richness); для его обоз-

Таблица 2.3

Показатели биоразнообразия растительного покрова и параметры его оценки

Пространственные уровни оценки	Инвентаризационное разнообразие		Дифференцирующее разнообразие	
	Название показателя (по Р. Уиттекеру)	Параметр для оценки	Название показателя	Параметр для оценки
Микроместообитание	Альфа-разнообразие субвыборки (точечное – point diversity)	Видовая насыщенность	Мозаичное	
		Число видов в микросайте		
Сообщество или группы сообществ	Альфа-разнообразие	Видовая насыщенность	Бета-разнообразие	Индекс Уиттекера, коэффициенты сходства-различия видовой состава, представленность потенциальной флоры
	Альфа-разнообразие: число видов в системе, конкретная флора*	Общее видовое богатство фитоценозов, число уникальных видов		
	Структурное** (функциональное***) разнообразие сообществ	Спектры: ЭЦГ, жизненных форм, типов ценопопуляций		Индексы для сравнения спектров (распределений)
	Разнообразие сообществ (community diversity****)	Набор сообществ в разных синтаксонах		Характеристика распределения синтаксонов по площади или встречаемости
Ландшафт или его части	Гамма-разнообразие	Число видов на площадь (10–1000 кв. км) Флора ландшафта или его части	Дельта-разнообразие	Дендрограммы сходства флор

\* термин А.И.Толмачева [1931], \*\* термин авторов статьи, \*\*\* термин приводится по [Global.... 1995].

\*\*\*\* термин приводится по [Van der Maarel, 1997].

Курсивом выделены параметры, которые не рассматриваются в данной книге

начения применяются разные словосочетания: число видов в системе [Мэгарран, 1992], число видов на участке [Whittaker, 1960; Pollock et al., 1998]. В работах флористического направления для этого параметра обычно используется термин “флора” (например, конкретная флора, парциальная флора и т.д. [Юрцев, Камелин, 1991]). В англоязычной литературе для обозначения этого параметра по отношению к крупным единицам используется также термин “species pool” [van der Maarel, 1997]. К сожалению, уже укрепилось такое представление, что термин “видовое богатство” у большинства исследователей ассоциируется только с параметром видовой насыщенности, что нельзя признать слишком удачным (см. [Миркин, и др., 1989; Миркин, Наумова, 1998]), поскольку затрудняет оперирование двумя отмеченными выше параметрами.

Рассмотрим несколько подробнее показатели видового разнообразия для разных пространственных уровней. По определению Р. Уиттекера ([Whittaker, 1960; Whittaker, Lewin, 1977], см. также [Чернов, 1991]), альфа-разнообразие характеризует богатство видами отдельных сообществ, при этом сообщества могут выделяться [Van der Maarel,

1997] на основе разных признаков (физиономических, структурных, флористических).

Для оценки альфа-разнообразия местообитания или сообщества обычно используется среднее арифметическое (или медиана) числа видов на площадках фиксированного размера, далее в этой книге он назван *видовой насыщенностью* (см. табл.2.3). Второй параметр альфа-разнообразия – число видов, которое насчитывается в том или ином типе фитоценозов на уровне сообществ, далее оно обозначено как *видовое богатство*.

На параметре видовой насыщенности основаны различные расчетные индексы, учитывающие также долевое участие видов [Мэгарран, 1992]. Надо признать обоснованным то утверждение, что эти индексы трудно бывает интерпретировать, т.к. они дают различные результаты для одного и того же ряда сообществ [van der Maarel, 1997; Миркин, Наумова, 1998].

Показатель, названный Р. Уиттекером гамма-разнообразием, принято относить к крупным территориям, соответствующим ландшафту (ландшафтному району – в географической литературе) или его части. В настоящее время нет однозначного понимания в определении того уровня фитоценоза, к

которым стоит применять гамма-разнообразие. Некоторые исследователи [Gould, Walker, 1999] относят этот показатель даже к одному участку с некоторым набором сообществ, что вряд ли оправдано. В фундаментальной сводке [Global..., 1995] этот показатель предложено рассматривать для ландшафтного уровня; Ю.И.Чернов [1991] предлагает в качестве нижнего уровня гамма-разнообразия использовать ландшафтный профиль, или катену. Верхний уровень использования этого показателя, видимо, соответствует региону [Global..., 1995]. Хотя не удастся найти точного указания на способ оценки гамма-разнообразия, из контекста обзорных работ (например, [Малышев, 1994; van der Meer, 1997]) следует, что гамма-разнообразие оценивается как с помощью видового богатства (флоры крупных, относительно однотипных территорий, например, флора острова, флора ландшафта), так и на основе видовой насыщенности (на площадь от 10 до 1000 кв. км). При этом оценки видовой насыщенности обычно рассчитываются на основе линий регрессии: число видов/размер площади.

Показатели дифференцирующего разнообразия дают представление о степени неоднородности в распределении соответствующих показателей инвентаризационного разнообразия и рассчитываются на основе последних. Наиболее часто используемый показатель – бета-разнообразие – может быть отнесен к единицам растительного покрова разного объема и протяженности в пределах однотипного ландшафта.

В данной работе биоразнообразие растительного покрова оценивается по:

- видовой насыщенности на площадках фиксированного размера (альфа-разнообразие – для сообществ, гамма-разнообразие – для заповедников и ландшафтных единиц не ниже катены);
- видовому (флористическому) богатству – общему числу зарегистрированных видов в фитоценозах определенного типа;
- степени гетерогенности фитоценозов (растительных сообществ и их сочетаний);
- структурному разнообразию фитоценозов;
- соотношению современного и потенциального видового богатства фитоценозов.

### 2.2.2. Методика расчета показателей видового разнообразия

**Оценка альфа-разнообразия.** Материалом для анализа биоразнообразия на территории запо-

ведников послужили типовые геоботанические описания на площадках размером 25 и 100 кв. м, на которых учитывалось обилие каждого вида по шкале Браун-Бланке в каждом из ярусов. В книге принято следующее обозначение ярусов: А – древесный ярус, В – ярус подлеска, С – травяно-кустарничковый ярус, D – мохово-лишайниковый ярус, Е – внеярусная растительность.

Для каждой геоботанической площадки фиксированного размера определялось общее число видов на площадке. Для выделенных типов фитоценозов рассчитывалась видовая насыщенность как среднее арифметическое (или медиана) числа видов на площадке и стандартная ошибка среднего. Для фитоценозов более высокого ранга (и обязательно для всей анализируемой территории) строились частотные гистограммы видового богатства (всех видов, деревьев, кустарников, трав), т.е. определялась частота встречаемости площадок фиксированного размера с разным числом видов. Для совокупности площадок, относящихся к определенному типу фитоценозов, определялось их общее видовое богатство, как общее число видов на этих площадках.

**Структурное разнообразие фитоценозов** оценивалось по соотношению эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов в составе растительного покрова. Этот показатель рассчитывался для фитоценозов всех типов; полученные характеристики сопоставлялись для фитоценозов, выделенных на одном пространственном уровне.

Под эколого-ценотическими группами в данной работе понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе использовалась эколого-ценотическая группировка видов сосудистых растений центральной России, составленная О.В.Смирновой и Л.Б.Заугольновой (с участием О.И.Евстигнеева и Т.О.Янищковой) на основе экологических групп А.А.Ниценко [1969] с учетом исторических свит Г.М.Зозулина [1955, 1970а, б, 1973]. Выделены следующие группы сосудистых растений региональной флоры: теневых лесов – неморальная, бореальная и нитрофильная (черноольховая); светлых лесов – боровая и олигогрофная; группа светлых местообитаний – ксерофитных и мезофитных лугов и рудеральная; водных местообитаний – водная и водно-болотная. В таблице 2.4 показан эколого-ценотический состав списка видов флоры центральной России, для которых была определена принадлежность к той или иной эколого-ценотической группе. Таких видов на настоящий момент 867. Очевидно, что качество эколого-ценотического анализа опреде-

Таблица 2.4  
 Эколого-ценотический состав списка флоры  
 Печерноземной зоны России

Наименование группы видов	Число видов	Виды во флоре, %
Неморальная	113	13
Бореальная	45	5.2
Нитрофильная	73	8.4
Боровая	46	5.3
Мезоксерофитных дуг	288	33.2
Мезонитрофитных дуг	146	16.8
Водно-болотная	131	15.1
Олиготрофная	25	2.9

ляется качеством разбиения региональной флоры на соответствующие группы видов. Полное разбиение всей региональной флоры на эколого-ценотические группы является, безусловно, серьезной задачей, при решении которой надо по возможности максимально учитывать информацию по ареалам, происхождению видов, их экологическим свойствам, по встречаемости и сопряженности видов друг с другом.

Применялось два способа расчета, результаты которых отражают разные аспекты структуры видового разнообразия. Первый способ состоит в том, что соотношение ЭЦГ определялось по общему списку видов, встреченных в субвыборке описаний. Этот способ отражает типовые соотношения, свойственные флоре данного региона. Второй способ – это определение числа видов каждой группы на площадке и средней арифметической по всей субвыборке и на основе средних – определение соотношений ЭЦГ. Этот способ демонстрирует более четко специфику структуры для каждой субвыборки.

Оба способа дают возможность построить спектры как по абсолютному числу видов разных групп, так и по относительному (в процентах) участию видов. При первом способе расчета можно также создать спектр по числу видов, нормированному на объем данной группы в региональной флоре. В последнем случае эколого-ценотический спектр строится по отношению числа видов группы в анализируемой фитохоре к числу видов группы в региональной флоре. Расчет такой характеристики позволяет в единой шкале оценить представленность видов разных по объему эколого-ценотических групп.

Для оценки структурного разнообразия сообществ использован также набор и число типов ценопопуляций древесных видов растений, выделенных на основе анализа их демографической структуры (см. подробнее в разделе 2.2.7).

Оценка гамма-разнообразия проводилась по общему флористическому богатству и определя-

лась для растительного покрова крупных пространственных единиц – одного или нескольких малых речных бассейнов, местности, ландшафта. Эта характеристика обязательно рассчитывалась для всей территории заповедника. Помимо общего числа видов указывалось отдельно видовое богатство деревьев, кустарников, трав.

Кроме этих параметров для характеристики видового разнообразия в некоторых заповедниках (см. гл. 4, 5, 7) использовано число т.н. “уникальных” видов растений. Уникальными считались такие виды, которые в данном заповеднике встречались только в одном типе сообществ.

**Оценка бета-разнообразия.** В данной работе бета-разнообразие растительного покрова заповедников оценивалось на уровне фитохор разного пространственного уровня. Конкретные пространственные уровни оценки, реализованные в данной книге, отмечены в соответствующих разделах. При оценке бета-разнообразия рассчитывались следующие параметры:

1) коэффициент флористического сходства Жаккара. Он рассчитывался для всех пар фитохор, выделяемых на определенном пространственном уровне, по формуле [Мэгарран, 1992]:

$$C = j / (a + b - j),$$

где  $j$  – число общих видов в обеих фитохорах,  $a$  – число видов в первой фитохоре,  $b$  – число видов во второй фитохоре.

2) индекс Уиттекера  $\beta_w$  [Whittaker, 1960; Мэгарран, 1992] рассчитывался для каждой анализируемой фитохоры по соотношению видового богатства и средней видовой насыщенности растительности в пределах фитохоры:

$$\beta_w = S / a - 1,$$

где  $S$  – видовое богатство в пределах исследованной фитохоры,  $a$  – средняя видовая насыщенность на 100 кв. м.

Для оценки бета-разнообразия также был использован параметр, оценивающий общую длину градиента [Oksanen, Tonteri, 1995] для всей выборки описаний в пределах заповедника, он соответствует числу квадратичных отклонений, в которых измеряется протяженность всей совокупности площадок по первой оси варьирования на ординационных диаграммах (см. также раздел 2.2.4).

Помимо указанных параметров бета-разнообразия растительности заповедников оценивалось по набору и числу типов растительных

сообществ, представленных на территории заповедников. Типизация растительности проводилась по-разному в разных заповедниках; используемые принципы и методика описаны в соответствующих разделах.

Все оценки бета-разнообразия, определенные в целом для каждого из заповедников, сопоставляются в заключительном разделе книги.

Следует отметить, что оценку бета- и гамма-разнообразия древесных видов можно осуществить по лесотаксационным описаниям. Сочетание сплошной лесотаксационной и точечной геоботанической информации позволяет получать пространственно привязанные оценки биоразнообразия растительности. Использование геоинформационных систем при оценке биоразнообразия дополнительно позволяет более обоснованно выделять единицы анализа растительности путем обработки и наложения различных тематических карт, а также оценивать пространственные параметры выделенных сообществ – тип их размещения, степень фрагментации, связанности и т.п.

**Представленность потенциальной флоры** рассчитывается как отношение числа видов реальной флоры к числу видов соответствующей потенциальной флоры. Список потенциальной флоры составляется на основе соответствия экологических характеристик видов растений и соответствующих параметров местообитания [Заугольнова и др., 1995; Khanina, 1996; Смирнова и др., 1997; Zobel, 1997].

Полный набор региональных видов растений, потенциально возможных для некоторой территории по своим экологическим характеристикам, называют потенциальной флорой этой территории [Цыганов, 1983], или потенциальной растительностью [Грибова, Исаченко, 1972; Stumpel, Kalkhoven, 1978; Ellenberg, 1988; Brzeziecki et al., 1993; Palmer, Orloci, 1994; Schimel et al., 1997]. Последний термин используется в том случае, когда в качестве потенциального используется не список видов, а перечень типов сообществ – синтаксономических единиц.

Оценку представленности потенциальной флоры мы считаем полезной, поскольку она позволяет сравнить наблюдаемый уровень видового разнообразия с потенциально возможным на современном этапе, в качестве которого принимается существующий уровень регионального таксономического разнообразия [Юрцев, 1982, 1991, 1994; Мальшев, 1994]. В расчете потенциальной флоры мы исходим из предположения, что на некоторой территории потенциально могут произрастать те

виды региональной флоры, экологические свойства которых соответствуют экологическим характеристикам рассматриваемой территории. При этом требуется дополнительная разработка вопросов ограничений потенциальной флоры на число видов, которые определяются, в частности, пространственными характеристиками территории [Макарова, 1983; Розенберг, 1989; Мальшев, 1992]. Однако ввиду недостаточной проработанности этого вопроса в настоящее время эти соотношения не анализируются.

Для расчета потенциальной флоры, соответствующей анализируемому контуру растительности, из базового регионального списка выбираются те виды, экологическая амплитуда которых по каждому фактору пересекается с диапазоном соответствующего экологического параметра данного контура. При этом возможны ситуации, когда вид региональной флоры присутствует в списке реальной флоры, но отсутствует в расчетном списке. Такие ситуации являются следствием неточности экологических шкал, и, следовательно, данная процедура может рассматриваться как один из способов коррекции амплитуды экологических свойств видов в экологических шкалах. Общий список потенциальной флоры контура, таким образом, состоит из видов расчетного списка и региональных видов реальной флоры, отсутствующих в расчетном списке.

Представленность потенциальной флоры рассчитывается как отношение числа видов реальной флоры к числу видов потенциальной флоры. Заключительная процедура, позволяющая проанализировать структуру флористических потерь, оценить их возможные причины и ожидаемую динамику, – сопоставление эколого-ценотических спектров реальной и потенциальной флор и/или эколого-ценотический анализ списка видов, составляющих потери контура.

Таким образом, расчет представленности потенциальной флоры включает: 1) экологическую оценку местообитания, получаемую путем обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам, 2) расчет потенциальной флоры местообитания на основе выбора из региональной флоры таких видов, экологические характеристики которых соответствуют экологическим параметрам данного местообитания, 3) расчет отношения числа видов реальной и потенциальной флоры, 4) эколого-ценотический анализ списков видов, составляющих реальную и потенциальную флору и/или флористические потери контура.

Для расчета оценок биоразнообразия растительности используется комплекс программ и баз

данных – информационно-аналитическая система (ИАС), структура которой описана в следующем разделе.

### 2.2.3. Структура компьютерной информационно-аналитической системы (ИАС)

ИАС представляет собой комплекс баз данных геоботанических и таксационных описаний растительности, справочных баз данных по свойствам видов растений, оригинальных и стандартных программ обработки геоботанических описаний [Комаров и др., 1991; Заугольнова и др., 1995; Ханина, 1997; Ханина и др., 1999]. Общая структурная схема ИАС представлена на рисунке 2.1.

Данные, описывающие растительность конкретных территорий, составляют блок первичных баз данных – это данные геоботанических описаний, таксационных описаний и демографических описаний древесной растительности.

База данных геоботанических описаний является основным элементом этого блока. База данных состоит из двух связанных между собой таблиц. В основной таблице указывается адрес описания, характеристика местообитания, дается общая и поярусная характеристика растительности. С основной таблицей по номеру описания связана подчиненная таблица, которая содержит характеристику видов по ярусам. Подчиненная таблица базы геоботанических описаний содержит информацию по обилию (или проективному покрытию) вида в ярусе, его фитомассе, размерам и фенологическому состоянию. В одной записи основной таблицы содержится информация об одном геоботаническом описании, в одной записи подчиненной таблицы – об одном виде в некотором ярусе. Соответственно, одно геоботаническое описание представлено одной записью основной таблицы и некоторым числом записей подчиненной таблицы (равным суммарному числу видов во всех ярусах).

Для ввода наименований видов используется латинско-русский список (словарь) растений региональной флоры. Список видов был составлен М.Н.Шовкуном на основе флористической информации по нечерноземному центру России (более 120 источников) и предварительного списка, составленного Т.О.Янищкой. В настоящее время в ИАС поддерживаются два словаря флоры центра России по номенклатурам [Черепанов, 1981, 1995]. Словарь видов сосудистых растений (2323 записи) связан со списками синонимов (1360 наимено-

ваний), семейств (139 наименований) и родов (689 наименований). Словарь доступен в сети Интернет по адресу <http://syseca.pgu.serpukhov.su/ffloral>.

База данных таксационных описаний содержит материалы лесной таксации; база демографических данных – информацию о состоянии ценопопуляций видов растений. Все первичные базы данных связаны между собой по номерам кварталов и выделов. Предусмотрены процедуры группировки геоботанических описаний и составления обобщенных списков видов для любых групп описаний.

Блок справочных баз данных содержит информацию по экологическим, ценологическим и популяционным свойствам видов растений – более 15 баз данных, составленных по материалам разных авторов (см. рис.2.1). Структура баз данных и специфика их разработки и использования достаточно подробно описаны в работах [Заугольнова и др., 1995; Заугольнова, Ханина, 1996] и здесь не приводятся.

**Методика сбора и подготовки данных.** Для оценки биоразнообразия растительности геоботанические описания следует делать на площадках фиксированного размера, описывая по возможности все основные варианты сообществ на уровне таксационных выделов. В описании растительности для каждого яруса следует указывать балловую оценку обилия (или проективное покрытие) присутствующих видов. Число описаний для характеристики растительного сообщества считается достаточным, если кумулятивная кривая появления новых видов при увеличении числа обследованных площадок выходит на плато [Мэгарран, 1992]. Конкретное число описаний может быть разным, но, как правило, оно не меньше 15-ти [Миркин, Розенберг, 1978; Уланова, 1995]. Дополнительно могут быть сделаны маршрутные обследования для выявления относительно редко встречающихся видов.

После сбора геоботанических описаний их следует ввести в базу данных и выверить введенные данные. Выверка данных является стандартной процедурой работы с базами данных. Частично она осуществляется автоматически при вводе данных средствами системы управления базами данных, частично – при последующей группировке геоботанических описаний.

Общая схема оценки биоразнообразия растительности с использованием ИАС приведена на рисунке 2.2. Базы данных ИАС поддерживаются в СУБД DataEase и СУБД Access (администратор Е.М.Глухова). Для расчетов оценок биоразнообразия используются: комплекс оригинальных

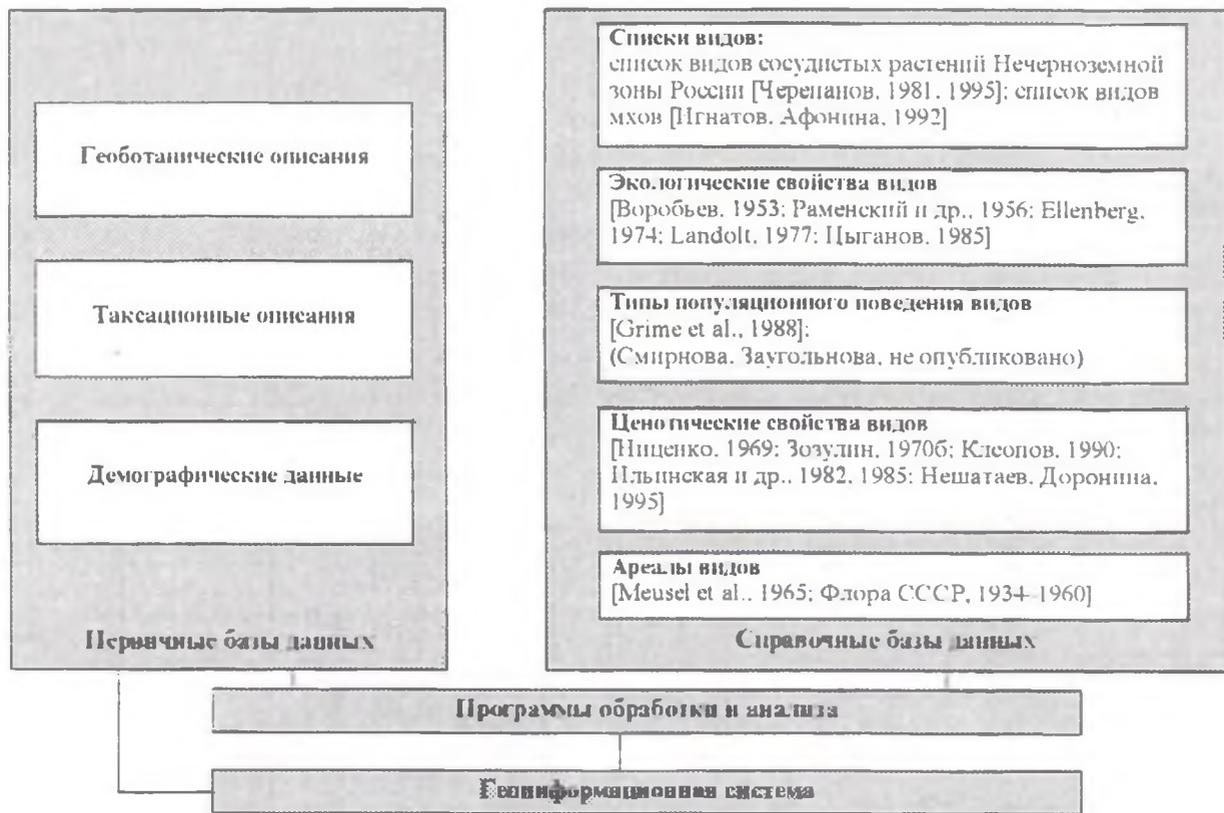


Рис.2.1. Структурная схема ПАС

процедур в СУБД DataEase [Заугольнова и др., 1995; Ханина и др., 1999]; программа обработки описаний по экологическим шкалам Ecoscale (авторы Т.И.Грохлива и Л.Г.Ханшца); блок статистического анализа электронной таблицы Excel.

#### 2.2.4. Методика типизации и ординации геоботанических описаний

Типизация геоботанических описаний проводилась в несколько этапов. На первом этапе описания, введенные в базу данных, разделялись на крупные группы (выборки) соответственно типам растительных сообществ, выделенным по доминантам древесного полога в ранге групп формаций на основе обилия видов в геоботанических описаниях. Затем определялось их соответствие формулам древостоя в конкретных лесотаксационных выделах. Далее для каждого вида в геоботаническом описании проставлялись: тип жизненной формы (дерево, кустарник, трава) и принадлежность к эколого-ценотической группе

(неморальная, бореальная, нитрофильная, боровая, лугово-опушечная, водно-болотная). По доминированию видов той или иной эколого-ценотической группы травянистых растений описания в пределах выборки разделялись на субвыборки. Описания обрабатывались по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова. Оценивались характеристики увлажнения почвы, освещенности-затенения, содержания азота в почве, солевого богатства, кислотности почв.

На следующем этапе выполнялась непрямая ординация всего массива описаний методом бестрендового анализа соответствий (DCA, Detrended Correspondence Analysis) и проверялась корреляция трех осей ординации с балльными экологическими характеристиками геоботанических площадок по методике, предложенной А.А.Масловым [1990]. Для анализа использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Расчеты проводились в системе PC-ORD for Windows, версии 3.20 [McCune, Mefford, 1997].

По результатам ординации уточнялась предварительная типология описаний: проводилось

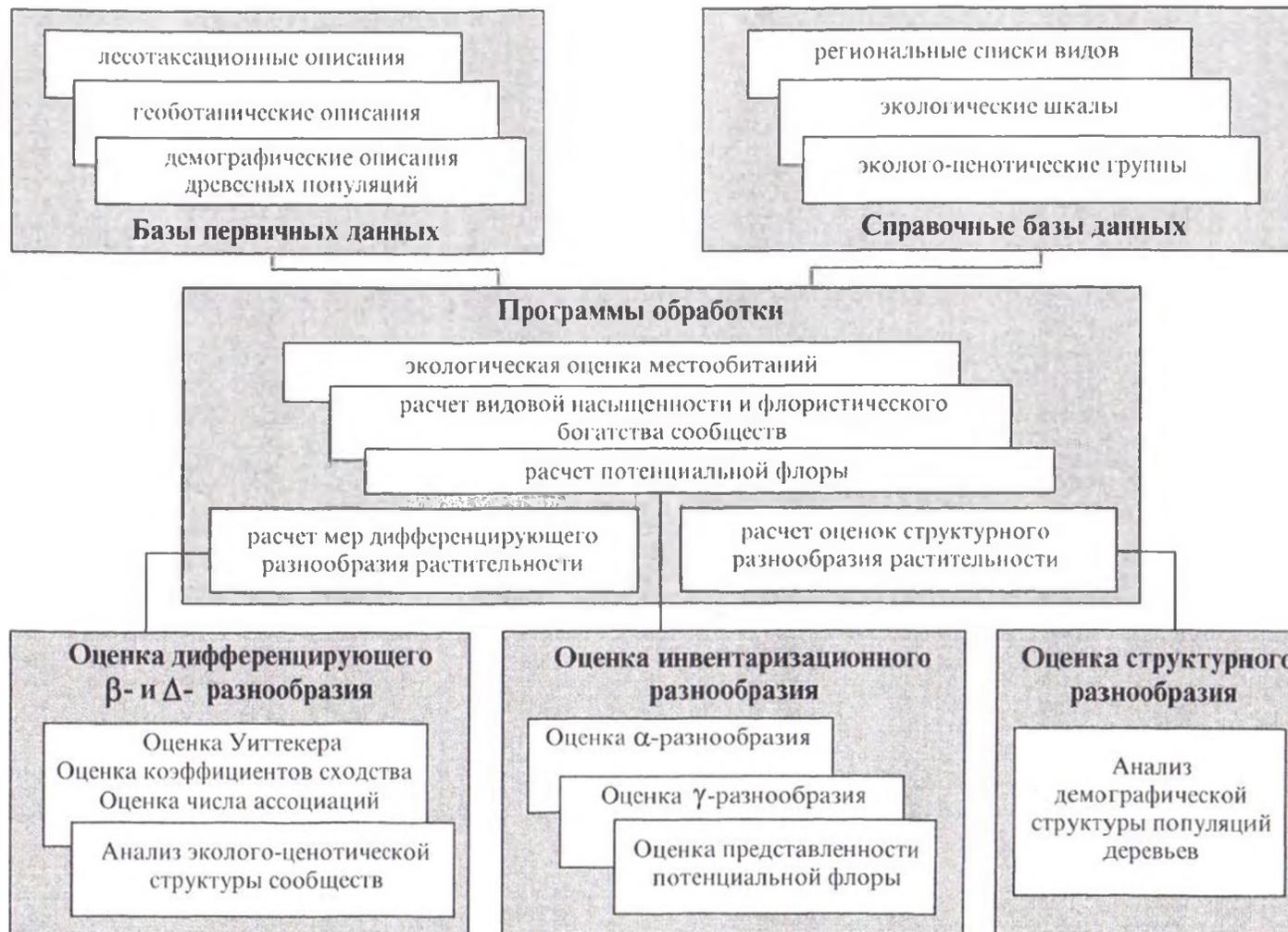


Рис.2.2. Схема оценки биоразнообразия растительности средствами ИАС

дальнейшее подразделение субвыборок и определялась принадлежность описаний к тем или иным субвыборкам. После окончательного формирования субвыборок описаний для каждого типа сообщества составлялись обобщенные списки видов, где указывались жизненная форма, эколого-ценотическая группа вида, его встречаемость в субвыборке и суммарное обилие в баллах. Списки составлялись в двух вариантах – как с учетом ярусного положения видов, так и без указания. Обобщенные списки дополнялись специально помеченными видами, встреченными при маршрутных обследованиях, если они проводились. Также компоновался общий список видов для всей исследуемой территории.

**Ординация геоботанических описаний.** Для уточнения типов растительных сообществ, представленных на исследуемой территории, для выделения фитоценозов в качестве единиц анализа биоразнообразия необходимо обоснованное разделение всей совокупности геоботанических описаний, собранных на территории, на однородные группы. Такое разделение можно обоснованно проводить с помощью современных методов многомерной статистики – ординации и кластеризации.

В настоящее время вышел перевод на русский язык ставшей классической книги по методам ординации растительности [Джонгман и др., 1999]. Однако слабая доступность подобной литературы заставляет нас поместить здесь небольшой раздел, посвященный краткому обзору методов ординации, применяемых в современной экологии.

Ординация – это процесс упорядочения описаний (или видов) по отношению к одному или более экологическим градиентам или абстрактным осям, которые могут обнаруживать связь с такими градиентами. Ординация может рассматриваться как группа методов, которые позволяют находить структуры, тренды, кластеры, иногда и отклонения (outliers) в многомерных данных. Конечной целью ординационного анализа является выработка гипотезы о связях между видовым составом и основными средовыми градиентами, а также суммирование (обобщение) данных в немногих размерностях.

В основном ординация используется для решения двух типов задач. Первый тип – прямой градиентный анализ, в котором данные по растительности исследуются либо графически, либо математически по отношению к а priori выбранным средовым факторам – градиентам (векторам, скалярам). Второй тип – непрямой градиентный анализ, в котором математические методы исполь-

зуются для выявления основной структуры матрицы “виды/площадки” в немногих абстрактных размерностях. Этот вид ординации обычно требует определения меры расстояния или сходства между выборками (либо такая мера “встроена” в алгоритм) с последующим приложением анализа собственных значений (или иного алгоритма) к новой матрице. Другие приложения ординации включают классификацию (например, типов растительного покрова) обычно совместно с кластерным анализом, но, как правило, оставаясь в рамках градиентного анализа.

Привлекательность *непрямых методов* состоит в том, что они не требуют предположения о ведущих средовых градиентах. Графический выход этих методов дает представление о том, какие площадки занимают крайние позиции по отношению к основным градиентам, определяющим структуру данных, какие – промежуточные. Методом проб и ошибок или используя более точные статистические оценки (например, считая корреляцию между координатами площадок и бальными характеристиками факторов, взятыми из экологических шкал [Маслов, 1990]) можно затем найти факторы среды, представляющиеся наиболее важными для варьирования состава растительности.

Первым *непрямым* ординационным методом был анализ главных компонент (PCA, Principal Components Analysis), введенный в экологию растений Д.Гуделлом [Goodall, 1954]. Первым методом, специально разработанным для ординации растительности, был метод полярной, или висконсинской ординации [Bray, Curtis, 1957]. Е.Билс [Beals, 1984] опубликовал подробный обзор в защиту этого метода. Однако определенные свойства полярной ординации (например, выбор крайних точек и расположение осей) вызывают критику при ее использовании.

PCA оказался более удачным подходом, поскольку для нахождения осей он использует всю информацию, содержащуюся в матрице сходств, и широко применяется до настоящего времени. Однако выбор этого метода не всегда представляется оправданным. Компоненты, оси или размерности являются ортогональными математическими конструкциями. Но это не означает, что они обязательно экологически независимы [Austin, Noy-Meier, 1971]. Ориентация компонентов чувствительна к распределению выборок в многомерном видовом пространстве и, следовательно, компоненты не обязательно имеют экологическую интерпретацию [Greig-Smith, 1983]. Далее, PCA предполагает линейную модель связей в терминах корреляции или ковариации. Если видовые кривые

имеют колоколовидную форму, что типично для исследованной растительного континуума, то линейная модель неприменима, и одномерный градиент искажается с проявлением эффекта полковы при переходе к двум или трем размерностям. Этот факт подтвержден многочисленными исследователями [Gauch et al., 1977; Ordination..., 1978]. PCA ограничен в применении условиями коротких составных градиентов и монотонно изменяющихся вдоль них видовых кривых, что встречается довольно редко.

Другие линейные методы — например, PCoA (Principal Coordinates Analysis, анализ главных координат) — испытывают аналогичные проблемы криволинейного искажения и нереалистичных статистических предположений. Эти методы (PCA в том числе) продолжают доминировать в работах по экологии животных, но без обсуждения экологического смысла линейной модели [Meents et al., 1983]. Представляется, однако, что нет достаточных оснований в предпочтении PCA или полярной ординации более современным ординационным методам, таким, как DCA (Detrended Correspondence Analysis, бестрендовый анализ соответствий) или NMDS (Non-metric MultiDimensional Scaling, неметрическое многомерное шкалирование).

Наиболее популярными подходами в ординации в последние годы стали RA (Reciprocal Averaging, взаимное усреднение; синоним — Correspondence Analysis, анализ соответствий) и его вариант, DCA. RA эквивалентен PCoA по матрице расстояний  $\chi^2$  с предварительным взвешиванием площадок и видов на их суммы. Экологическая модель, соответствующая математическим свойствам RA, оставалась неясной до недавней работы [Ter Braak, Smilauer, 1998]. Эти авторы показали, что RA (и DCA) имеет 2 “лица” — линейное и одномерное. Поэтому в RA также проявляется эффект арки, хотя и не в такой степени, как в PCA. RA крайне чувствителен к выскакивающим наблюдениям (выбросам), что, однако, можно расценивать и как желательное свойство — например, при региональном анализе растительности [Peet, Christensen, 1980].

DCA использует довольно сложный математический алгоритм для удаления ожидаемой арки посредством детрендинга, т.е. выравнивания координаты для последующих осей до нулевого среднего внутри сегментов предшествующих осей. Это выравнивание убирает искажение двух- или трехмерного набора градиентов. С арочным эффектом также связана проблема сжатия облака точек на концах градиентов, которая решается приведением распределений видовых обилий к

нормальному виду (с соответствующим выравниванием их значений). Опубликованы многочисленные сравнительные исследования этого метода; в целом, DCA успешно применяется к сложным и большим наборам данных [Gauch, 1982a, в; Jongman et al., 1987] с высоким уровнем “шума” (например, с большим числом редких видов).

Альтернативой для DCA может стать NMDS. Интерес экологов к этому методу (точнее, группе методов, поскольку используются разные алгоритмы) вызывает то обстоятельство, что он предполагает достаточно гибкую модель связи между мерой сходства и градиентом. Предполагается монотонное изменение вдоль градиента — но не самих значений сходства, а их рангов [Beals, 1984]. Возможность выбора наиболее подходящей меры сходства также является несомненным достоинством метода. К недостаткам следует отнести субъективный выбор числа размерностей, проблему достижения алгоритмом локального минимума вместо глобального, а также интенсивность расчетов; в этом отношении DCA оказывается значительно менее требовательным методом.

Необходимо отметить, что идеального ординационного метода не существует, и обычной рекомендацией по выбору того или иного подхода будет проверка нескольких вариантов ординации для одного и того же набора данных. По-видимому, в большинстве случаев выбор падет либо на DCA, либо на NMDS.

Прямой градиентный анализ (ПГА) был впервые предложен и разработан Л.Г.Раменским [1935], что подтверждено Р.Уиттекером [Whittaker, 1967]. Однако в англоязычную литературу этот метод введен Р.Уиттекером [Whittaker, 1956]. Используемый им простой графический метод анализа связи растительного покрова с высотой и топографией оставался существенно неизменным вплоть до недавнего времени. П.Грейг-Смит [Greig-Smith, 1983] сделал обзор многих возможных вариантов изучения статистической связи между растительностью и средой; однако из-за жестких требований (невыполнимых в большинстве экологических работ) традиционных многомерных статистических методов (таких, как каноническая корреляция) они не будут упомянуты в дальнейшем.

Наиболее популярным и широко используемым методом прямого градиентного анализа стал CCA, предложенный К.Тер-Брааком [Ter Braak, 1986]. Сущность метода заключается в том, что ординация одной матрицы (посредством взаимного усреднения — как в RA и DCA) определяется (“вынуждена”, constrained) множественной рег-

рессией по переменным, составляющим вторую матрицу. Применительно к экологии растений это означает, что ординация видов или площадок определяется их связями со средовыми переменными.

ССА показывает хорошие результаты при выполнении следующих условий: 1) видовые кривые одномодальные (колоколовидные); 2) измерены реально связанные с растительностью средовые переменные. Как упомянуто выше, первое условие создает проблемы при использовании методов, предполагающих линейную модель (РСА, например), но не в ССА [Ter Braak, 1986]. Подобно родительскому методу (РА), ССА не позволяет использовать иную меру расстояния между объектами, кроме "встроенной" в алгоритм  $\chi^2$ . В результате виды с низким общим обилием получают большой вес, таким образом неправомерно усиливая отделение площадок с немногими редкими видами. Но если в РА, как упоминалось, такое свойство может оказаться полезным, то в ПГА оно является недостатком, ослабляющим мощность метода.

Тем не менее многочисленные публикации показывают, что, несмотря на все ограничения, по-видимому, ССА в настоящее время является лучшим методом для анализа связей "виды-среда". Необходимо только оговорить, что данный вывод справедлив для многовидовых сообществ, поскольку при исследовании одного или немногих видов более полезными могут оказаться другие подходы (например, различные варианты регрессионного анализа).

### 2.2.5. Методика оценки экологического пространства местообитаний

Под экологическим пространством мы понимаем диапазоны экологических факторов, определяющих специфику экологических режимов местообитаний, занятых растительными сообществами того или иного типа. Наиболее простым и удобным способом оценки экологического пространства местообитаний является обработка геоботанических описаний, характеризующих определенный тип сообществ, по индикационным экологическим шкалам, содержащим балловые оценки экологических свойств видов по различным факторам среды.

Экологическая диагностика параметров местообитания с помощью балловых экологических шкал видов растений является достаточно традиционной в отечественной фитоценологии. Еще в

50-х годах были разработаны специальные шкалы для использования как в лесоводстве [Воробьев, 1953], так и в луговодстве [Раменский и др., 1956]. Типы экологических шкал (табл.2.5), вопросы их разработки и применения описаны в целом ряде работ [Самойлов, 1973; Миркин, Розенберг, 1978; Работнов, 1979; Ter Braak, Barendregt, 1986; Ter Braak, Looman, 1986; Ter Braak, Gremmen, 1987 и др.]. Наиболее популярными в геоботанических исследованиях европейской части России являются отечественные экологические шкалы Л.Г.Раменского [Раменский и др., 1956] и Д.Н.Цыганова [1983], а также европейские шкалы Г.Элленберга [Ellenberg, 1974, 1983] и Э.Ландольта [Landolt, 1977].

В ИАС существует возможность работы со всеми экологическими шкалами указанных авторов. Нами для анализа биоразнообразия растительности заповедников, выбирались в основном диапазонные экологические шкалы Д.Н.Цыганова. Мы отдаем предпочтение диапазонным шкалам, поскольку они облегчают процедуру составления списка видов потенциальной флоры по интервалу экологических признаков. Кроме того, в шкалах Д.Н.Цыганова, в отличие от диапазонных шкал Л.Г.Раменского, более полно представлены и экологические факторы, и виды растений средней полосы России. При составлении шкалы Д.Н.Цыганов использовал не только свой опыт эксперта, но и переработал в единой системе шкалы Г.Элленберга, Э.Ландольта и Л.Г.Раменского, поэтому они содержат в некоторой степени обобщенные характеристики видов растений. Экологические шкалы позволяют достаточно доказательно осуществлять прямую ординацию описаний по факторам местообитаний. В ряде работ [Дидух, Плота, 1991, 1994; Дидух и др., 1991; Заугольнова и др., 1998] показано соответствие между измеренными показателями природных факторов и оценками соответствующих режимов, рассчитанных по шкалам Д.Н.Цыганова.

Балловые оценки рассчитывались для каждого геоботанического описания. При использовании точечных шкал итоговая балловая оценка по некоторому фактору вычислялась как среднее значение из балловых оценок всех видов по этому фактору, взвешенное на обилие видов.

По диапазонным экологическим шкалам в программе Ecoscale обработка проводится по одному из следующих трех способов – экстремальных границ, пересечения большинства интервалов, средневзвешенной середины интервала. Метод экстремальных границ дает оценку параметров местообитания на основе интервала максимального перекрытия экологических амп-

Таблица 2.5

Общая характеристика наиболее популярных экологических шкал

Характеристики шкал	Таблицы экологических свойств видов растений разных авторов				
	Воробьев, 1953	Раменский и др., 1956	Ellenberg, 1974	Landolt, 1977	Цыганов, 1985
число видов	882	1419	2494	3411	2304
из них во флоре Нечерноземья	500	765	904	912	1013
число шкал	2	5	6	8	10
тип шкал	диапазонные	диапазонные	точечные	точечные	диапазонные
Число градаций в экологических шкалах					
увлажнения почв	5	120	12	5	23
богатства почв азотом			9	5	11
трофности почв	4			5	
богатства-засоления почв		30			19
кислотности почв			9	5	13
степени гранулированности почв				5	
переменности увлажнения почв		20			
пастбищной дигрессии почв		10			
активности почв		10			
освещенности/затенения			9	5	9
Число градаций в климатических шкалах					
термоклиматическая			9	5	17
континентальности климата			9	5	15
аридности/гумидности климата					15
криоклиматическая					15

литуд видов растений, входящих в описание. В результате сопоставления амплитуд видов получаются значения границ интервала максимального перекрытия и его середины. Метод пересечения большинства интервалов рекомендуется к применению, когда амплитуды видов, входящих в геоботаническое описание, сильно разнесены в экологическом пространстве. Ширина интервала перекрытия в данном методе увеличивается за счет отсека 25% общего списка видов, левая или правая границы диапазонов которых совпадают с интервалом максимального перекрытия или наиболее близки к нему. В методе средневзвешенной середины интервала при оценке экотопа учитывается обилие видов. Оценка экотопа получается как сумма середин экологических интервалов для каждого вида, умноженных на числовые значения обилия видов в описании, деленная на сумму обилия всех видов. При обработке данным методом оценка местообитания смещается от середины интервала максимального перекрытия в сторону середины диапазонов видов с высоким обилием. Подробное описание методов обработки списков видов по интервальным экологическим шкалам, реализованных в ИАС, приведено в [Заугольнова и др., 1995].

Для определения экологического пространства все геоботанические описания, характеризующие

тот или иной вариант местообитаний обрабатываются по экологическим шкалам и на основе этих данных строятся графики, позволяющие сопоставлять экологические режимы местообитаний, занятых разными вариантами фитоценозов. Диапазоны получаемых факторов затем используются также для расчета потенциальной флоры.

#### 2.2.6. Методика определения структурного разнообразия лесных сообществ на основе демографического анализа популяций деревьев

Структурное разнообразие лесных сообществ оценивается по демографической структуре древесных популяций. В свою очередь, структурное разнообразие популяций оказывается максимальным в том случае, когда в ней представлены особи во всех онтогенетических состояниях – демографически полночленные популяции. В данной работе показатель полночленности оценивается для популяций деревьев и кустарников. Для определения этого параметра в качестве учетной единицы выступает ценогическая популяция, выделяемая в пределах элементарной фитоценозы.

Полночленность онтогенетического (возрастного) состава всех ценозообразователей – до-

вольно просто определяемый индикаторный признак ненарушенного (климаксового) ценоза [Уитгекер, 1980; Дыренок, 1984; Манько, 1987; Восточноевропейские..., 1994]. Основой для оценки состояния популяций древесных видов является определение онтогенетической структуры конкретных популяций и сравнение ее с демографически устойчивой структурой, которая характерна для популяций деревьев в ненарушенных лесах данного региона.

Построение онтогенетических спектров основывается на подразделении онтогенеза в соответствии с этапами развития: молодостью, зрелостью, старостью и смертью [Ценопопуляции..., 1976, 1988]. Перечисленные этапы развития маркируют изменения биологического возраста особи. Использование понятия онтогенетического состояния дает возможность сравнивать этапы онтогенеза видов разной продолжительности жизни и на этой основе делать заключение о состоянии вида в сообществе. Сопоставимые данные невозможно получить, если использовать подразделения онтогенеза по абсолютному возрасту. Однако сведения об абсолютном возрасте растений разных онтогенетических групп и уровней жизненности (см. ниже) представляют собой чрезвычайно ценную дополнительную информацию, позволяющую решать вопросы устойчивости и периодичности смены поколений.

В онтогенезе деревьев выделяют 4 возрастных периода и 9 онтогенетических состояний (в предыдущих публикациях использовался термин "возрастные состояния", который заменен в связи со слабым отличием от термина "возрастные группы"):

I. Латентный период:

1) покоящиеся семена (s).

II. Прегенеративный период:

2) проростки (всходы) (pl);

3) ювенильное состояние (j);

4) имматурное (полувзрослое) состояние (im);

5) виргинильное (взрослое вегетативное) состояние (v).

III. Генеративный период:

6) молодое генеративное состояние (g<sub>1</sub>);

7) средневозрастное генеративное состояние (g<sub>2</sub>);

8) старое генеративное состояние (g<sub>3</sub>).

IV. Постгенеративный (сенильный) период:

9) сенильное состояние (se).

Описания онтогенетических состояний у деревьев приведены в справочном пособии "Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники" [1989], книге

"Восточноевропейские широколиственные леса" [1994] и др.

В связи с разными темпами развития, длительность пребывания особей в одном онтогенетическом состоянии колеблется в значительных пределах [Восточноевропейские..., 1994]. Подробный анализ онтогенеза деревьев показал, что в каждом онтогенетическом состоянии можно выделить растения разных уровней жизненности [Ценопопуляции..., 1976, 1988; Воронцова и др., 1986; Махатков, 1991]. Наиболее часто при исследованиях онтогенеза деревьев выделяют три уровня жизненности: 1) нормальная жизненность; 2) пониженная жизненность; 3) низкая жизненность.

Для построения онтогенетических спектров деревьев в каждом анализируемом сообществе желательно обследовать площадь не менее 0,25-2,0 га или несколько более мелких площадок, составляющих в сумме такую же площадь. На этой площади для каждого дерева определяется онтогенетическое состояние, начиная с виргинильного, и уровень жизненности. Определение этих параметров для растений ранних онтогенетических состояний проводится на небольших площадках (10-100 кв. м). Такие площади целесообразно использовать для организации исследований по популяционному и ценогенетическому мониторингу.

Онтогенетический спектр, который обеспечивает устойчивое существование популяции, ранее был назван базовым [Восточноевропейские..., 1994]. Форма такого спектра определяется следующими биологическими свойствами вида: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний, 2) темпами развития особей, 3) способами самоподдержания, 4) интенсивностью и периодичностью инспермации, 5) почвенным запасом диаспор, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним - площади питания).

Базовые спектры деревьев с разным популяционным поведением (с разным типом стратегии) должны быть различными, так как темпы онтогенеза и плотность возрастных дозудов видовоспецифичны. Количественные базовые спектры для некоторых видов деревьев приведены в книге [Восточноевропейские..., 1994].

Для определения степени сукцессионного отклонения конкретного сообщества от климаксового состояния по признаку полнотенности популяционной структуры древесной сингузии производится сравнение онтогенетического спектра каждой конкретной популяции с базовым спектром. Все множество конкретных спектров может

быть объединено в несколько вариантов, соответствующих тому или иному состоянию популяции:

1 – инвазионное состояние – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

2 – нормальное состояние:

а – полнотенный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения);

б – вегетативно полнотенный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

в – прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

3 – состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы – фрагментарный онтогенетический спектр;

4 – регрессивное состояние – представлены лишь постгенеративные растения.

Диагностика состояния популяций, основанная на указанных признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития популяций, т.е. оценить возможности сохранения существующего видового разнообразия деревьев и кустарников.

Инвазионные популяции находятся в стадии становления и в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-генотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы превращения в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе. Регрессивные популяции формируются в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение либо условия в сообществе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании при крайне низком уровне численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно.

Если возможность провести полноценные демографические исследования популяций деревьев отсутствует, то в качестве предварительной оценки их состояния в сообществе можно исполь-

зовать типовые геоботанические описания с указанием обилия видов в каждом из ярусов. В этом случае есть возможность показать распределение вероятностей совместного произрастания растений в одном или нескольких ярусах. Устойчиво существующие виды с нормальными популяциями будут присутствовать во всех ярусах с относительно высокими показателями обилия. В то же время виды, популяции которых являются инвазионными или регрессивными, будут присутствовать, соответственно, только в подросте или только в древостое.

После определения онтогенетической структуры популяций всех древесных видов в сообществе желательно оценить соотношение популяций видов разных типов стратегий (конкурентной – С-виды, стресс-толерантной – S-виды, рудеральной – R-виды по [Grime, 1979]). В ненарушенных лесных сообществах доминируют виды конкурентной стратегии, виды стресс-толерантной стратегии являются содоминантами, а виды реактивной стратегии – ассектаторами. Классификация видов деревьев по типам стратегий приведена в книге [Восточноевропейские..., 1994]. В нарушенных лесных сообществах чаще всего доминируют рудеральные или стресс-толерантные виды – в зависимости от характера нарушений.

Еще одним признаком, характеризующим древесную синузию в ненарушенных лесах, является ее полидоминантность. Длительно существующие в спонтанном режиме лесные сообщества имеют в своем составе все древесные виды региональной флоры, которые способны произрастать в данных экологических условиях.

Таким образом, оценка разнообразия лесных сообществ по структуре древесной синузии и демографическому состоянию популяций древесных видов позволяет определить сукцессионный статус сообществ, а следовательно, дать прогноз изменения биоразнообразия растительности в процессе ее спонтанного развития. При этом весьма перспективной, но еще не до конца методически проработанной является оценка сукцессионного статуса сообщества по наличию или отсутствию и составу микросайтов, формирующихся в результате популяционной жизни деревьев-эдификаторов.

Прогноз динамики структурного разнообразия в ходе сукцессий чрезвычайно важен для организации мер по сохранению и/или восстановлению максимально возможного для данной территории биоразнообразия. Планируемые мероприятия, помимо натуральных исследований, должны основываться на подробном изучении архивных доку-

ментов и свидетельств по истории природопользования. Эти сведения позволяют проанализировать влияние тех или иных способов природопользования на биоразнообразие и определить, как влияет на изменение биоразнообразия смена системы природопользования или организация заповедника.

В заключение методического раздела заметим, что биоразнообразие растительного покрова лесных территорий можно оценить не только на основе геоботанических и популяционно-демографических исследований, но также на основе лесоустроительных материалов. Получаемые оценки при этом охватывают всю исследуемую территорию, но являются более грубыми, ориен-

тировочными. Идеальным вариантом анализа является сопряжение результатов детальных геоботанических и популяционных исследований с лесоустроительными данными. Удобным инструментом такого анализа являются геоинформационные системы, примеры использования которых приведены при изложении результатов исследований в отдельных заповедниках (см. гл.3 и 5).

Изложенные выше методические приемы были реализованы в разных заповедниках с разной степенью подробности. Специальные методы исследований, использованные в конкретных заповедниках, рассмотрены в соответствующих разделах.

## Глава 3

# ПРИРОДНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ ЗАПОВЕДНИК-ЛЕСПАРКХОЗ ГОРКИ

### 3.1. Краткая характеристика природных условий и история хозяйственного использования территории

Природно-исторический заповедник-леспаркхо'и Горки (южная часть ближнего Подмосковья) входит в состав лесопаркового защитного пояса г.Москвы. Территория расположена в северной части Среднерусской возвышенности в пределах Москворецко-Окской моренно-эрозионной равнины на водоразделах рек Пахры и Москвы. Географические координаты территории: 55°34'-55°29' с.ш. и 37°45'--37°53' в.д.

Рельеф - слабо полого-холмистый, расчлененный негустой овражно-балочной и речной сетью. Преобладающие высоты 140-170 м н.у.м. Наивысшая точка расположена на высоте 181 м н.у.м. Почвообразующими породами выступают покровные суглинки, подстилаемые моренными каменными суглинками московского возраста. Ниже залегает комплекс четвертичных отложений на коренных юрских глинах и карбоновых известняках [Леса..., 1985; Низовцев, 1995].

По многолетним данным метеостанции Горки Ленинские, среднегодовая температура воздуха составляет +3,5°С. Среднегодовое количество осадков 609 мм.

Согласно схеме лесорастительного районирования, предложенной С.Ф.Курнаевым [1968], рассматриваемая территория относится к северной части центрального округа зоны широколиственных лесов. В системе геоботанического районирования Московской области территория заповедника-леспаркхоза относится к Подольско-Коломенскому району широколиственных лесов с участием ясеня

<sup>1</sup> административно подчинен объединению "МОСЛЕСОПАРК" Правительства Москвы. До 1995 года - Государственный исторический заповедник-леспаркхоз (ГИЗЛ) Горки Ленинские

и ели [Петров, 1968; Ценные..., 1986]. В соответствии с почвенным районированием рассматриваемая территория относится к Центрально-Приокскому району, для которого характерны как светло-серые лесные, так и дерново-подзолистые почвы. По механическому составу почвы относятся к средним и тяжелым суглинкам [Леса..., 1985].

В настоящей работе рассматривается биологическое разнообразие четырех островных лесных массивов Природно-исторического заповедника-леспаркхоза Горки: Съяновского, Коробовского, Богдановского и Казанского лесопарков, занимающих площади 609, 662, 856, 292 га, соответственно. Первые три лесопарка представляют собой три монолитных массива, расположенных недалеко друг от друга на слегка всхолмленных водораздельных пространствах левобережья р. Пахры. Четвертый лесопарк (Казанский) представлен разрозненными островками леса площадью от 1,4 до 77 га, которые занимают водораздельные территории правобережья р.Пахры.

Перечислим основные особенности выбранных лесных массивов:

- 1) здесь представлены довольно типичные по породному составу и строению леса, характерные для средней полосы европейской России;
- 2) леса формировались под влиянием сильного антропогенного пресса начиная с первого тысячелетия до н.э. [Кренке, 1995];
- 3) история формирования лесных массивов хорошо документирована начиная с конца XVIII века;
- 4) на водоразделах экотопические условия практически однородны;
- 5) лесные массивы имеют островной характер и окружены сельскохозяйственными угодьями и населенными пунктами;
- 6) лесные ценозы предельно упрощены по сравнению с зональным типом (обедненный видовой

состав, разновозрастной характер древостоев, нарушенность мозаично-ярусной организации ценостоев в результате многовековой хозяйственной деятельности человека);

7) на примере лесных массивов заповедника Горки можно проследить влияние различных вариантов хозяйственной деятельности на биоразнообразие и динамику лесных экосистем, а также провести ретроспективный анализ развития лесных массивов.

Оценка состояния лесных массивов заповедника-леспаркхоза Горки проводилась с помощью совмещенной автоматизированной информационно-поисковой системы, созданной на основе таксационных описаний (атрибутная база данных) и планов лесонасаждений (лесоустройство 1991 г., ВО "Леспроект", масштаб 1:10000). Кроме того, для анализа использовались материалы детальных исследований на постоянных и временных пробных площадях.

Всего в лесных массивах заповедника Горки заложена 31 постоянная пробная площадь размерами от 0,25 до 1 га, а также 79 временных пробных площадей по 0,04 га. На всех площадях проводился полный демографический анализ популяций древесных и кустарниковых видов и геоботанические описания. Всего выполнено 215 геоботанических описаний.

Прежде чем перейти к оценке биоразнообразия лесных массивов заповедника, необходимо обратить внимание на историю природных ландшафтов в связи с заселением и хозяйственной деятельностью человека. Заселение этой территории человеком началось очень давно, о чем свидетельствуют городища Дьяковской культуры [Кренке, 1995]. Активное земледельческое освоение территории продолжилось славянскими племенами в IX-XIII веках. На территории заповедника довольно часто встречаются насыпные курганы, относящиеся к данному периоду. Широкое использование подсечно-огневой системы земледелия регистрируется вплоть до XIV-XV веков [Пушкова, 1968; Низовцев и др., 1995]. Оно привело к тому, что практически все водораздельные территории прошли (возможно, и не один раз) через стадию сельскохозяйственного использования [Леса..., 1985]. В XV-XVI веках, по данным писцовых книг, площадь лесов в Московском уезде сильно сократилась в связи с увеличением численности населения и переходом к трехпольной системе хозяйства [Рожков, б.г.]. В конце XVI - начале XVII века значительная часть пашни заросла лесом в связи со смутными временами и экономическим кризисом [Низовцев и др., 1995]. В последующий период

сельскохозяйственные угодья вновь наступали на лес. Во второй половине XVIII века лесистость территории Никитского уезда (где в настоящее время располагается заповедник Горки) составляла всего около 20%, доля пашни 64%, покосов - 11% (от общей площади уезда 151927 га) (РГАДА, ф. 1355, оп.1, е.х. 778, рис.3.1). Леса уезда описывались как дровяные: березовые, осиновые, дубовые и липовые с небольшим участием строевого соснового и елового леса. В XIX веке, вероятно после войны 1812 года, произошло сильное наступление леса на сельскохозяйственные угодья, что нашло отражение на военно-топографических картах (РГАДА, ф.192, оп.1, е.х. 19, рис.3.2).

В XX веке исследуемые лесные массивы испытывали несколько приемов сплошной рубки, причем в последний раз сплошные рубки наиболее активно проводились в 20-40-е годы текущего столетия. В послевоенный период в лесных массивах заповедника не проводились сплошные рубки, т.к. по площади преобладали древостой, не достигшие возраста спелости. После образования ГИЗЛ Горки Ленинские в 1974 году в лесных массивах проводятся только санитарные рубки и рубки ухода. Резкое ослабление антропогенной нагрузки (в конце 50-х начале 60-х годов был запрещен выпас в лесах зеленой зоны г. Москвы) привело к активному возобновлению лиственных деревьев и кустарников под пологом лесов [Курнаев, 1980].

В настоящее время в лесных массивах Природно-исторического заповедника-леспаркхоза Горки преобладают насаждения с господством березы (62% лесопокрытой площади), доля широколиственных лесов с преобладанием дуба и липы составляет всего около 14% лесопокрытой площади. Каждый из лесных массивов заповедника обладает своеобразным сочетанием различных древесных видов в сообществах, что связано с особенностями ведения хозяйства в прошлом.

При этом часть крупных массивов сформировалась в результате многократных рубок, а часть возникла после зарастания пашен (см. рис.3.2). Анализ истории хозяйственного использования дает возможность разделить все многообразие современных лесных сообществ заповедника Горки на две группы: 1) насаждения, сформировавшиеся в результате многократных, часто повторяющихся (через 50-70 лет) сплошных рубок на длительно лесных землях, не претерпевших распашку по крайней мере последние 200-300 лет; 2) насаждения, возникшие в результате зарастания пахотных земель начиная с середины XIX века и затем испытавшие несколько приемов сплошных рубок.

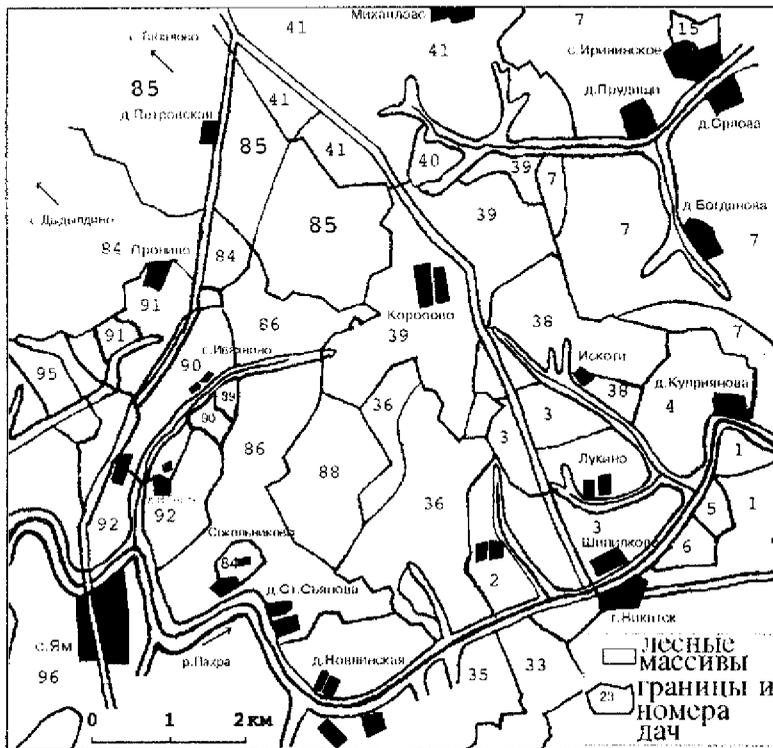


Рис.3.1. Копия фрагмента Генерального плана Московской губернии Никитского уезда 1784 года с указанием границ земельных владений и контуров лесных массивов (РГАДА, ф. 1356, оп.1, е.х. 2366)

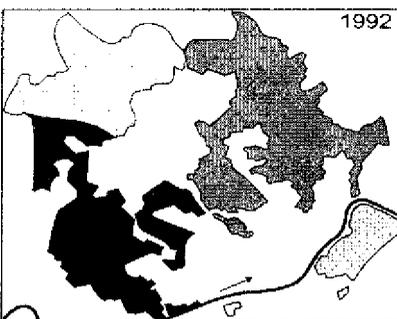
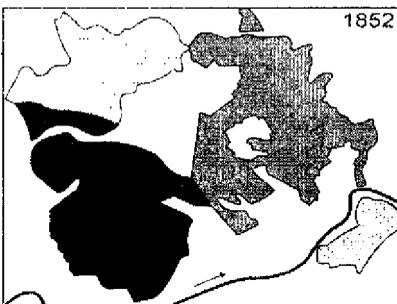
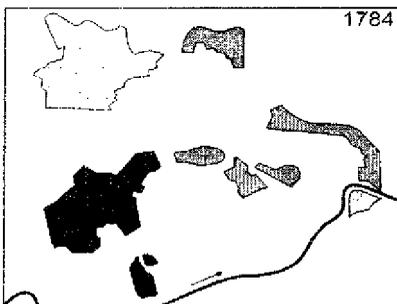


Рис.3.2. Изменение площади лесных массивов Природно-исторического заповедника-леспаркхоза Горки в XVIII–XX столетиях

1 - Коробовский лесопарк; 2 - Сьяновский лесопарк; 3 - Богдановский лесопарк; 4 - Казанский лесопарк; 5 - река Пахра. Контурь массивов нанесены по архивным картам: 1784 г. - РГАДА, ф.1356, оп.1, е.х. 2366; 1852 г. - ЦГВИА, ф. ВУА, д.21380; 1992 г. - по материалам лесоустройства

### 3.2. Основные типы растительных сообществ

На территории заповедника Горки можно выделить два основных типа экотопа: 1) водоразделы -- преимущественно плоские и пологонаклонные моренные или моренно-водноледниковые равнины, сложенные суглинками; 2) тальвеги ручьев и речек, характеризующиеся избыточным проточным увлажнением.

По доминантам яруса А и по преобладающим эколого-ценотическим группам на водоразделах были выделены следующие Д-фитохоры, соответствующие типам сообществ в ранге формации (табл.3.1):

І. Д-фитохоры, сформировавшиеся на длительно лесных территориях в результате многократных рубок:

1) Q - широколиственные леса с господством липы и/или дуба;

Таблица 3.1

Характерные виды Д-фитохор на водоразделах Природно-исторического заповедника-леспаркхоза Горки

Ярус	Виды растений	Типы Д-фитохор				
		на длительно лесной территории		на послепахотных землях		
		естественное зарастание		лесные культуры		
		Q	BN	BM	Pn	Pc
1	2	3	4	5	6	7
C	<i>Carex pilosa</i> Scop.	V.2,3	IV.2	II.+	II.+	
C	<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	V.3	IV.2	II.1	II.1	III.2
A	<i>Quercus robur</i> L.	IV.2	III.1	I.+	I.+	
C	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	III.+	II.+	I.+	I.+	I.+
C	<i>Mercurialis perennis</i> L.	III.1	II.+	I.+		
A	<i>Tilia cordata</i> Mill.	III.2	I.+			
C	<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub	II.+	I.+			
C	<i>Campanula trachelium</i> L.	II.+	I.+			
A	<i>Betula pendula</i> Roth.	II.+	V.3	V.4	III.1	III.1
B	<i>Corylus avellana</i> L.	IV.2	V.3	III.1	IV.2	III.1
A	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	II.+	IV.2	IV.1	II.+	I.+
C	<i>Stachys sylvatica</i> L.	I.+	II.+			
C	<i>Betonica officinalis</i> L.	I.+	I.+	V.1	I.+	I.+
C	<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	III.+	III.+	V.1	III.+	III.+
B	<i>Frangula alnus</i> Mill.	I.+	III.+	V.2	III.1	
C	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	II.+	II.+	V.1	III.1	I.+
C	<i>Angelica sylvestris</i> L.	I.+	II.+	IV.1	II.+	I.+
C	<i>Dactylis glomerata</i> L.	II.+	I.+	IV.+	I.+	
D	<i>Rhynchospora triquetra</i> (Hedw.) Warnst.	I.+	I.+	IV.1	III.1	II.+
C	<i>Succisa pratensis</i> Moench	I.+	I.+	IV.+	I.+	I.+
C	<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s.l.	I.+	I.+	III.+	I.+	I.+
C	<i>Geranium palustre</i> L.	I.+	II.+	III.+	I.+	
C	<i>Prunella vulgaris</i> L.			III.+	I.+	II.+
C	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.			II.+		
C	<i>Impatiens parviflora</i> DC.	II.+	I.+	II.+	V.2	III.1
A	<i>Pinus sylvestris</i> L.		I.+	I.+	V.4	II.1
C	<i>Rubus saxatilis</i> L.	II.+	III.+	III.1	V.1	III.+
C	<i>Urtica dioica</i> L.	I.+	I.+	II.+	IV.+	III.+
C	<i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindblom		I.+		III.+	I.+
B	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	I.+	I.+	I.+	III.1	I.+
B	<i>Sambucus racemosa</i> L.			I.+	III.1	II.+
C	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	I.+	II.+	III.+	III.+	V.+
A	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.			I.+	II.1	V.4
C	<i>Sambucus racemosa</i> L.	I.+		I.+	III.+	V.1
C	<i>Eonymus verrucosa</i> Scop.	I.+	II.+	I.+	III.+	IV.+
C	<i>Quercus robur</i> L.	II.+	III.+	III.+	III.+	IV.+
C	<i>Rubus idaeus</i> L.	I.+		I.+	II.+	IV.1
C	<i>Oxalis acetosella</i> L.			I.+	II.+	III.1
D	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.					II.+
B	<i>Tilia cordata</i> Mill.	V.2	V.2	IV.1	III.1	
C	<i>Tilia cordata</i> Mill.	IV.+	IV.1	II.+	II.+	I.+
C	<i>Acer platanoides</i> L.	II.+	II.+	I.+	III.+	II.+
C	<i>Asarum europaeum</i> L.	III.1	IV.1	II.+	I.+	I.+
C	<i>Stellaria holostea</i> L.	IV.1	V.1	III.+	I.+	II.+
C	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	III.1	IV.1	I.+	I.+	
D	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) Beauv.	IV.+	IV.1	IV.1	IV.1	III.1
C	<i>Convallaria majalis</i> L.	III.+	IV.+	V.1	IV.+	IV.+
C	<i>Corylus avellana</i> L.	IV.+	IV.+	III.+	III.+	IV.+
C	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	III.+	I.+	I.+	II.+	III.+
B	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	III.+	III.+	IV.1	V.2	III.1
C	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	III.+	IV.1	IV.+	V.1	V.2
C	<i>Melica nutans</i> L.	II.+	III.+	III.+	III.+	I.1
C	<i>Fagus sylvatica</i> Mill.	I.+	II.+	III.+	IV.1	I.+
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.	II.+	III.+	I.+	II.+	I.+

таблица 3.1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
C	<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	V.1	V.1	V.1	IV.+	IV.+
B	<i>Acer platanoides</i> L.	II.+	I.+	I.+	II.+	
C	<i>Milium effusum</i> L.	II.+	I.+	I.+		
C	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	II.+	II.+	I.+	I.+	
C	<i>Viola mirabilis</i> L.	II.+	II.+	I.+	I.+	
C	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	II.+	I.+	I.+	II.+	
C	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	II.+	I.+		I.+	III.+
B	<i>Padus avium</i> Mill.		I.+	III.1	III.1	I.+
C	<i>Ajuga reptans</i> L.	II.+	III.1	V.2	IV.2	IV.1
C	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	IV.+	III.+	IV.+	V.2	III.1
B	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	I.+	I.+	II.+	III.+	I.+
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	II.+	III.+	IV.1	IV.1	II.1
C	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs	III.+	III.+	IV.+	V.1	V.1
C	<i>Fragaria vesca</i> L.	II.+	III.+	IV.1	IV.1	III.+
C	<i>Frangula alnus</i> Mill.	II.+	III.+	IV.+	III.+	III.+
C	<i>Geranium sylvaticum</i> L.	II.+	II.+	II.+	II.+	I.+
C	<i>Geum rivale</i> L.	III.1	III.1	IV.1	II.+	III.+
C	<i>Geum urbanum</i> L.	III.+	IV.+	V.1	V.1	IV.1
C	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	I.+	II.+	III.1	III.+	III.+
C	<i>Mulanthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	I.+	I.+	II.+	II.+	II.+
A	<i>Populus tremula</i> L.	II.1	II.+	II.+	I.+	I.+
C	<i>Populus tremula</i> L.	II.+	I.+	III.+	II.+	I.+
C	<i>Ranunculus repens</i> L.	II.+	I.+	III.+	III.+	III.+
B	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	III.+	IV.+	IV.1	IV.2	II.+
C	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	III.+	III.+	V.+	V.1	V.+
C	<i>Viburnum opulus</i> L.	III.+	IV.+	IV.+	IV.1	III.+
B	<i>Quercus robur</i> L.	I.+	III.1	II.+	III.1	
Число видов с баллом встречаемости I-II и обилием +		60	57	98	71	44

<sup>1</sup> Балл встречаемости: V – 81–100%, IV – 61–80%, III – 41–60%, II – 21–40%, I – 1–20%.

<sup>2</sup> Средний балл обилия по шкале Браун-Бланке.

2) BN березняки неморальные (возникли in предыдущего варианта в результате многократных рубок, сопровождавшихся угнетением поросли широколиственных деревьев в результате выпаса);

II. Д-фитохоры, сформировавшиеся на месте пашни:

3) BM березняки разнотравные (возникли в результате зарастания пашни);

4) PnN сосняки неморальные (представляют собой культуры разного возраста по нелесным угодьям);

5) PсN - ельники неморальные (исключительно культуры разного возраста);

6) Md мезофитные луга (лесные поляны).

Анализ экологического пространства (рис.3.3) показывает значительное перекрытие экологических диапазонов Д-фитохор на водоразделах по основным анализируемым факторам (кислотность, увлажнение, богатство почв азотом). Д-фитохоры, приуроченные к длительно лесным территориям (QT, BN), тяготеют к областям экологического пространства с более высокими значениями кислотности и богатства почв. Послепахотные биотопы (соответствующие Д-фитохорам BM, Pп, PС, Md) характеризуются несколько меньшими баллами кислотности и богатства почв, что можно

объяснить распашкой территории в недалеком прошлом, сопровождавшейся разрушением гумусового горизонта и обеднением почв. Лесные поляны четко отличаются меньшими значениями балла затенения, а по факторам кислотности, богатства и увлажнения почв перекрываются с остальными водораздельными биотопами (см. рис.3.3).

Сходство экотопических условий, единство флористического состава (см. табл.3.1), преобладающее участие типично неморальных видов дает основание выделить по флористической классификации лишь одну ассоциацию водораздельных лесов. Обилие таких видов, как *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Tilia cordata* в кустарниковом ярусе, а *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Melica nutans*, *Dryopteris filix-mas*, *Viola mirabilis*, *Paris quadrifolia*, *Lathyrus vernus* - в травяном ярусе и присутствие *Atrichum undulatum* в моховом покрове однозначно свидетельствует о принадлежности ассоциации к порядку *Fagetalia sylvaticae* и классу *Quercus-Fagetea*; заметное участие *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Ranunculus cassubicus*, *Veronica chamaedrys* -- союзу

<sup>3</sup> Здесь и далее названия растений даны по С.К.Черепанову [1981, 1995].

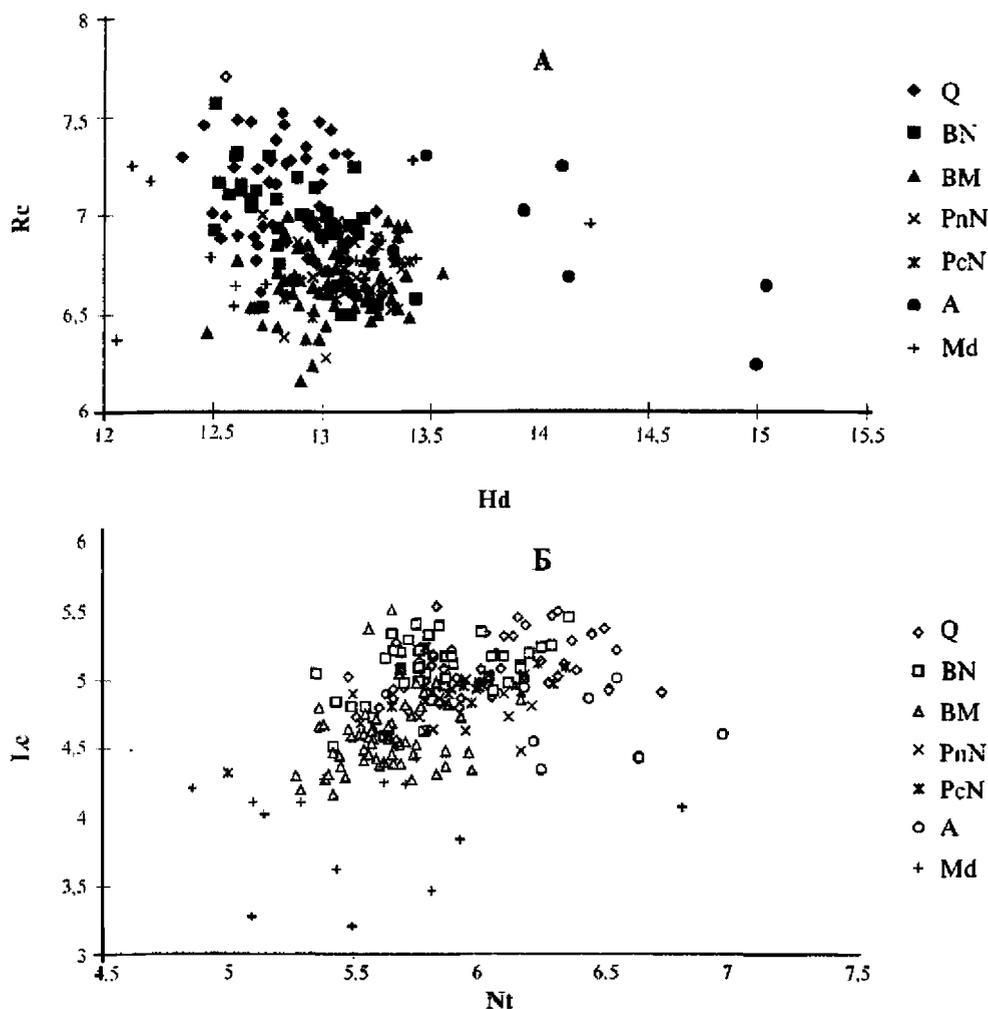


Рис.3.3. Экологическое пространство Д-фитохор

А – в диапазонах кислотность–увлажнение, Б – в диапазонах затенение–богатство почв азотом

Типы Д-фитохор: Q – дубравы, BN – березняки неморальные, BM – березняки разнотравные, PnN – сосняки неморальные, PcN – ельники неморальные, Md – лесные поляны, А – ольшаники. По осям ординат: А – баллы кислотности (Rc), Б – баллы затенения (Ic); по осям абсцисс: А – баллы увлажнения (Nd), Б – баллы богатства почв азотом (Nt) по шкалам Д.Н.Цыганова

*Carpinion betuli* [Korotkov et al., 1991]. Анализ флористического состава дает возможность отнести водораздельные леса к ассоциации *Tilio-Carpinetum* Traczyk 1962 и к субассоциации *Tilio-Carpinetum geranietosum* Korotkov, Morozova 1988, описанной для лесов Московской области [Коротков, Морозова, 1988; Коротков, 1992]. По объему эта ассоциация близка к ассоциации *Tilieto-nemoretum okense* в понимании Ю.Д.Клеопова [1990].

С точки зрения эколого-флористической классификации, выделенные типы Д-фитохор на водоразделах можно представить как демулационные варианты одной ассоциации, возникшие в результате разных вариантов хозяйственного

использования территории в прошлом. Между типами лесных Д-фитохор, выделенных на водоразделах, наблюдается значительное флористическое сходство (табл.3.2). Различия чаще прояв-

Таблица 3.2  
Коэффициенты сходства Жаккара (без учета обилия видов) между Д-фитохорами

Типы Д-фитохор	BN	BM	PnN	PcN	Md	A
Q	0,70	0,57	0,58	0,51	0,40	0,29
BN		0,63	0,62	0,59	0,41	0,30
BM			0,60	0,52	0,52	0,24
PnN				0,69	0,41	0,30
PcN					0,37	0,26
Md						0,17

лаются лишь при учете количественного участия видов, выраженного в баллах покрытия и встречаемости (см. табл.3.1). Наибольшее сходство (по Жаккару) имеют дубравы (Q) и березняки неморальные (BN), характерные для длительно лесных территорий. Кроме того, высокое сходство отмечено у неморальных сосняков (PnN) и ельников (PcN), представляющих культуры хвойных пород па послепахотных землях. Значительное сходство между собой имеют типы Д-фитоценозов, приуроченные к послепахотным землям. К мезофитным лугам наиболее близки березняки разнотравные.

Область экологического пространства с более высокими значениями увлажнения и богатства почв азотом занимают лесные сообщества с преобладанием серой и черной ольхи в поймах небольших речек и ручьев (см, рис.3.3), относящиеся к союзу *Alno-Padion* класса *Quercio-Fagetea*. По видовому составу эти сообщества существенно

отличаются от остальных типов растительности, представленных на водоразделах (см. табл.3.2).

### 3.3. Современный уровень биологического разнообразия лесов

**Связь биологического разнообразия с ведущими факторами среды.** Анализ альфа-разнообразия (видовой насыщенности на 100 кв. м) в экологическом пространстве ведущих факторов среды (рис.3.4) показал отсутствие четкой зависимости этого показателя от кислотности почвы, режима увлажнения и обеспеченности почв азотом. В то же время удалось выявить четкую зависимость видовой насыщенности от уровня освещенности. С увеличением балла затенения наблюдается уменьшение видовой насыщенности (см. рис.3.4, рис.3.5). Коэффициент корреляции между баллом

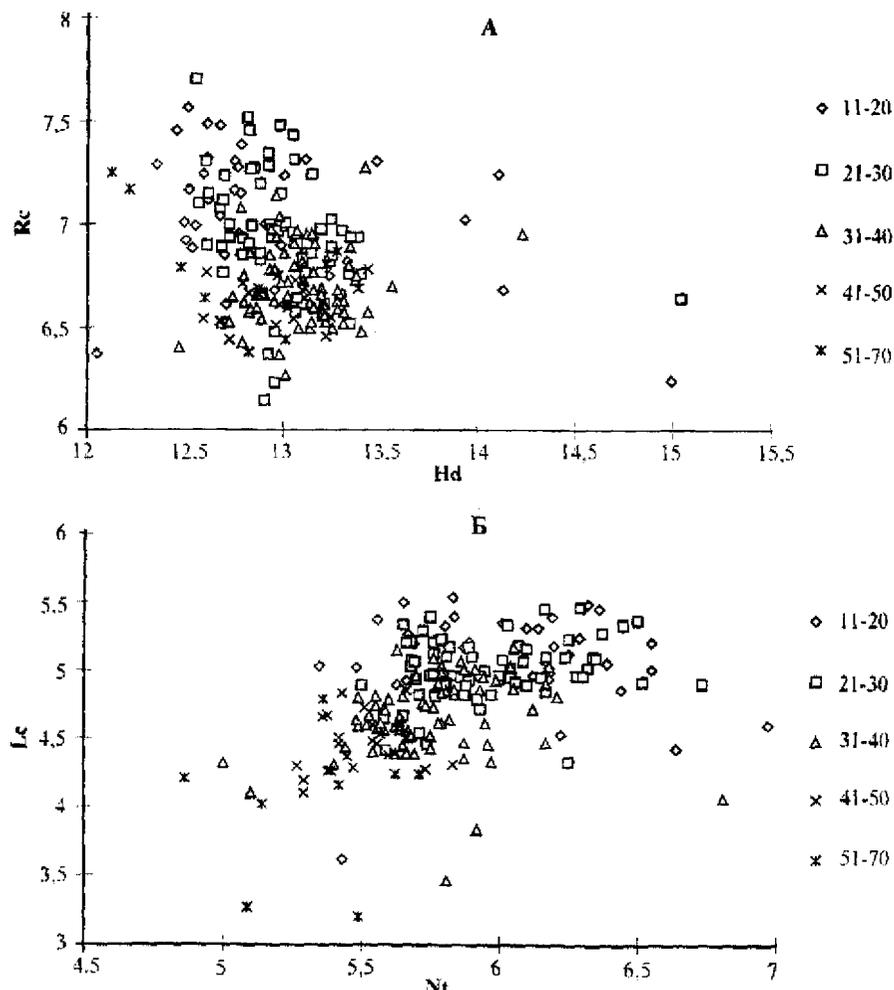


Рис.3.4. Изменение видовой насыщенности растительных сообществ в экологическом пространстве факторов

А -- кислотность-увлажнение, Б - затенение-богатство почв азотом. По осям ординат: А - баллы кислотности (Rc), Б - баллы затенения (Ic); по осям абсцисс: А - баллы увлажнения (Hd), Б - баллы богатства почв азотом (Nt) по шкалам Д.Н.Цыганова

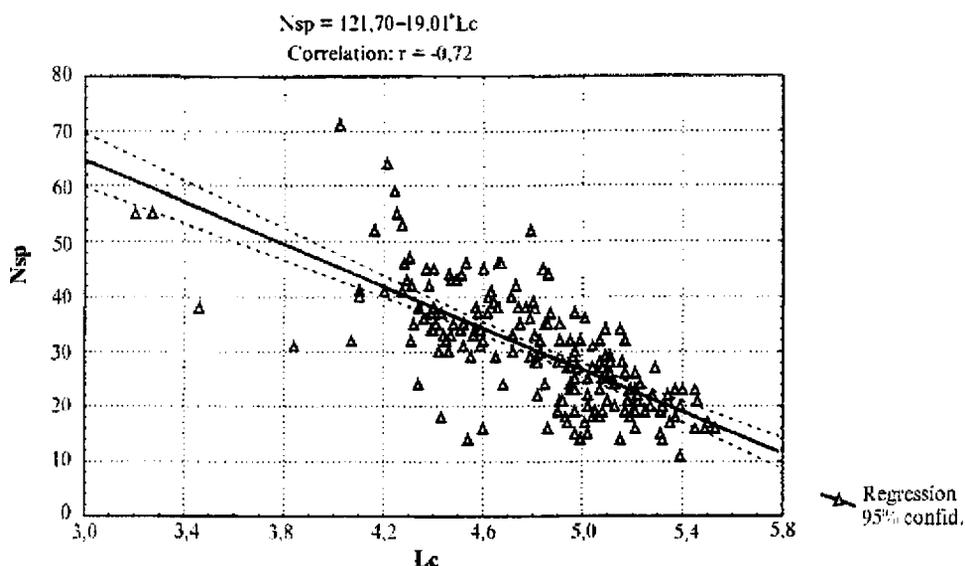


Рис.3.5. Зависимость видовой насыщенности (Nsp) от уровня освещенности под пологом леса Lc – по шкале затенения Д.Н.Цыганова

затенения, вычисленного по шкале Д.Н.Цыганова (Lc), и числом видов сосудистых растений на 100 кв. м составляет -0,72.

**Характеристика биоразнообразия основных типов растительности.** Наиболее высокие значения видового богатства и видовой насыщенности отмечены для лесных полян (Md) и разнотравных березняков (BM), для которых характерна благоприятная световая обстановка на уровне напочвенного покрова (см. табл.3.2). Для дубрав (Q) и неморальных березняков (BN), представляющих длительно лесные экотопы на водоразделах, отмечены более низкие значения видового богатства и видовой насыщенности, что можно связать с более низкой освещенностью под пологом леса. Лесные культуры сосны (PnN) по сравнению с культурами ели (PcN) характеризуются более высоким видовым богатством, однако значения ви-

довой насыщенности этой пары типов Д-фитоценозов близки. Наименьшее видовое богатство и видовая насыщенность отмечены для ольховых лесов по долинам небольших речек, что можно объяснить особенностями экологического режима, характеризующегося повышенным увлажнением и высоким уровнем трофности.

Видовое богатство древесной синузии имеет близкие значения для разных типов растительности на водоразделах за исключением лесных полян и ельников неморальных. Максимальное видовое богатство кустарников отмечено в типах Д-фитоценозов, для которых характерно преобладание в первом ярусе древесных пород с ажурными кронами (березы и сосны). Максимальное видовое богатство трав отмечается для лесных полян, где затеняющее влияние деревьев и кустарников минимально (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Характеристика биологического разнообразия основных типов Д-фитоценозов и растительности Природно-исторического заповедника-леспаркхоза Горки

Показатели		Типы Д-фитоценозов						В целом по заповеднику	
		Q	BN	BM	PnN	PcN	Md		A
Число видов	деревьев	14	13	14	14	12	11	8	16
	кустарников	11	11	18	15	10	10	6	22
	трав	78	80	108	81	62	150	39	195
Видовое богатство		103	104	140	110	84	149	53	233
Видовая насыщенность на 100 кв. м	Среднее	24	27	36	32	30	45	17	30
	Диапазон	14-44	11-45	17-53	18-54	24-35	31-71	14-24	11-71
	Кэф. вариации, %	30,8	30,4	19,7	22,8	11,3	26,7	18,8	34,2
Индекс Уиттекера		3,3	2,9	2,9	2,5	1,8	2,8	2,0	6,7
Число уникальных видов Д-фитоценозов		3	0	7	4	0	53	11	78

Индекс Уиттекера, отражающий гетерогенность растительного покрова, имеет невысокие и близкие значения для выделенных типов Д-фитохор. Минимальные значения индекса Уиттекера отмечены для неморальных ельников искусственного происхождения, а также для ольшаников. Более высокую гетерогенность имеют Д-фитохоры естественного происхождения по сравнению с лесными культурами, отличающимися более выровненной структурой лесного полога. В целом для территории заповедника Горки показатель бета-разнообразия значительно выше. Таким образом, растительный покров заповедника Горки можно представить как относительно гетерогенное образование, складывающееся из значительно более выровненных участков Д-фитохор.

**Состав эколого-ценотических групп видов.** На территории лесных массивов заповедника Горки зарегистрировано 233 вида, из которых 6,9% составляют деревья, 9,4% - кустарники, 83,7% - травы. Среди деревьев и кустарников заметно преобладают неморальные виды. Среди трав наиболее многочисленную по числу видов составляет лугово-опушечная группа видов (45,6% от общего числа видов трав), следом за ней идет неморальная группа (22,1%).

В целом для территории характерна высокая доля видов светлых местообитаний (39,1% от общего числа видов), а также значительное участие

видов неморальной (25,8%) и нитрофильной (12,9%) групп (табл.3.4). Небольшую долю составляют виды бореальной (9%) и боровой (3%) эколого-ценотических групп. Доля водно-болотных видов, по-видимому, занижена в связи с тем, что за пределы исследований вышли водные и прибрежно-водные местообитания.

Для сравнения типов Д-фитохор соотношение эколого-ценотических групп видов было рассчитано разными способами (см. табл.3.4). Первый способ расчета показывает относительное участие (в %) эколого-ценотических групп по среднему показателю из соответствующей выборки геоботанических площадок и, по-видимому, лучше отражает структурные особенности растительности. Второй вариант расчета характеризует относительное участие групп видов по флористическому списку для каждого типа растительности. Третий вариант демонстрирует степень представленности™ эколого-ценотической группы во флоре данного типа Д-фитохор по отношению к числу видов данной группы в локальной флоре. При расчетах по второму и третьему вариантам несколько больший вес имеют виды с низкой встречаемостью.

Наиболее ярко различия выделенных типов Д-фитохор проявляются при расчете по первому варианту (см. табл.3.4, Прил. рис.3А). Каждый тип Д-фитохор характеризуется явным преобладанием одной или двух эколого-ценотических групп. В

Таблица 3.4

Соотношение эколого-ценотических групп видов в разных типах Д-фитохор

Тип Д-фитохор	Вариант расчета <sup>1</sup>	Эколого-ценотические группы							Всего видов
		Nm	Bg	Nt	Pn	Md	Wt	In	
Q	1	<b>70,5</b>	<b>6,2</b>	<b>9,0</b>	<b>0,5</b>	<b>11,4</b>	<b>2,3</b>		<b>24*</b>
	2	46,6	13,6	11,7	3,9	20,4	3,9		103
	3	80,0	66,7	40,0	57,1	23,1	22,2		
BN	1	<b>62,5</b>	<b>13,5</b>	<b>6,9</b>	<b>0,3</b>	<b>12,1</b>	<b>2,5</b>	<b>0,1</b>	<b>27*</b>
	2	43,3	13,5	11,5	2,9	24,0	3,8	1,0	104
	3	75,0	66,7	40,0	42,9	27,5	22,2	16,7	
BM	1	<b>39,1</b>	<b>13,9</b>	<b>12,0</b>	<b>1,2</b>	<b>29,8</b>	<b>3,8</b>	<b>0,2</b>	<b>36*</b>
	2	33,6	10,7	10,7	4,3	34,3	5,0	1,4	140
	3	78,3	71,4	50,0	85,7	52,7	38,9	33,3	
PnN	1	<b>45,7</b>	<b>19,5</b>	<b>14,1</b>	<b>3,6</b>	<b>15,0</b>	<b>1,4</b>	<b>0,7</b>	<b>32*</b>
	2	35,5	17,3	11,8	2,7	26,1	3,6	2,7	110
	3	65,0	90,5	43,3	42,9	31,9	22,2	50,0	30
PeN	1	<b>45,3</b>	<b>24,5</b>	<b>11,7</b>	<b>2,0</b>	<b>16,4</b>			<b>30*</b>
	2	36,9	20,2	10,7	2,4	29,8			84
	3	51,7	81,0	30,0	28,6	27,5			
Md	1	<b>25,8</b>	<b>6,7</b>	<b>12,7</b>	<b>2,1</b>	<b>46,8</b>	<b>5,6</b>	<b>0,3</b>	<b>45*</b>
	2	22,9	6,5	10,0	2,9	48,8	7,6	1,2	170
	3	65,0	52,4	56,7	71,4	91,2	72,2	33,3	
A	1	<b>27,0</b>	<b>8,2</b>	<b>54,9</b>		<b>1,6</b>	<b>8,2</b>		<b>17*</b>
	2	34,0	11,0	36,0		4,0	15,0		53
	3	30,0	28,6	63,3		2,2	44,4		
Для всей территории в целом	2	25,8	9,0	12,9	3,0	39,1	7,7	2,6	233

<sup>1</sup> Варианты расчета см. текст; \* - указаны средние значения. Жирным шрифтом выделены преобладающие эколого-ценотические группы

дубравах и неморальных березняках выше доля видов неморальной группы, в разнотравных березняках неморальной и лугово-опушечной, в неморальных сосняках и ельниках - неморальной и бореальной, на лесных полянах - лугово-опушечной и неморальной, в ольшаниках - нитрофильной и неморальной эколого-ценотических групп (см. табл.3.4). Менее отчетливо аналогичные закономерности прослеживаются и при расчете соотношения эколого-ценотических групп от общего числа видов Д-фитоценоза. В этом случае уменьшается доля основных эколого-ценотических групп за счет увеличения доли других групп, представленных видами с низкой встречаемостью.

Третий вариант расчета показывает, что виды неморальной флоры наиболее полно представлены в дубравах, бореальная флора - в ельниках и сосняках, нитрофильная флора - в ольшаниках, лугово-опушечная флора - на лесных полянах, боровая флора в светлых разнотравных березняках и на лугах (см. табл.3.4). Для типов Д-фитоценоза естественного происхождения характерна более высокая представленность неморальной флоры по сравнению с лесными культурами. Высокая представленность бореальной флоры в культурах хвойных пород может объясняться формированием благоприятной для этой группы видов фитоценоза обстановки под пологом леса. Достаточно высокая представленность нитрофильной флоры во всех типах растительности может трактоваться как свидетельство довольно высокой трофности почв на рассматриваемой территории.

В следующем разделе предпринята попытка сравнить разнообразие конкретных фитоценозов в антропогенных границах островных лесных массивов.

### 3.4. Характеристика структурного и видового разнообразия фитоценозов в антропогенных границах

Для характеристики биоразнообразия основных типов Д-фитоценозов помимо традиционных были выбраны дополнительные параметры [Заугольнова и др., 1995]:

1 - представленность потенциальной флоры - отношение числа видов реальной флоры к числу видов потенциальной флоры экотопа, выраженное в процентах;

2 - доля участия R-видов (эксплерентов) в древесном ярусе - отношение покрытия экспле-

рентных видов к суммарному покрытию всех видов древесного полога, выраженное в процентах;

3 - степень доминирования - отношение покрытия наиболее обильного вида к суммарному покрытию видов, входящих в состав яруса, выраженное в процентах;

4 - доля демографически полночленных популяций - процент видов с полночленными популяциями от общего числа видов синузиды. Показатель рассчитывался для синузиды деревьев и кустарников;

5 - доля неморальных видов - отношение суммарного покрытия видов неморальной группы (с учетом обилия) к суммарному обилию видов травяного покрова, выраженное в процентах.

Для сравнения типов Д-фитоценозов для показателей 2-5 рассчитывались средние значения выборок.

#### 3.4.1. Дубравы

Дубравы занимают всего лишь 14% лесопокрытой площади заповедника Горки, однако именно они представляют собой наиболее сохранившиеся "осколки" лесов исходного зонального типа растительности полидоминантных широколиственных лесов. Распространение естественных широколиственных лесов (за исключением лесных культур, занимающих незначительную площадь) связано с длительно лесными территориями, то есть с участками, ранее не претерпевшими распахку, или с послепахотными землями, давно заросшими лесом (по крайней мере 400-500 лет назад). По площади преобладают древостой порослевого происхождения VII-X классов возраста, которые составляют около 80% от площади широколиственных лесов. Наиболее старые древостой с преобладанием дуба и липы достигают возраста 120-130 лет, однако их площадь незначительна. Более молодые широколиственные насаждения представлены в основном культурами липы. Молодые культуры дуба (I-II класс возраста) занимают площадь, составляющую всего 0,9% от площади широколиственных лесов.

Во флористическом отношении для широколиственных лесов характерно абсолютное господство неморальных видов (см. табл.3.4), причем некоторые из них (*Mercurialis perennis*, *Anemonoides ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Galium odoratum*) могут служить индикаторами территорий, находившихся длительное время под лесом или никогда не испытывавших в прошлом распахку под сельскохозяйственные угодья. К особо характер-

ным признакам слабо нарушенных широколиственных лесов относится хорошее развитие синузии ранневесенних эфемероидов.

Наиболее сохранившиеся участки широколиственных лесов располагаются на территориях Коробовского и Съяновского лесопарков, где они занимают, соответственно, 27,2 и 19,8% от площади лесных массивов.

Некоторое представление о потенциальном видовом составе древесной синузии исходного зонального типа растительности может дать описание наиболее хорошо сохранившегося участка дубравы, который располагается на территории Коробовского лесопарка (кв. 13, выдел 7). Уникальность этого участка состоит в том, что здесь сохранилась мозаика ветровально-почвенных комплексов и наблюдается самый разнообразный набор видов древесной синузии. Хотя этот участок и испытал многократные сплошные и выборочные рубки, хорошо выраженный бугрово-западинный вывальный микрорельеф, сохранившийся с давних времен, свидетельствует о том, что этот участок леса, по-видимому, не расчищался под сельскохозяйственные угодья и не распахивался. В ярусе А помимо липы и дуба сохранились немногочисленные деревья ясеня обыкновенного, вяза, ильма, а участие остролистного клена несколько

выше, чем в других широколиственных лесах заповедника Горки. Встречаются средневозрастные и старые генеративные деревья дуба, ясеня, вяза с диаметром стволов 60-70 см и высотой 28-32 м. Кроме того, в ярусе А имеется примесь березы и осины, свидетельствующая о проводившихся в прошлом сплошных рубках. В подлеске преобладает лещина. Небольшую примесь составляют характерные для широколиственных лесов бересклет бородавчатый и жимолость лесная. В подросте, особенно на расстоянии до 100-150 м от генеративных деревьев ясеня, отмечается высокая численность иматурных и виргинильных особей этого вида. Значительную долю в подросте составляют остролистный клен и липа, очень редко встречается подрост ильма и вяза корнеотпрыскового происхождения. Анализ онтогенетических спектров популяций дает основание ожидать смену этого насаждения на липово-кленово-ясеневое (рис.3.6). В ходе сукцессии произойдет снижение видового разнообразия древесной и кустарниковой синузии в связи с формированием лесного сообщества с теневой структурой полога. В травяном покрове господствующее положение занимают типично неморальные виды, встречающиеся в разных соотношениях и сочетаниях, а именно: *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*,

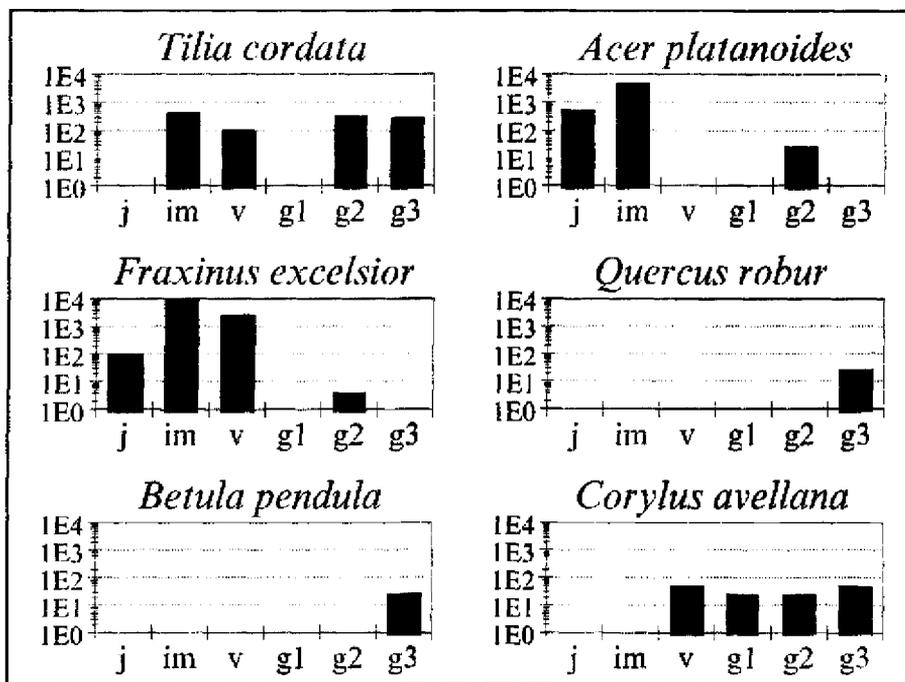


Рис.3.6. Онтогенетические спектры популяций основных древесных видов наиболее сохранившегося участка широколиственного леса (кв. 13, выд.7)

По оси x - онтогенетические состояния, по оси y - логарифм численности на 1 га

*Mercurialis perennis, Pulmonaria obscura, Galeobdolon luteum, Dryopteris filix-mas. Ranunculus cassubicus* и др. Отмечены относительно редко встречающиеся на территории заповедника Горки виды: *Galium odoratum, Campanula latifolia, Bromopsis benekenii, Polygonatum multiflorum, Carex digitata, Scrophularia nodosa, Srachys sylvatica, Millium effusum*. По микрозападинам встречаются *Filipendula ulmaria, Athyrium filix-femina, Geum rivale* - виды, предъявляющие более высокие требования к богатству и влажности почвы. Доминантами весенней синузии эфемероидов являются *Anemonoides ranunculoides, Ficaria verna*.

В отличие от описанного выше участка, на территории Коробовского и Съяновского лесопарков обычно встречаются сильно нарушенные широколиственные леса, отличающиеся обедненным составом древесной синузии. В результате многовековой хозяйственной деятельности из состава древесной синузии в дубравах полностью исчезли ясень обыкновенный, ильмы гладкий и шершавый, а во многих случаях и клен остролистный. Оценка степени сохранности флоры показывает, что в Коробовском лесопарке в биотопах широколиственных лесов сохранилось 80% от потенциально возможного числа древесных видов, а в Съяновском - немногим более 50% (табл.3.5).

Столь резкие различия в сохранности флоры можно объяснить тем, что длительно лесные био-

топы Съяновского лесопарка в отдаленном прошлом прошли через стадию сельскохозяйственного использования.

Абсолютное господство в ярусе А принадлежит дубу, липе и березе повислой, принадлежащих, соответственно, к группам виолентов, пациентов и эксплерентов. Для дубрав отмечено абсолютное господство виолентов (дуба) и/или пациентов (липа), а участие эксплерентов (береза, осина) не превышает 24-28° (см. табл.3.5). В ярусе подроста и подлеска (ярус В) доминируют виды, относящиеся к пациентам (липа, жимолость лесная) и виолентам (лещина обыкновенная), причем каждая из этих групп видов может господствовать. В синузии кустарников представленность потенциальной флоры составляет 50% от потенциально возможного числа видов. Столь слабая сохранность видового состава кустарников связана с недостаточной благоприятной световой обстановкой под пологом широколиственных лесов и отсутствием гэп-мозаики.

В синузии трав представленность потенциальной флоры составляет всего 44-46% от потенциально возможного, что также можно объяснить неблагоприятной световой обстановкой под пологом широколиственных деревьев и кустарников (исчезли светолюбивые лугово-опушечные виды), а также отсутствием мозаики ветровально-почвенных комплексов. В травяном покрове (ярус С) в дубравах абсолютное господство принадлежит

Таблица 3.5

Биологическое разнообразие типов Д-фитохор, сформировавшихся на длительно лесных землях в результате многократных рубок

Тип Д-фитохоры	Q		BN		
	1	2	1	2	3
Лесные массивы <sup>1</sup>					
Число описаний	37	16	27	4	8
Видовое богатство	89	84	78	69	57
Видовая насыщенность <sup>2</sup>	22 (36)	30 (44)	23 (33)	31 (37)	40 (44)
Синузия деревьев					
Видовая насыщенность с учетом всех ярусов	4 (7)	4 (6)	5 (7)	6 (8)	6 (8)
Видовая насыщенность древесного яруса	2 (5)	2 (4)	2 (4)	3 (4)	3 (4)
Видовое богатство	12	8	10	11	10
Представленность потенциальной флоры, %	80	53	67	69	67
Доля демографически полночленных популяций, %	33	25	50	18	10
Доля R-видов в древесном ярусе, %	24	28	83	93	74
Степень доминирования в древесном ярусе, %	47	48	65	44	55
Синузия кустарников					
Видовая насыщенность	3 (6)	3 (6)	3 (5)	6 (7)	7 (7)
Видовое богатство	8	8	7	7	7
Представленность потенциальной флоры, %	50	50	41	47	47
Доля демографически полночленных популяций, %	50	50	57	71	71
Степень доминирования в синузии кустарников	82	38	85	43	30
Синузия трав					
Видовая насыщенность	15 (24)	23 (33)	15 (25)	19 (24)	26 (31)
Видовое богатство	62	65	57	47	40
Представленность потенциальной флоры, %	44	47	41	40	35
Доля неморальных видов, %	48	47	48	30	45
Степень доминирования в синузии трав	15	38	12	43	12

<sup>1</sup> Лесные массивы: 1 - Коробовский, 2 - Съяновский, 3 - Богдановский.

<sup>2</sup> Средним (максимальная) видовая насыщенность на 100 кв. м.

видам неморальной группы, число и участие видов других эколого-ценотических групп незначительно (см. табл.3.1, 3.4, 3.5). По типам стратегии доминирующие позиции в травяном покрове занимают пациенты, что связано с неблагоприятной световой обстановкой под сомкнутым пологом. Кроме того, в дубравах отмечено максимальное участие виолентов в травяном покрове (см. табл.3.5) по сравнению с другими типами сообществ.

На территории заповедника Горки преобладают леса резко отличного от дубрав облика. Это разновозрастные березовые насаждения VI-VIII классов возраста, которые занимают 64% лесопокрытой площади. Формирование таких насаждений было связано с зарастанием пашни, концентрированными вырубками, выпасом, а также многократными рубками березовых молодняков.

### 3.4.2. Березняки неморальные

Березовые леса, произрастающие на длительно лесных территориях, отличает значительное участие широколиственных видов, особенно в травяном покрове. Поэтому этот тип Д-фитоценоз был назван березняками неморальными. Березняки неморальные своим происхождением связаны с многократными сплошными рубками дубрав и последующим выпасом, вызывавшим угнетение поросли широколиственных пород. Абсолютное господство в ярусе А принадлежит эксплерентным (R-) видам (березам повислой и пушистой, осине), причем их доля в древесном ярусе варьирует от 74 до 93% (см. табл.3.5). По степени флористического богатства неморальные березняки близки к дубравам, однако количественное участие широколиственных видов в древесном ярусе невелико. Часто в ярусах А, и А<sub>1</sub> наблюдается примесь порослевых (нередко нескольких генераций), обычно угнетенных особей липы и дуба. Абсолютное господство в кустарниковом ярусе принадлежит неморальным видам (лещине, жимолости лесной), а в подросте доминирует липа сердцевидная. По степени представленности потенциальной флоры в кустарниковой синузии дубравы и неморальные березняки отличаются слабо (см. табл.3.5), однако в более светлых березняках возрастает доля демографически полночленных популяций кустарников. Следует отметить, что по флористическому составу, соотношению эколого-ценотических групп и видов разных типов стратегий этот тип березняков слабо отличается от типичных широколиственных лесов. Флористическое ядро насаждений составляют типично неморальные виды: *Carex pilosa*, *Galeob-*

*dolon luteum*, *Ranunculus cassubicus*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Convallaria majalis* (см. табл.3.1).

### 3.4.3. Березняки разнотравные

Леса, возникшие в результате естественного зарастания пашни, представлены березняками с разнообразным составом травяного покрова. Березняки разнотравные на территории заповедника Горки начали формироваться с середины XIX века на месте пахотных земель и сенокосов. В ярусе А абсолютное доминирование (96-100%) имеют эксплерентные виды (березы бородавчатая и пушистая с примесью осины), а примесь широколиственных деревьев полностью отсутствует или незначительна (табл.3.6).

Кустарниковый ярус более разнообразен по составу и соотношению видов. По сравнению с дубравами и неморальными березняками в синузии кустарников послепахотных березняков несколько выше степень флористического разнообразия, выше доля демографически полночленных популяций (см. табл.3.5, 3.6). Следует особо отметить, что соотношение видов кустарников, а также возобновление древесных видов под пологом послепахотных березняков зависит от расстояния до источников семян позднесукцессивных видов и в значительной степени определяется заносом семян.

Благоприятная световая обстановка под пологом послепахотных березняков определяет более высокую степень представленности потенциальной флоры в синузии трав за счет увеличения доли лугово-опушечных видов. Однако доля неморальных видов трав заметно снижается (см. табл.3.6) по сравнению с длительно лесными биотопами (см. табл.3.5). Состав травяного покрова и участие в нем неморальных видов в послепахотных березняках изменяется в зависимости от расстояния от ближайших участков широколиственных лесов.

В травяном покрове в различных сочетаниях доминантами выступают следующие виды: *Ajuga reptans*, *Galeobdolon luteum*, *Convallaria majalis*, *Geum rivale*, *G. urbanum*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Deschampsia caespitosa*, *Asarum europaeum*, *Fragaria moschata*, *Ranunculus cassubicus* (см. табл.3.1). К числу видов с высокой встречаемостью, но с низким проективным покрытием относятся *Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Succisa praemorsa*, *Dactylis glomerata*, *Lysimachia nummularia*, *Melica nutans*, *Prunella vulgaris* и др. Хорошо выражен ярус наземных мхов, в котором

Таблица 3.6

## Биологическое разнообразие Д-фитоценозов, сформировавшихся на послепашотных землях

Тип Д-фитоценоза	ВМ				PnN		PcN	
	1	2	3	4	1	4	3	4
Лесные массивы <sup>1</sup>								
Число описаний	35	5	9	12	6	14	5	4
Видовое богатство	112	70	85	107	66	87	56	51
Видовая насыщенность <sup>2</sup>	33 (46)	35 (53)	43 (52)	42 (52)	28 (37)	31 (39)	30 (33)	29 (32)
Синузия деревьев								
Видовая насыщенность с учетом всех ярусов	6 (8)	6 (8)	8 (9)	5 (7)	6 (7)	6 (8)	6 (8)	5 (6)
Видовая насыщенность древесного яруса	2 (3)	2 (3)	3 (4)	2 (3)	2 (3)	2 (4)	3 (3)	2 (3)
Видовое богатство	12	9	10	12	10	13	9	8
Представленность потенциальной флоры, %	80	60	66,7	75	62,5	81,3	56,3	48,3
Доля демографически полночленных популяций, %	16,7	33,3	20	25	10	30,8	0	0
Доля R-видов в древесном ярусе, %	100	95,7	100	96,6	84,8	82,6	52,3	22,6
Степень доминирования в древесном ярусе, %	66,4	53,1	67,7	69,3	67,3	53,9	47,7	77,4
Синузия кустарников								
Видовая насыщенность	4 (7)	2 (4)	7 (8)	5 (7)	7 (10)	6 (8)	6 (7)	7 (8)
Видовое богатство	9	8	7	14	9	9	8	8
Представленность потенциальной флоры, %	56,3	50	41,2	77,8	56,3	56,3	53,3	51,7
Доля демографически полночленных популяций, %	66,7	62,5	42,9	35,7	66,7	77,8	37,5	62,5
Степень доминирования в синузии кустарников, %	36,1	45,2	87,5	32	40,5	29,4	60	55,5
Синузия трав								
Видовая насыщенность	23 (34)	27 (43)	28 (35)	32 (41)	15 (23)	19 (29)	18 (22)	18 (20)
Видовое богатство	81	52	63	73	42	57	38	28
Представленность потенциальной флоры, %	55,1	43,3	41,5	45,3	31,1	40,1	39,6	19,2
Доля неморальных видов, %	28,8	25,7	21,8	16,9	19,4	26,5	29,4	24,1
Степень доминирования в синузии трав, %	8,42	45,2	7,55	7,17	10,2	9,32	13	12,9

<sup>1</sup> Лесные массивы: 1 - Коробовский, 2 - Съяновский, 3 - Богдановский, 4 - Казанский.

<sup>2</sup> Средняя (максимальная) видовая насыщенность на 100 кв. м.

наиболее обычны *Atrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Eurhynchium hians*.

В послепашотных березниках Коробовского лесопарка удалось выявить некоторые закономерности возобновления древесных и кустарниковых видов в зависимости от расстояния до участков широколиственного леса, выступающих источниками семян неморальных видов. На расстоянии до 40-50 м от источника семян в ярусе подлеска доминирует виргинильный подрост липы (возраст 20-30 лет), которая угнетает развитие подроста других видов деревьев и кустарников. На расстоянии 40-100 м подрост липы содоминирует с генеративными особями лещины обыкновенной, что приводит к неблагоприятной световой обстановке под их пологом. На расстоянии 120-250 м в подросте уменьшается доля липы и лещины и заметным становится участие вполне жизнеспособного подроста дуба. На расстоянии 80-170 м заметную роль в подлеске играет жимолость лесная. На расстоянии более 150 м от края широколиственного леса, когда участие типично неморальных видов в подросте и подлеске сильно уменьшается, резко возрастает роль эндозоохорных видов (рябины, черемухи, крушины ломкой), семена которых распространяются на большие расстояния птицами [Владышевский, 1980; Удра, 1988]. Эти виды в разных соотношениях начинают

доминировать под пологом послепашотных березняков, причем по периферии массивов господство может переходить к крушине ломкой. По мере удаления от края широколиственного леса в травяном покрове уменьшается доля неморальных видов и возрастает участие видов лугово-опушечной группы, в то время как число видов других групп изменяется незначительно (табл.3.7). Увеличение альфа-разнообразия происходит за счет видов лугово-опушечной группы. По соотношению видов разных типов стратегий в ярусах подлеска (В) и травяном (С) выявилась следующая закономерность: по мере удаления от участков дубрав уменьшается доля виолентов и возрастает доля эксплерентных видов (см. табл.3.7). По сравнению с дубравами, сформировавшимися в результате рубок, в послепашотных березниках доля эксплерентных видов возрастает в 1,7-1,8 раза.

Анализ видового состава травяного покрова в послепашотных березниках Коробовского и Съяновского лесопарков на разном расстоянии от ближайших участков широколиственного леса дал возможность оценить миграционные возможности некоторых неморальных видов.

К первой группе относятся виды, которые не встречаются в послепашотных березниках (*Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Galium odoratum*, *Campanula latifolia*), что, по-видимому, можно объяснить необратимым изменением верхних горизонтов почв при

Показатели разнообразия лесных ценозов на разном расстоянии от источника семян

Показатели	Дубравы	Послепахотные березняки на разном расстоянии от источника семян, м			
		20-100	120-170	250-350	
Среднее (максимальное) число видов трав на 100 кв. м по эколого-ценотическим группам:					
Неморальная	10 (14)	9 (12)	8 (10)	7 (8)	
Бореальная	1 (5)	2 (3)	2 (3)	2 (3)	
Нигрофильная	2 (5)	3 (6)	4 (5)	4 (6)	
Лугово-опушечная	1 (8)	6 (15)	11 (19)	14 (20)	
Боровая	0 (0)	0 (1)	0 (1)	0 (1)	
Водно-болотная	0 (2)	1 (3)	1 (3)	1 (2)	
Всего видов	15 (24)	21 (34)	25 (30)	29 (34)	
Среднее (максимальное) процентное участие видов разных стратегий с учетом обилия:					
Ярус А:	экспернты	25 (69)	100	100	100
	патенты	31 (100)			
	виоленты	44 (100)			
Ярус В:	экспернты	6 (46)	10 (31)	12 (30)	20 (47)
	патенты	59 (100)	56 (100)	59 (79)	59 (74)
	виоленты	36 (100)	35 (100)	29 (54)	21 (46)
Ярус С:	экспернты	11 (24)	19 (26)	18 (31)	19 (26)
	патенты	64 (82)	58 (66)	67 (77)	63 (69)
	виоленты	25 (42)	23 (33)	15 (20)	18 (23)

распашке, а также ограниченными возможностями расселения данных видов.

Ко второй группе видов относятся *Anemonoides ranunculoides*, *Mercurialis perennis*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, расселившиеся на небольшое расстояние. Так, ветреница лютичная обильно встречается лишь на расстоянии до 1-3 м от границы непопахавшегося леса (по наблюдениям в 56 квартале Съяновского лесопарка, где сохранилась межа, разграничивающая в XVIII - начале XIX века участок леса и пашню, которая заросла лесом более 150 лет назад). Очень редко небольшие группы особей ветреницы можно найти на расстоянии не более 10-15 м от межи. Пролесник многолетний спорадически встречается на расстоянии до 30 м, чина весенняя - до 50 м, фиалка удивительная - до 80 м.

К третьей группе относятся *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Bromopsis benekenii*, *Melica nutans*, *Milium effusum*. Границы их массового распространения (до 100-120 м) совпадают с границами доминирования лещины и липы в ярусе подлеска. Так осока волосистая и копытень доминируют на расстоянии до 80 м, а спорадически встречаются на расстоянии до 200 и 300 м, соответственно. Доминирование зеленчука наблюдается на расстоянии до 100 м, хотя отдельные пятна можно встретить и на расстоянии 300 м. Звездчатка жестколистная довольно обычна на расстоянии до 120 м, изредка

она встречается на расстоянии 200 м. Встречаемость костреца Бенекена заметно выше на расстоянии до 60 м и резко уменьшается на расстоянии около 100 м от границы широколиственного леса.

Четвертую группу составляют такие неморальные виды, как *Ranunculus cassubicus*, *Ajuga reptans*, *Convallaria majalis*, *Geum urbanum*. Эти виды постоянно встречаются в послепахотных березняках независимо от расстояния до источников семян. По периферии массивов, где участие других неморальных видов незначительно, их обилие несколько увеличивается. На расстоянии более 150 м в травяном покрове возрастает доля *Deschampsia caespitosa*, *Veronica chamaedrys*, *Betonica officinalis*, *Fragaria vesca*, *F. moschata*, *Luzula pilosa*, *Geranium sylvaticum*, *Impatiens parviflora*, *Elymus caninus*, *Carex sylvatica* и других опушечных видов.

Приведенные выше закономерности распределения позднесукцессивных видов в послепахотных березняках еще раз свидетельствуют о медленных темпах демулационных процессов в антропогенно преобразованных лесах. Важнейшим фактором, определяющим направление смен и биологическое разнообразие лесных сообществ на послепахотных территориях, является расстояние до источников диаспор, в качестве которых выступают участки широколиственных лесов с разной степенью представленности неморальной флоры.

### 3.4.4. Сложные сосняки

Сосновые насаждения заповедника Горки занимают примерно 11% лесопокрытой площади и представлены исключительно лесными культурами разных классов возраста. По площади преобладают сосновые культуры III класса возраста (111 га). Меньшую площадь занимают культуры других классов возраста: I-21 га, II - 65 га, IV - 40 га. Незначительную площадь составляют сосняки V класса возраста - всего 16 га. Культуры создавались на суглинистых почвах разной степени оподзоленности, на вырубках или пашнях. Обильное естественное возобновление широколиственных видов деревьев и кустарников в сосновых культурах дает основание отнести их к сложным борам.

В ярусе А абсолютное господство принадлежит сосне (R-вид) (см. табл.3.6). В качестве естественной примеси в состав древостоев могут входить мелколиственные виды (береза, осина). Изредка встречаются сосновые культуры с примесью ели и вяза. Демографически полночленные популяции деревьев в сосновых культурах либо отсутствуют, либо их доля значительно меньше, чем в лесных ценозах, возникших в результате естественного зарастания. Исключение составляют лишь старовозрастные культуры сосны Казанского лесопарка, где доля демографически полночленных популяций достигает 30%. Благоприятная световая обстановка под пологом сосновых культур, а также постоянный занос семян с окружающих территорий приводит к пышному развитию подлеска из подроста деревьев и кустарников. Видовой состав подроста деревьев зависит от заноса семян с прилегающих участков леса. Наиболее обычен под пологом сосновых культур подрост берез бородавчатой и пушистой, ивы козьей, черемухи, липы, дуба.

Для синузии кустарников характерна наиболее высокая доля демографически полночленных популяций и сравнительно высокая степень представленности потенциальной флоры по сравнению с другими Д-фитохорами, что связано с благоприятной световой обстановкой под пологом сосновых культур и хорошими эдафическими условиями. Характерным видом сосновых культур является бузина красная (*Sambucus racemosa*). К числу доминирующих видов кустарников относятся жимолость, лещина и крушина.

В синузии трав доминирующие позиции занимают эксплерентные виды - *Impatiens parviflora*, *Ajuga reptans*, *Rubus saxatilis*, *Urtica dioica*, а также *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris cartusiana*. Участие

неморальных видов в синузии трав составляет всего 19-27%, что значительно меньше, чем в длительно лесных типах Д-фитохор (см. табл.3.5, 3.6). Представленность потенциальной флоры также имеет более низкие значения, что еще раз свидетельствует об искусственном происхождении современных сосновых насаждений на месте бывших пахотных земель.

### 3.4.5. Сложные ельники

Еловые насаждения занимают около 1% лесопокрытой площади и практически все представляют собой культуры, заложенные в разное время (I-IV классы возраста).

В состав древесного яруса помимо ели могут входить мелколиственные виды (береза, осина), а также сосна. В связи с сомкнутым строением древесного полога и низкой освещенностью под пологом еловых культур подрост и подлесок развиты слабо. Демографически полночленные популяции деревьев полностью отсутствуют, а представленность потенциальной флоры древесной синузии имеет самые низкие значения.

Доминирующие позиции в кустарниковой синузии занимают жимолость лесная, бересклет бородавчатый, бузина красная, однако чаще всего они не выходят за пределы яруса С. По сравнению с сосновыми культурами в еловых насаждениях меньше доля демографически полночленных популяций и ниже представленность потенциальной флоры кустарников (см. табл.3.6).

Сомкнутый древесный полог, низкая освещенность, накопление хвойной подстилки приводят к невысокому видовому разнообразию синузии трав еловых насаждений (см. табл.3.6). Участие неморальных видов в травяном покрове невелико и колеблется в пределах 24-29% (см. табл. 3.6). Однако по числу видов в травяном покрове преобладает неморальная и бореальная эколого-ценотические группы (см. табл.3.4). В молодых культурах, а также в насаждениях с участием сосны и мелколиственных пород в ярусе А можно наблюдать несколько большее число видов опушечной, луговой и нитрофильной групп. Доминирующие позиции в травяном покрове занимают *Ajuga reptans*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris cartusiana*, *Impatiens parviflora*, реже доминантами являются *Oxalis acetosella*, *Geum rivale*, *G. urbanum* и другие виды. Хорошо выражен моховой покров с доминированием *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.

### 3.5. Прогноз развития островных лесных массивов

#### 3.5.1. Коробовский лесопарк

Коробовский лесопарк (площадь 662 га, диаметр 3 км) имеет в центре массива липово-дубовые и липовые насаждения 70-100-летнего возраста, занимающие около 27% площади массива. Сохранение участков широколиственных лесов связано с тем обстоятельством, что центральная часть массива длительное время находилась под лесом и не распаивалась (рис.3.7).

Рассмотрение онтогенетического состава популяций древесных и кустарниковых видов в лесах с преобладанием дуба в ярусе А свидетельствует об их сильной нарушенности, что связано с проводившимися в прошлом многократными рубками. Это проявляется в том, что лишь небольшое

число видов деревьев представлено популяциями с нормальным оборотом поколений (см. табл.3.5, табл.3.8). К этим видам относится липа сердцевидная и лещина, имеющие полночленные онтогенетические спектры и способные непрерывно сохранять свои позиции в сообществе. Дуб, занимающий в настоящее время доминирующие позиции в ярусе А, имеет инвазионно-регрессивный спектр с максимумами на средневозрастных генеративных (порослевого происхождения) и иматурных особях, имеющих крайне низкую степень жизненности. При такой онтогенетической структуре популяций в будущем произойдет резкое уменьшение (вплоть до полного исчезновения) участия дуба в ярусе А за счет естественного отпада, а сохранение низкой освещенности под сомкнутым пологом леса не позволит этому виду сформировать жизнеспособное молодое поколение.

Аналогичные прогнозы можно сделать и для осины, имеющей аналогичный тип онтогенетического спектра. Для берез повислой и пушистой,

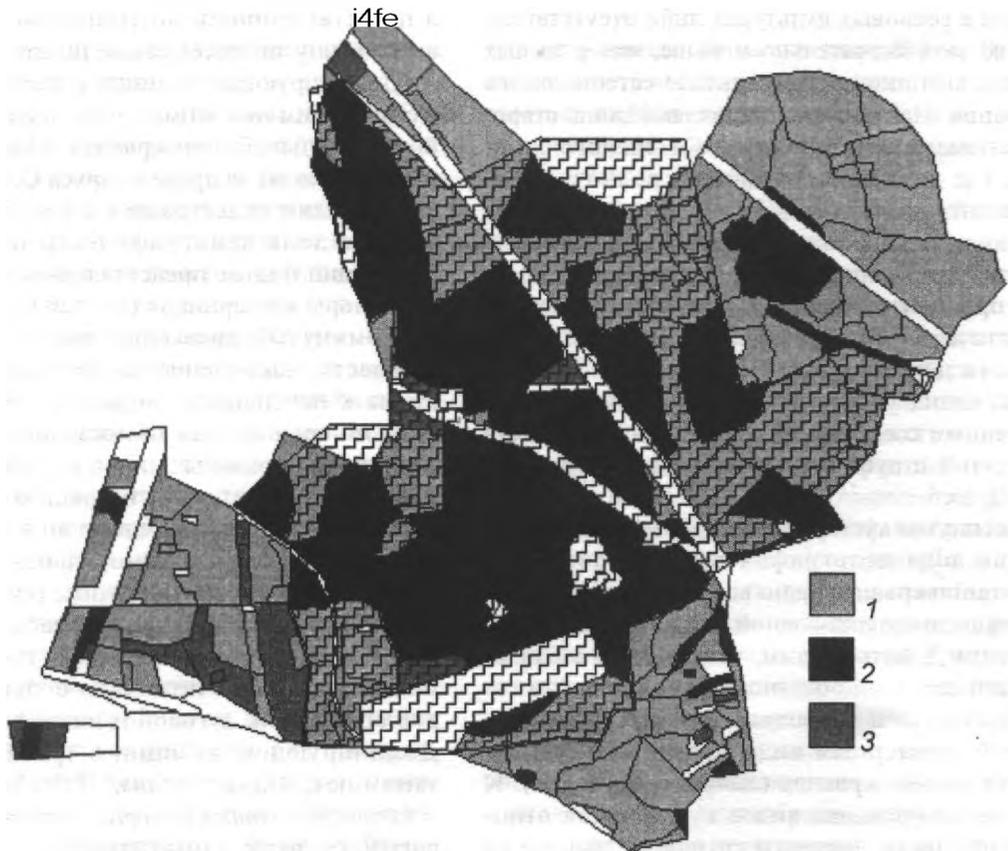


Рис.3.7. Пространственное размещение основных типов Д-фитоценозов в лесном массиве Коробовского лесопарка

1 - березняки неморальные и разнотравные; 2 - дубравы; 3 - сосняки и ельники неморальные. Штриховкой показаны контуры лесных массивов по состоянию на 1784 год

Таблица 3.8

Типы онтогенетических спектров деревьев в широколиственных лесах

Лесопарки	Корововский										Сьяновский				
	Дубравы					Липняки					Липняки				
	1	2а	2б	3	4	1	2а	2б	3	4	1	2а	2б	3	4
<i>Tilia cordata</i>		+					+					+			
<i>Quercus robur</i>			+						+				+		
<i>Acer platanoides</i>	+					+					+				
<i>Fraxinus excelsior</i>						+									
<i>Populus tremula</i>				+					+				+		
<i>Betula pubescens</i>			+											+	
<i>Betula pendula</i>				+						+				+	
<i>Malus sylvestris</i>					+										+
<i>Sorbus aucuparia</i>		+				+					+				
Число популяций деревьев	1	2	2	2	1	3	1		2	1	2	1	2	2	1
Число популяций кустарников	2	2	1			2	1	1			4	1			1

Типы спектров: 1 - инвазионный, 2а- полночленный, 2б -прерывистый, 3-регрессивный, 4-фрагментарный.

имеющих регрессивные возрастные спектры, в будущем следует ожидать полного исчезновения их из состава древостоев. Клен остролистный формирует инвазионный возрастной спектр с максимумом на иматурных особях, имеющих нормальную жизненность. В дальнейшем можно прогнозировать увеличение участия этого теневыносливого вида в составе древесной синузии. В синузии кустарников господствующие позиции занимают лещина с примесью бересклета бородавчатого и жимолости лесной.

В насаждениях с абсолютным доминированием липы в ярусе А в связи с низкой освещенностью под пологом леса оборот поколений сохранился лишь у двух видов: липы (см. табл.3.8) и лещины. Под липовым пологом наблюдается инвазия теневыносливых видов (остролистного клена, режесени обыкновенного) в связи с постоянным по-

ступлением семян от сохранившихся в ярусе А единичных генеративных деревьев этих пород. Остальные виды древесной синузии имеют регрессивный онтогенетический спектр, и в будущем можно ожидать полного исчезновения из состава древесной синузии светолюбивых дуба, березы, осины. В связи с низкой освещенностью под пологом леса синузия кустарников слабо выражена и имеет обедненный видовой состав (см. табл.3.5).

В березняках неморальных (возраст 60-80 лет), развивающихся на длительно лесных землях, онтогенетические спектры доминирующих в ярусе А эксплерентных видов (берез повислой и пушистой) относятся к регрессивному типу с резким преобладанием старых генеративных особей, которые в ближайшие десятилетия будут интенсивно выпадать из древостоя (табл.3.9). Единственным видом, формирующим полночленный возрастной спектр,

Таблица 3.9

Типы онтогенетических спектров деревьев в неморальных березняках

Лесопарки	Корововский					Сьяновский					Богдановский				
	1	2а	2б	3	4	1	2а	2б	3	4	1	2а	2б	3	4
<i>Betula pendula</i>				+					+					+	
<i>Betula pubescens</i>				+					+					+	
<i>Tilia cordata</i>	+							+							+
<i>Quercus robur</i>		+				+							+		
<i>Acer platanoides</i>	+					+									
<i>Picea abies</i>										+					+
<i>Ulmus glabra</i>															+
<i>Malus sylvestris</i>	+									+	+				
<i>Populus tremula</i>					+					+				+	
<i>Salix caprea</i>					+					+	+				
<i>Sorbus aucuparia</i>	+					+				+	+				
<i>Alnus incana</i>										+					
<i>Pyrus communis</i>															+
Число популяций деревьев	4	1		2	2	1	2	1	2	5	3		1	3	4
Число популяций кустарников	1	2	2			2	2	1		1	2	2	1		3

1См. примечание к таблице 3.8

является дуб, однако плотность популяций этого вида низка и составляет всего 300 400 особей на га. Следует отметить, что подавляющее число особей дуба относится к низкой жизненности и без проведения рубок ухода этот вид сильно уменьшит свое участие как в подросте, так и в древесном ярусе. Наиболее активно восстанавливает свои позиции липа сердцевидная, онтогенетические спектры которой относятся к инвазионному типу (см. табл.3.9). Инвазия клена остролистного происходит очень слабо, что связано со слабым заносом семян из участков дубрав, где этот вид сохранился в первом ярусе.

В кустарниковом ярусе абсолютное господство принадлежит лещине, а плотность популяций других видов кустарников невысока. По сравнению с Д-фитохорами широколиственных лесов в березняках неморальных увеличивается доля демографически полночленных популяций кустарников, что связано с более благоприятной световой обстановкой под пологом березы. Рассмотрение онтогенетических спектров популяций древесных и кустарниковых видов дает основание полагать возможную смену неморальных березняков на липняки с единичной примесью дуба и остролистного клена.

В разнотравных березняках Коробовского лесопарка (возраст 60 70 лет), имеющих послепахотное происхождение, практически полностью отсутствуют популяции деревьев, имеющие полночленные онтогенетические спектры (табл.3.10). Регрессивные онтогенетические спектры отмечены у березы бородавчатой, занимающей в настоящее время господствующие позиции в ярусе А. В качестве небольшой примеси в древесный ярус входят осина, береза пушистая.

Благоприятная световая обстановка под пологом березняков приводит к активному возобновлению древесных видов и пышному развитию синузии кустарников, где представлено максимально возможное число видов (см. табл.3.6). Среда деревьев наиболее активное возобновление отмечено у липы сердцевидной и дуба, семена которых заносятся из близко расположенных участков широколиственных лесов, составляющих "ядро" Коробовского массива. Помимо липы и дуба в послепахотных березняках отмечено возобновление ряда светолюбивых пионерных видов: ивы козьей, березы пушистой, осины, яблони (см. табл.3.10). В синузии кустарников демографически полночленные популяции имеют крушина, лещина, жимолость, калина, остальные виды кустарников имеют чаще всего инвазионный спектр.

В будущем по мере распада первого яруса в послепахотных березняках Коробовского лесопарка можно ожидать формирование дубово-липовых лесов с участием мелколиственных видов, где со временем в синузиях деревьев и кустарников будет возрастать доля неморальных видов.

### 3.5.2. Сьяновский лесопарк

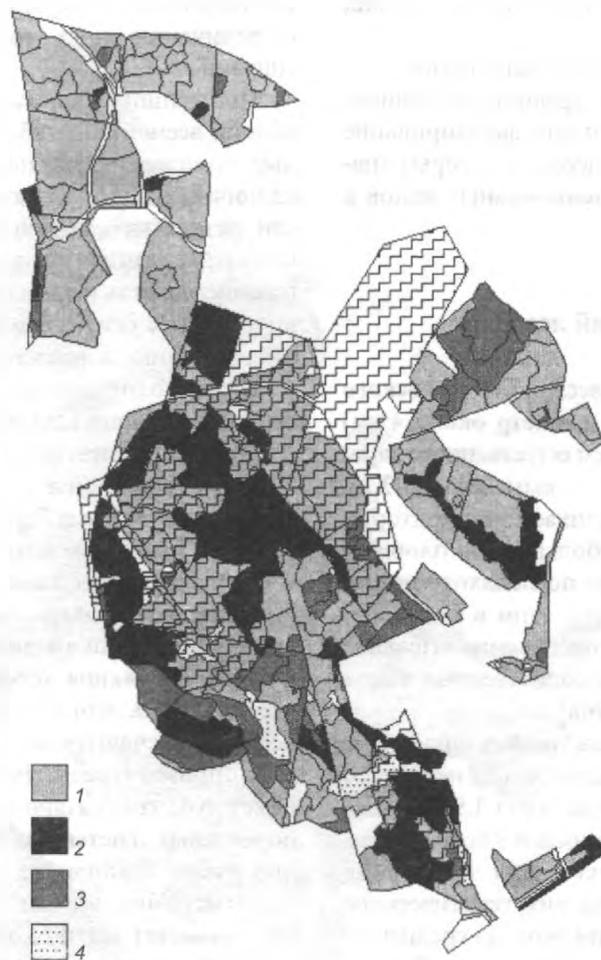
Сьяновский лесопарк (площадь 609 га, диаметр около 2,5 км) имеет в центре липовые и дубовые насаждения 70-80-летнего возраста, занимающие около 20% площади массива (рис.3.8). По возрастной структуре эти леса близки к рассмотренным выше широколиственным лесам Коробовского лесопарка, а по видовому составу древесной синузии - несколько беднее. В центральной части лесопарка только липа формирует полночленные

Таблица 3.10

Типы онтогенетических спектров деревьев в разнотравных березняках

Лесопарки Типы спектров	Коробовский					Сьяновский					Богдановский				
	1	2а	2б	3	4	1	2а	2б	3	4	1	2а	2б	3	4
<i>Tilia cordata</i>	+					+									+
<i>Populus tremula</i>					+					+					+
<i>Betula pendula</i>				+					+						+
<i>Quercus robur</i>	+							+					+		
<i>Betula pubescens</i>		+						+					+		
<i>Alnus sylvestris</i>	+												+		
<i>Salix caprea</i>	+												+		
<i>Picea abies</i>					+										+
<i>Acer platanoides</i>					+										
<i>Alnus incana</i>					+										+
<i>Sorbus aucuparia</i>	+					+									
<i>Ulmus glabra</i>															+
<i>Pinus sylvestris</i>															+
Число популяций деревьев	5	1		1	4	2		2	1	2	4	1	1	2	4
Число популяций кустарников	4	4			3	3	1	2			2	2	1		2

1 См. примечание к таблице 3.8



**Рис.3.8.** Пространственное размещение основных типов Д-фитохор в лесном массиве Съяновского лесопарка

/ - березняки неморальные и разнотравные; 2 - дубравы; 3 - сосняки и ельники неморальные; 4 - ольшаники. Штриховкой показаны контуры лесных массивов по состоянию на 1784 год

популяции. В связи с низкой освещенностью под пологом липняков возобновление древесных видов происходит плохо, а синузия кустарников выражена слабо. В синузии кустарников полночленные популяции образует лишь жимолость лесная, а остальные виды имеют, как правило, инвазионный тип спектра. В будущем здесь можно ожидать формирование монодоминантных липовых лесов.

Неморальные березняки Съяновского лесопарка, развивающиеся на длительно лесных землях по онтогенетической структуре популяций деревьев и кустарников мало чем отличаются от аналогичного типа Д-фитохор Коробовского лесопарка (см. табл.3.9).

Широколиственные леса с господством липы представляют собой мощный источник распространения семян липы и других неморальных видов.

Анализ нескольких центробежно расположенных пробных площадей, заложенных в послепахотных березняках, показывает, что наиболее активно инвазия липы происходит на расстоянии 50-100 м от липового ядра, что хорошо согласуется с данными о дальности диссеминации липы [Удра, 1990]. На расстоянии 50 м от липового ядра численность липового подростка составляет более 5000 экз./га, в то время как на расстоянии 700 м от ядра участие липы становится весьма незначительным и составляет всего 200 экз./га. В послепахотных березняках хорошо выражена синузия кустарников, в которой доминируют крушина и жимолость лесная.

Расстояние от источников семян оказывает влияние на видовой состав синузии кустарников: на расстоянии 50 м в состав кустарникового яруса

входит лещина, а на расстоянии 700 м этот вид полностью отсутствует.

В будущем, после распада существующих в настоящее время березовых древостоев Сьяновского лесопарка, можно ожидать формирование липовых и липово-дубовых лесов, в которых значительно увеличится доля неморальных видов в составе всех синузий.

### 3.5.3. Богдановский лесопарк

Формирование лесного массива Богдановского лесопарка (площадь 856 га, диаметр около 4 км) происходило в основном путем естественного зарастания пахотных земель березовым лесом в XIX веке. В XVIII веке на рассматриваемой территории располагалось несколько небольших по площади участков леса, имевших также послепахотное происхождение (рис.3.9). В связи с этим в Богдановском лесопарке наблюдается очень незначительное участие липы и других широколиственных видов деревьев (за исключением дуба).

В березняках неморальных, развивавшихся на длительно лесных землях и испытавших несколько приемов сплошных рубок (см. табл.3.9), березы бородавчатая и пушистая занимают господствующие позиции в верхнем ярусе. Для этих видов характерен регрессивный тип онтогенетического спектра (см. табл.3.9) с максимумом на средневозрастных или старых генеративных особях. В популяциях преобладают деревья порослевого происхождения. В настоящее время происходит естественное старение и самоизреживание древостоев, появились одиночные вывалы и ветроломы.

Ценопопуляции дуба имеют прерывистый тип спектра (см. табл.3.9). Среди взрослых особей преобладают старые генеративные деревья порослевого происхождения, находящиеся в ярусе  $A_2$ . Численность взрослых деревьев дуба варьирует в пределах 10-30 экз./га. Подрост дуба представлен  $j$  и  $im$  особями, по высоте не превышающими 0,5-1,5 м. Ценопопуляции осины относятся к регрессивному типу, так же как и дуба (см. табл.3.9). В настоящее время активно отмирают старые генеративные и сенильные деревья, пораженные сердцевинной гнилью.

Из кустарников следует особо выделить крушину ломкую и лещину обыкновенную - доминантов кустарникового яруса. Эти виды отличаются полночленными онтогенетическими спектрами, что свидетельствует об устойчивом положении этих видов в синузии кустарников. Популяция лещины характеризуется активным семенным во-

зобновлением, которое в будущем может привести к увеличению доли этого вида в кустарниковой синузии.

Популяции рябины обыкновенной, ивы козьей, яблони лесной (см. табл.3.9), калины - инвазионные. Фрагментарные популяции, представленные единичными  $im-v$  особями, характерны для липы, ели, вяза голого, груши обыкновенной, черемухи. Основные лимитирующие факторы, определяющие численность и жизнеспособность подроста этих видов: занос семян, способность к вегетативному размножению, повреждение подроста копытными (особенно охотно поедаются ива козья, рябина, бересклет, яблоня, ель), а также конкуренция за свет и элементы минерального питания с доминантами древесной и кустарниковой синузий.

В послепахотных березняках Богдановского лесопарка, расположенных в центре массива, занос семян позднеуспешивных видов крайне ограничен большим расстоянием. Анализ возобновления древесных видов показывает, что оно недостаточно для формирования устойчивых древостоев. Следует отметить, что в подросте в небольшом количестве встречаются все виды потенциальных ценообразователей. Наибольшую численность имеет дуб, что связано с сохранением в древостое порослевых угнетенных экземпляров после сплошных рубок. Единичные экземпляры представляют собой источники семян. Численность подроста /губа составляет всего около 30 экз./га, что связано с недостаточно активным плодоношением сохранившихся угнетенных семенников, а также объясняется плохой сохранныостью подроста под пологом леса. Одинаково низкую численность (6-7 экз./га) имеют липа и ель, семенники которых встречаются на территории Богдановского лесопарка очень редко. Ближайшие единичные семенники липы расположены на расстоянии не менее 400-500 м, семенники ели - 700-800 м. Единично встречен подрост ильма шершавого. Следует отметить, что подрост всех потенциальных ценообразователей, за исключением дуба, имеет высокую жизнеспособность и хорошее состояние. В настоящее время под пологом березовых лесов формируется кустарниковый ярус из кустарников (лещины, крушины, рябины и других видов). Наиболее устойчивые позиции имеют лещина и крушина, для которых характерны полночленные популяции.

Анализ особенностей возобновления в березовых лесах Богдановского лесопарка свидетельствует о недостаточном возобновлении широколиственных видов деревьев. В будущем, после распада березовых древостоев, здесь возможно формирование сообществ с преобладанием кустар-

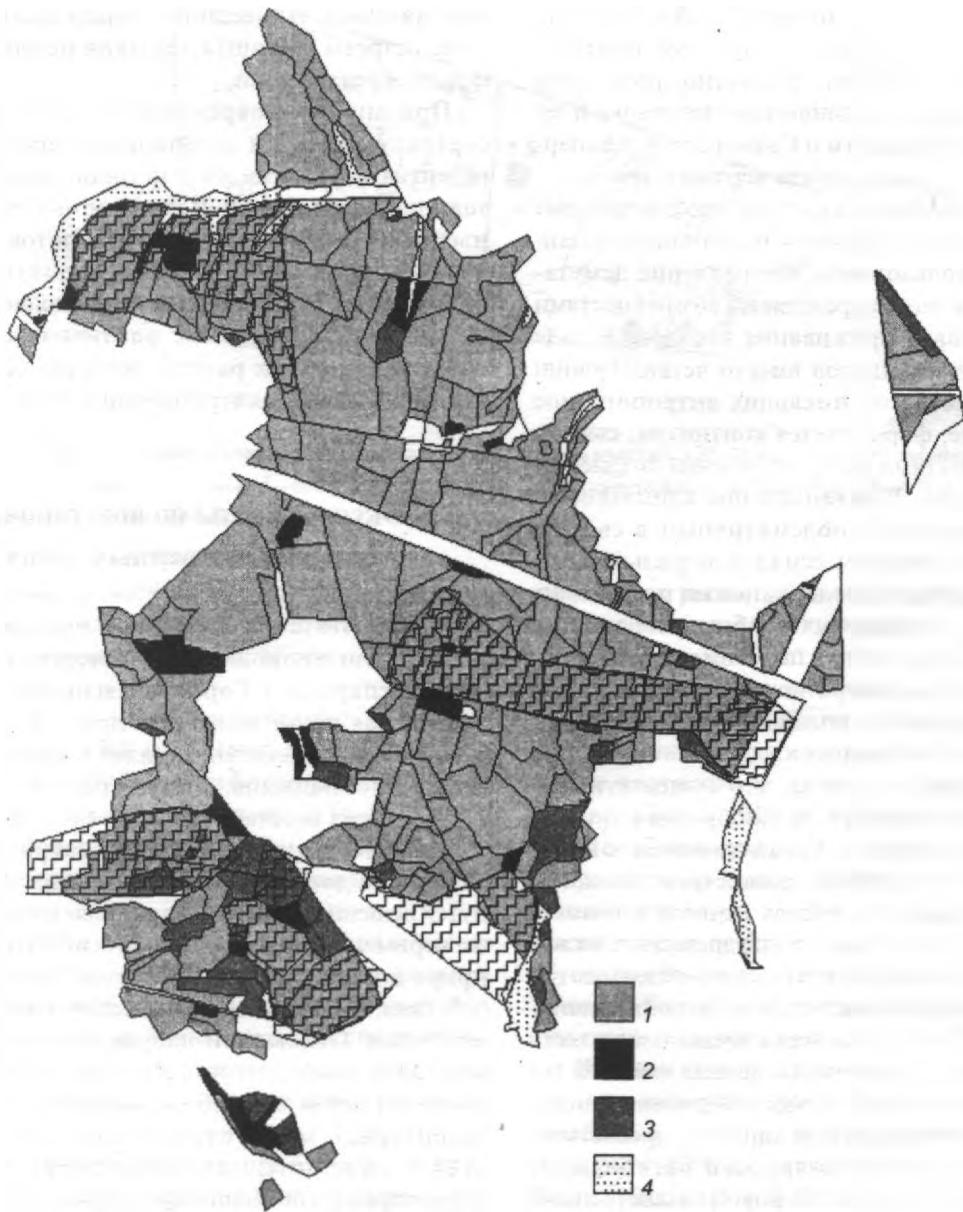


Рис.3.9. Пространственное размещение основных типов Д-фитоценозов в лесном массиве Богдановского лесопарка

1 - березняки неморальные и разнотравные; 2 - дубравы; 3 - сосняки и ельники неморальные; 4 - ольшаники. Штриховкой показаны контуры лесных массивов по состоянию на 1784 год

ников и пионерных деревьев. Можно полагать, что участие дуба также увеличится.

Подводя итог, следует отметить, что в лесных массивах заповедника Горки не представилось возможным организовать существующие лесные сообщества в сукцессионные ряды. Существующие ценозы представляют разнообразный "веер" дему- тационных вариантов, связанных как с различным хозяйственным использованием в прошлом, так и

с особенностями расселения видов в настоящее время.

Так, в Съяновском и Коробовском лесопарках начинается формирование моно- и олигодоминантных сообществ субклимаксового типа с господством липы сердцевидной. В Богдановском лесопарке восстановление популяционных локусов липы задерживается в связи с недостатком семян и с активным формированием сомкнутого яру-

са из кустарников. Несмотря на периодическое поступление желудей, подрост дуба часто не выдерживает конкуренции с подростом липы или кустарников и погибает. Вероятно, роль дуба будет возрастать в Богдановском лесопарке и по периферии Коробовского и Съяновского лесопарков при активизации распада верхнего яруса.

Из анализа материала следует, что в островных лесных массивах, выведенных из активного хозяйственного использования, направление демулационных смен в лесах определяется возможностями заноса зачатков и приживания всходов. В ходе демулационных процессов вместо четких границ между сообществами, имеющих антропогенное происхождение, формируется континуум, связанный с особенностями распространения поздне-сукцессивных видов. Восстановление климаксовых сообществ кажется проблематичным в связи с недостаточным заносом семян неморальных видов. Во всех случаях в ходе сукцессии происходит формирование сомкнутых сообществ с низким уровнем освещенности под пологом леса, что приводит к снижению биоразнообразия за счет частичной или полной элиминации светолюбивых видов деревьев, кустарников и трав.

Исследования показали, что существующие различия биологического разнообразия и сукцессионного статуса лесов, проявляющиеся в изменении породного состава древостоев, эколого-ценотического спектра лесных ценозов и онтогенетического состава популяций древесных видов в сходных экотопических условиях объясняются разной историей хозяйственного использования территории. При этом во всех случаях наблюдается предельная упрощенность лесных, ценозов по сравнению с зональным типом (обедненный видовой состав, одновозрастный характер древостоев, нарушенность мозаично-ярусной организации ценозов в результате многовековой хозяйственной деятельности человека). Наиболее сильные изменения видового состава происходят при формировании лесов на месте пашни. При этом формируются преимущественно чистые березовые древостой с обедненным набором неморальных видов. После рубок сохраняются виды деревьев и кустарников, способных к образованию пнейвой поросли, а также в большей степени сохраняется травяной покров с господством неморальных видов трав. Некоторые виды потенциальных ценообразователей либо практически полностью исчезли, либо сильно уменьшили свое участие в составе древостоев, что вызвано сильным антропогенным прессом на протяжении продолжительного периода времени.

В связи с этим демулационные процессы в лесных массивах заповедника Горки протекают на фоне острого дефицита зачатков потенциальных ценообразователей.

При анализе современного сукцессионного состояния лесов и составлении прогнозов их развития необходим учет истории природопользования, особенностей формирования лесных массивов в сочетании с оценками потока диаспор поздне-сукцессивных видов и вероятностей их приживания. Проведенные исследования позволили выявить основные различия лесных сообществ, имеющих разную историю хозяйственного использования территории в прошлом.

### 3.6. Эксперименты по восстановлению широколиственных лесов

В результате исследований, проведенных на территории природно-исторического заповедника-лесопаркхоза Горки, выяснилось, что подавляющая часть лесов утратила способность к естественному восстановлению в связи с многовековой хозяйственной деятельностью.

Проблема восстановления лесных экосистем и сохранения биологического разнообразия в таких случаях недостаточно проработана. Одним из путей решения этой проблемы является проведение экспериментальных работ на особо охраняемых природных территориях, где допускаются воздействия, направленные на восстановление лесных экосистем. Основными направлениями работ по восстановлению антропогенно нарушенных лесов, расположенных на особо охраняемых природных территориях, могут служить следующие: 1) восстановление потенциального флористического разнообразия (особенно древесных видов); 2) восстановление структурного разнообразия (разно-возрастной мозаично-ярусной структуры или гар-мозаики); 3) восстановление генетического разнообразия.

С учетом изложенных выше принципов были заложены опыты по восстановлению лесов зонального типа на месте послепахотных березняков Богдановского лесопарка. Лесной массив Богдановского лесопарка, в основном представленный послепахотными березняками, находится в критическом состоянии. Плохое состояние лесных экосистем объясняется, с одной стороны, естественным старением и распадом одновозрастных порослевых древостоев березы, и с другой стороны - практически полным отсутствием надежного

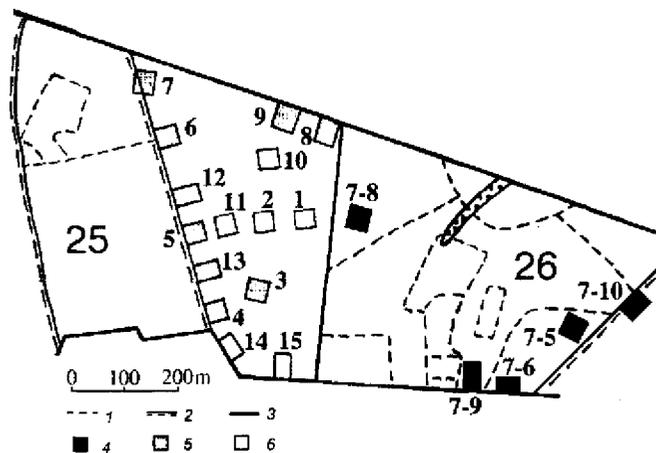


Рис.3.10. Схема размещения экспериментальных пробных площадей в кварталах 25-26 Богдановского лесопарка

/ - границы выделов; 2 - дороги; 3 - границы кварталов; 4 - экспериментальные котловинные рубки 1988 года; 5 - вырубки 1994-95 годов; 6 - вырубки 1996-97 годов

естественного возобновления древесных видов, занимавших господствующие позиции в лесах доагрикультурного периода [Леса..., 1987, Коротков, 1992].

Первые научно-производственные опыты были заложены в 1988 году (рис. 3.10). В результате проведения рубок переформирования были образованы "окна" размерами 0,16-0,25 га, в которые проводилась посадка и посев био группами основного древесного эдификатора - дуба черешчатого.

В результате лесокультурных работ к концу первого вегетационного периода после посадки плотность особей дуба в био группах достигла достаточно высоких значений и составила от 0,8 до 4,9 экз./кв. м. Наилучшие показатели были достигнуты при создании культур дуба шпиговкой желудей.

На экспериментальных пробных площадях проводились наблюдения за ростом саженцев и семян дуба, а также детальный учет естественного и искусственного возобновления.

На 7-ой год после посадки средние значения высоты саженцев дуба составляют 180-210 см, максимальные значения - 220-260 см. Годичный прирост саженцев составлял 60-80 см. На 7-ой год после посева семена имели среднюю высоту 170-270 см (максимальные значения - 180-320 см). Годичный прирост семян составил в среднем 50-90 см. В результате проведенных измерений и расчетов не удалось выявить достоверных различий между саженцами и сеянцами. Наилучшие

показатели роста дуба наблюдались при условии регулярного ухода за культурами.

Анализ возобновления показал, что создание культур привело в настоящее время к абсолютному преобладанию дуба по численности над всеми другими видами деревьев и кустарников. Сравнение плотности и состава подроста деревьев и кустарников в 1990 и 1995 годах показало снижение общей плотности подроста деревьев в результате процессов самоизреживания и проведения рубок ухода. В то же время сохранялось господствующее положение дуба в подросте. Кустарниковая сингузия изменилась в меньшей степени. Большая часть био групп дуба на шестой год после посадки сомкнулась и не требует ухода.

Важным результатом экспериментальных работ явилось увеличение флористического разнообразия, особенно в сингузии трав (табл. 3.11).

В 1994-1996 годах экспериментальные работы были продолжены. В 1993 году в 25 квартале были выбраны 15 пробных площадей размерами 0,15-0,16 га (см. рис.3.10). Предварительно проведены полные таксационные, геоботанические, популяционные описания, рассчитаны коэффициенты жизненного состояния и поврежденности древостоев, проведена оценка экотопов по экологическим шкалам.

Главная особенность экспериментов состоит в восстановлении потенциального разнообразия древесных видов хвойно-широколиственных лесов путем создания культур в искусственных окнах. Предложены различные схемы размещения био групп следующих видов: дуба черешчатого, липы сердцевидной, клена остролистного, ясеня обыкновенного, ильма шершавого, ели обыкновенной.

1 Практическая реализация лесохозяйственных мероприятий осуществлялась сотрудниками Богдановского лесопарка под руководством лесничего Н.Г.Селиверстова.

Таблица 3.11

Сравнение показателей биоразнообразия растительных сообществ до и после рубок (25 и 26 кварталы Богдановского лесопарка)

Показатели		26 квартал		25 квартал	
		до рубки 1988 г.	вырубка 1990 г.	до рубки 1993 г.	вырубка 1994 г.
Число видов	деревьев	8	6	6	6
	кустарников	7	5	5	5
	трав	27	45	40	46
Видовое богатство		70	104	99	113
Видовая насыщенность на 100 кв. м	Среднее	42	56	51	57
	Диапазон	37–52	43–64	34–61	42–68
	Коэффициент вариации, %	12	14	17	17
Индекс Уиттекера		0,7	0,9	0,9	1,0
Соотношение видов по эколого-ценоотическим группам, % <sup>1</sup>					
Бореальная (Bг)		14	7	12	9
Лугово-опушечная (Md)		19	34	33	37
Неморальная (Nm)		48	30	33	29
Нитрофильная (Nt)		12	14	12	14
Боровая (Pn)			4	4	4
Водно-болотная (Wt)		7	11	6	8

<sup>1</sup> Относительное участие (в %) эколого-ценоотических групп по среднему показателю из соответствующей выборки геоботанических площадок.

Размеры окон и их размещение по массиву планировались с таким расчетом, чтобы, во-первых, обеспечить оптимальные экологические режимы для развития подроста ценных видов (особенно дуба), во-вторых, способствовать сохранению лесной среды и формированию устойчивой разновозрастно-мозаичной структуры лесного биоценоза.

На первом этапе, в 1994-1995 годах, проведена рубка переформирования на девяти пробных площадях (см. рис. 3.10). В сформированных окнах весной и осенью 1994-95 годов проведена посадка культур следующих древесных видов: дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, липы сердцевидной, клена остролистного, ели обыкновенной. Из предложенного ассортимента древесных пород в питомниках найден посадочный материал только одного вида - ели. Остальные древесные породы были взяты из-под полога леса или на опушках. Таким образом, в окна были высажены саженцы, различающиеся по высоте, возрасту, жизненному состоянию. Удовлетворительное качество имели лишь саженцы липы и клена остролистного. Саженцы ясеня и дуба имели, как правило, низкую жизненность. В последующие годы проводилось дополнение культур и уход за ними. Анализ возобновления на вырубках 1995 года показал, что создание культур привело к доминированию в составе подроста дуба (на ПП N 93-6, 93-12) и ели (на ПП N 93-5, 93-13). На 3-4-й годы после посадки наблюдался успешный рост культур ели, дуба, липы, остролистного клена, ясеня обыкновенного.

На втором этапе, в 1996-1997 годах проведены рубки и посадка лесных культур дуба на шести экспериментальных площадях. Попытка создания культур дуба путем посева желудей не дала положительных результатов в связи с тем, что всходы были практически полностью повреждены кабаном. Осенью 1997 года культуры дуба были созданы заново путем посадки семян. Посадка была проведена стандартными сеянцами по схеме 2x1 м.

В результате улучшения световой обстановки в окнах, сформированных рубками, произошло увеличение видовой насыщенности и видового богатства за счет появления видов лугово-опушечной, боровой, нитрофильной и водно-болотной эколого-ценоотических групп (см. табл. 3.11).

Работы по реконструкции полидоминантных лесов потребуют длительной и кропотливой работы всего коллектива заповедника Горки. По-видимому, только последовательное проведение предложенной системы лесохозяйственных мероприятий позволит сформировать мозаично-разновозрастные полидоминантные леса, отличающиеся высокой устойчивостью к комплексу неблагоприятных антропогенных факторов.

## Заключение

Проблема восстановления и сохранения биологического разнообразия на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) до конца не решена. Особенно сложно решать эту задачу для

территорий, испытавших в прошлом сильное антропогенное воздействие. Зачастую введение строгого режима охраны или ослабление хозяйственной деятельности не обеспечивает сохранение биоразнообразия. В связи с этим необходима разработка дифференцированных методов охраны и ведения хозяйства на ООПТ. Целесообразно выделение по крайней мере трех функциональных зон: 1) абсолютно заповедной, где исключаются какие-либо хозяйственные воздействия; 2) зоны консервации природно-антропогенных экосистем путем сохранения или имитации того режима, который являлся условием их возникновения (например, в состав этой функциональной зоны должны входить луга, где обязательным условием их сохранения является сенокосение или выпас); 3) зоны активного восстановления экосистем (в эту зону выделяются сообщества, утратившие способность к самовосстановлению). Основой для выделения зон могут служить материалы лесоустройства, архивные материалы по истории природопользования, маршрутные наблюдения, детальные лесоводственные, геоботанические и демографические исследования на пробных площадях.

В настоящее время зональные леса практически полностью утрачены не только на территории заповедника Горки, но и в пределах всей зоны широколиственных лесов [Восточноевропейские..., 1994]. Их место заняли производные разновозрастные монодоминантные леса с преобладанием мелколиственных пород (в основном березы) и лесные монокультуры. В процессе активной хозяйственной деятельности оказалось утрачено как структурное разнообразие зональных широколиственных лесов, выразившееся в сложной разновозрастной мозаике окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов (*gap-mosaics*), так и видовое разнообразие. Утрата видового разнообразия, связанная с упрощением мозаично-ярусной организации лесных ценозов, выражается прежде всего в резком уменьшении числа видов широколиственных деревьев.

К отрицательным моментам ведения лесного хозяйства, снижающим биологическое разнообразие лесных экосистем, следует отнести уборку валежа, а в некоторых случаях и проведение санитарных рубок. В результате этих мероприятий утрачивается мозаичная структура почвенного покрова, связанная с вывалами деревьев. Это приводит к исчезновению микроместообитаний, от которых зависят жизненные циклы многих видов растений, животных, грибов и микроорганизмов.

Следует отметить, что длительное неистощительное лесопользование возможно лишь при ус-

ловии восстановления лесных экосистем, максимально приближенных по структуре и породному составу к ненарушенным лесам зонального типа. Ставка на создание лесных монокультур на обширных территориях может привести к снижению биоразнообразия, возрастанию риска повреждения культур в результате вспышек размножения патогенных микроорганизмов и энтомофагов, уменьшению почвенного плодородия, снижению почвозащитных и водоохраных функций.

Теоретической основой восстановления лесов зонального типа может служить мозаично-циклическая концепция экосистем (или *gap-парадигма*) [Коротков, 1991; The mosaic-cycle..., 1991].

Диагностика возможности восстановления лесных массивов зонального типа проводится на основе:

1 - оценки экотопов по экологическим шкалам, что даст возможность правильно подобрать оптимальный набор древесных пород для всех типов местообитаний;

2 - оценки состояния популяций древесных эдификаторов с учетом радиуса эффективной диссеминации и возможностей естественного возобновления. Это позволит оценить степень нарушения лесных экосистем и составить прогнозы их развития на ближайшие десятилетия, а также резко сократить затраты на лесовосстановление;

3 - анализа флористического состава, в том числе степени флористической неполноценности лесных фитоценозов. Это даст возможность оценить степень нарушения лесных экосистем, а также рассчитать потенциальный набор древесных эдификаторов и потенциальную флору для каждого местообитания;

4 - изучения истории хозяйственного использования территории на основе архивных источников, что даст возможность понять причины возникновения тех или иных типов лесных экосистем и оценить факторы, влияющие на флористическую и демографическую неполноценность древесной синузии.

Опыт проведения экспериментальных лесохозяйственных мероприятий на территории заповедника Горки и анализ лесоводственной литературы дает возможность предложить наиболее важные направления работ по восстановлению зональных широколиственных лесов:

1. Восстановление структурного разнообразия - разновозрастной системы мозаик окон возобновления - путем проведения группово-выборочных рубок или имитации естественных вывалов. Размеры окон и их размещения по территории

массива должны рассчитываться исходя из экологических потребностей древесных видов, радиуса эффективной репродуктивной активности древесных видов, а также с учетом максимального сохранения лесной среды. Имеющиеся расчеты и данные показывают, что оптимальные размеры окон составляют по диаметру 1,5-2 высоты окружающего полога леса (0,1-0,3 га).

2. Восстановление видового разнообразия должно базироваться на естественном возобновлении в сочетании с созданием лесных культур недостающих ценных древесных видов. Рубки ухода должны обеспечить оптимальное соотношение древесных видов и их успешное развитие. Для целого ряда редких видов трав, отличающихся малым радиусом репродуктивной активности,

восстановление их популяций целесообразно проводить путем реинтродукции.

3. Восстановление генетического разнообразия популяций древесных видов. При закладке питомников необходимо использовать гетерогенный семенной материал, собранный из местных популяций древесных видов.

Восстановление полидоминантных разновозрастных широколиственных лесов зонального типа поможет обеспечить длительное неистощительное лесопользование (вне пределов заповедника), а также будет способствовать поддержанию высокого биоразнообразия лесных экосистем, сохранению и восстановлению почвенного плодородия, увеличению устойчивости лесных экосистем.

## Глава 4

# ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

### 4.1. Краткая характеристика природных условий

Приокско-Террасный государственный биосферный заповедник находится в 100 км к югу от Москвы, на левом берегу реки Оки в пределах ее широтного участка. Площадь заповедника чуть менее 5000 га, территория имеет форму практически правильного квадрата со стороной 7 км. Заповедник как самостоятельная единица был организован в 1948 году на месте Приокско-Террасного участка Московского заповедника, созданного в 1945 году [Каляев, 1969]. Целью организации заповедника было сохранение и изучение природы Подмосковья, сохранение реликтовой Окской флоры [Смирнов, 1965].

Заповедник расположен в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской моренно-эрозивной равнины. Территория заповедника входит в атлантико-континентальную климатическую область. Среднегодовая температура равна 3,5°C, средняя температура января составляет -10,6°C, июля +17,7°C. Средняя годовая сумма осадков 750 мм, снежный покров устанавливается в начале декабря, сходит в середине апреля [Физико-географическое..., 1963; Растительность..., 1980; Медведева и др., 1983].

Не существует единого мнения относительно зонального положения заповедника. По лесорастительному районированию [Курнаев, 1982] территория заповедника отнесена к подзоне теневых широколиственных лесов (район Приокско-Террасной низины), а в системе геоботанического районирования [Геоботаническое..., 1989] – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе в составе Московского округа.

Заповедник занимает пологий южный склон окской долины с абсолютной высотой от 120 до

180 м. В заповеднике представлены фрагменты верхней поймы р.Оки, все левобережные надпойменные террасы (3–4) и водораздельная территория. Террасы сложены коренными породами каменноугольного периода, преимущественно известняками, перекрытыми днепровской мореной и мощным покровом аллювиально-флювиогляциальных песков. Мощность песчаных отложений варьирует от 75 см до 2 м, а на нижних террасах, преимущественно в их западной части, и более двух метров. Песчаный плаш перекрывает разновременные отложения на древних террасах: четвертичные моренные суглинки, карбоновые известняки и глины [Лицов, 1946].

С севера на юг заповедник пересекает две небольших речки: Таденка, приток Оки, длиной около 10 км и шириной до 4 м, и Папиковка, длиной около 6 км и шириной 1,5 м, которая не доходит до Оки, теряясь в болотце карстового происхождения за южной границей заповедника. Рельеф территории заповедника преимущественно слабо волнистый с негустой сетью ручьев и оврагов, в южной части заповедника – бугристо-донный. Почвы преимущественно дерново-подзолистые, местами оглеенные; на пониженных участках водоразделов – торфянистые, а при близком подстилании известняков – дерново-карбонатные.

### 4.2. Археологические и историко-архивные данные по истории природопользования

Заселение территории Московской области началось в верхнем палеолите (40–35 – 12–10 тыс. лет назад), но памятников того времени известно очень немного. На территории Серпуховского уезда палеолитических стоянок до настоящего

времени не найдено. В мезолитическое время в Волго-Окском междуречье известны бутовская культура (6–8 тыс. лет до н.э.) и пеневская культура (5,5–7 тыс. лет до н.э.). Стоянки были небольшими, располагались обычно недалеко от воды.

В неолитический период на территории Московской области выделяются верхневолжская (5,5–3 тыс. лет до н.э.), дьяловская (3–4 тыс. лет до н.э.) и сменявшая их волосовская (2,5–1 тыс. лет до н.э.) культуры. Поселения были крупными, располагались в основном в поймах, на первых террасах. На протяжении всего этого времени основой хозяйства были охота и рыболовство.

Производящее хозяйство на территории Русской равнины появилось в эпоху бронзы. С третьего–второго тысячелетий до н.э. территория была заселена племенами фатьяновской культуры, во второй половине второго тысячелетия до н.э. их сменяют племена поздняковской культуры. В раннем железном веке территорию заселяли угрофинские племена дьяковской культуры (VIII век до н.э. – VII век н.э.), которые занимались скотоводством (крупный рогатый скот, лошади, свиньи) и подсечно-огневым земледелием (пшеница, просо, лен, конопля). С середины первого тысячелетия до н.э. дьяковцы знали пашенное земледелие (рапо в воловьей упряжке).

Славянская колонизация края началась в VIII–IX веках н.э. племенами вятичей, занимавшихся земледелием и скотоводством. Основной формой земледелия была, вероятно, подсечно-огневая система. Значительную роль в хозяйстве продолжали играть охота и рыболовство. На территории Серпуховского уезда известно довольно много славянских памятников с домонгольскими слоями. Во время татаро-монгольского нашествия и периода феодальной раздробленности (XIII–XV века) хозяйственная жизнь на левобережье Оки не замирает полностью, но активность ее падает. Значительные площади зарастают лесом, увеличивается численность бобров и, по-видимому, сопряженная с ней увлажненность территории.

В начале XIV века начинается “восхождение” Московского княжества. В результате столкновения между Москвой и Рязанью левобережье Оки от Коломны до Протвы почти полностью присоединяется к Москве. Первое упоминание о Серпухове датируется 1328 годом (археологические же находки свидетельствуют о том, что Серпухов был поставлен на месте древнего славянского городища, по крайней мере X века). Будучи фактически южной окраиной Московского государства, Серпуховские земли подвергались

нападениям со стороны орды и литовцев, затем со стороны Крымского ханства вплоть до XVI столетия. В середине XVI века происходит резкий подъем хозяйственной активности. Население быстро растет, леса вырубаются, земли распахиваются. На фоне господствующей подсечно-огневой системы земледелия начинают появляться постоянные пашни. Навоз практически не вывозится на поля, и песчаные почвы быстро истощаются, из-за чего приходится часто менять места расположения полей. Этот хозяйственный подъем длился недолго. В начале XVII века край вновь был разорен, пашни заброшены, население резко уменьшилось (в 10 раз по сравнению с серединой XVI века). Причиной тому были Смутное время, польско-литовская интервенция, восстание под предводительством Ивана Болотникова.

Ко второй половине XVII века ситуация стабилизировалась и Серпухов окончательно утратил свое военно-стратегическое значение. Леса снова стали вырубаться, земли распахиваться. Из-за быстрого роста населения, отсутствия свободных земель, установления крепостного права и укрупнения поселений пашни становятся преимущественно постоянными. Подсечно-огневая система земледелия в Серпуховском крае отходит в прошлое, хотя элементы перелога безусловно сохраняются до конца XIX века. Без внесения навоза (мало скота) урожай на песчаных почвах очень невелик и почвы быстро истощаются. Приходится распахивать большие территории и часто менять расположение полей.

Господствующей системой земледелия становится трехполье, сохранившееся практически без изменений вплоть до XX века (яровые, озимые, пар). Навоз вносился на паровое поле, но очень нерегулярно и в небольших количествах. Местоположение пашни, леса и сенокосов в этот период менялось довольно часто. В писцовых книгах XVII века постоянно встречаются выражения типа “пашенный лес”, “пашня лесом поросла”, “пустошь” (то есть место, ранее бывшее поселением и т.д.). Все эти пустоши имели своих владельцев и очень часто использовались как сенокосы или зарастали лесом.

Лесные территории активно использовались как источник древесины для строительства и для топлива. Бобровый промысел, судя по документам, прекратился в середине XVI века и “бобровики” перешли в разряд “пашенных людей” (1552 год). Появление дополнительного числа землепашцев привело к расширению пахотных угодий. В свою очередь большие площади пашни инициировали сильные эрозийные процессы благодаря расчле-

ненности рельефа по берегам р.Оки и легкому механическому составу почв.

К сожалению, до середины XVIII века существуют лишь археологические свидетельства и текстовые документы об истории использования земель, что затрудняет точную привязку прошлых воздействий на местности.

Первые массовые картографические источники появились лишь после 1766 года в процессе проведения кампании по Генеральному межеванию.

К моменту Генерального межевания Серпуховского уезда (1769 год) большая часть территории, занимаемая в настоящее время заповедником, была покрыта дровяным лесом и принадлежала нескольким частным владельцам (рис.4.1). Помимо вычерчивания подробных планов дач (исходный масштаб 1:8400) при межевании составляли текстовые описания каждого выделенного участка, так называемые экономические примечания. По материалам межевания следует, что в середине XVIII века большая часть современной территории заповедника была покрыта дровяным лесом (см. атлас Серпуховского уезда в 4-х частях, масштаба 1:84000 (2 версты в 1 дюйме),

1784 г., РГАДА, ф.1356, оп.1, 2N 02429). Дровяной лес состоял из мелколиственных пород (в основном береза, осина), возможно, с небольшой примесью хвойных и широколиственных пород. Возраст древостоя не превышал 40–60 лет. Из этих данных можно сделать заключение, что за 20–40 лет до момента Генерального межевания (1769 г.) большая часть территории прошла через этап открытой (без древесной растительности) поверхности в результате рубок или распахок. Об этом же говорят и названия дач, среди которых присутствуют многочисленные пустоши: Мелихова, Кривошейна, Сижкова, Симоновка, Жидовинова, Прокудина, Семеновская, Прилуки и др., то есть места, ранее занятые поселениями, распахкой, сенокосами. После заброса этих угодий и зарастания их дровяным лесом на этих угодьях традиционно продолжались сенокосение, выпас скота и выборочные рубки, что определенным образом сказывалось на формировании развивающегося леса.

Наиболее значительные изменения структуры угодий на территории современного заповедника произошли после реформы 1861 года. Помещики.

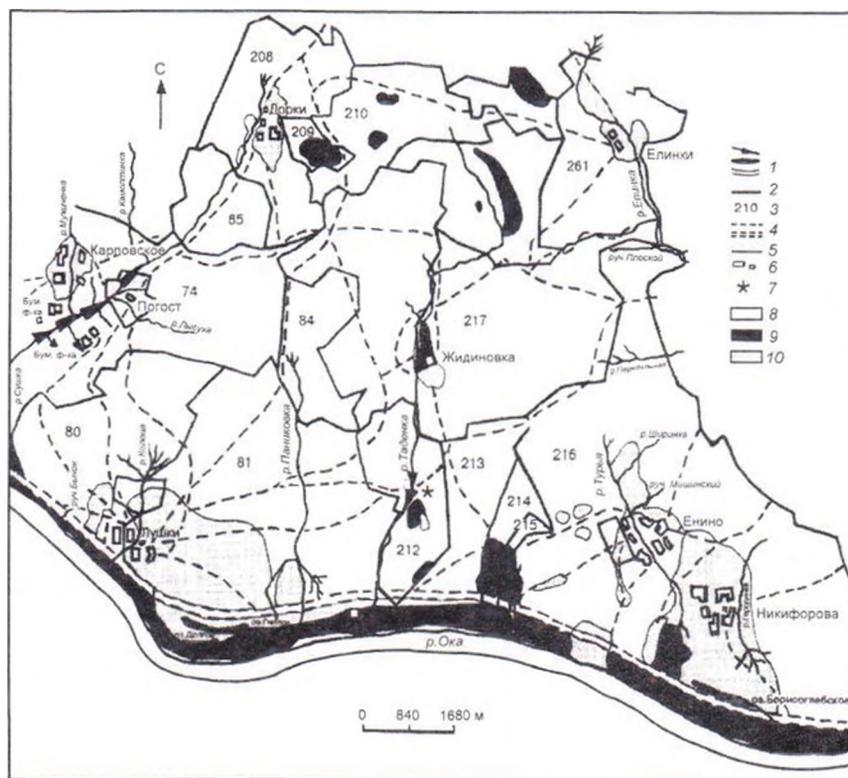


Рис.4.1. Фрагмент карты Генерального Межевания Серпуховского уезда 1769 года

1 – реки, озера, запруды; 2 – границы дач; 3 – номера дач; 4 – дороги; 5 – границы угодий; 6 – населенные пункты; 7 – мельницы; 8 – лес; 9 – сенокос; 10 – пашня

владевшие мелкими участками истощенной длительной эксплуатацией земли, быстро разорялись из-за потери бесплатной рабочей силы в виде крепостных крестьян и продавали свои заросшие лесом поля и сенокосы лесопромышленникам. В это время в окрестностях Москвы спрос на лес и древесину значительно возрос. Кроме того, Серпуховский уезд был одним из самых промышленных в Московской губернии. Здесь была развита текстильная и бумажная промышленность, требующая много древесины. Близость к Оке давала выгоды для транспортировки леса на продажу в южные безлесные губернии. Началось массовое сведение лесов на территории современного заповедника для нужд местной промышленности и на продажу.

С 1877 года сведение лесов на левобережье Оки приняло катастрофический характер. Песчаные почвы оголились, песок стал смываться со склонов, раздуваться ветром, засыпая пойменные сенокосы и поля. Ока серьезно обмелела, участились засухи. Начался фактически процесс опустынивания, идущий с большой скоростью. Подобная ситуация возникла во всех аналогичных ландшафтах по всей стране и стала угрожающей.

В 1888 году была подробно разработана и издана специальный лесоохранительный закон "Положение о сбережении лесов" [Рудзский, 1899], согласно которому леса на территории современного заповедника по берегу Оки были отнесены к категории защитных. В них были полностью запрещены рубки. На большей части уже оголенной вырубками территории проводились посадки сосны. В северной части заповедника леса продолжали вырубаться. С 1911 года в сухих сосновых лесах на территории заповедника начались массовые пожары. В 1918–1919 годах пожары приобрели более локальный характер, но полностью от них избавиться не удалось. Лесное хозяйство велось бессистемно. Рубки проводились как выборочные, так и сплошные. В 1937–1940-ые годы 75% территории заповедника были пройдены рубками ухода. В военное время проводились массовые рубки сплошными лесосеками на топливо. В 50-е годы текущего столетия часть открытой территории была вновь засажена лесом, преимущественно сосной.

Анализ историко-архивных документов позволяют сделать следующее заключение. Вся территория Приокско-Террасного заповедника характеризуется высокой интенсивностью антропогенных воздействий, предшествующих организации заповедника. Спецификой природопользования на изучаемой территории были мел-

коконтурность всех угодий (лесов, лугов, пашен) и многократное изменение способов использования каждого конкретного участка в течение последних столетий. Эти обстоятельства в дополнение к высокой экотопической неоднородности территории определяют высокую мозаичность современного почвенного и растительного покрова Приокско-Террасного заповедника.

### 4.3. Анализ биоразнообразия лесного покрова на территории заповедника

В Приокско-Террасном заповеднике при анализе видового разнообразия лесного покрова использованы три типа относительно крупных территориальных единиц: малый речной бассейн (раздел 4.3.1), крупные контуры, выделенные по доминантам верхнего полога (раздел 4.3.3), и вся территория заповедника (раздел 4.3.2). Реализация такого подхода позволяет выявить влияние как природных (экологических), так и антропогенных факторов на биоразнообразие лесного покрова. Нужно отметить, что, в отличие от других заповедников, в выборки геоботанических описаний Приокско-Террасного заповедника включены лишь те, что относятся к лесным сообществам.

#### 4.3.1. Влияние экологических факторов и фитоценотической обстановки на видовое разнообразие в лесной фитокамене

При анализе видового разнообразия имеет смысл рассмотреть его распределение в пределах таких естественных единиц, которые относительно легко можно выделить на любой лесной территории. Второе не менее важное свойство такой единицы – возможность рассмотрения ее в качестве элемента ландшафта как его самостоятельного и функционально организованного фрагмента. Третье желательное качество – ее регулярная повторяемость в пространстве. Всем этим свойствами обладает такая ландшафтная единица, которая получила название катены [Milne, 1935; Ландшафтно-геохимические..., 1989]. Растительный покров этой единицы был назван фитокаменой [Катенин, 1988]. Простейшая катена как совокупность экотопов, расположенных по гидрохимическому стоку, соответствует речному бассейну реки высокого порядка (малому речному бассейну). Структура видового разнообразия в пределах такого бассейна в совокупности с

типологии самих катен позволит в дальнейшем представить специфику структуры растительного покрова любого ландшафта лесной зоны.

На территории Приокско-Террасного заповедника можно выделить несколько речных бассейнов малых рек, впадающих в Оку. В северо-западной части представлен фрагмент бассейна р.Супки, центральную часть занимают бассейны рек Паниковки и Таденки. В юго-западной и юго-восточной части заповедника расположены два небольших бассейна ручьев, которые не доходят до Оки.

Объектом оценки и анализа видового разнообразия лесного покрова послужил бассейн р.Таденки, поскольку именно в этой части заповедника наиболее полно представлены различные варианты экотопов. Территория бассейна составляет около 20 кв. км с абсолютными высотами 121–183 м н.у.м. В настоящем разделе растительный покров этой территории рассматривается в качестве наиболее крупной фитохоры при анализе видового разнообразия. Эта фитохора охватывает пространство от одного местного водораздела (между р.Паниковкой) до другого (восточный ручей), поэтому вполне правомерно использовать для нее термин фитокатена [Катенин, 1988; Холод, 1991].

Бассейн р.Таденки включает несколько экотопов, занимающих разное положение в рельефе и сформированных на породах разного литологического состава. В пределах исследованной фитокатены выделены следующие экотопы (табл.4.1).

В основу деления данной территории на экотопы положены картографические материалы из фонда заповедника (рис.4.2) и некоторые публикации [Фридрих, 1955]. Фитохоры, соответствующие разным экотопам, условно названы Э-фитохорами (фитохора экотопа). В дальнейшем при анализе их видового разнообразия используются их номера, указанные в таблице 4.1.

Первый уровень членения лесного покрова соответствует фитохорам в границах каждого из перечисленных типов экотопа (см. рис.4.2). Второго уровня членения лесного покрова представлен фитохорами, которые выделены по преобладающим древесным видам. Они соответствуют в экологическом отношении разным биотопам [Заугольнова, 1999], поскольку даже в одном и том же экотопе в зависимости от состава древесного полога складывается разная фитоценотическая обстановка. Эти территориальные единицы растительного покрова условно названы Д-фитохорами (поскольку они выделены по древесным видам-доминантам). Выделение проведено на основе таксационных описаний; доминантом считался вид, участие которого превышало 6 единиц в формуле древостоя, в остальных случаях древостой считался смешанным. Выделены следующие варианты Д-фитохор – с преобладающим ели (Рс), сосны (Рн), мелколиственных пород (ВР), широколиственных (Q), ольхи черной (А) и смешанные (Мх).

Третий вариант членения лесного покрова проведен на основе преобладания видов одной или двух эколого-ценотических групп. Фитохоры этого уровня условно названы Ц-фитохорами. Выделены следующие эколого-ценотические группы: неморальная (Nn), бореальная (Br), боровая (Pn), нитрофильная (Nt), водно-болотная (Wt), березняковая (Bn) и луговая (Md).

Каждый таксационный выдел получал свое название по преобладанию одной-двух эколого-ценотических групп видов: неморальный (Nm), бореально-таежный (Br), бореально-борово́й (Br+Pn), бореально-неморальный (Nm+Br), неморально-борово́й (Nm+Pn) неморально-нитрофильный (Nt+Nm), бореально-болотный (Wt+Br). Название присваивалось на основании указания доминантных видов нижнего яруса в таксационных описаниях и уточнялось с помощью геобота-

Характеристика экотопов бассейна р.Таденки

Таблица 4.1

№	Тип экотопа	Геологические породы		Мощность песчаных наносов	Характер увлажнения	Диапазон относительной высоты*, м
		Дочетвертичные	Четвертичные			
1	Пойма р.Таденки и тальвеги ручья		Современный аллювий		Избыточное, проточное	
2а	1–3 терраса Оки (террасы Таденки и местный водораздел)	Известняки карбона	Моренные суглинки мощностью 1 м и менее	До 1 м	Умеренное или слабое	14–34
2б		Тяжелые глины карбона	Моренные суглинки мощностью 1 м и более	1–2 м	Умеренное и слабое	10–25
2в		Нет сведений	Моренные суглинки мощностью более 1 м	2 и более метров	Умеренное и слабое	5–19
3	2–3 терраса Оки (местный водораздел Таденки)	Нет сведений	Моренные суглинки мощностью более 1 м	Более 2 м	Избыточное застойное	5–23

\* Относительная высота дана по отношению к р.Таденке

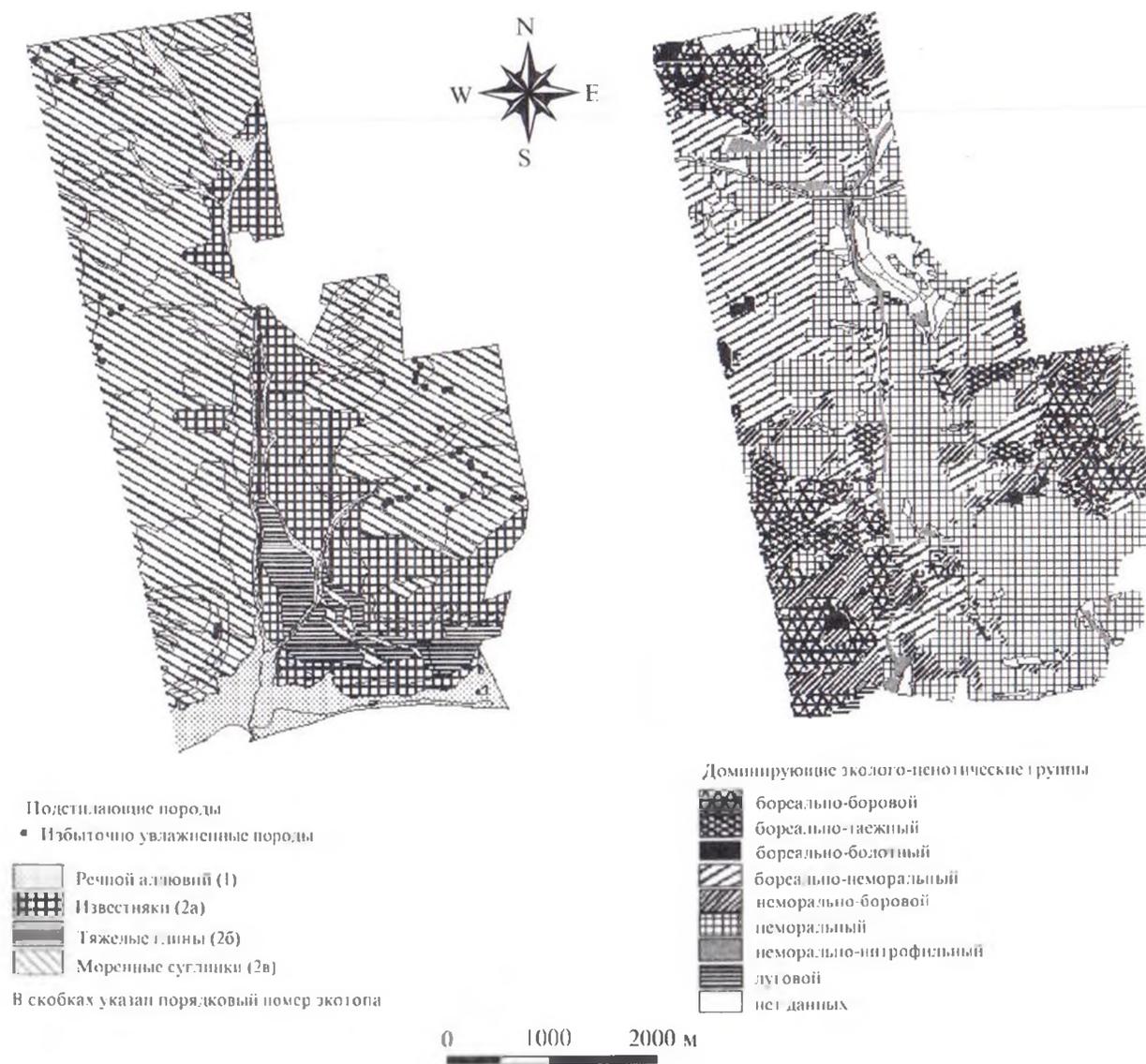


Рис.4.2. Распределение экотопов (левая сторона рисунка) и типов фитоценозов (правая сторона) в бассейне р. Гаденки

Таблица 4.2

Доминанты нижних ярусов растительности в разных фитоценозах

Тип Ц-фитоценоза	Доминанты
неморальный	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Carex pilosa</i> Scop.
неморально-нитрофильный	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Mercurialis perennis</i> L., <i>Stellaria nemorum</i> L.
бореально-неморальный	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Carex pilosa</i> Scop., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth., <i>Vaccinium myrtillus</i> L.
неморально-боровой	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.
бореально-боровой	<i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>Pleurozium schreberi</i>
бореально-таежный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt., <i>Dicranum</i> sp.
бореально-болотный	<i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Carex globularis</i> L., <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.

нических описаний, проведенных в соответствующих кварталах и выделах. В качестве доминантов в нижних ярусах выступают следующие виды растений (табл.4.2).

Для определения количественных соотношений видов разных ЭЦГ в геоботанических описаниях использовалась база данных, в которой аккумулярована информация из опубликованных [Зозулин, 1973; Нищенко, 1979; Ильинская и др., 1985] и рукописных работ [Зозулин, 1970а]. Расчет проводился через определение средних значений по площадкам (см. раздел 2.2.2).

В основу работы положены данные, собранные в 1994–1997 годах Л.Б.Заугольной при участии М.А.Бариновой, О.Г.Барина, С.С.Быховца, Е.Ю.Чураковой. В обработку включено 165 площадок размером 25 кв. м. Описания проводились в типично лесных вариантах растительности и не включали экотонные варианты (пограничные участки с полянами). Для характеристики отдельных вариантов фитоценозов и определения видовой насыщенности также использованы описания на площадках 100 кв. м, проведенные О.В.Смирновой, Р.В.Попадюком и А.А.Агафоновой при участии студентов МГПУ и Пушкинского ГУ (1991–1994 годы).

Для оценки экологических диапазонов фитоценозов использованы как балловые оценки экологических шкал [Цыганов, 1983], так и непосредственные измерения некоторых параметров среды на каждой площадке в 25 кв.м (рН верхнего горизонта почвы, мощность гумусового горизонта). Балловые оценки вычислялись с помощью программы ECOSCALE, разработанной Т.Грохлиной и Л.Хашевой; оценки соответствовали среднему значению диапазона всех видов на площадке по соответствующей шкале, взвешенному на обилие вида.

#### Оценка видовой разнообразия Ц-фитоценозов

Фитоценозы, выделенные по соотношению эколого-ценотических групп, распределяются до-

вольно четко в экологическом пространстве двух факторов – увлажнения и кислотности почв (рис.4.3).

Фитоценозы с преобладанием неморальной группы соответствуют высоким значениям рН в сочетании со средним и пониженным увлажнением. Бореально-таежные фитоценозы занимают узкое экологическое пространство с повышенным увлажнением и низкими значениями рН. Для бореально-боровых фитоценозов со значительным участием боровой группы характерно экологическое пространство с широким диапазоном увлажнения и низкими значениями рН. Фитоценозы с высоким участием болотных видов в сочетании с бореальными занимают экологическое пространство с низкими значениями рН и высоким уровнем застойного увлажнения. Фитоценозы с преобладанием нитрофильных видов соответствуют экологическому пространству с высокими значениями рН и высоким уровнем проточного увлажнения.

Центральную часть общего экологического пространства занимают фитоценозы смешанного состава, где ни одна из групп (неморальная, бореально-таежная, бореально-боровая) не имеет значительного преимущества. Здесь также размещено и небольшое число неморальных фитоценозов. В этой области экологического пространства при соответствующих изменениях факторов среды можно ожидать наиболее вероятную трансформацию соотношений между видами разных групп. Подобные процессы проявляются прежде всего в виде изменения в соотношении долевого участия видов разных эколого-ценотических групп, что подтверждается непосредственными наблюдениями за динамикой таких групп видов [Маслов, 1995].

В силу значительной инерционности популяционных реакций эти изменения могут либо опережать, либо отставать от изменений экологических градиентов. Хотя корреляция между измеренными (рН) и рассчитанными (Rc) оценками оказывается положительной и достоверной (коэффициент корреляции Спирмена равен 0,71),



Рис.4.3. Распределение в экологическом пространстве фитохор, выделенных по доминантным эколого-ценотическим группам (Ц-фитохоры)

Фитохоры: бб - бореально-боровые, бн - бореально-неморальные, бт - бореально-таежные, н - неморальные, нб - неморально-боровые, ббо - бореально-болотные, нн - неморально-нитрофильные

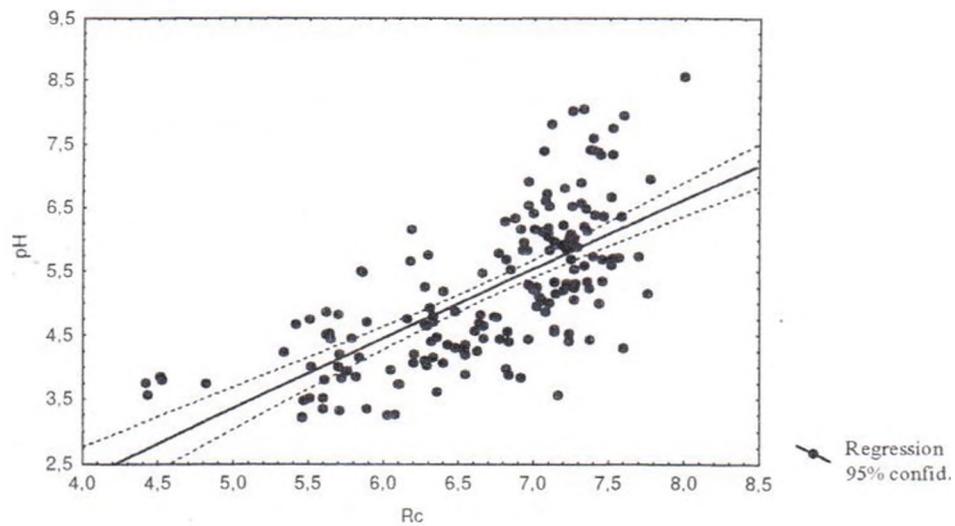


Рис.4.4. Соотношение разных оценок кислотности почв

при сходном составе сообществ и балтовых оценок Rс отмечается значительный размах значений рН (рис.4.4). Если в качестве оптимальных значений рН рассматривать средние значения верхнего тертиля для каждого из диапазонов шкалы Rс, то снижение реальных значений рН от оптимальных оценивается не менее чем в 20% случаев, а иногда достигает 50%. В качестве основного фактора такого снижения выступает средообразующее воздействие ели, которая активно захватывает все варианты Ц-фитохор. Возможно, что такое закисление есть результат предшествующих антропогенных воздействий (распашка, пожары).

Размещение Ц-фитохор в пространстве двух других факторов – богатства азотом (шкала Nt) и освещенности–затенения (шкала Lс) выявляют (см. рис.4.3) воздействие этих факторов на соотношение эколого-ценотических групп видов. При высоких показателях освещенности и снабжения азотом (если они сочетаются с высоким увлажнением) – увеличивается доля неморальных и нитрофильных видов; если высокая освещенность сопровождается низкой обеспеченностью азотом и невысоким уровнем увлажнения, то увеличивается доля боровых видов. Если освещенность возрастает на фоне средних значений увлажнения и кислотности, то возрастает доля березняковых и луговых видов.

Таким образом, не один какой-то фактор, а их сочетание формируют специфические экологические режимы, определяющие соотношения видов разных эколого-ценотических групп в составе фитохор.

Большинство типов Ц-фитохор располагается в пределах небольшого диапазона по увлажнению, но два типа (неморальные и бореально-боровые)

характеризуются широким диапазоном по этому фактору. В неморальных фитохорах по мере снижения увлажненности увеличивается доля березняковых и луговых видов (до 30–50%) и появляются лугово-степные и даже степные (*Coronilla varia*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon pubescens*, *Geranium sanguineum*) виды. Аналогичные изменения происходят и в бореально-боровых фитохорах.

Соответственно экологическим режимам изменяется видовая насыщенность (альфа-разнообразие) в Ц-фитохорах разного типа (табл.4.3).

Уменьшение видовой насыщенности происходит в бореальных (боровых, таежных, болотных) фитохорах параллельно с увеличением участия соответствующих эколого-ценотических групп. Самая низкая видовая насыщенность отмечена в экологическом пространстве с низкими значениями рН, особенно в условиях избыточного застойного увлажнения.

Высокие значения видовой насыщенности (рис.4.5) отмечены в следующих ситуациях: 1) в широком диапазоне кислотности при умеренном увлажнении и относительно высоком затенении (в неморальных, бореально-неморальных и неморально-боровых фитохорах); 2) при слабом закислении в сочетании с относительно низким увлажнением и затенением (в неморальных фитохорах); 3) при слабом закислении в сочетании со слабым затенением и повышенным увлажнением (в неморально-нитрофильных фитохорах).

Таким образом, не один, а несколько взаимосвязанных факторов (т.е. определенный экологический режим) определяют высокую видовую насыщенность. Можно отметить, что высокое видовое разнообразие в лесных фитохорах прежде всего связано с низкой кислотностью (значения рН

Таблица 4.3

Видовая насыщенность (альфа-разнообразие) в разных типах фитохор

Тип Ц-фитохор	Видовая насыщенность			Соотношение эколого-ценотических групп, %					
	на 25 кв. м		на 100 кв. м.	Br	Nn	Nt	Pn	Wt	Be+Md
	Диапазон	Медиана							
Бореально-боровая	7-30	17	24	<b>34,0</b>	22,8	1	<b>16,2</b>	5,1	<b>20,9</b>
Бореально-таежный	4-25	15	21	<b>48,5</b>	22,1	0,5	15,3	0,5	13,1
Бореально-болотный	6-12	7	10	10,8	1,4		<b>24,0</b>	<b>51,3</b>	12,5
Бореально-неморальный	9-42	26	37	<b>30,2</b>	<b>46,9</b>	3,8	3,6	1,3	14,2
Неморально-боровая	14-28	23,5	33	<b>29,6</b>	<b>52,2</b>	2,2	4,0		12
Неморальный 1	10-48	22	31	14,9	<b>61,9</b>	6,8	0,8	0,8	14,8
Неморальный 2			33	6,7	<b>57,6</b>	5,2	3,3	0,5	<b>26,7</b>
Неморально-нитрофильный	14-31	21	30	5,8	<b>31,4</b>	<b>32,8</b>	0,4	16,9	12,7

Жирным шрифтом выделены группы, определяющие специфику Ц-фитохор. Для неморального типа приведены две фитохоры, расположенные в разных частях бассейна.

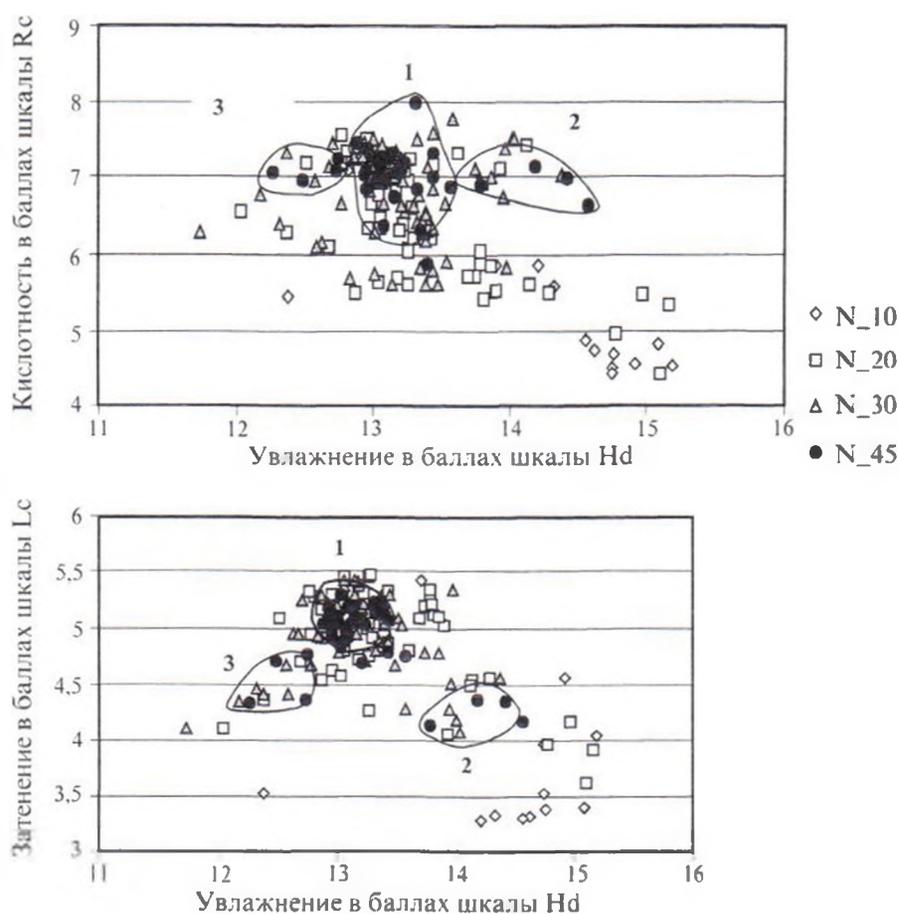


Рис.4.5. Распределение видовой насыщенности в экологическом пространстве кислотности, увлажнения и затенения

N<sub>10</sub> – число видов на 25 кв. м с классовым промежутком от 1 до 10 включительно; N<sub>20</sub> – с 11 до 20; N<sub>30</sub> – с 21 до 30; N<sub>45</sub> – с 31 до 45

варьируют от 8 до 6,5), при таких показателях кислотности видовая насыщенность может оставаться высокой при значительном диапазоне увлажнения и затенения. В этих диапазонах факторов возможна компенсаторная реакция растительности на сочетание увлажнения и освещенности; так, максимальная видовая насыщенность (64 вида на 100 кв. м) при среднем увлажнении сочетается с высоким затенением, а в случае высокого или низкого уровня увлажнения сочетается с высокой освещенностью. Перечисленные экологические режимы характеризуются малым числом ограничений, поэтому такой механизм поддержания высокой видовой насыщенности можно представить как “ограничение лимитов”: чем меньше лимитирующих факторов, тем выше видовая насыщенность. Он фактически является следствием правила Либиха.

При относительно высокой кислотности (соответствует низким значениям как Rc, так и pH) в сочетании с высоким затенением и умеренным увлажнением увеличивается вероятность ограничений в развитии растений. Но и в этих условиях может быть достигнута высокая видовая насыщенность за счет неоднородности местообитания, что прежде всего отражается в диапазоне варьирования показателей видового разнообразия (табл.4.4). Коэффициент вариации в данном случае оценивает внутреннее (мозаичное по [Whittaker, Lewin, 1977]) разнообразие фитоценозов.

Наибольшему варьированию подвержена группа нитрофильных и березняковых видов (участки вместе с луговыми). Изменчивость в участии нитрофильных видов связана с неравномерным увлажнением, увеличивающимся в небольших депрессиях, а также вблизи мелких водотоков.

Таблица 4.4

Неоднородность растительного покрова двух мелких Ц-фитоценозов по коэффициенту вариации числа видов (на 25 кв. м)

Тип фитоценозов	Параметр	Эколого-ценотические группы				Общее число видов
		Bt	Nm	Nt	Be+Md	
Неморальный	Диапазон	1-5	13-26	1-7	1-17	21-50
	Коэффициент вариации, %	37,9	24,0	50,6	96,3	31,4
Неморально-бореальный	Диапазон	4-8	8-15	1-11	1-9	17-39
	Коэффициент вариации, %	23,7	20,3	132	73,7	29,4

Варьирование числа березняковых и луговых видов определяется близостью луговин, просек и дорог, которые служат своеобразными каналами переноса этой группы видов.

Крупные Ц-фитоценозы одного типа могут занимать значительную площадь. Так, западная часть бассейна Таденки представлена крупным массивом неморального типа (Прил., рис.1). Для данного бассейна характерна весьма четко выраженная связь между неморальным типом Ц-фитоценоза и экотопом 2а (террасы и местные водоразделы, подстилаемые известняками). Ц-фитоценозы смешанного типа совпадают в значительной степени с участками, которые подстилаются мощными моренными суглинками.

#### Оценка видового разнообразия Д-фитоценозов

Положение основных типов Д-фитоценозов в экологическом пространстве представлено на рисунке 4.6. Для фитоценозов с доминированием ели отмечена такая область экологического пространства, куда не заходят другие типы Д-фитоценозов. Оно соответствует повышенному увлажнению и низким значениям рН, а биотическая обстановка характеризуется сильным затенением. В силу эко-

топических и биотических условий (плохой дренаж, низкие значения рН, конкуренция ели за свет и питательные вещества) здесь не могут нормально развиваться неморальные виды деревьев и кустарников и большинства трав. Поэтому можно полагать, что эта часть экологического пространства соответствует бореальным монодоминантным ельникам, т.е. здесь они могут выступать как экотопически детерминированный субклимаксовый вариант Д-фитоценоза. Такие условия соответствуют участкам, которые окружают олиготрофные болота или занимают пологие, затянутые, плохо дренированные склоны террас на мощных моренных суглинках.

Смешанные Д-фитоценозы (Мх) занимают обширную часть экологического пространства, которое в той или иной степени перекрывается с областью, занятой монодоминантными фитоценозами. Поскольку в пересекающихся частях экологического пространства возможно существование всех этих типов фитоценозов, есть основание рассматривать их как производные варианты исходного (смешанного) типа фитоценоза.

Широколиственные фитоценозы в настоящее время занимают сокращенную часть экологического пространства по сравнению со своими

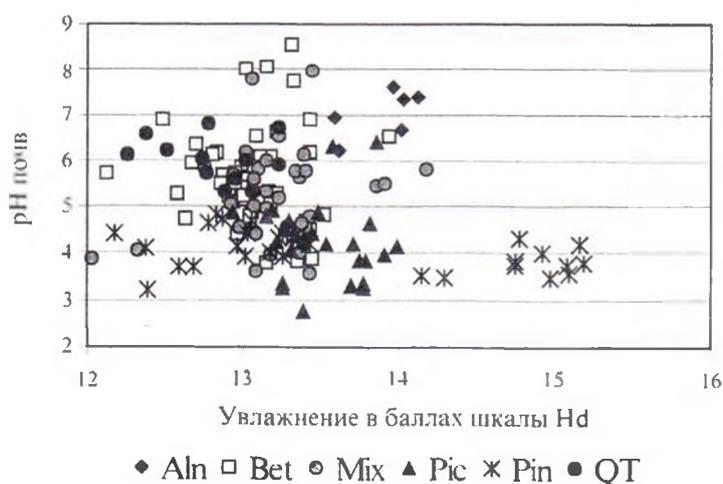


Рис.4.6. Распределение фитоценозов в экологическом пространстве по кислотности и увлажнению

Фитоценозы выделены по признаку доминирования видов в древесном ярусе. Доминанты: Aln – ольха черная, Bet – береза и осина, Mix – содоминирование нескольких видов, Pic – ель, Pin – сосна, QT – дуб и (или) липа

потенциальными возможностями. По своим биологическим свойствам они могут занимать все пространство, соответствующее неморальному типу Ц-фитохор (см. рис.4.3). Большая часть этого экологического пространства в настоящее время занята мелколиственными или смешанными Д-фитохорами. Все они в этой части экологического пространства могут рассматриваться как сукцессионные варианты широколиственных Д-фитохор. В составе лесного покрова исследованного бассейна широколиственные породы в качестве доминантов встречаются в виде очень мелких фрагментов (Прил., рис.2). Мелколиственные фитохоры пришли на смену широколиственным в результате вырубki или распахки, а смешанные формируются и в настоящее время в результате успешной инвазии ели, поскольку ценотическая замкнутость широколиственных фитохор сильно нарушена всем предшествующим ходом хозяйственной деятельности.

Сосновые и березовые Д-фитохоры, кроме общего с другими типами экологического пространства, имеют и свою обособленную область, которая соответствует низким значениям рН и избыточному застою влаги (облесенные сфагновые болота). Сосна здесь выступает как климаксальный доминант, который может в процессе послепожарных сукцессий заменяться березой (преимущественно пушистой) или образовывать смеси в разных соотношениях. Именно эти Д-фитохоры характеризуются наиболее бедным видовым составом и значительным участием болотных видов.

Фитохоры с участием ольхи черной занимают обособленную часть экологического пространства (см. рис.4.6) с высокими значениями рН и проточного увлажнения, что липиний раз подчеркивает их экотопическую обусловленность. Набор производных вариантов здесь невелик и включает фитохоры с преобладанием ольхи черной и смешанные – с доминированием видов берез и редко – с небольшим участием ели. Эти фитохоры занимают пойму малой реки и тальвеги крупных ручьев.

Влияние ценотической обстановки, создаваемой в разных Д-фитохорах, на видовое разнообразие легче всего показать для однотипных Ц-фитохор, например, бореально-неморальных и неморальных (табл.4.5).

В фитохорах неморального типа смена широколиственных видов деревьев на мелколиственные (как в результате рубок, так и предшествующих распахки) не ведет к существенному изменению структуры видового разнообразия, но может вести к небольшому снижению видовой насыщенности. При усилении позиций ели это снижение выражено в меньшей степени, однако в этом случае происходит перестройка структуры – увеличивается доля бореальных видов за счет снижения участия неморальных. В фитохорах бореально-неморального типа доминирование мелколиственных видов приводит к повышению видовой насыщенности за счет неморальных и нитрофильных видов.

Таким образом, в тех Д-фитохорах, где ель оказывается в виде доминанта или содоминанта, одновременно усиливается участие бореальных видов и незначительно снижается видовая насыщенность. Структура разных Ц-фитохор (неморальных и неморально-бореальных) может сближаться в процессе сукцессий, идущих в разных направлениях: в неморальных – при внедрении ели, а в бореально-неморальных – при ослаблении ее позиций. Однако степень стабильности структуры оказывается различной в однотипных Ц-фитохорах с разным характером подстилающих пород (т.е. в разных экотопах). При более детальном анализе [Заугольнова, 1999] было показано, что наиболее устойчива неморальная структура в экотопе на известняках, в то время как на моренных суглинках и тяжелых глинах трансформация структуры неморальных Ц-фитохор под влиянием ели выражена достаточно четко.

Пространственные соотношения между Ц- и Д-фитохорами могут быть разными (см. Прил., рис.1, 2); в одном случае (восточный водораздел Таденки в нижнем течении) обширное пространство неморальной Ц-фитохоры занято несколь-

Таблица 4.5

Видовое разнообразие (медиана значений) разных фитохор

№	Тип Ц-фитохоры	Тип Д-фитохоры	Число видов		Эколого-ценотические группы, %				
			на 25 кв. м	на 100 кв. м*	Br	Nm	Nl	Pn	Ve+Md
1	Неморальный	BP	23	33	11	67	11		11
2	Неморальный	Q	29	41	11	65	12		12
3	Неморальный	Mx+Pc	26	37	34,5	44,5	8	4	9
4	Бореально-неморальный	B	29	41	22	56	7	4	11
5	Бореально-неморальный	Mx+Pc	26	37	30	50	4	4	12

\* Показатель рассчитан для сравнения с другими территориями исходя из соотношения  $N/lgS$ , где S – размер площадки, N – число видов на площадке.

кими вариантами Д-фитохор. Такое соотношение можно трактовать как формирование успешных вариантов по составу древесного полога на месте однотипного местообитания. В другом случае (западный водораздел Таденки в нижнем течении) – Д-фитохора с господством сосны включает по крайней мере три варианта Ц-фитохор. Это соотношение возникает также в процессе сукцессий в результате сокращения видового разнообразия древесного яруса при сохранении структуры нижних ярусов (успешное восстановление сосны после пожаров или посадки сосны на их месте).

### Оценка видового разнообразия Э-фитохор

Для характеристики видового разнообразия Э-фитохор мы используем показатель видовой богатства, с помощью которого оцениваем гамма-разнообразие. Оно определяется как число видов, которое отмечено в каждом из экотопов, т.е. соответствует флоре экотопа. При составлении списка видов учитывались не только геоботанические описания, но и результаты маршрутных исследований в лесных фитохорах соответствующих экотопов.

Сопоставление флоры экотопов (табл. 4.6) свидетельствует о высокой степени сходства лесной растительности, особенно для участков с подстилкой известняками и тяжелыми глинами. Из водораздельных экотопов наименьшее сходство отмечено для участков на моренных суглинках, с одной стороны, и на известняках, с другой. Незна-

чительное сходство отмечено для пойм по сравнению с любым водораздельным экотопом.

Сходство между флористическим составом Э-фитохор определяется общими тенденциями формирования лесной флоры региона, для которой характерно преобладание неморальных видов и невысокая доля бореальных (табл. 4.7). При этом средние показатели видовой насыщенности весьма близки на всех типах экотопов (см. табл. 4.6).

Различия в составе фитохор выражаются в количественных соотношениях между разными эколого-ценотическими группами видов (см. табл. 4.7). По этим признакам дифференциация между экотопами выражена довольно четко: для экотопа на известняках характерно значительное преобладание неморальных видов, для экотопа на моренных суглинках – повышение доли бореальных, а для поймы – нитрофильных видов. Экотоп на тяжелых глинах занимает промежуточное положение.

Как свидетельствуют показатели бета-разнообразия (см. табл. 4.6), наиболее гетерогенной оказывается лесной покров на моренных суглинках. Распределение разных вариантов Ц-фитохор по площади бассейна (табл. 4.8) также подтверждает это заключение. Расчеты проведены на основе компьютерных карт, подготовленных Е.С.Есиповой (см. Прил., рис. 1, 2).

Все варианты экотопов в совокупности определяют параметры экологического пространства малого речного бассейна (калены). Его можно оценить с помощью балловых экологических шкал, при этом достаточно использовать две – увлажнения и кислотности. Правда, традиционно считается, что второй важный параметр – это

Таблица 4.6

Коэффициент сходства Жаккара для лесных фитохор в разных экотопах  
(гамма-разнообразие – 252 вида, число пересекающихся видов для всех экотопов – 62)

Тип экотопа	Число видов	Средняя видовая насыщенность на 100 кв. м	Показатель бета-разнообразия	Экотоп 2а	Экотоп 2б	Экотоп 2в+3
1 (пойма малой реки)	120	32	2,7	0,37	0,37	0,30
2а (известняки)	160	36	3,4		0,73	0,56
2б (глины)	150	35	3,3			0,64
2в+3 (моренные суглинки)	182	31	4,9			

Таблица 4.7

Соотношение эколого-ценотических групп видов в фитохорах на разных экотопах

Эколого-ценотические группы	Экотопы			
	Пойма малой реки	Местные водоразделы и террасы		
		на известняках	на тяжелых глинах	на моренных суглинках
Bg	5,8	17,7	19,5	24,4
Nm	31,4	52,3	42,9	43,1
Nt	32,8	9,9	13,2	6,1
Pn	0,4	2,5	3,6	6,2
Wt	16,9	3,1	5,6	4,5
Be+Md	12,7	14,5	15,2	15,7

Таблица 4.8

Соотношение по площади Ц-фитохор разного типа в бассейне р.Таденки (в % от площади каждого экотопа)

Типы Ц-фитохор	Экотопы террас и местных водоразделов		
	на известняках	на тяжелых глинах	на моренных суглинках
Бореально-боровый	1,2	7,8	17,5
Бореально-таежный	0,5		10,5
Бореально-неморальный	6,1	19,7	25,7
Неморально-боровый	8,0	9,4	12,8
Неморальный	80,3	58,6	30,3
Другие типы	3,9	4,5	3,2
Общая площадь, га	426,0	113,5	1333,7

почвенное богатство. Однако экологические исследования в бореальных лесах показывают [Ипатов и др., 1977; Пузаченко и др., 1998], что изменение в составе растительного покрова наиболее четко коррелирует с показателем кислотности почв, а связи с другими эдафическими факторами значительно слабее. Кроме того, показатель кислотности, по сути дела, определяет возможность использования почвенных ресурсов растениями [Etherington, 1974], при этом выявлена положительная корреляция между кислотностью и содержанием азота и других элементов питания в лесных почвах [Giesler et al., 1999]. Таким образом, кислотность как комплексный градиент оказывается достаточно информативным для оценки экологических свойств местообитаний.

Экологическое пространство исследованной катены с разделением на экотопы показано на рисунке 4.7. Для катены р.Таденки характерен широкий диапазон кислотности во всех диапазонах увлажнения – от недостаточного до избыточного. Вторая особенность – практически полное отсутствие переувлажненных местообитаний со средним уровнем кислотности.

Как следует из рисунка 4.7, экологические пространства водораздельных экотопов взаимно пересекаются, и в этой части их можно рассматривать как экологически эквивалентные для лесной растительности. Именно этим обстоятельством и объясняется значительное перекрытие в распределении разных типов фитохор по экотопам (см. табл.4.8). Несмотря на это, центроиды экологического пространства не перекрываются и дискриминантный анализ подтверждает, что экотопы достоверно различаются по своим экологическим свойствам. Своя (специфическая) часть пространства есть в экотопе на известняках (близкие к нейтральным почвы с  $pH=6,5-8,5$  при среднем и низком увлажнении) и на моренных суглинках (кислые почвы при  $pH=3,5-4,5$  с широким диапазоном увлажнения). Экологическая специфика экотопов в значительной степени определяет распределение вариантов Ц-фитохор (см. табл. 4.8).

Видовое разнообразие лесной фитокалены можно характеризовать числом вариантов и соотношением фитохор разного типа (см. табл.4.9). В исследованном бассейне представлены все экологически совместимые варианты Д- и Ц-фитохор,

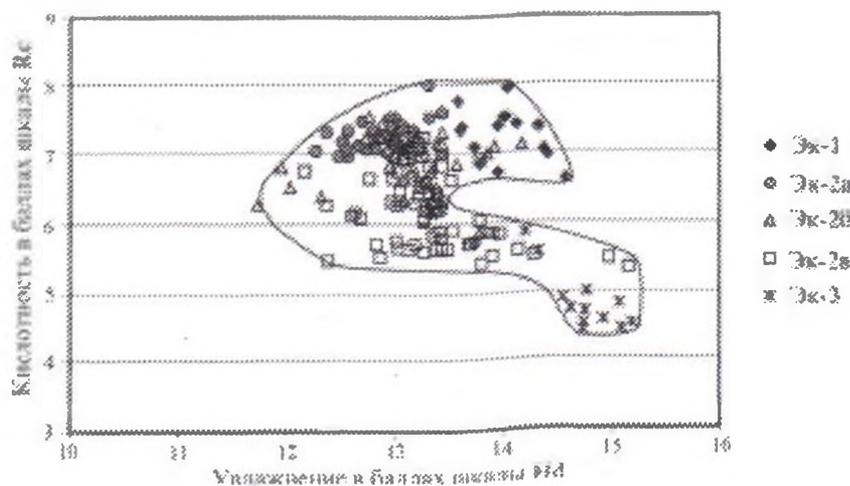


Рис.4.7. Экологическое пространство экотопов и лесной фитокалены  
Обозначение экотопов – см. табл.4.1

Таблица 4.9

Соотношение Ц- и Д-фитоценозов разного типа в фитоценозе по размерам (занятая площадь в %)

Тип Ц-фитоценоз	Тип Д-фитоценоз						Сумма
	ВР	Q	Pn	Pc	Mx	A	
Бореально-боровая	1.4		10.1	0.3	1.7		13.5
Бореально-таежный	1.9		2.7	0.8	2.2		7.6
Бореально-болотный	0.6		0.6	0.4			1.6
Неморально-боровая	3.1	0.5	5.2		3.2		8.8
Бореально-неморальный	12.5	0.5	3.5	0.5	4.3		21.3
Неморальный	25.3	5.4	3.8	0.6	6.6		41.7
Неморально-нигрофильный	0.7	*			0.1	1	1.8
Сумма	45.5	6.4	25.9	2.6	18.1	1	100

\* Менее 0.01%

однако наиболее характерными, фоновыми (т.е. занимающими наибольшую территорию) оказываются мелколиственно-неморальные (25,3%), мелколиственно-бореально-неморальные (12,5%) и бореально-боровые с доминированием сосны (10,1%). Расчет проведен на основе карты, показывающей распределение видов-доминантов древесного полога (см. Прил., рис.2). Для построения этой карты использованы таксационные характеристики древостоя; вид считался доминантом (или их совокупность, например, дуб и липа, осина и береза) при условии, что в формуле древостоя его количество составляло более 6 единиц. Все остальные варианты отнесены к разряду смешанного типа (хвойно-мелколиственно-широколиственных).

Распределение фоновых Ц-фитоценозов определяется свойствами экотопов. Распределение Д-фитоценозов не обнаруживает точного соответствия со структурой и распределением Ц-фитоценозов; основные расхождения состоят в следующем: 1) неморальные Ц-фитоценозы занимают почти 42% территории, но широколиственные Д-фитоценозы составляют среди них только 5%; 2) бореальные фитоценозы в совокупности занимают около 21%, в то время как хвойные Д-фитоценозы господствуют почти на трети территории; 3) смешанные Ц-фитоценозы покрывают около 30%, а смешанные Д-фитоценозы – только 18%, при этом размещение последних по территории носит весьма фрагментарный характер (см. Прил., рис.2).

### Заключение

Видовая насыщенность в пределах лесной фитоценозы определяется характером экологических режимов, т.е. сочетанием таких факторов среды, как увлажнение, кислотность почв и освещенность. Экологические режимы складываются под влиянием условий экотопа и фитоценозной обстановки. Сходство экологических режи-

мов в соответствующих областях экологического пространства определяет как общий уровень альфа-разнообразия, так и его структуру (соотношение видов разных эколого-ценологических групп).

Общий уровень видовой насыщенности как показатель альфа-разнообразия определяется условиями экотопа. Минимальные значения видовой насыщенности соответствуют крайним значениям наиболее значимых факторов среды (высокая кислотность и избыточное увлажнение), а максимальные отмечены в наиболее благоприятных условиях среды. В широком диапазоне условий видовая насыщенность в пределах лесной фитоценозы остается величиной относительно постоянной.

Соотношение разных эколого-ценологических групп изменяется как в разных экотопах, так и под влиянием видов-эдификаторов: доля неморальных видов увеличивается в экотопах на известняках и при господстве широколиственных или мелколиственных деревьев; участие бореальных видов повышается в экотопах с подстилкой моренными суглинками и при усилении позиций ели.

### 4.3.2. Оценка биоразнообразия основных типов лесных сообществ

В предыдущем разделе варьирование видовой насыщенности было показано только на одном бассейне в пределах заповедника. Вслед за этим возникает вопрос о том, какие связи и параметры будут подтверждаться, если исходный материал охватывает всю территорию.

Анализ биоразнообразия лесной растительности основывался на геоботанических и популяционных демографических описаниях, которые собирались студентами и сотрудниками МПГУ им. В.И.Ленина, МГУ им. М.В.Ломоносова, Пушкинского университета в течение 1990–1993 годов на площадках 10×10 и 20×20 кв. м, соответственно. Всего в анализ включено 356 геоботанических

описаний лесных сообществ. На этом материале мы стремились показать не только значение природных (экологических), но и антропогенных факторов для поддержания биоразнообразия современного лесного покрова данной территории.

Как было показано в разделе 4.2, за последние столетия вся площадь заповедника была пройдена рубками, распахками и пожарами; довольно обширные территории были засажены культурами сосны. По данным А.И.Каляева [1969], на момент заповедания в 1947 году господствующим видом в древостое была сосна, которая занимала 41,4% всей покрытой лесом площади, на втором месте была береза (30%), на третьем – осина (26%). Средний возраст хвойных пород составлял 45 лет, лиственных – 17 лет. Самые старые сохранившиеся участки чистых сосняков и сосняков с елью на тот момент имели возраст около 120 лет.

На основе данных А.И.Каляева и материалов последней лесной таксации в 1981 году нами построена диаграмма, отражающая изменение долей покрытой лесом площади, занятой преобладающими породами, с 1946 по 1981 год (рис.4.8). Из диаграммы видно, что позиции сосны и березы в древостое существенно не изменились, осины стало в два раза меньше, появились ель и липа. Резкое увеличение доли площади, занятой елью и липой, отмечена в подросте. Это свидетельствует о сукцессионных процессах, происходящих на территории заповедника, приводящих к смене в древостое пионерных видов – сосны, березы и осины, на зональные эдификаторы хвойно-широколиственных лесов – ель обыкновенную и липу мелколистную.

Таким образом, все варианты лесных сообществ на территории заповедника являются производными, однако они оказались трансформирован-

ными в разной степени. Эти обстоятельства вместе с экотопической неоднородностью территории определяют высокую мозаичность современного растительного покрова на территории заповедника как в древостое, так и в травяном ярусе.

В ранге групп формаций по доминантной классификации на лесной территории заповедника были выделены следующие типы растительных сообществ (см. Прил., рис.1): сосняки (36,7% общей площади заповедника), березняки (29,4%), участки смешанных лесов с елью и липой (17%), осинники (6,9%), ельники (2,5%), участки широколиственных лесов – в основном, липняки и дубняки (1,6%) и черноольшаники (1,1%). Доля занимаемой площади была определена по данным лесной таксации через суммирование площадей выделов, основными элементами которых (первый элемент в формуле древостоя) являются соответствующие виды деревьев. Площадь участков смешанных лесов с елью и липой рассчитывалась через суммирование площадей выделов, в формуле древостоя которых есть и ель, и липа (площадь этих выделов исключалась из площади остальных сообществ). Отметим, что на территории заповедника также присутствуют сенокосные поляны, участки степной растительности (долы) и сфагновые болота, которые не отражены в анализируемой выборке.

#### Ординация и характеристика экологических режимов лесных сообществ

Предварительно вся совокупность описаний была разделена на группы по доминированию древесных видов в ярусе А (на основе балловых оценок обилия), а затем была проведена непрямая ординация описаний. Растительность варьирует вдоль осей непрерывно; границы между выделен-

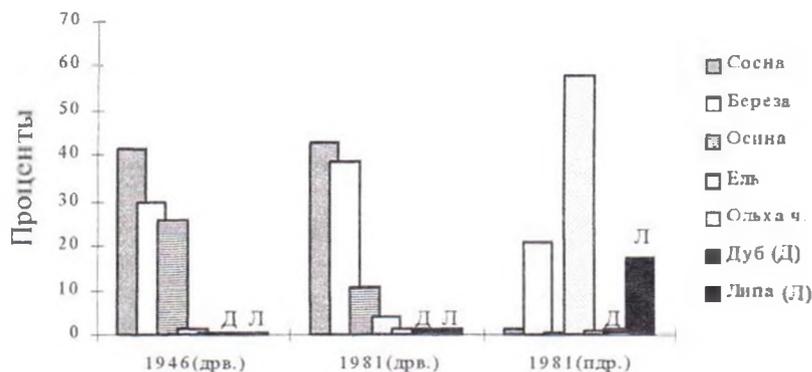


Рис.4.8. Изменение соотношения покрытой лесом площади, занятой преобладающими породами в древостое (дрв.) и подросте (пдр.), в ПТЗ с 1946 по 1981 годы

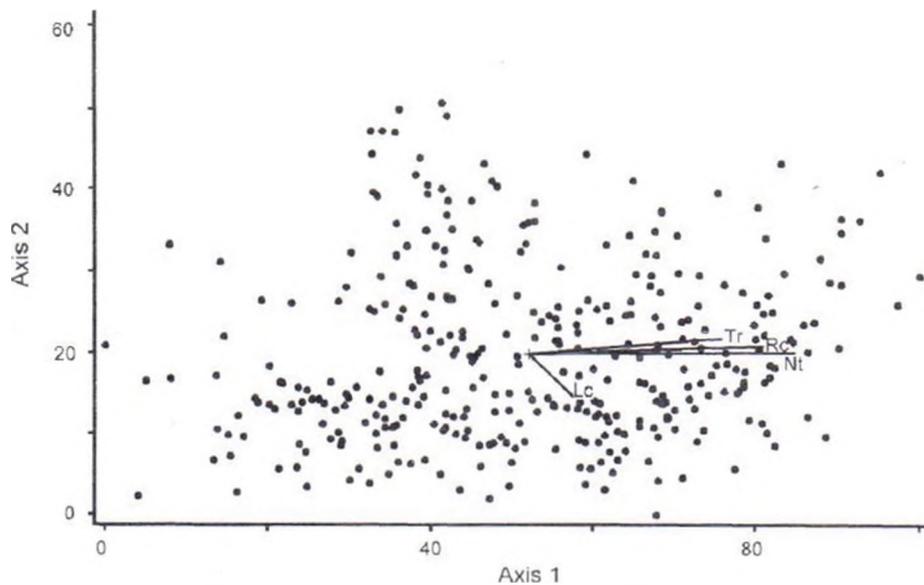


Рис.4.9. Ординационная диаграмма геоботанических описаний Приокско-Террасного заповедника с векторами балльных экологических характеристик

ными группами достаточно условны (рис.4.9). Максимальное варьирование всей выборки по первой и второй осям достигает 5 и 2,5 стандартных отклонений. Первая ось обнаруживает тесную корреляцию с богатством почвы и кислотностью: коэффициент корреляции Спирмена  $\rho=0,85$  для Nt (шкала богатства почв азотом), 0,79 для Rc (шкала кислотности почв), 0,7 для Tr (шкала солевого богатства). Вторая ось лучше всего из проверяемых параметров коррелирует с освещенностью –  $\rho=0,5$  для Lc (шкала освещенности – затенения). Третья ось ординации не имеет выраженной корреляции ни с одним из параметров.

Сходство коэффициентов корреляции первой оси ординации с тремя экологическими характеристиками – почвенного богатства и кислотности, отражает то обстоятельство, что эти экологические факторы положительно связаны друг с другом. Отметим отсутствие корреляции первых осей ординации с фактором увлажнения почвы, выявленной в разделе 4.3.1 при исследовании разнообразия растительности по фитокатене на площадках меньшего размера (5×5 метров). Такая разница объясняется, по-видимому, непропорционально большим числом геоботанических площадок в среднем диапазоне увлажнения.

Каждая группа описаний со сходными древесными доминантами была разделена далее на подгруппы в зависимости от преобладания той или иной эколого-ценотической группы в травянистой

растительности. Для типизации растительности был использован следующий набор эколого-ценотических групп: неморальная, бореальная, нитрофильная, боровая, лугово-опушечная (включая березняковые виды), водно-болотная. Для уточнения типизации использовались кластерный анализ и результаты ординации: описания относились к одному типу сообщества, если варьирование по осям не превышало двух стандартных отклонений.

В результате анализа в составе сообществ сосняков на территории заповедника были выделены *сосняки* зеленомошные (PnF), бореальные (PnB), неморальные (PnN) и лугово-опушечные (PnM); среди *березняков* – березняки бореальные (BB), неморальные (BN) и лугово-опушечные; *ельники* были разделены на бореальные (PcB) и неморальные (PcN). Остальные сообщества, выделенные в рамках групп формаций, оказались флористически достаточно однородными: *осинники* (Pr), *черноольшаники* (A), сообщества *широколиственных* (Q) и *хвойно-широколиственных лесов* (Mx). Всего в результате ординационного и кластерного анализа 356 геоботанических описаний в Приокско-Террасном заповеднике выделено 13 типов лесных растительных сообществ (рис.4.10, табл.4.10). Их положение на ординационной диаграмме хорошо объясняется сочетанием экологических параметров, т.е. экологическими режимами, которые формируются в разных частях экологического пространства (рис.4.11, 4.12).

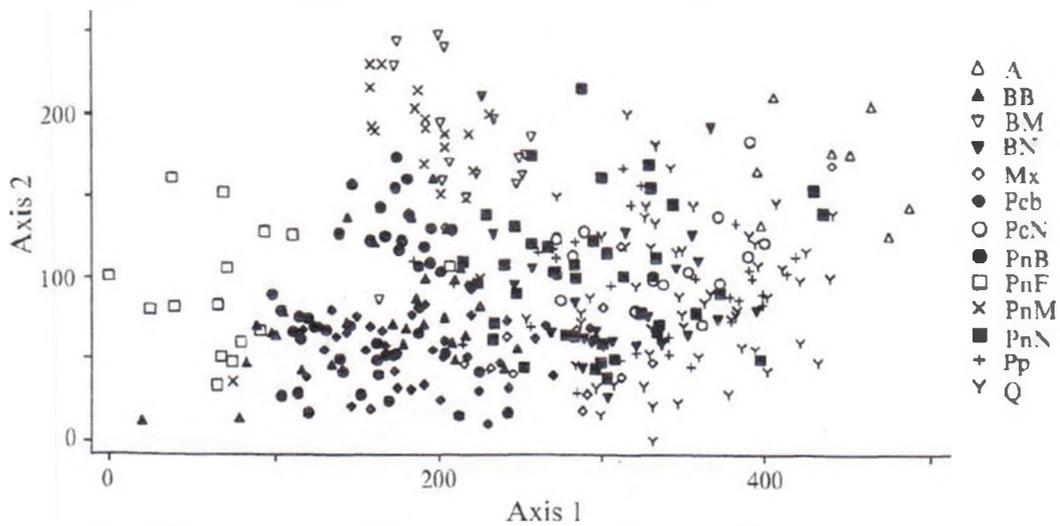


Рис.4.10. Ординационная диаграмма геоботанических описаний Приокско-Террасного заповедника

Таблица 4.10

Константные виды лесных сообществ заповедника

Тип сообществ	Константные виды
PnF	<i>Melampyrum pratense</i> L., <i>Molinia caerulea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>
PnB	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>
BB	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>
PcB	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i>
Mx	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Rubus saxatilis</i>
Q	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i>
BN	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Stellaria holostea</i>
Pp	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Stellaria holostea</i>
PnN	<i>Convallaria majalis</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Stellaria holostea</i>
PcN	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Stellaria holostea</i>
PnM	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Galium mollugo</i>
BM	<i>Convallaria majalis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Galium mollugo</i>
A	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Cirsium oleraceum</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Urtica dioica</i>

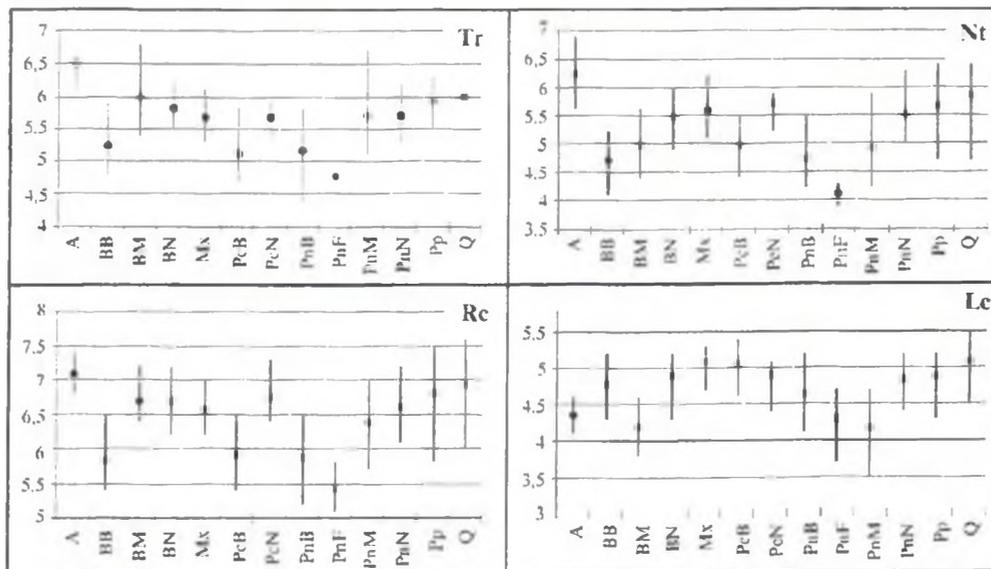


Рис.4.11. Диапазоны и средние значения экологических факторов растительных сообществ, полученные при обработке геоботанических описаний по шкалам Д.Н.Цыганова

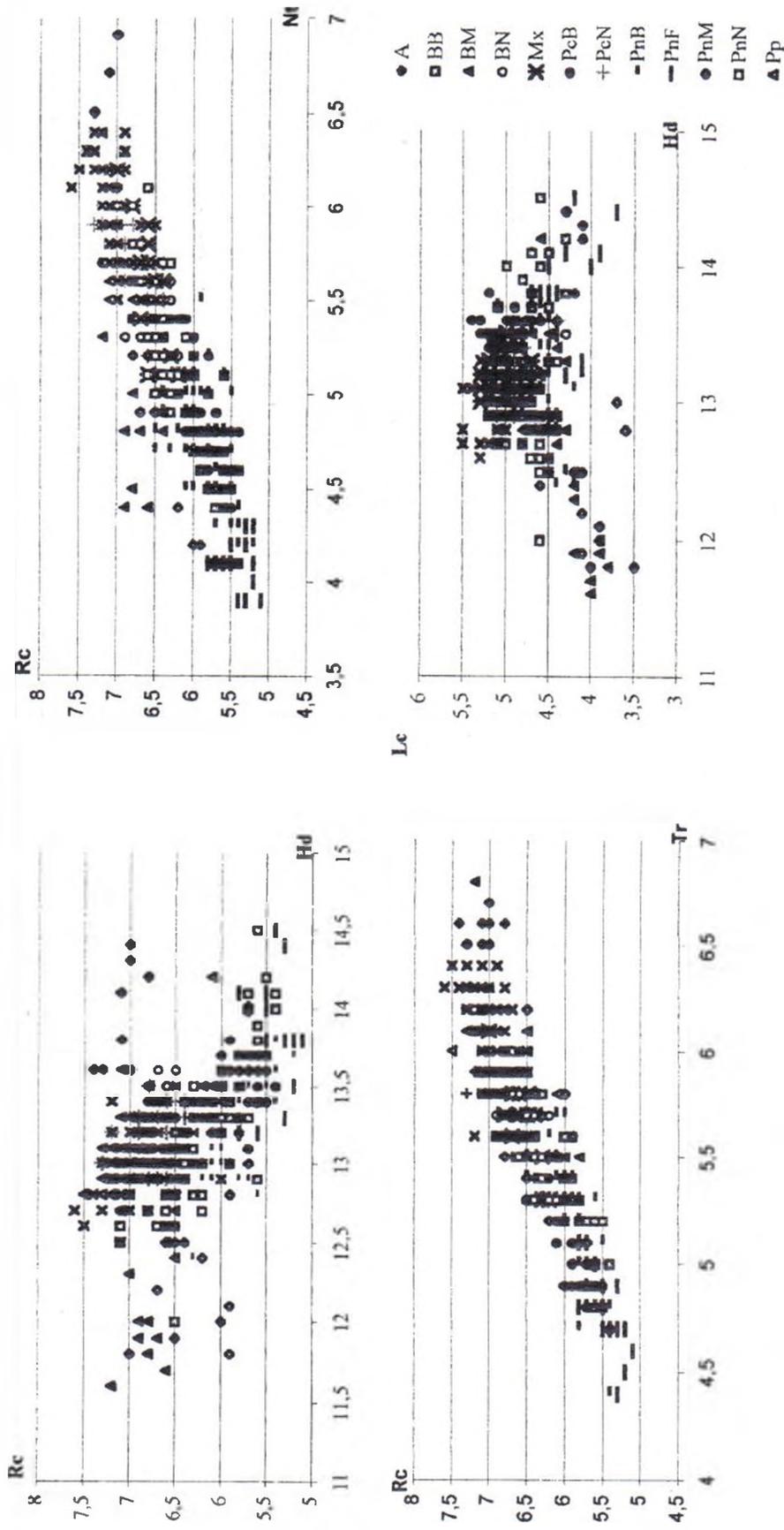


Рис. 4.12. Экологическое пространство лесных сообществ Приокско-Террасный заповедника

На ординационной диаграмме крайнюю позицию в левой части поля занимают площадки, относящиеся к *зеленомошным соснякам*, для которых характерны наиболее низкие показатели почвенного богатства, избыточного увлажнения и высокой кислотности при средних показателях освещенности. Правее от них расположены площадки, описанные в *бореальных сообществах* – бореальных сосняках, березняках и ельниках. Экологический режим этих сообществ обнаруживает некоторое сходство с предыдущим типом по почвенному богатству, кислотности и увлажнению, но они характеризуются более высокой затененностью. Типы леса в этой группе несколько дифференцированы по увлажнению (оно выше в березняках).

Вдоль первой оси далее расположены площадки, характеризующие *неморальную группу сообществ*: неморальные сосняки, березняки и ельники, осинники и сообщества широколиственных лесов. Экологические режимы этой группы сообществ отличаются от предыдущих высокими показателями почвенного богатства, а также низкой кислотностью почв, но сходны по уровню затенения. По увлажнению они также плохо дифференцированы. Площадки относящиеся к *хвойно-широколиственным лесам* занимают промежуточное положение между бореальной и неморальной группами и их экологические режимы характеризуются средними значениями экологических факторов. Площадки, относящиеся к *черноольховым сообществам* с нитрофильной травянистой растительностью, расположены в правой части диаграммы, экологический режим характеризуется слабым затенением, высоким увлажнением и почвенным богатством в сочетании с низкой кислотностью. Площадки с *доминированием лугово-опушечных видов* (лугово-опушечные сосняки и березняки) расположены в верхней части ординационной диаграммы (см. рис. 4.10), они соответствуют экологическому режиму с высоким солевым богатством (в сочетании с низкой обеспеченностью азотом) и слабым затенением. Эти результаты полностью согласуются с теми, что показаны на примере одного малого речного бассейна.

Анализ дендрограммы максимального сходства, построенной на основе коэффициентов сходства Жаккара (рис. 4.13), с одной стороны, демонстрирует относительно низкую степень сходства (не выше 0,65) даже между сообществами одной группы (бореальной, неморальной, лугово-опушечной), а с другой, более высокое сходство внутри каждой группы по сравнению с меж-

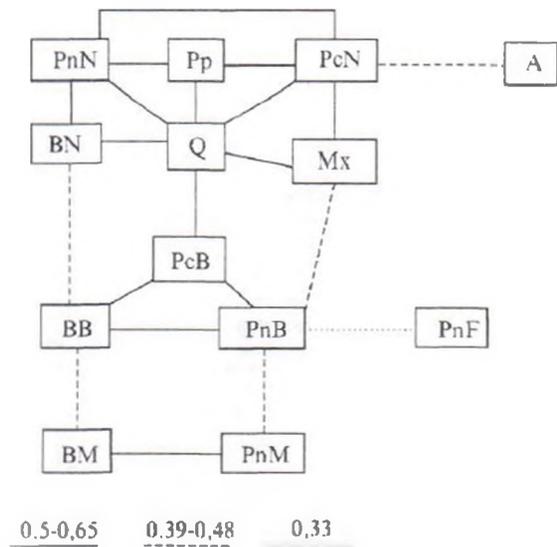


Рис. 4.13. Дендрограмма флористического сходства лесных типов сообществ Приокско-Терраинога заповедника

групповым. Как и следовало ожидать, черноольшаники и зеленомошные сосняки характеризуются наименьшим сходством со всеми остальными типами. Черноольшаники оказались ближе всего к неморальным ельникам, а зеленомошные сосняки – к бореальным соснякам, с которыми они, как правило, образуют комплексный покров.

#### Оценка альфа-разнообразия лесных сообществ

Общая видовая насыщенность в изученных сообществах заповедника изменяется в широких пределах – от 9 до 79 видов на 100 кв. м, и средним значением 27,5. Более низкие значения общей видовой насыщенности (табл. 4.11) для большинства типов по сравнению с полученными только для бассейна Таденки (раздел 4.3.1) могут быть связаны с тем обстоятельством, что в бассейнах других рек (преимущественно с мощным слоем моренных отложений) антропогенные воздействия оставили более существенный след в виде потерь видовой насыщенности.

Для большинства типов (9 из 13) характерна слабо различающаяся величина видовой насыщенности (22–32 вида). Сообщества неморального типа имеют более высокую видовую насыщенность по сравнению с бореальными, а самые высокие показатели отмечены в лугово-опушечных березняках. В целом хорошо выражена тенденция увеличения видовой насыщенности по мере изменения экологического режима, наибольший эффект дает

Таблица 4.11

Сводная таблица значений альфа-разнообразия исследованных лесных сообществ, бета- и гамма-разнообразия растительности Приокско-Террасного заповедника (обозначения типов сообществ см. в тексте)

Тип сообщества	PnF	PnB	BB	PcB	Mx	Q	BN	Pp	PnN	PcN	PnM	BM	A	Для заповедника
Средняя видовая насыщенность	14	22	24	26	26	26	27	27	32	37	34	<b>47</b>	28	28
Число видов	деревьев	8	10	10	10	<b>14</b>	12	12	12	11	10	12	7	16
	кустарников	5	<b>14</b>	12	12	9	13	12	<b>14</b>	12	12	12	8	20
	трав	29	88	91	89	63	116	103	118	139	94	131	<b>145</b>	87
Общее число видов	42	112	113	111	82	143	127	142	165	117	153	<b>169</b>	102	326
Индекс Уиттекера $\beta_{it}$	2	4.1	3.7	3.3	2.2	<b>4.5</b>	3.7	<b>4.5</b>	4.2	2.2	3.5	2.6	2.6	10.6

Жирным шрифтом выделены максимальные значения показателей.

увеличение освещенности на фоне средних значений других экологических факторов. Минимальные параметры видовой насыщенности отмечены в зеленомошных сосняках, отличающихся крайними значениями всех экологических характеристик.

Хорошо выражена положительная корреляция между видовой насыщенностью и видовым богатством, хотя в средней части матрицы при сходной видовой насыщенности видовое богатство может сильно варьировать, что в конечном итоге определяется уровнем внутренней неоднородности сообществ, отраженным в индексе Уиттекера (см. табл.4.11). Отмечена положительная корреляция между видовым богатством деревьев и кустарников, что косвенно свидетельствует о том, что процессы восстановления древесного яруса и подлеска происходят согласованно.

В бореальной группе смена древесных видов-эпифитов практически не отражается на

видовой насыщенности и видовом богатстве. Здесь не проявляется та закономерность, которая была показана в разделе 4.3.1 (уменьшение видовой насыщенности в монодоминантных ельниках). Причина состоит, видимо, в том, что выделенный тип бореальных ельников несущественно отличается по эколого-ценотической структуре (рис.4.14, Прил., рис.3) от неморального, и доминирование ели выражено в них слабее. В большинстве своем эти ельники сформировались на месте еловых посадок или рядом с ними, скорее всего на месте смешанных (елово-широколиственных) сообществ. Самые старые неморальные ельники, присутствовавшие на анализируемой территории на момент заповедания, начинают разваливаться в настоящее время. При этом образуются разнообразные микроместобитания, вмещающие виды разных эколого-ценотических групп. Однако эти участки находятся на сходном этапе развития, что определяет

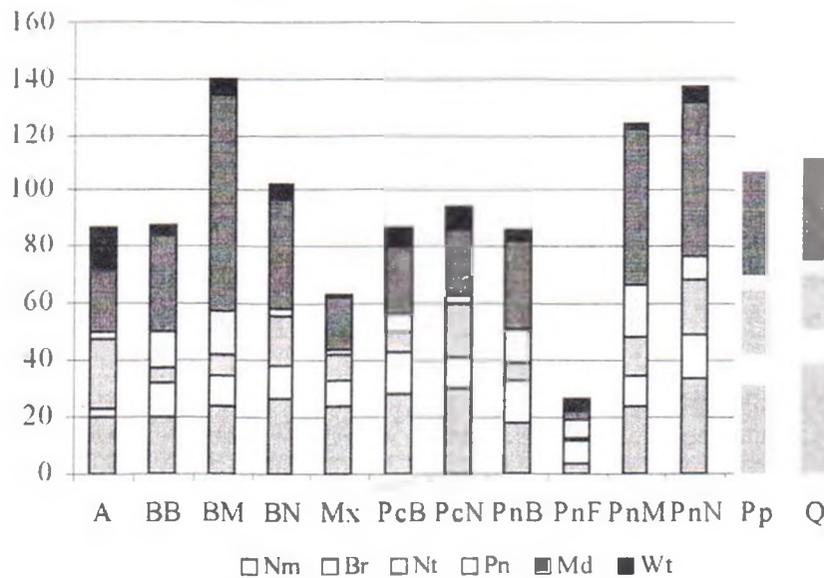


Рис.4.14. Эколого-ценотические спектры видовой насыщенности в сообществах Приокско-Террасного заповедника

По горизонтали – типы сообщества (см. текст), по вертикали – число видов растений в соответствующей субвыборке геоботанических описаний

флористическую однотипность участков и, следовательно, относительно низкое видовое богатство этих сообществ. Немаловажное значение имеет и то обстоятельство, что многие неморальные ельники сформировались на месте посадок, и неблагоприятные условия освещенности и закисленности почвы препятствовали восстановлению флоры.

В неморальной группе сообществ наибольшая видовая насыщенность отмечается в ельниках неморальных – за счет неморальных и нитрофильных видов (см. рис. 4.14), а наибольшее видовое богатство отмечается в сосняках неморальных за счет большого суммарного числа лугово-опушечных видов, произрастающих на разных площадках в пределах данного сообщества. Для осинников и сообществ широколиственных лесов показатели видовой насыщенности являются наиболее низкими в данной группе при довольно высоких значениях видового богатства. В результате эти сообщества имеют максимальные значения бета-разнообразия среди всех сообществ заповедника. Таким образом, в целом сообщества широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (к которым условно можно отнести ельники неморальные) в совокупности достаточно хорошо хранят флору. Вместе с тем, как и можно было ожидать, переходное сообщество сосняков неморальных флористически является более разнообразным. На современном этапе развития неморальных сосняков древесный полог разрежен, что создает возможность для активного внедрения видов разных эколого-ценотических групп.

Наибольшая видовая насыщенность и видовое богатство свойственны сообществам с доминированием лугово-опушечных трав, что соответствует эколого-ценотической структуре региональной флоры. Среди них особенно выделяются березняки с максимальной величиной альфа-разнообразия. Можно считать, что альфа-разнообразие увеличивается параллельно с увеличением доли лугово-опушечных видов в сообществе.

Структура видового разнообразия по соотношению эколого-ценотических групп (см. рис. 4.14), вычисленная по флористическим спискам сообществ и по среднему числу видов на площадке (см. Прил., рис. 3) в пределах типа сообщества (структура видового богатства и видовой насыщенности, соответственно), выявляет некоторую специфику в изменении доли видов разных групп. Проверка по *t*-критерию не показала значимых различий между центральными тенденциями этих распределений. Вместе с тем можно сказать о некотором уменьшении доли лугово-опушечных видов за счет

увеличения доли лесных – неморальных, бореальных и нитрофильных видов в структуре видового состава площадок (100 кв. м) по сравнению со структурой полного флористического списка сообществ разных типов. Таким образом, подтверждается, что высокое процентное содержание лугово-опушечных видов в составе практически всех сообществ достигается за счет большого количества этих видов в региональной флоре (до 60%) – их не столь много на каждой из лесных площадок, но набор этих видов в пределах каждого сообщества довольно велик.

При способе расчета спектров по средним значениям в субвыборке геоботанических описаний можно продемонстрировать различия между разными типами фитоценозов (см. Прил., рис. 3). Эти данные позволяют следующим образом характеризовать специфику разных типов лесных сообществ и соответствующих им фитоценозов: 1) весьма сходны широколиственные леса, осинники и березняки и неморальные ельники по преобладанию неморальной группы; 2) в неморальных сосняках и смешанных лесах также преобладают неморальные виды, но усиливается роль бореальных; 3) в бореальных ельниках, сосняках и березняках преобладающей становится бореальная группа; 4) максимальное участие бореальной группы характерно для сосняков зеленомошных; 5) ольшаникам свойственно максимальное участие нитрофильных видов.

#### Оценка гамма- и бета-разнообразия заповедника

В качестве показателя гамма-разнообразия выступают оценка средней видовой насыщенности (28) и число видов, отмеченное во всех описаниях (326) (см. табл. 4.11). Структура изученной растительности характеризуется (табл. 4.12) преобладанием во флоре лугово-опушечных видов, что отражает соотношения, свойственные флоре Нечерноземья в целом.

Таблица 4.12  
Сводный эколого-ценотический спектр флоры лесных сообществ Приокско-Терраинового заповедника (по списку видов из геоботанических описаний)

Группа	Число видов	Участие видов, %
Неморальная	71	21
Бореальная	25	7,7
Нитрофильная	37	11,3
Боровая	21	6,4
Лугово-опушечная	131	40,2
Водно-болотная	26	8

Бета-разнообразие в пределах всего заповедника оценивается величиной индекса Уиттекера (10,6) и оказывается значительно выше, чем аналогичный параметр, определенный для разных экотопов (2,7–4,9). Эти величины сходны с оценками мозаичного разнообразия в пределах одного типа сообществ (см. табл.4.11).

### Заключение

Видовая насыщенность и видовое богатство обнаруживают положительную корреляцию. Самые низкие показатели видового разнообразия наблюдаются в крайних точках экологического пространства, соответствующих высоким показателям кислотности и увлажнения. Средняя видовая насыщенность слабо изменяется в разных типах сообществ; число видов бореальной группы во флоре сообществ не зависит от доминанта древесного яруса, однако долевое участие увеличивается при снижении числа видов неморальной группы параллельно с усилением позиций хвойных пород в древостое.

Среди сообществ неморальной группы наиболее богаты во флористическом отношении сосняки, которые по насыщенности лишь немного уступают неморальным ельникам. Высокая видовая насыщенность неморальных ельников связана, по-видимому, с сукцессионным этапом развития сообщества. Осипники и широколиственные леса в совокупности хранят достаточно высокое видовое богатство. Березняки и сосняки с господством травянистых видов лугово-опушечной группы являются наиболее богатыми по флористическим показателям.

#### 4.3.3. Оценка и прогноз изменения биоразнообразия крупных фитоценозов заповедника

Как было показано в разделе 4.3.2, на территории Приокско-Террасного заповедника полностью отсутствуют такие лесные сообщества зонального типа (хвойно-широколиственных), которые существовали на одном и том же месте в течение времени, превышающего длительность жизни деревьев-эдификаторов, т.е. больше 300–400 лет. Кроме большой интенсивности и частоты нарушений лесной площади заповедника, специфической особенностью предшествующего хозяйства были малые размеры всех угодий (лесов, лугов, пашен) и многократное изменение способа использования

каждого конкретного участка. Это привело к господству в древесном ярусе R-стратегов (березы, осины, сосны) и к соседству мелких фитоценозов с сильно различающимся составом доминантов и с различной эколого-ценотической структурой (см. Прил., рис. 1, 2).

Дальнейшее развитие лесного покрова заповедника определяется динамикой популяций деревьев, в первую очередь таких зональных эдификаторов, как ель и широколиственные виды. Реально на территории заповедника среди последних представлены только липа мелколистная и дуб черешчатый, остальные виды широколиственных видов встречаются в виде единичных деревьев или немногочисленного подроста. Поскольку возможность поступления семян в те или иные участки зависит прежде всего от близости произрастания плодоносящих растений, то наличие таких растений в пределах таксационного выдела послужило основой для членения всей территории заповедника на фитоценозы. Были использованы планы лесонасаждений заповедника и таксационные материалы лесоустройств 1968 и 1981 годов, карта подстиляющих пород [Лидов, 1946], карта прогнанных и антропогенных воздействий [Каляев, 1969], а также геоботанические и демографические данные, полученные в 1990–1993 годах (см. выше). Возраст генеративных деревьев определялся с помощью возрастного бура. Всего выделено 10 фитоценозов. Схема их расположения представлена на рисунке 4.15.

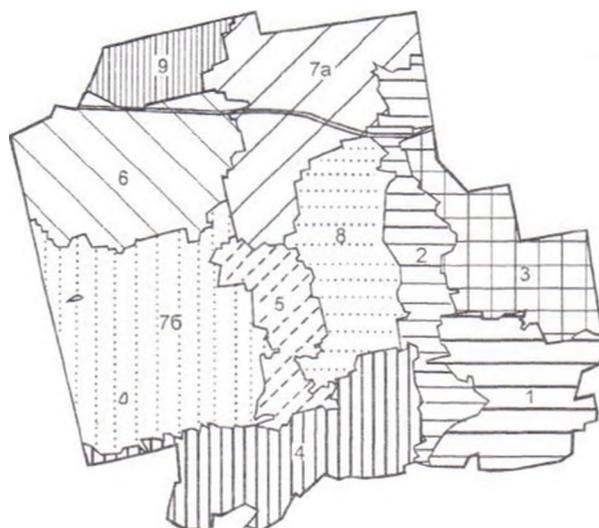


Рис.4.15. Схема расположения фитоценозов на территории заповедника

1–9 фитоценозы, описание см. в тексте

Границы фитохор проведены по выделам, где в древостое присутствуют ель, липа или дуб в разных сочетаниях или где они отсутствуют. Для этого на карте таксационных описаний 1981 года были отмечены выделы, где в составе древостоя доля участия дуба, липы, ели составляет единицу и более. Выделы объединены в группы, где есть: 1) только ель (Pc), 2) ель и дуб и/или липа (Mx), 3) только липа или липа вместе с дубом (Vd), 4) только дуб (Q) (Прил., рис.4А). Подобным же образом была изготовлена карта размещения эдификаторов в подросте (Прил., рис.4Б). Работа проведена С.Л.Зудиным с помощью системы SDP М.Я.Островского и системы ARC-View.

Названия фитохор даны по доминирующим видам деревьев или их групп с учетом особенностей подстилающих пород.

#### Названия и общая характеристика фитохор

**1-я фитохора** (см. рис.4.15) – широколиственные леса преимущественно на известняках и глинах в юго-восточной части заповедника. Эта территория

по лесоустройству 1925 года [Каляев, 1969] относилась к защитным лесам. Согласно карте И.А.Каляева (рис.4.16), в начале XX столетия здесь произрастали сосновые и сосново-еловые леса (возможно, это были лесные культуры), березняки и осинники (впоследствии послужившие основой для восстановления широколиственных лесов) по гарям (1900–1917 годы). На части выделов сохранились особи дуба и сосны с возрастом 120 и более лет. Стабильную основу флоры первой фитохоры составляют неморальные виды: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura* и др. Они лидируют в 5–3 классах константности. Слабее всего представлены в этом контуре боровые виды.

**2-я фитохора** – хвойно-широколиственные леса на моренных суглинках, известняках и глинах в долине р. Таденки. Господствующим типом в начале века были сосновые леса, в основном представляющие собой культуры. В настоящее время культуры сосны хорошо сохранились в кв. 31а и западной части кв. 19. Среди деревьев наибольший возраст имеет сосна (140 лет), несколько меньший – ель,

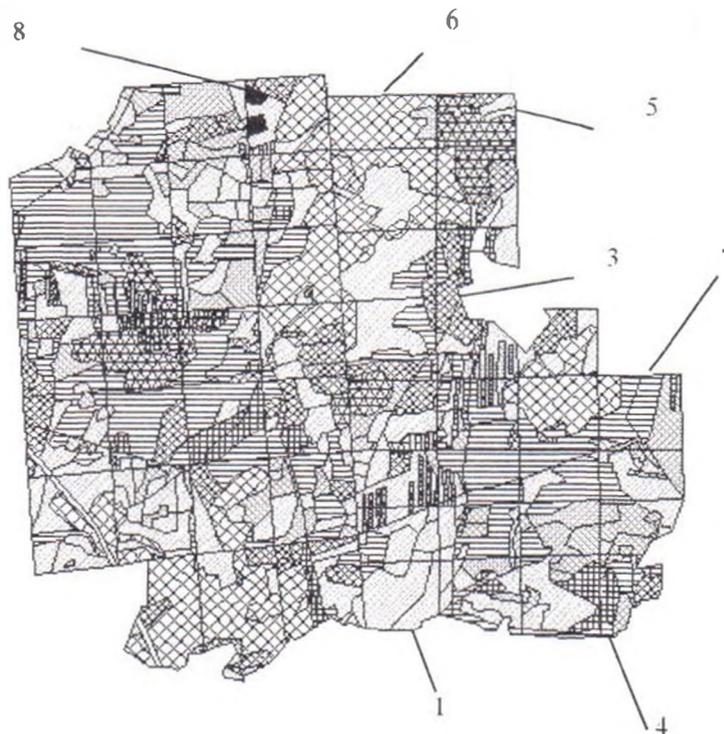


Рис.4.16. Схема размещения участков, подвергшихся антропогенным воздействиям

1 – сосняки, сохранившиеся к 1900 году; 2 – сосново-еловые леса, вырубленные в 1890–1900 годах; 3 – вторичные березняки по вырубкам и гарям до 1900 года; 4 – вторичные осинники березняки по вырубкам и гарям; 5 – гары 1938 года; 6 – гары 1918–1920 годов; 7 – площади, пройденные пожаром 1900–1917 годов; 8 – фагновые болота

А.И.Каляева [1969], на территории кв. 26 и 27 в конце XVIII века была пашня. Большая часть лесов фитохоры была вырублена в 1941–1945 годах.

Высококонстантные виды (5 и 4 классы) фитохоры: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. Большая часть их – орнитохоры, а остальные обладают значительной вегетативной подвижностью. Вполне возможно, что они маркируют первые волны инвазии трав, кустарников и деревьев на площади, лишённой растительности в связи с пожарами или распахиванием.

**8-я фитохора** – мелколиственно-хвойные леса на моренных суглинках в средней части водораздела между реками Паниковкой и Таденкой. Большая часть фитохоры сложена молодыми (40–60-летними) сосновыми, березовыми и осиновыми лесами; в южной части есть участки старых сосняков, с небольшими вкраплениями ельников и широколиственных лесов. Большая часть этой территории в конце прошлого – начале текущего столетия была занята сосновыми лесами, вторичными березняками и осинниками по гарям. Небольшие площади по периферии контура составляют леса, пройденные пожарами в 1900–1917 годах; в северо-западной части кв. 25 леса сформировались по гарю 1938 года. Большая часть контура была вырублена в 1941–45 годах.

Высоко константны (5 и 4 класс) в данной фитохоре бореальные (*Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*), неморальные (*Convallaria majalis*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*) и даже боровые виды (*Pteridium aquilinum*). Высокая константность последнего вида подтверждает данные А.И.Каляева о давнем присутствии в фитохоре сосновых лесов. В отличие от предыдущей фитохоры в видовом составе трав имеются как виды начальных фаз экспансии лесного покрова на нарушенные территории, так и виды более поздних фаз (*Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* и др.).

**9-я фитохора** – сосновые леса с елью и березой на моренных суглинках в северо-западной части заповедника. Это самая маленькая по площади фитохора расположена вблизи села Данки. Ее лесные участки часто распахивались. В настоящее время значительная часть фитохоры сложена молодыми (40–60-летними) сосновыми лесами с небольшими вкраплениями более старых (70–80 лет) сосняков, ельников и широколиственных лесов. В составе растительного покрова фитохоры находятся два сфагновых болота. Большая часть фитохоры в конце прошлого – начале текущего столетия была

лесной. Это были сосновые, сосново-еловые леса, березняки и осинники по гарям. Небольшие площади по периферии фитохоры составляют леса, пройденные пожарами в 1900–1917 годах и леса, сформировавшиеся по гарю в 1918–20 годах (см. рис.4.16). Большая часть лесов фитохоры была вырублена в 1941–1945 годах.

Среди высококонстантных видов (5 и 4 классы константности) в данном контуре больше бореальных (*Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*), чем неморальных (*Convallaria majalis*, *Stellaria holostea*) видов.

#### Характеристика современного биоразнообразия фитохор

Для каждой фитохоры дана оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения по мере восстановления устойчивой структуры ценопопуляций зональных эдификаторов – ели, дуба, липы.

По доле площадей, где в составе древесного яруса есть зональные эдификаторы (см. Прил., рис.4А), фитохоры объединены в три группы (табл.4.13).

Первая группа включает только фитохору 1, где сумма долей площадей, занятых широколиственными видами и дубом, превышает сумму долей площадей ели и широколиственных видов с елью. При этом доля площадей, где отсутствуют зональные эдификаторы – немного более 1/3. Вторая группа включает фитохоры 2, 5, 6, 8, 9 (последняя фитохора занимает промежуточное положение между второй и следующей третьей группой). Во второй группе в составе фитохор значительны доли площадей ели и смешанных, хвойно-широколиственных древостоев. В этой группе 5, 6 и 8 фитохоры отличаются заметным участием в древостое широколиственных видов. Доля площадей, где отсутствуют эдификаторы, в этой группе составляет около 1/2. Третья группа включает фитохоры 3, 4, 7а и 7б, здесь на большей части площадей фитохор зональных эдификаторов нет.

Сравнение распределения видов по жизненным формам и эколого-ценотическим группам в разных фитохорах (табл.4.14) показывает, что фитохоры слабо отличаются по числу деревьев и кустарников, но очень сильно – по числу видов трав. Минимально число видов трав в лесных сообществах в фитохорах 3, 6, 8 и 9. Вероятно, это связано с тем, что на территории этих фитохор много участков, выгоравших с 1900 по 1938 годы (см. рис.4.16). В этих фитохорах – наименьшее число

Таблица 4.13

Доля площадей (%) в древесном ярусе и в подросте, занятых зональными эдификаторами

Виды	№ фитохоры									
	1	2	5	6	8	9	3	4	7а	7в
	Площадь, га									
	441,8	424,2	254,5	648,1	442,2	184,3	406,3	585,7	618,5	925,5
древостой										
ель	5,8	28,7	32,0	8,2	24,7	26,4	6,0	17,1	0,9	1,7
ель и широколиственные виды	20,4	26,3	47,5	29,3	23,7	16,3	5,8	3,1	3,6	5,9
все широколиственные виды	31,6	1,9	7,3	15,6	10,2	1,4	0,8	0,9	1,0	8,1
дуб	6,5	0,6	0,8	2,1	1,3	1,2	1,6	0,2	0,04	2,6
эдификаторы отсутствуют	35,6	42,4	12,3	44,6	39,9	54,5	85,8	78,4	94,5	81,7
подрост										
ель	27,8	28,1	38,5	29,7	37,8	62,1	28,0	20,5	38,0	19,3
ель и широколиственные виды	27,8	30,3	43,5	31,0	10,5	31,6	19,7	20,2	11,6	14,8
все широколиственные виды	23,0	2,6	3,6	12,1	5,5	0	8,9	2,3	2,3	4,4
дуб	0,7	0,04	0	0,2	0	0	0,4	3,1	0,9	5,3
эдификаторы отсутствуют	20,5	38,9	14,3	26,9	46,0	6,2	42,8	53,8	47,0	56,1

Таблица 4.14

Распределение видов растений по жизненным формам и эколого-ценотическим группам в фитохорах

Фитохоры	Жизненные формы			Эколого-ценотические группы							Число видов
	Д	К	Т	Nm	Br	Pn	Nt	Wt	Be+Md	Прочие	
1	13	13	217	<b>56</b>	19	14	28	7	97	12	<b>243</b>
2	17	<b>15</b>	<b>218</b>	<b>55</b>	24	9	34	24	85	12	<b>250</b>
5	12	13	110	43	19	4	27	12	29	1	135
6	11	14	96	44	20	8	13	7	27	2	121
8	11	<b>15</b>	<b>95</b>	39	20	8	16	3	33	2	122
9	10	11	75	28	18	8	7	0	33	1	96
3	10	9	58	16	16	11	5	3	23	3	77
4	10	12	138	36	19	16	14	4	57	11	160
7а	12	12	141	34	17	12	22	12	60	3	165
7б	10	17	152	44	20	16	18	10	64	4	179

Жирным шрифтом выделено максимальное, а подчеркиванием – минимальное число видов; двойная линия разделяет группы фитохор

водно-болотных (Wt) и нигрофильных (Nt) видов, что тоже может быть следствием пожаров.

Максимальное число видов трав в фитохорах 1 и 2, вероятно, связано с тем, что на большей части их площадей находятся экотопы с близким залеганием известняков или пойменные экотопы, соответственно (см. раздел 3.1), где экологические

условия благоприятны для большинства видов. В этих фитохорах наибольшее число неморальных (Nm), нитрофильных (Nt) и лугово-опушечных (Be+Md) видов.

Среди перечисленных групп фитохор присутствует большая часть выделенных типов сообществ, исключение составляет фитохора 4, где не найдены

Таблица 4.15

Присутствие сообществ разных типов в фитохорах растительного покрова

Фитохоры	Группы типов растительных сообществ												
	н				б			см	п	ч	л		
	PnN	BN	Pp	Q	PeN	PnB	BB	PcB	Mx	PnF	A	BM	PnM
1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4						+	+	+	+	+		+	+
7а	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

н – доминируют виды неморальной группы: PnN – сосняки, BN – березняки, Pp – осинники, Q – широколиственные леса, PeN – ельники; б – доминируют виды бореальной группы: PnB – сосняки, BB – березняки, PcB – ельники; см: Mx – хвойно-широколиственные сообщества, п: PnF – природные сосняки; ч: A – черноольшаники; л – доминируют виды лугово-опушечной группы: BM – березняки, PnM – сосняки.

сообщества неморального типа (табл. 4.15). Видимо, это объясняется очень малой долей площадей с дубом и липой в древостое. Кроме того, пирогенные сосняки и отчасти дуговые сосняки и березняки встречаются в фитохорах третьей группы, а черноольшаники – в фитохорах первой и второй групп.

В целом, если оценивать сообщества неморальной и бореальной группы как источники семян и вегетативных зачатков трав зональных лесов, видно, что большая часть фитохор включает в себя такие источники.

### Прогноз изменения биоразнообразия растительности фитохор

Сравнение долей площадей, занятых эдификаторами в древостое и в подросте (см. Прил., рис. 4Б), выявило общую тенденцию для всех групп фитохор: увеличение доли площадей, где эдификаторами выступает одна ель или ель с липой и дубом, происходит, в первую очередь, за счет сокращения доли площадей, где зональные эдификаторы отсутствуют и, во вторую очередь, за счет сокращения долей площадей, занятых широколиственными видами в целом (сообща, вместе) и дубом в отдельности.

Оценка этого процесса для каждой выделенной группы фитохор отдельно выявляет некоторые особенности соотношения долей площадей, занятых елью и елью с липой и дубом в древостое и подросте. Так, в фитохоре 1 доля ели в подросте почти в 5 раз больше, а дуба значительно меньше, чем в древостое. Одновременно в подросте в полтора раза меньше площадь, где эдификаторы отсутствуют.

В подросте фитохор 2, 5, 6, 8 и 9 (вторая группа) по сравнению с древостоем также заметно усиление

позиций ели и смеси хвойных и широколиственных видов, ослабление позиций широколиственных видов и дуба. При этом доли площадей, где эти эдификаторы в древостое и подросте отсутствуют, различны в разных фитохорах (см. табл. 3.14.). Это объясняется тем, что на части площадей в этих фитохорах с елью, широколиственными видами или дубом в древостое нет подроста. В фитохорах 3, 4, 7а и 7в (третья группа фитохор) доля площадей зональных эдификаторов в подросте заметно больше, чем в древостое. Из сравнения карт размещения зональных эдификаторов древостое и подросте видно (см. Прил., рис. 4), что зональные эдификаторы в подросте представлены преимущественно там, где их нет в древостое. Это свидетельствует об относительно беспрепятственном процессе инвазии зональных эдификаторов именно в мелколиственные и сосновые леса.

Демографический анализ доминантов древесной синузии (табл. 4.16, рис. 4.17) показал, что выделенные группы фитохор различаются по соотношению основных групп популяций (инвазионные, нормальные, генеративно-однообразные, фрагментарные). Так, в первой и во второй группе фитохор (за исключением фитохоры 9) такие зональные эдификаторы, как ель, дуб, липа имеют нормальные или инвазионные популяции, в то время как в третьей группе такие популяции имеет только ель (4 фитохора). В то же время во всех фитохорах пионерные виды (сосна, осина, березы) имеют либо нормальные популяции, либо популяции, составленные только генеративными особями. Это показывает, что разные фитохоры находятся на разных этапах восстановительных смен.

В связи с тем, что экологические диапазоны рассматриваемых видов деревьев достаточно широки и эти виды могут существовать в большей части описанных растительных сообществ (кроме пойм и олиготрофных болот), в качестве основной при-

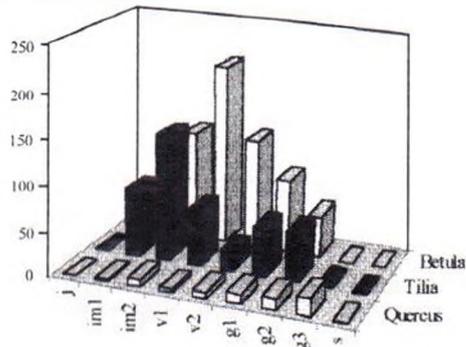
Таблица 4.16

Типы популяций деревьев в фитохорах

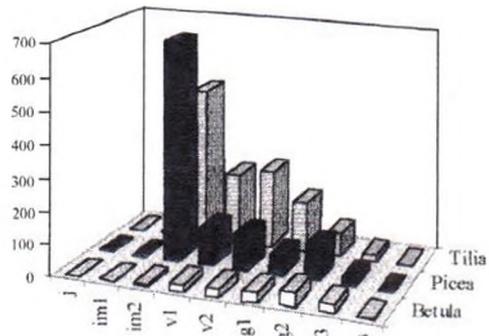
Группы фитохор	Фитохоры								
	Первая	Вторая					Третья		
	1	2	5	6	8	9	4	7а	7б
<i>Pinus sylvestris</i> L.	ген.	ген.	ген.	ген.	фрагм.	ген.	норм.	ген.	ген.
<i>Populus tremula</i> L.	ген.	фрагм.	ген.	ген.	ген.	ген.	фрагм.	ген.	ген.
<i>Betula pendula</i> Roth	норм.	норм.	ген.	ген.	норм.	норм.	норм.	норм.	норм.
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	норм.	норм.	ген.	фрагм.	норм.	норм.	норм.	норм.	норм.
<i>Acer platanoides</i> L.	фрагм.			фрагм.	фрагм.				
<i>Fraxinus excelsior</i> L.			фрагм.			фрагм.			
<i>Quercus robur</i> L.	норм.	норм.	фрагм.	норм.	инв.	инв.	инв.	инв.	инв.
<i>Tilia cordata</i> Mill.	норм.	норм.	норм.	норм.	инв.	инв.	фрагм.	инв.	инв.
<i>Ulmus laevis</i> Pall.		фрагм.					фрагм.		
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	фрагм.	норм.	норм.	норм.	норм.	инв.	норм.	инв.	фрагм.
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	фрагм.	фрагм.	ген.						фрагм.

Разными выделениями показаны популяции разных типов.

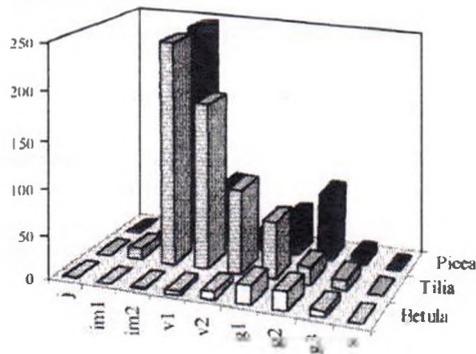
Фитохора 1



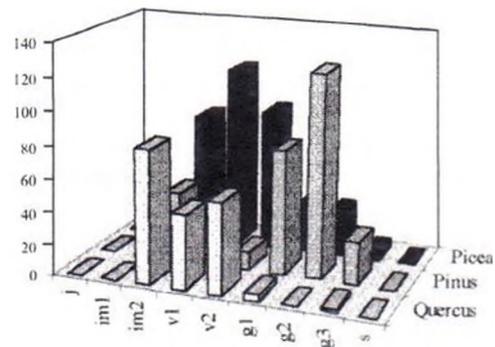
Фитохора 2



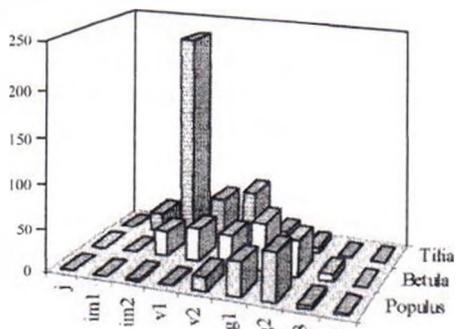
Фитохора 4



Фитохора 5



Фитохора 7б



Фитохора 9

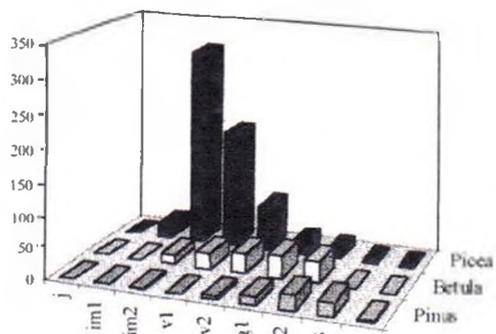


Рис.4.17. Примеры онтогенетических спектров популяций деревьев в фитохорах  
По оси X – онтогенетические состояния, по оси Y – численность счетных единиц, шт. на 1 га

чины отсутствия нормальных популяций зональных эдификаторов в третьем типе фитохор следует считать краткий срок, прошедший после последних нарушений состава и структуры сообществ (рубок или пожаров), в течение которого

семена зональных эдификаторов не успели в достаточном количестве попасть на территорию фитохоры. Наиболее показательны в этом отношении популяции таких зональных эдификаторов, как ясень обыкновенный и клен остролистный. В

лесном массиве заповедника встречаются лишь единичные взрослые экземпляры этих видов, в связи с чем ни в одной из фитоценоз у этих видов (см. табл. 4.16) не сформировались даже инвазивные популяции.

Дополнительной причиной отсутствия того или иного зонального эдификатора может быть отсутствие необходимых микроместообитаний в травяном ярусе. Например, отсутствие валежа и конкурентные отношения с видами трав на участках широколиственных лесов в первой фитоценозе препятствуют внедрению подроста ели или замедляют ее инвазию.

Анализ флористического сходства (табл. 4.17) показывает, что группы фитоценоз по флористическому сходству не совпадают с группами по особенностям восстановления онтогенетической структуры популяций зональных эдификаторов, т.е. активная инвазия ели и широколиственных видов осуществляется при разном качественном составе флоры. Это свидетельствует о некоторой независимости отдельных синузий в растительном покрове и о разных путях и темпах демулационных процессов в различных фитоценозах.

Исследование особенностей восстановительных процессов в выделенных фитоценозах растительности позволяет составить прогнозы для каждой группы фитоценоза.

В первой фитоценозе, судя по соотношению доли площадей зональных эдификаторов, в первом поколении будут соседствовать сообщества с доминированием ели, хвойно-широколиственных и широколиственных видов. На участках с доминированием ели эколого-ценотическая структура изменится в сторону ослабления неморальных видов. На остальных участках преобразования могут затронуть только лугово-опушечную группу, число видов в которой может сильно уменьшиться в связи с формированием первого взрослого поколения ели и изменением световой обстановки.

Во второй группе фитоценоз чисто широколиственных участков, видимо, не будет или их доля будет очень мала. Большая часть фитоценоз в первом поколении будет занята тенивым лесом с чередованием участков с доминированием ели и липы или с содоминированием этих видов. Дальнейшее преобразование территории в течение жизни второго и следующих поколений приведет к формированию диапорического субклимакса — хвойно-широколиственных лесов с доминированием в травяном покрове неморальных, бореальных и нитрофильных видов. Число последних будет увеличиваться по мере формирования ветровально-почвенных комплексов.

В третьей группе фитоценоз те же процессы будут происходить с запаздыванием на одно-два поколения в зависимости от дальности источников семян зональных эдификаторов.

### Заключение

Подводя итог обсуждения сукцессионных процессов в массиве заповедника, подчеркнем, что большинство лесных фитоценозов находится на стадии значительных изменений возрастного состава популяций деревьев, количественного участия отдельных видов и видового состава в целом. Даже в тех сообществах, где популяции древесных доминантов имеют нормальный (полночленный) тип онтогенетического спектра, демографическая стабильность еще не установилась, т.е. изменения в популяциях эдификаторов имеют однонаправленный, а не циклический характер. Раньше всех сукцессионную стабильность приобретут внешние разновозрастные липняки и ельники с неморальной или смешанной неморально-бореальной флорой. Больше времени займет восстановление разновозрастной структуры популяций древесных эдификаторов в смешанных дубо-ельниках и дубо-липняках. К сожалению, практически все современные сосняки не имеют

Таблица 4.17

Флористическое сходство контуров растительности (коэффициент Жаккара)

Контур растительности	Контур растительности								
	2	3	4	5	6	7a	7b	8	9
1	0,476	0,246	0,433	0,399	0,346	0,425	0,477	0,372	0,342
2		0,226	0,339	0,42	0,346	0,385	0,407	0,306	0,296
3			0,326	0,337	0,414	0,363	0,387	0,472	0,462
4				0,387	0,39	0,456	0,497	0,392	0,388
5					<b>0,563</b>	0,434	<b>0,500</b>	0,488	0,435
6						0,447	<b>0,533</b>	<b>0,549</b>	<b>0,524</b>
7a							<b>0,546</b>	0,4	0,442
7b								0,484	0,433
8									0,478

Жирным шрифтом выделены наибольшие значения коэффициентов.

шансов сохранить в своем составе популяции сосны и неизбежно будут замещаться другими типами сообществ.

На основании исследований предлагаются рекомендации по поддержанию видового разнообразия и формированию устойчивой демографической структуры лесобразующих пород для модельного массива:

1 – для сообществ, где происходит активная смена сосны и березы на липу и ель, необходимо поддерживать режим полного заповедания, исключив все рубки, в том числе и санитарные;

2 – для сообществ, где отмечено хотя бы минимальное количество подроста сосны и экологическая ситуация благоприятна для возобновления этого вида, необходимо проводить интенсивные

меры содействия естественному возобновлению (посевы семян или посадка саженцев). Одновременно для заповедника в целом необходимо пересмотреть нормы выпаса диких копытных (лось и кабан) в лесных ценозах;

3 – для сообществ с регрессивными популяциями берез и осины, без нормального возобновления для увеличения видового разнообразия древесных видов желательно проводить мероприятия по расселению (активному заносу семян) дуба, клена остролистного, ильма, а также черемухи, лещины и других кустарников;

4 – для внутрилесных полян необходимо сохранять режим регулярного сенокосения с чередованием сроков (для обсеменения видов с разными сроками созревания семян).

## Глава 5

### ЗАПОВЕДНИК КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ

#### 5.1. Краткая характеристика природных условий

Государственный природный заповедник Калужские засеки находится на юго-востоке Калужской области на территории, пограничной с Орловской и Тульской областями, в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов [Растительность..., 1980].

Заповедник был организован в 1992 году в связи с присутствием здесь старовозрастных широколиственных лесов, малой нарушенностью территории сплошными рубками и распахками [Восточноевропейские..., 1994]. Заповедник включил в себя Ягодненское и частично Ульяновское и Ленинское лесничества Ульяновского леспромхоза. В настоящее время заповедник состоит из двух территориально не связанных друг с другом частей, находящихся на расстоянии 12 км друг от друга. Общая площадь заповедника – 18533 га; площадь северного участка (Ульяновское лесничество) – 6749 га; южного участка – 11784 га, из них 7136 га – Ягодненское и 4648 га – Ленинское лесничества. Заповедник в пределах 200 м от границ окружен охранной зоной, площадь которой 1935 га.

Территория заповедника находится в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности, на водоразделе рек Оки и Вытебети (приток р. Жиздры). Преобладающие высоты – 150–250 м н.у.м.; наивысшая точка – 275 м. Рельеф образован полого холмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью.

Коренные породы представлены отложениями мелового периода. Четвертичные отложения Днепровского оледенения представлены моренными и моренными лессовидными суглинками (северная часть Ягодненского лесничества и юго-восточная часть Ульяновского лесничества) и воднолед-

никовыми песками (остальная территория). Долина р. Вытебети – это современный и древний аллювий, а также водноледниковые отложения Днепровского оледенения. Мощность четвертичных отложений в основном не превышает 20 м.

В соответствии с почвенно-географическим районированием Нечерноземья [Физико-географическое..., 1963] территория находится на стыке Среднерусской провинции серых лесных почв и Среднерусской южнотаежной провинции дерново-подзолистых среднегумусированных почв. На территории первой преобладают серые лесные почвы на лессовидных суглинках, второй – дерново-подзолистые почвы на почвообразующих породах разного механического состава.

Среднегодовая температура +4,4°C. Среднегодовое количество осадков – 596 мм [Справочник..., 1967].

Максимальное количество осадков выпадает в июле–августе, минимальное – в декабре–январе. Средняя относительная влажность воздуха – 66–74%. Преобладают западные и юго-западные ветры.

#### 5.2. Краткий очерк истории Калужских засек

Калужские засеки – название, которое с XVIII века применяли для части территории Калужской губернии, входившей в состав Заокской засечной черты Московского государства XVI–XVII веков. К Калужским засекам относятся Козельские, Перемышльские засеки, часть Лихвинских и Белевских засек. Территория заповедника включила в себя Козельскую Дубенскую засеку (Южный участок заповедника, Ягодненское лесничество), южную половину Козельской Столпницкой засеки (Северный участок, часть Ульяновского лесниче-

ства), а также фрагменты Белевской Бобриковской засеки, располагавшиеся на территории Козельского уезда.

Ниже мы кратко рассмотрим историю территории Калужских засек, обращая особое внимание на события, оказавшие значимое влияние на формирование растительного и почвенного покрова засек.

Памятники археологии, бесспорно относящиеся к палеолиту, для Калужской области неизвестны. В мезолите и неолите верховья р. Оки были заняты близкими по материальной культуре и происхождению племенами охотников и рыболовов.

В эпоху бронзы территория области была заселена двумя группами племен шнуровой керамики и боевых топоров: фатьяновской и среднеднепровской. Обе эти группы занимались производством хозяйством: земледелием, скотоводством, а также выплавкой меди и бронзы. С конца третьего тысячелетия до н.э. у них получает широкое распространение подсечное земледелие, о чем свидетельствует большое число рабочих топоров на каждой стоянке [Краснов, 1971; Крайнов, 1972].

Археологические памятники раннежелезного века (городища и селища), расположенные в центральной и южной частях Калужской области, относят к южновосточной и верхнеокской культурам (VIII–VII века до н.э. – первые века н.э.). Поселенцы выплавляли железо, медь, бронзу; из железа изготавливали ножи, топоры, с первых веков н.э. – серпы. В хозяйстве сочетались земледелие, животноводство, рыболовство и охота. В первых веках н.э. во всем ареале этих культур формируется почепская культура (I–III века н.э.). В ее памятниках чаще встречаются изделия из металлов; основу хозяйства составляли животноводство и земледелие, вероятно, пашенное [Археологическая..., 1992]. В конце эпохи раннего железа и начале средневековья (IV–VII века н.э.) на территории области распространена мощинская культура. Основу хозяйства составляли животноводство и пашенное земледелие.

Славянская колонизация охватила бассейн Верхней Оки в VIII–IX веках. Практически вся территория Калужской области была заселена вятичами. К XII–XIII векам водораздельные территории практически полностью были охвачены трехпольной системой земледелия [История..., 1987].

В 1146 году на страницах летописей в связи с борьбой русских князей за власть впервые появляется г. Козельск на р. Жиздре. В 1223 году Русь “знакомится” с татарами, а в 1238 году происходит легендарная оборона Козельска от войск Батые.

Никоновская летопись (ПСРЛ, т. X, 1846, с. 111–112) позволяет примерно представить численность населения в то время: если после семинедельной осады часть защитников в открытом бою смогли “избиша” до 4 тыс. воинов противника, то население города (вместе с предместьями) накануне нападения могло составлять более 10 тыс. человек.

В XIII–XIV веках население в краю вятичей увеличивается в связи с миграцией населения из среднего Приднепровья. В верхнеочье возникают новые княжества – со второй половины XIII века Козельский уезд входит в состав Карачевского княжества. После 1339 года начинается история Козельского удельного княжества [Евгин, 1996], которая для него оказывается историей борьбы Литвы и Москвы. В 1494 году Козельское княжество окончательно включено в состав Московского государства [Любавский, 1996]. В это время формируются звенья будущей засечной черты, у которых Иван III содержит постоянное войско.

На протяжении XVI века происходят татарские набеги на Московское государство, что приводит его к необходимости расширить меры защиты границ. С третьей четверти XVI века в податной системе Московского государства появляются “засечные деньги”, собиравшиеся на расходы по укреплению засечной черты [Яковлев, 1916]; для охраны черты были поставлены засечные приказчики, головы, сторожа.

Окончательное формирование единой Заокской засечной черты – первой засечной черты Московского государства – можно отнести к 1563–1566 годам. Под 1566 годом летопись отмечает завершение больших работ на засечной черте, дозор которым произвел Иван IV самостоятельно (ПСРЛ, т. XII, 1846).

При помощи дозорных книг засек 389, 390, 415, 416 второй половины XVII века и разрядных росписей за 1638 и 1639 годы А.И. Яковлев [1916] подробно установил топографию Заокской засечной черты. В черту входило 10 засек: Рязанские, Каширские, Веневские, Тульские, Крапивенские и др. Большинство этих засек распадалось на отдельные звенья (также именуемые засеками) со своими самостоятельными названиями.

Интересующие нас Козельские и Белевские засеки граничили с севера с Пермьпольской засекой, с востока – с засеками Лихвинскими. Козельские засеки включали в себя Столпницкую, Дубенскую, Кылинскую, Сенецкую засеки. Общая протяженность Козельских засек вместе с Белевской Бобриковской засекой составляла 92 версты 450 сажень. Для усиления защиты заповедных лесов Иван IV заселил прилегавшие места беглым

народом с назначением их в стражу и освобождением от различных податей и налогов [Савельев, 1876]. В 1571 году издается общий устав о сторожевой и станичной службе, выработанный совещанием детей боярских [Любовский, 1996].

Однако засечная черта не выступила панацеей от нашествий. Конец XVI века явился временем наиболее разрушительных татарских походов. Но, несмотря на многочисленные бедствия, население Козельска к началу XVII века было максимальным за всю историю и насчитывало около 15 тыс. человек.

В начале XVII века, в Смутное время, Козельские земли оказались вовлечены в разрушительные события, связанные с именами Лжедмитрия II, Шаховского, Болотникова и др. После набега "вольных людей" в 1610 году население Козельска уменьшилось более чем вдвое [Евгин, 1996]. В сельских поселениях к 1627 году число пустых дворов достигает 55% [Попов, 1937]. К этому привели продолжающиеся набеги крымских татар и иных "разбойных людей", "украинских шаек", а также голод 1601–1603 годов и эпидемия холеры. Засечная черта в смутное время не поддерживалась и практически перестала существовать.

После избрания царем Михаила Федоровича в 1613 году восстанавливаются ополчения, ежегодно высылаемые для защиты от крымских набегов [Готье, 1913]. Пушкарский приказ назначал и содержал штат должностных лиц, охранявших засеку преимущественно от местного населения. Кроме того, засеки были поделены на мелкие звенья, за охрану которых отвечали жители ближайших поселений.

Участившиеся в 1635 году набеги татар подвигли правительство срочно возобновить укрепление окраинных районов – в 1638 году производится реконструкция Заокской черты. Исторические материалы этих лет сохранились наилучшим образом, что позволяет составить довольно полное представление о ситуации на засечной черте, в частности, на Козельских и на Белевской Бобриковской засеках. Эти документы разобраны и частично опубликованы А.И.Яковлевым [1916].

После 1638 года Заокская засечная черта начинает терять свое оборонительное значение. Московское государство расширяет свои границы на юг и на восток, где создаются новые оборонительные линии. По уложению Алексея Михайловича в 1649 году засечные леса были выделены в отдельную категорию, помимо вотчинных, поместных, общих, въездных и поверстных [Врангель, 1841].

С 1638 по 1654 год на засечную черту лишь 4 раза выдвигалась полевая армия малой численности. Засеки по-прежнему охраняются сторожами, пытающимися "отводить порухи", которые в это время в засеках чинятся в большом количестве. После кризиса начала XVII века вновь растет численность населения, в том числе за счет иммиграции из центральных районов, а также с Поднепровья. В это же время получает развитие промышленность – организуются все новые поташные (калийные) и смольчужные заводы, причем участки засек становятся центрами заводских конгломераций. Правительство, обеспокоенное скорым освоением засечных массивов, в 1659 году издает запрет обосновывать в засечных лесах и вблизи засек новые заводы без особого государева повеления.

В 1659–1660 и в 1676–1679 годах проводятся реконструкции засечной черты, при этом оба раза используются расчеты 1638 года. До конца XVII века на засечной черте проводят то частичные, то общие дозоры. Обычно за время между дозорами засечные укрепления успевают сгнить, а в засечных лесах "учинялись порухи". Существует множество свидетельств порубок, пастьбы скота, распашек и даже основания поселений внутри засек (ЦГАДА, ф.1209, оп.1, №414, л.769; там же, №389, л.414) [Цветков, 1957].

В 1712 году Петр I, заботясь о вещественном обеспечении своей военной политики, основывает Тульский оружейный завод и Брянское адмиралтейство, ставшие основными потребителями леса из Калужских и Тульских засек. В то же время Петр уделяет значительное внимание сохранности и разведению лесов. Целый ряд законов, изданных им на протяжении царствования, строго ограничивает пользование лесами и предписывает проведение искусственного лесовозобновления [Арнольд, 1895, с.210]. Как известно, в 1722 году для непосредственного заведования заповедными лесами в составе Адмиралтейства учреждена должность обервальдмейстера, а в 1723 году издана новая, вальдмейстерская, инструкция, значительно расширившая вальдмейстерский состав. В инструкциях особо оговорен порядок описания и охраны засечных лесов, а пустоши внутри засек велено "вспахать и посеять желуди" [Цветков, 1957, с.140].

В 1732 году Анна Иоановна издает инструкцию "О заводе и о севе для флота вновь лесов". В ней рекомендуется: "Дубовые и другие годные для флота деревья подчищать, сохранять и производить в удобных местах посевы лесов; подчищенные и засеянные участки обрывать канавами"

[Арнольд, 1895, с.211]. В этом указе впервые говорится о вызванных из Германии формейстерах, которым вверялся надзор за всеми подчиненными и засеянными пространствами и поручалось засеивать выбранные участки. Вероятно, наиболее старые сохранившиеся культуры дуба в Калужских засеках относятся именно к этому времени.

В 1737 и 1739 годах изданы указы о предоставлении в ведение оружейной конторы Тульского завода ряда засеков, в том числе Козельской засеки. Это событие во многом предопределило историю части Калужских и Тульских засеков в XVIII–XIX веках.

В 1772 году в Болховском, а 1774 году в Козельском уездах Калужской губернии проводится Генеральное межевание. Из экономических примечаний к планам Генерального межевания можно получить представление о состоянии территории засеков в то время: Козельские Столпичская и Дубенская засеки принадлежали Тульскому заводу, Белевская Бобриковская засека была полностью распродана частным владельцам. К концу XVIII века она была частично распахана и вся порублена, лес был переведен в разряд дровяного. С Калужской стороны засеков поля располагаются на плакорных разрозненных участках около 150 десятин каждый; значительную площадь занимают леса. Орловская сторона в основном представляет собой открытое пространство с вкраплениями островков леса. Сенокосы сосредоточены по долинам рек и ручьев. Овраги, пересекающие пашино, заняты дровяным лесом [Восточноевропейские..., 1994]. Площади пашен и сенокосов относятся как 7:1 с Калужской стороны и 18:1 с Орловской. Помещичьи и крестьянские земли с обеих сторон от засеков имеют сходную характеристику: земля плодородная, урожай хлеба средственный, сеновые покосы травы между лесом средственные, лес дровяной (ЦГАДА, ф.1355, оп.1, №949 и др.).

К концу XVIII века состояние насаждений в засековых лесах ухудшилось [Попов, 1937]. Значительные преобразования лесного дела инициирует Павел I. В первую очередь, это учреждение Лесного департамента и издание инструкции формейстерам, которым надеялось “не токмо одно сохранение, но и разведение лесов вновь” [Арнольд, 1895, с.215]. В 1798–1804 годах проходят реформы в сфере охраны, лесоразведения, лесного образования.

Так, в 1803 году калужскому оберформейстеру предписывалось построить дом “с плантажем” по середине засеков в Козельске, “дабы удобнее исполнять свои предположения и обучать посевам лесов”

[Орлов, 1895, с.142]. В 1805 году в Козельских засеках открыта вторая в России лесная практическая школа. Множество документов свидетельствует, что к означенному времени Калужская губерния становится одним из центров лесокультурного дела, ее лесное хозяйство служит образцом для соседних губерний [Арнольд, 1895].

В период с 1700 по 1840 годы искусственное лесоразведение ставило своей целью выращивание леса на безлесных площадях: культуры дуба создавались главным образом посевом желудей по вспаханной почве в борозды. Дефицита безлесных площадей не было даже внутри засековых лесов, так как вырубки часто затравливались скотом, превращаясь в пустоши [Арнольд, 1895; Попов, 1937; Цветков, 1957].

Значимые реформы в лесном хозяйстве произошли после учреждения в 1838 году Министерства государственных имуществ. Важной предпосылкой к ведению планового хозяйства явилась первая в России лесостроительная инструкция 1845 года. В этом же году в Козельских засеках проведено первое лесостроительство. Квартальная сеть и нумерация кварталов почти без изменений сохранились до сих пор. В 1846 году леса Калужской губернии разделены на 2 округа, 10 лесничеств. Леса бывшей Козельской засеки – трех Козельских лесничеств – составляли 40% (!) собственно казенных лесов губернии (Отчет Калужской палаты за 1846 год по управлению лесами, РГИА, ф.387, оп.28, ед. хр. 1322). С этого времени культуры в засеках проводятся “в той или иной мере почти ежегодно” [Попов, 1937]. По-прежнему значительная часть посадок производится на безлесных площадях с целью облесения старых пашен и лугов [Турский, 1884]. Кроме того, проводится обновление дубовых культур: по вырубкам в дубравах с оставлением семенников и посевом (реже посадкой) дуба и ели. Сохранились ведомости посева и посадки леса за 1844–1852 годы (РГИА, ф.387, оп.28, ед. хр. 1024), по которым в казенных лесах Калужской губернии в 1849–1852 годах было засажено лесом 1480 десятин. Посадки продолжались и в 1853–1857 годах [Арнольд, 1891].

О состоянии земель юга Калужской губернии в это время емкое представление дают “Сведения об удобствах размещения всех родов войск в пределах Российской империи...” (РГВИА ВУА, ф.414, ед. хр. 55): “Лесами избобилуют южные части Калужской губ.: уезды Жиздринский, Козельский, частью Мосальский, Лихвинский, Перемышльский. По истреблении прежде больших корабельных лесов, осталось весьма мало леса этого рода по рекам Жиздре и Белье... Жигели терпят в лугах

большой недостаток... Пашни требуют сильного унаваживания, но по малому количеству лугов, число рогатого и мелкого скота слишком мало для успешного возделывания пахотных полей, которых пространство с истреблением лесов значительно увеличивается”.

Лесонистребление усиливается после 1861 года, в первую очередь на помещичьих землях. К 1868 году площадь, занятая лесами в Калужской губернии, по сравнению со временем Генерального межевания уменьшается более чем на 40%. Однако в Козельском уезде лесистость уменьшается не столь значительно – к 1851 году на 18%, а к 1896 году на 30% [Статистическое..., 1898]. Козельские засеки избежали истребления как со стороны помещиков – поскольку принадлежали к казенным лесам, так и со стороны государства – поскольку были приписаны не собственно к казне, а к Тульскому оружейному заводу, который их практически не эксплуатировал (см. [Гамель, 1826], ЦГИА, ф.387, оп.2, д.21755).

Важнейшими событиями, во многом определившими последующее состояние лесных насаждений, явились лесоохранительный закон 1888 года и закон 1899 года о взимании с лесопромышленников денежного залога, который использовался для создания лесных культур [Жуков, 1949; Речан и др., 1993]. В это время, вплоть до начала Первой мировой войны лесные культуры в Центральной России закладываются на протяжении огромных пространствах [Морозов, 1950; Речан и др., 1993], продолжается создание лесопосадок и в Калужских засеках. Так, в 1909–1914 годах здесь посажено около 1000 десятин леса [Ежегодник..., 1911–1916].

Санитарные рубки в засеках велись работниками лесничеств довольно регулярно с 1890–1900-х годов [Попов, 1960]. Рубки главного пользования, прежде всего сплошные, проводились лесопромышленниками на арендуемых лесосеках, при этом на основной части лесосек проводилось искусственное лесовозобновление. Оборот рубки составлял в казенных дачах Козельского уезда 30–120 лет, в крестьянских лесах 10–15 лет [Статистическое..., 1898]. Почти фантастический факт об объеме вырубки казенного леса в 1898 году приводит Н.В.Пономарев [1901, с.144]: “в Калужской губ. удобной лесной площади в 1898 г. считалось 81786 дес., а вырубка была назначена с площади 41974 дес. Лесной департамент, поумерив, разрешил к отпуску 28500 десятин, в действительности отпущено 29713 дес.”. В таком случае за год было вырублено 36% площади казенных лесов губернии!

Таким образом, к 1914 году большая часть казенных лесов представляла собой культуры

разного возраста (от молодняков до уже перестойных насаждений), созданные с целью получения качественной деловой древесины в короткие сроки. Остальную часть насаждений представляли осинники, сформированные в результате сплошных многократных рубок широколиственного леса.

С 1914 года создание культур и уход за ними были прекращены. Рубки “по военным обстоятельствам” во время Первой мировой войны практически не затронули засеки, однако с 1917 года велись рубки “самые беспорядочные, большей частью выборочные, встречались и рубки сплошные небольшими участками на лучших почвах в целях расчистки и перевода в другие угодья” [Гуман, 1926]. К этому времени относится происхождение современного поколения деревьев значительной части мелколиственных (в первую очередь, осиновых) и порослевых широколиственных лесов засек.

В 1925 году предпринимаются попытки упорядочить хозяйство: в числе первых организован Козельский лесхоз, проведено лесоустройство. Однако лишь в 1937 году были прекращены бессистемные рубки и возобновлено лесокультурное дело – на небольших площадях внутри засек закладываются культуры дуба. Во время Второй мировой войны лесопользование вновь становится беспорядочным; особенно значительные рубки в засеках произведены в течение 1941–43 годов, когда по правобережью Вытебети и Жиздры проходили линии фронтов.

В ходе войны значительно уменьшилась численность населения региона. Многие сельхозземли были оставлены, на значительной их части в первые послевоенные годы были заложены культуры сосны и ели. К 1970-м годам лесистость района становится выше, чем в конце XVIII века. В 1970–80-х годах особо активно создаются еловые культуры, как на сплошных лесосеках, так и под пологом широколиственного леса. До середины 1980-х годов продолжалось активное побочное лесопользование (в первую очередь, лесной выпас, удаление сухостоя, сбор валежника).

В 1985–89 годах разражается мощный социально-экономический кризис, последствиями которого на момент создания заповедника в 1992 году стали: очередное сокращение численности населения, опустение многих деревень и поселков, забрасывание значительных сельхозплощадей, прекращение лесного выпаса и проч.

Подводя краткие итоги, можно заключить, что территория Калужских засек имеет давнюю и разнообразную историю природопользования.

Главной причиной, определившей высокую сохранность здесь лесов, послужило административно-географическое положение территории – так или иначе пограничное в течение многих столетий. Задолго до создания заповедника природопользование на этой территории по различным причинам было ограничено. В XV–XVII веках леса засеки сохраняло от уничтожения их оборонительное значение на границе государства; в XVIII–XIX веках – забота государства о резервах корабельного и строевого леса; в XX веке – отсутствие удовлетворительных дорог и сократившаяся (особенно после Второй мировой войны) численность населения.

Основными антропогенными факторами, оказывавшими влияние на формирование биогеоценотического покрова территории заповедника, в течение последних столетий являлись: а) для территории бывших засеки – создание лесных культур, выборочные рубки, лесной выпас; б) для остальной территории – сельхозпользование (распашка, сенокосение, выпас), а после Второй мировой войны – создание лесных культур. К отдельным моментам истории мы еще вернемся при рассмотрении биологического разнообразия и сукцессионного состояния конкретных сообществ заповедника.

### 5.3. Оценка биоразнообразия растительности заповедника

По лесотаксационным материалам на территории заповедника можно выделить следующие основные типы растительных сообществ в ранге групп формаций (Прил., рис.5, 6): полидоминантные широколиственные леса (дубравы), осинники, березняки, сосняки, ельники и черноольшаники. Помимо этого, на территории заповедника присутствуют луга и ивняки, представляющие собой недавно заросшие луга и не отмеченные отдельно на плане лесонасаждений.

На территории *Ульяновского лесничества* (см. Прил., рис.5): большая часть широколиственных лесов представлена в виде крупного монолитного массива, расположенного в пределах бывшей Столпичской засеки; возраст деревьев в первом ярусе – от 80 до 130 лет. Кроме широколиственных лесов, в пределах бывшей засеки находятся небольшие участки березняков, возникших на брошенных папнях и сенокосах внутри засеки, а также участки лесных культур сосны и ели, созданные в конце прошлого – начале нынешнего века. Внутри широколиственного массива проходит граница почвообразующих пород – на юго-

востоке залегают покровные и покровные лессовидные суглинки; на остальной территории распространены водноледниковые пески на моренных суглинках и карбонатных породах.

На запад и северо-запад от бывших засеки в границах заповедника расположены земли, которые в течение длительного времени практически полностью были заняты сельхозугодьями. После Второй мировой войны на значительной части их площади (около 2000 га) были созданы культуры сосны и ели. На остальной площади брошенных сельхозугодий в настоящее время сформировались леса с доминированием березы.

Площадь осинников в Ульяновском лесничестве сравнительно невелика. Обычно участки осинников соседствуют с фрагментами широколиственных лесов внутри сосновых и березовых массивов.

Черноольшаники занимают небольшие площади, выгнанные по долинам малых рек. Большая часть их расположена в долине р.Песочни (притока р.Вытебети). Вследствие интенсивного выпаса, практиковавшегося до момента заповедания, а также полного отсутствия на исследуемой территории бобровых поселений, пойменные черноольховые сообщества здесь в основном заменены зарослями ивняков и лугами. Черноольшаники сохранились лишь в местах, где выпас был незначительным.

Луга, занимающие небольшие площади, расположены близ деревень и поселков, находившихся рядом (хутор Мызин), или непосредственно на современной территории заповедника (д.Кумово, п.Новая деревня). Основная часть этих деревень была покинута в 40–60-е годы нашего века, после чего вплоть до недавнего времени луга использовались под сенокосы и выгоны жителями более удаленных селений.

В *Ягодненском лесничестве* (см. Прил., рис.6): широколиственные леса представляют собой фрагменты некогда сплошного широколиственного массива Дубенской засеки; средний возраст дуба в насаждениях – 220 лет. Общая площадь широколиственных лесов практически равна площади широколиственного массива в Ульяновском лесничестве. Лучшие всего широколиственные леса сохранились в северо-восточной части лесничества. Почвообразующие породы здесь представлены покровными и покровными лессовидными суглинками.

Большую часть лесничества сейчас занимают осинники, сформированные в результате многократных выборочных рубок леса, в древостое которых преобладали широколиственные виды.

Помимо этого, значительная часть Дубенской засеки в течение последнего века была пройдена сплошными рубками. На части сплошных вырубков были созданы культуры ели и сосны, на некультуренных вырубках сформировались леса с преобладанием березы. Культуры сосны (возрастом до 130 лет) имеют небольшую площадь и расположены в основном в юго-западной части лесничества, где почвообразующими породами являются водноледниковые пески на моренных суглинках и карбонатных породах.

В Ягодненском лесничестве черноольшаники сохранились значительно хуже, чем в Ульяновском в связи с более интенсивным и длительным выпасом. Фрагменты ольшаников имеются в долинах рек Чичеры (она же Сирень, Мошок) и Дубенки. Сырые пойменные луга, сформированные выпасом и сенокосением, приурочены к долинам малых рек. Кроме того, имеются суходольные луга, занимающие крупные внутрисельские поляны в северной части лесничества (Чичин луг), расчищенные изпод леса в XIX веке.

На территории *Ленинского лесничества* практически отсутствуют старовозрастные леса. Территория представлена молодыми рубками с несомкнувшимися культурами ели и сосны, переходящими в мелколиственные насаждения вследствие отсутствия ухода. Эта территория существенно менее интересна с точки зрения оценки и прогноза биоразнообразия по сравнению с выше описанными территориями. Кроме того, обследование ее затруднено по причине полного отсутствия дорог и просек. В связи с этим в дальнейшем анализе территория *Ленинского лесничества* не рассматривается.

Анализ биоразнообразия растительности проведен на основе геоботанических и популяционных демографических исследований в Ягодненском и Ульяновском лесничествах заповедника. Геоботанические описания собирались под руководством О.В.Смирновой, Р.В.Попадюка, Т.О.Яншиковой и М.В.Бобровского студентами и сотрудниками МПГУ им. В.И.Ленина, МГУ им. М.В.Ломоносова, Пущинского университета в течение 1990–1998 годов во всех типах растительных сообществ заповедника на площадках 10×10 кв. м. Всего в анализ включено 755 геоботанических описаний.

### 5.3.1. Ординация и типизация растительных сообществ заповедника

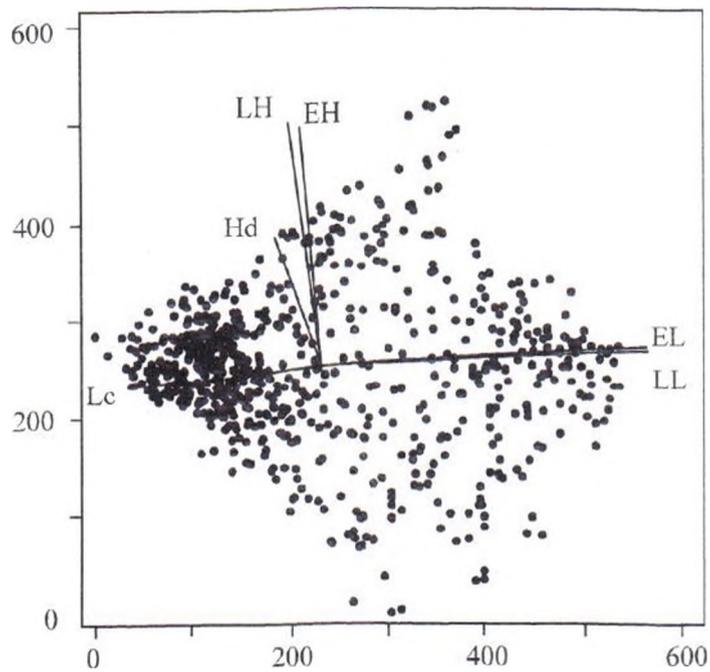
Собранные геоботанические описания были разделены на группы соответственно крупным

типам растительных сообществ, выделенных в рамках групп формаций, описанных выше. По доминированию видов той или иной эколого-ценотической группы описания в пределах групп были разделены на подгруппы. Был использован следующий набор эколого-ценотических групп: неморальная, бореальная, нитрофильная, боровая, лугово-опушечная, водно-болотная. Все описания были обработаны по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова, Г.Элленберга и Э.Ландольта. Оценивались характеристики увлажнения почвы, освещенности-затенения, обеспеченности азотом, солевого богатства, кислотности почв, гумусированности почв, аэрированности субстрата. Далее выполнялась непрямая ординация всего массива описаний и проверялась корреляция 3-х осей ординации с балльными экологическими характеристиками геоботанических площадок (рис.5.1).

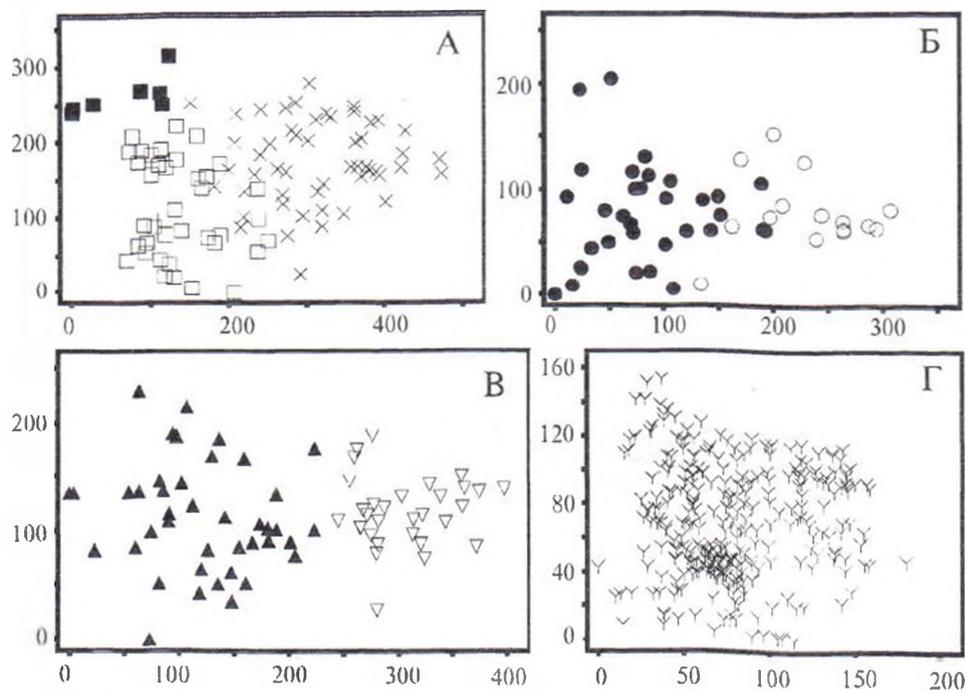
В результате было выявлено, что растительность варьирует вдоль основных осей ординации достаточно непрерывно, о чем свидетельствует отсутствие выраженных "окон" в облаке точек на ординационной диаграмме. Максимальное значение координат по первым двум осям составляет более 5 стандартных отклонений. Оси ординации хорошо коррелируют с балльными экологическими характеристиками описаний. Первая ось наиболее сильно коррелирует с освещенностью (коэффициент корреляции Спирмена  $\rho = 0,89$  для EL, 0,87 для LL, -0,80 для Lc), вторая – с влажностью ( $\rho = 0,84$  для EH, 0,83 для LH, 0,53 для Hd, где EL – освещенность и EH – влажность по Г.Элленбергу; LL – освещенность и LH – влажность по Э.Ландольту; Lc – освещенность и Hd – влажность по Д.Н.Цыганову). Третья ось ординации не имеет выраженной корреляции ни с одним из проверяемых параметров.

Для оценки биоразнообразия растительности было принято, что описания составляют отдельную группу, т.е. принадлежат к сообществу одного типа, если они в осях ординации представляют собой достаточно плотное облако со значением координат по осям не более 2-х стандартных отклонений. Для оценки разнообразия растительности разделение такой группы описаний на более мелкие группы, соответствующие сообществам более низкого ранга, нецелесообразно.

Для уточнения распределения описаний по группам использовался кластерный анализ и проводилась ординация описаний отдельных групп. Для иллюстрации на рисунке 5.2 приведены ординационные диаграммы групп описаний сосняков (А), ельников (Б), березняков (В) и широколиственных лесов (Г).



**Рис.5.1.** Положение описаний заповедника Калужские засеки в двух первых осях DCA вместе с векторами средовых градиентов  
 Ось абсцисс – первая ось DCA, ось ординат – вторая ось DCA. Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100. Векторы средовых градиентов рассчитаны по шкалам Г.Элленберга [Ellenberg, 1974], Э.Ландольта [Londolt, 1977] и Д.Н.Цыганова [1985]. Обозначения шкал приведены в тексте



**Рис.5.2.** Положение описаний: А – сосняков, Б – ельников, В – березняков, Г – широколиственных лесов, в двух первых осях DCA  
 Точки (описания) представлены разными символами в зависимости от принадлежности к той или иной из полученных в результате классификации групп. Обозначения по осям те же, что на рисунке 5.1. Символы соответствуют рисунку 5.3

На ординационных диаграммах описаний сосняков, березняков и ельников (см. рис.5.2, А-В) хорошо видна неоднородность состава травяного покрова в пределах указанных групп. Максимальные значения координат по осям ординации достигают 4-х стандартных отклонений. Такой уровень неоднородности свидетельствует о целесообразности выделения подгрупп, которые на рисунках соответствуют уточненным кластерам. В свою очередь, описания широколиственных лесов (см. рис.5.2, Г) представляют собой достаточно плотное облако с максимальным значением координат по осям 1,6 и 2 стандартных отклонения. Этот результат свидетельствует о высокой флористической однородности сообществ широколиственных лесов и нецелесообразности выделения в данной группе описаний сообществ более низкого классификационного уровня. Аналогичные результаты были получены при ординации описаний черноольшаников, осинников и ивняков.

В результате ординационного и кластерного анализа 755 геоботанических описаний в заповеднике Калужские засеки было выделено 13 типов растительных сообществ (рис.5.3): широколиственных лесов (Q), черноольшаников (А), ельников неморальных (PcN), ельников бореальных (PcB), сосняков неморальных (PnN), сосняков лугово-опушечных (PnM), сосняков борových (PnF), осинников (Pp), ивняков (S), березняков неморальных

(BN), березняков лугово-опушечных (BM), лугов мезофитных (MH), лугов гигрофитных (MW).

Широколиственные леса занимают 25% площади исследованных лесничеств. Их древесный ярус сложен многими видами, представленными в относительно равных долях: *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Ulmus glabra* Huds., *Acer platanoides* L., *A. campestre* L. Константными видами травяного яруса (здесь и далее приводятся виды 5 и 4 классов константности) являются *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L. и др.

Осинники занимают 22% площади лесничеств. В травяном ярусе константными видами являются *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L., *Galeobdolon luteum* Huds..

Черноольшаники занимают около 1% площади. Константными видами травяного яруса являются *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Urtica dioica* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *Impatiens noli-tangere* L. и др.

В травяном ярусе ивняков константными видами являются *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Lysimachia vulgaris* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Scutellaria galericulata* L.

Сосняки (11,5% площади лесничеств) по специфике травянистой растительности были

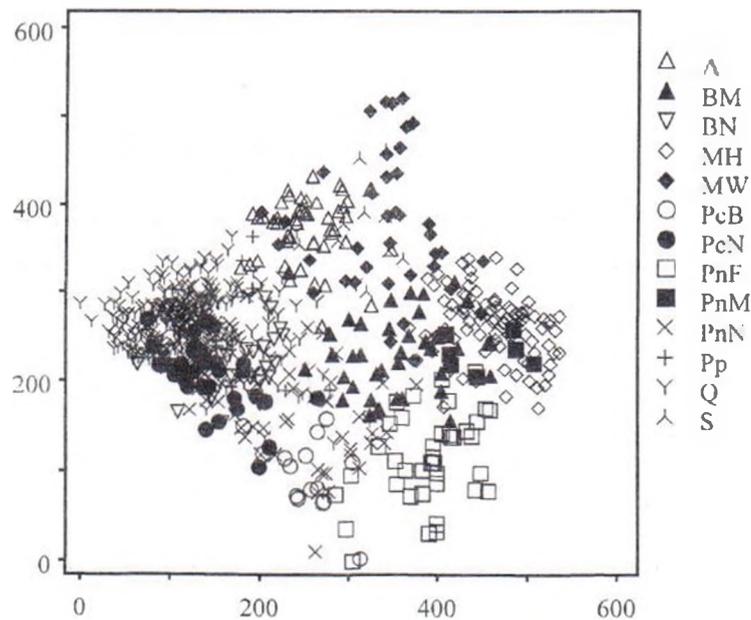


Рис.5.3. Положение всего массива описаний в двух первых осях ДСА с указанием типов растительных сообществ, выделенных в результате классификации

Обозначения осей те же, что на рисунке 5.1. Обозначения сообществ см. в тексте

разделены на лугово-опушечные, неморальные и боровые.

Лугово-опушечные сосняки в заповеднике занимают сравнительно небольшие площади вблизи современных или прошлых поселений. Они образованы в результате создания лесных культур на мезофитных лугах. Константные виды в травяном покрове — *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Veronica chamaedrys* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Galium mollugo* L., *Solidago virgaurea* L. Луговая растительность в молодых культурах до момента заповедания поддерживалась периодическими низовыми пожарами, возникавшими при выжигании примыкающих лугов. В более старых культурах луговая растительность сохранилась благодаря выпасу и, возможно, сенокосению. Заметим, что хорошо развитая луговая растительность сама по себе препятствует быстрой инвазии лесных видов, и ее долгое сохранение в лесах возможно даже при низкой периодичности воздействия факторов, уничтожающих лесные виды.

Как неморальные, так и боровые сосняки образованы в результате послевоенных посадок сосны на бывших сельхозугодьях, преимущественно на папнях. Среди этих угодий имелись фрагменты широколиственных лесов и, следовательно, существовала возможность заноса в культуры сосны лесных видов. Однако к настоящему времени неморальные сосняки развились только на тех участках, где после создания культур не было низовых пожаров, ограничивающих выживание всходов и развитие широколиственных деревьев, кустарников и неморальных трав. На таких участках уже 30–50-летние культуры сосны представляют собой лесные сообщества с многовидовым древостоем (где пока еще доминирует сосна), преимущественно с широколиственным подростом и с господством неморальных видов в травяном ярусе. Константными видами здесь являются *Stellaria holostea* L., *Convallaria majalis* L., *Galeobdolon luteum* Huds. и *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs. В то же время там, где периодически повторяющиеся низовые пожары (с частотой в 3–8 лет) препятствовали развитию широколиственных деревьев и кустарников и неморальных трав, сформировались боровые сосняки с небольшим числом видов деревьев и кустарников в подросте. Константные виды травяного яруса — *Anthoxanthum odoratum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Solidago virgaurea* L.

Внутри сосновых массивов заповедника неморальные и боровые сосняки чередуются в соответствии с прогенной обстановкой. Боровые сосняки обычно соседствуют с лугами, дорогами и другими источниками пожарной опасности. Например, зна-

чительные по площади участки боровых сосняков в северо-западной части Ульяновского лесничества граничат с лугами долины р. Вытебети, периодически выжигаемыми местным населением.

Березняки (26% площади лесничеств) большей частью образованы в результате спонтанного зарастания лугов и пашен. Березняки с лугово-опушечной травянистой растительностью поддерживались до момента заповедания выпасом и в редких случаях сенокосением. Константными видами травяного яруса являются *Fragaria vesca* L., *Veronica chamaedrys* L., *Angelica sylvestris* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. и др. Эти сообщества приурочены к существующим или заброшенным поселениям. При отсутствии покосов и выпаса березняки заселяются широколиственными деревьями и кустарниками и неморальными травами из ближайших сохранившихся фрагментов широколиственных лесов — формируются березняки неморальные. Однако продвижение большинства неморальных трав в такие березняки осуществляется со скоростями, составляющими сантиметры или десятки сантиметров в год.

Кроме того, значительная часть неморальных березняков (особенно в Ягодненском лесничестве) образована в результате зарастания березой лесосек после сплошных рубок широколиственного леса. Обычно это были летние рубки, в результате которых значительно страдал почвенный покров, образовывались обнаженные участки почвы, и береза получала возможность успешного приживания. Затем происходило восстановление травяного покрова с господством неморальных видов. Сейчас константные виды этих сообществ: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L.

Ельники (11,5% площади лесничеств) образованы в результате создания культур как на нелесной площади, так и на лесосеках внутри лесных массивов. При создании еловых культур на нелесной территории бореальные виды, как правило, первыми заселяют территорию. Однако даже при создании культур на лесосеке широколиственного леса существует такая возрастная стадия развития древостоя (при обычно высокой плотности культур), на которой его сомкнутость велика и травяной ярус максимально затенен. В это время бореальные виды (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Solidago virgaurea* L. и др.) получают преобладание в травяном ярусе, и формируется вариант бореального ельника (иногда с развитым моховым покровом) как воз-

растной стадии развития сообщества. При дальнейшем развитии происходит инвазия и/или разрастание существующих неморальных видов (*Galeobdolon luteum* Huds., *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort. и др.) – формируется ельник неморальный. Однако эти процессы могут быть замедлены или остановлены при высоком уровне рекреации или выпаса скота. Тогда формируется борсальный ельник как депрессивная стадия развития лесного сообщества.

Луговые сообщества, занимающие около 3% площади лесничеств, имеют различное происхождение. Гигрофитные (сырые пойменные) луга возникли вследствие интенсивного выпаса в долинах малых рек и ручьев. Константные виды этих сообществ – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L.

В основе формирования мезофитных лугов лежала расчистка лесной территории под пашню или сенокос. (Так, крупные луговые поляны внутри массива Дубенской засеки были расчищены под пашню в XIX веке.) Их константными видами являются *Achillea millefolium* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Campanula patula* L., *Centaurea jacea* L., *Festuca rubra* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Phleum pratense* L. и др. В дальнейшем луговая растительность поддерживалась сенокосением, а при его невозможности по какой-либо причине – выжиганием. В последние десятилетия получил широкое распространение также выпас на лугах скота, который продолжался на данной территории до момента заповедания.

### 5.3.2. Анализ экологических характеристик растительных сообществ

Как было показано выше, оси ординационной диаграммы (см. рис.5.1, 5.3) хорошо коррелируют с экологическими характеристиками описаний: первая ось – с освещенностью, вторая – с влажностью. Следовательно, факторы влажности почв и освещенности местообитания являются ведущими экологическими факторами, наиболее сильно влияющими на состав растительности заповедника. Ординационную диаграмму в данном случае можно рассматривать как модель экологического пространства территории по факторам влажности и освещенности.

Для анализа на ординационной диаграмме были рассчитаны центроиды групп описаний выделенных сообществ; они были соединены деревом минимальной протяженности (минимальным дендритом) (рис.5.4) [Ястребов, 1991]. Расположение центроидов на диаграмме и форма минимального

дендрита свидетельствуют о наличии трех скопленных центроидов – групп сообществ разного типа, объединенных сходными значениями экологических характеристик.

Первое скопление центроидов соответствует более затененным и влажным местообитаниям, где в травяном покрове господствуют виды неморальной эколого-ценотической группы. Оно включает широколиственные леса, осинники, березняки, ельники и сосняки неморальные. В этой группе широколиственные леса отличаются наиболее широким диапазоном фактора увлажнения и вместе с неморальными сосняками – широким диапазоном фактора освещенности (рис.5.5, 5.6).

Второе скопление центроидов, включающее мезофитные луга, березняки и сосняки лугово-опушечные, соответствует более светлым и менее влажным по сравнению с первой группой местообитаниям. В этой группе наибольшими диапазонами факторов отличаются мезофитные луга (по фактору увлажнения) и березняки лугово-опушечные (по фактору освещенности).

Третье скопление центроидов, включающее черноольшаники, гигрофитные луга и ивняки, соответствует светлым и средним по освещенности сырým местообитаниям с господством в травяном покрове видов черноольшаников и гигрофитных лугов. Сообщества черноольшаников и гигрофитных лугов отличаются широкими диапазонами значений по факторам освещенности и увлаж-

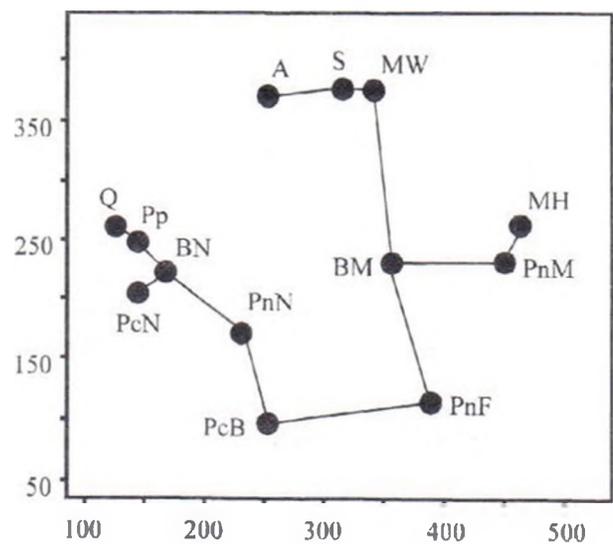


Рис.5.4. Центроиды групп описаний, соединенные деревом минимальной протяженности (минимальным дендритом) в двух первых осях DCA

Обозначения те же, что на рисунке 5.3

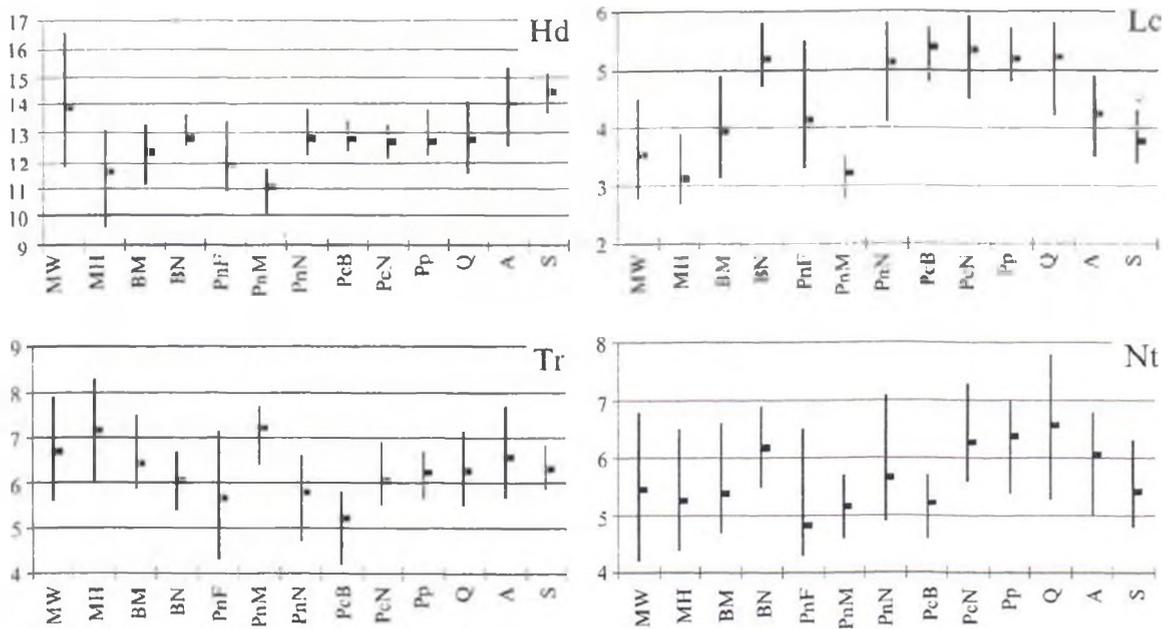


Рис.5.5. Средние значения и диапазоны экологических факторов растительных сообществ, полученные при обработке геоботанических описаний по шкалам Д.Н.Цыганова

По оси абсцисс – типы растительных сообществ, по оси ординат – значения экологических шкал. Обозначения шкал: Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала солевого богатства почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Lc – шкала освещенности-затенения. Обозначения типов сообществ см. в тексте

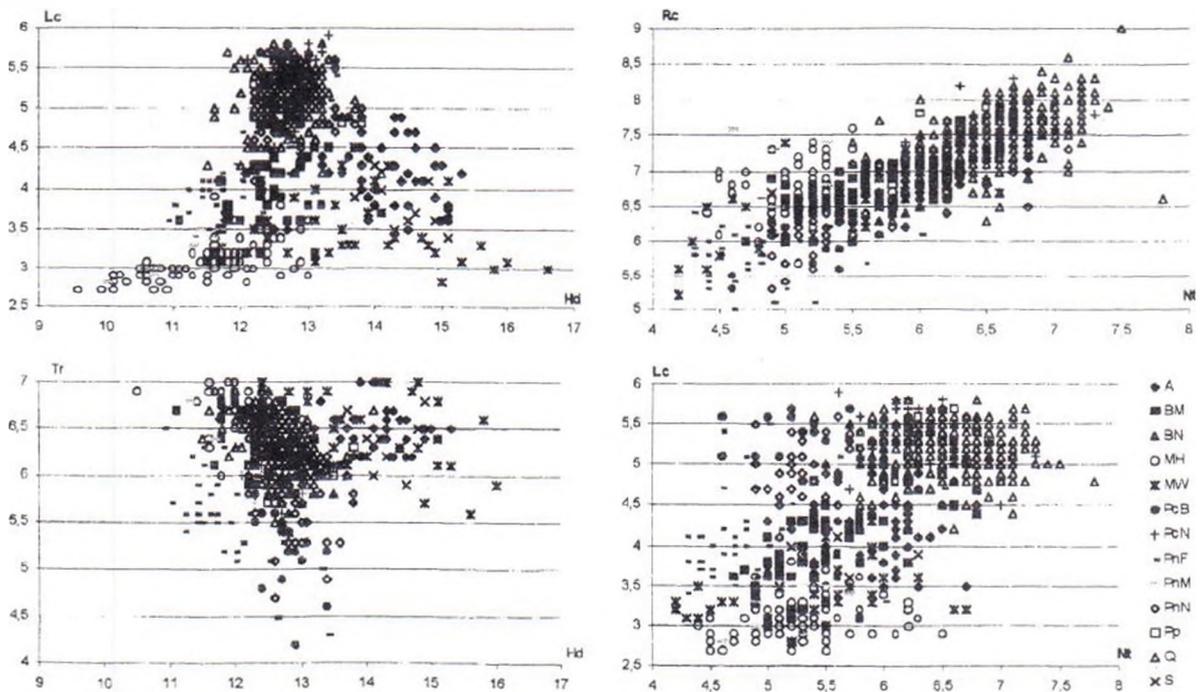


Рис. 5.6. Экологическое пространство сообществ в заповедника

Обозначения типов сообществ см. в тексте. Rc – шкала кислотности почв. Обозначения остальных шкал см. на рисунке 5.5

нения, в то время как ивняки занимают достаточно узкую область в рассматриваемом экологическом пространстве (см. рис.5.6).

Обособленно расположены центроиды ельников бореальных и сосняков боровых. Бореальные ельники соответствуют средним по увлажнению и затененным местообитаниям (см. рис.5.5). Боровые сосняки отличаются максимальным диапазоном по фактору освещенности и сравнительно низкими значениями фактора увлажнения.

Факторы кислотности, солевого и азотного богатства почв и др. показывают относительно слабую корреляцию с ординационными осями. По шкалам кислотности почв, солевого богатства почв и обеспеченности азотом большинство сообществ занимает среднее положение. К бедным и кислым можно отнести почвы сосняков всех типов – сообществ, расположенных на песчаных почвах и имеющих общую предшествующую историю, включающую длительное сельхозпользование и многократные пожары. К богатым солями относятся почвы мезофитных лугов; к богатым азотом – почвы широколиственных лесов.

### 5.3.3. Оценка альфа-разнообразия растительных сообществ

Видовая насыщенность в различных сообществах изменяется в широких пределах – от 8 до 86 видов на 100 кв. м. При этом на большей части площадок встречено от 20 до 45 видов при малом числе видов 31 (табл.5.1).

Высокая видовая насыщенность (35–50 видов на 100 кв. м) характерна для луговых сообществ и сообществ, возникших на месте залежных лугов: березняков и сосняков лугово-опушечных. Довольно высок данный показатель в сообществах

черноольшаников и ивняков. Наиболее бедными по видовой насыщенности являются бореальные ельники. В целом видовая насыщенность хорошо коррелирует со средними значениями факторов солевого богатства почв и освещенности (коэффициенты корреляции равны 0,8 при  $p < 0,05$ ).

Флористическое богатство сообществ в целом коррелирует с видовой насыщенностью. Рекордом по общему числу видов являются мезофитные луга, за которыми следуют гидрофитные луга и березняки лугово-опушечные. Наиболее бедными являются бореальные ельники. Интересно отметить довольно высокое значение видового богатства широколиственных лесов при средней видовой насыщенности, которое объясняется высокой гетерогенностью сообщества, что отражено и в максимальном значении индекса Уиттекера (см. табл.5.1). Значения видового богатства, так же как и видовой насыщенности, хорошо коррелируют со средними значениями факторов солевого богатства почв и освещенности, а также с шириной диапазона фактора увлажнения (коэффициенты корреляции равны 0,7 при  $p < 0,05$ ).

Оценка видового богатства по синузиям демонстрирует довольно устойчивое присутствие многих видов деревьев и кустарников во всех лесных сообществах. Наиболее богаты древесными видами широколиственные леса, ольшаники. Интересно, что также высоко число видов деревьев на лугах (в ярусе С), где после прекращения выпаса и сенокосения идет их активная инвазия.

Синузия кустарников представлена наиболее богато в сообществах черноольшаников, а также на лугах и в лугово-опушечных березняках, что объясняется высокой освещенностью соответствующих местообитаний.

Распределение числа видов травянистой синузии по сообществам сходно с распределением

Таблица 5.1

Сводная таблица значений альфа-разнообразия исследованных лесных сообществ, бета- и гамма-разнообразия растительности заповедника Калужские засеки (обозначения типов сообщества см. в тексте)

Характеристики видового разнообразия	MW	MH	BM	BN	PnF	PnM	PnN	PcB	PcN	Q	Pp	A	S	Для заповедника	
Средняя видовая насыщенность на 100 кв. м	33,6	47,1	48,9	29,2	26,2	53,4	28,1	21,0	24,5	29,2	29,5	36,0	38,5	32,7	
Число видов	деревьев	19	19	16	14	13	10	16	9	15	19	14	20	10	27
	кустарников	17	18	18	12	14	7	13	10	9	13	10	18	11	27
	трав	258	374	243	112	139	153	144	57	89	232	97	218	132	534
Общее число видов	294	411	277	138	166	170	173	76	113	264	121	256	153	588	
Число видов потенциальной флоры	600	565	484	344	396	487	433	311	378	394	378	427	420	869	
Представленность видов потенциальной флоры, %	0,49	0,72	0,57	0,4	0,41	0,34	0,4	0,24	0,29	0,67	0,32	0,6	0,36	0,67	
Индекс Уиттекера $B_w$	7,75	7,72	4,67	3,73	5,33	2,18	5,16	2,62	3,62	8,03	3,10	6,12	2,97	16,95	
Число уникальных видов в сообществе	18	77	7	0	6	5	0	0	0	15	1	17	4		

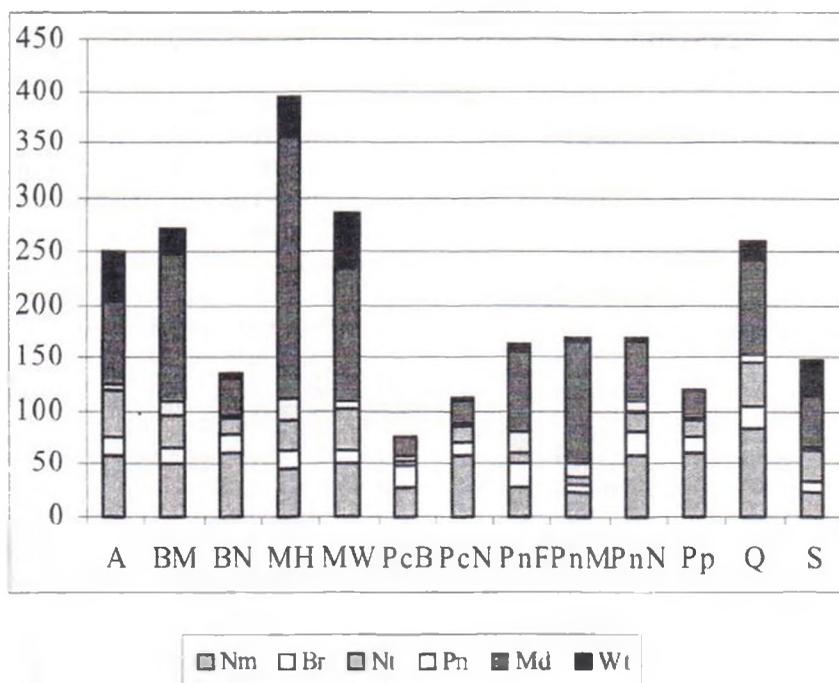


Рис.5.7. Эколого-ценотические спектры видового богатства в сообществах заповедника

По оси абсцисс – типы сообществ, по оси ординат – число видов в соответствующей субвыборке геоботанических описаний. Обозначения типов сообществ см. в тексте. Обозначения эколого-ценотических групп: Nm – неморальная; Br – борсальная; Nt – нитрофильная; Pn – борсовая; Md – лугово-опушечная; Wt – водно-болотная

общего числа видов. Здесь хотелось бы подчеркнуть высокое богатство видами трав таких лесных сообществ, как широколиственные леса и черноольшаники.

Результаты расчета эколого-ценотической структуры видового разнообразия, вычисленной по флористическим спискам сообществ и по среднему числу видов на площадке в пределах сообщества одного типа (рис.5.7, см. Прил., рис.3Г), позволяют косвенно проанализировать варьирование видового богатства и насыщенности. Оказалось, что при невысоких значениях видовой насыщенности сообщества могут отличаться довольно высокими значениями видового богатства за счет травянистых видов “нетипичных” для данного сообщества эколого-ценотических групп. Так, например, видовое богатство широколиственных лесов относительно возрастает за счет увеличения доли лугово-опушечных, нитрофильных и борсальных видов, а видовое богатство гиррофитных лугов – за счет появления неморальных, борсальных и борсовых видов (см. рис.5.7). Те же сообщества, у которых в среднем совпадает эколого-ценотическая структура травяного покрова на площадке и в целом в сообществе, либо сохра-

няют, либо “ослабляют” (как сообщество лугово-опушечных сосняков) свои позиции в распределении видового богатства.

В целом наибольшая видовая насыщенность свойственна сообществам с доминированием лугово-опушечных и водно-болотных трав, что полностью соответствует эколого-ценотической структуре региональной флоры.

Расчет представленности потенциальной флоры сообществ и заповедника в целом (см. табл.5.1) позволяет оценить флористические потери при современном уровне экологических параметров территории. Наибольшая близость реальной флоры к потенциальной (представленность не менее 60%) отмечена в сообществах мезофитных лугов, широколиственных лесов и черноольшаников; наименьшая для данного заповедника (менее 30%) – в сообществах ельников. Наименьшая представленность потенциальной флоры в ельниках всех типов скоррелирована с наименьшей видовой насыщенностью и минимальным богатством этих сообществ. Последнее объясняется неблагоприятными экологическими условиями, характерными для данных сообществ заповедника, находящихся на начальных стадиях восстанови-

тельной сукцессии (см. раздел 5.4). Отметим также, что представленность потенциальной флоры, так же как и видовое богатство сообществ, хорошо коррелирует со средними значениями факторов солевого богатства почв и освещенности и с шириной диапазона фактора увлажнения (коэффициенты корреляции равны 0,8 при  $p < 0,05$ ).

### 5.3.4. Оценка гамма- и бета-разнообразия растительности

Полный список флоры сосудистых растений заповедника включает 703 вида [Шовкун, Янишкая, 1999]. В геоботанических описаниях флора заповедника представлена довольно полно: на площадках встречено 588 видов – 27 видов деревьев, 27 видов кустарников и 534 вида трав. Эколого-ценотический состав списка видов представлен в таблице 5.2.

Таблица 5.2

Эколого-ценотический состав списка видов геоботанических описаний заповедника Калужские засеки

Группа	Число видов	Доля видов, %
Неморальная (Nm)	97	17
Бореальная (Br)	28	5
Нитрофильная (Nt)	52	9
Боровая (Pn)	24	4
Лугово-опушечная (Md)	282	48
Водно-болотная (Wt)	68	12

Из таблицы видно, что наибольший процент в заповеднике составляют лугово-опушечные виды, наименьший – виды бореальной группы. (Заметим, что сумма процентного участия видов разных групп во флоре не равна 100, т.к. 5% видов списка не вошло в используемую эколого-ценотическую классификацию.) Учитывая объем группы в используемой классификации, отметим, что наиболее полно во флоре заповедника представлены виды неморальной (82% от списка видов этой группы, имеющих в базе) и нитрофильной (81% эколого-ценотической групп, а наиболее бедно – виды водно-болотной группы (49%). Заметим, что представленность потенциальной флоры, рассчитанная для всего заповедника в целом, составляет 67% (см. табл.5.1), что также является достаточно хорошим показателем видового разнообразия территории.

Внутренняя неоднородность сообществ выделенных типов (бета-разнообразие) оценивалась величиной индекса Уиттекера (см. табл.5.1), которая оказалась максимальной у сообществ

широколиственных лесов и лугов всех типов, а минимальна – у сосняков луговых. Последний факт, по-видимому, определяется малой площадью сообщества данного типа в заповеднике и не является типичным.

Величина индекса Уиттекера для растительности всего заповедника равна 16,95 (см. табл.5.1), что в 2–8 раз превышает значения индекса для отдельных сообществ и свидетельствует о высоком уровне мозаичности территории заповедника и разнообразии местообитаний.

Бета-разнообразие сообществ заповедника оценивалось через коэффициенты сходства Жаккара и анализ минимального дендрита (см. рис.5.4). Анализ показал, что максимальные коэффициенты сходства (но не более 0,57) отмечены внутри отдельных групп сообществ с преобладанием неморальных видов, лугово-опушечных видов и водно-болотных видов. При этом интересно, что сообщество широколиственных лесов оказалось наиболее флористически сходным с черноольшаниками, а березняки лугово-опушечные – с мезофитными и гигрофитными лугами. Наименьшим флористическим сходством с другими сообществами заповедника обладают сосняки боровые и лугово-опушечные, а также ельники бореальные.

Отметим, что наибольшее число уникальных видов (77) содержит флора мезофитных лугов (см. табл.5.1) – их число больше совокупного числа уникальных видов остальных сообществ. Все они относятся к флоре открытых местообитаний и, соответственно, должны исчезнуть из флоры заповедника после зарастания залежей.

Таким образом, анализ разнообразия растительности выявил довольно высокий уровень флористического богатства территории, обеспеченный, с одной стороны, наличием богатых сообществ открытых местообитаний, сформированных предшествующим природопользованием, а с другой стороны – довольно высоким уровнем видового богатства полидоминантных широколиственных лесов. При среднем уровне видовой насыщенности широколиственных сообществ для поддержания высокого уровня видового богатства существенно, что они являются весьма гетерогенными по своей внутренней структуре и занимают в целом обширную территорию – более 4600 га. Вместе с тем изменение общего биоразнообразия заповедника определяется в большой мере ходом сукцессионных процессов в растительности, которые рассмотрены в следующем разделе.

#### **5.4. Оценка сукцессионного состояния сообществ (на основе анализа демографической структуры популяций деревьев) и прогноз изменения биоразнообразия растительности заповедника**

##### **5.4.1. Анализ демографической структуры популяций деревьев в различных сообществах заповедника**

В связи с тем, что широколиственные леса представляют собою наименее нарушенные сообщества и именно их присутствие на территории послужило причиной создания здесь заповедника, при оценке сукцессионного состояния сообществ мы опишем их более подробно.

Нами выделено шесть основных вариантов широколиственных лесов (Q1–Q6), сходных флористически, но отличающихся структурой, состоянием популяций древесных видов и, соответственно, сукцессионным статусом.

Сообщества Q1, Q2, Q3 представлены в основном на территории Ягодненского лесничества. Они образованы в результате создания лесных культур дуба в XVIII–XIX веках на более или менее длительно безлесных участках внутри массива засечных лесов: на пустошах, луговых полянах, пашнях или просто на расчищенных лесосеках. Об этом свидетельствуют как исторические данные о преобладании до конца XIX века практики создания культур на безлесных площадях [Жуков, 1949], так и наши исследования структуры насаждений и почвенного покрова. В течение некоторого времени после посадки (вероятно, около 30–40 лет) в культурах проводили рубки ухода, берегли их от скота, о чем свидетельствуют хорошие приросты древесины – крупные годичные кольца первых лет жизни дубов на пнях и кернях. В дальнейшем судьба этих сообществ была различной.

Многовидовой разновозрастной широколиственный лес с выраженной оконной мозаикой Q1 (например, в кв. 8, 11 Ягодненского лесничества) сформировался в результате длительного спонтанного развития лесного сообщества. Он характеризуется полночленным левосторонним онтогенетическим спектром популяций всех широколиственных деревьев, кроме дуба (рис.5.8); малой долей мелколиственных видов в древостое; подавляющим преобладанием в сообществе деревьев семенного происхождения. Популяции дуба

и мелколиственных видов регрессивные. Для этого типа сообщества, в отличие от всех других, характерны также наличие валежа разного размера и степени разложения; хорошо выраженный ветровальный микрорельеф. Ранее довольно подробно описаны мозаично-ярусная организация этих сообществ, структура травяного покрова [Восточно-европейские..., 1994, гл. 6, 7]. Богатство микроместообитаний, многие из которых связаны с элементами ВПК, определяет присутствие богатого набора травянистых растений интрофильной и неморальной эколого-ценотических групп.

Парковый широколиственный лес Q2 (к примеру, в кв. 1, 3, 6, 9 Ягодненского лесничества) при сходной начальной истории с предыдущим сообществом развивался при постоянном интенсивном воздействии лесного выпаса. В результате до прекращения выпаса (окончательно в 1992 году) было угнетено возобновление древесных видов, и насаждение приобрело так называемый парковый (или пасторальный) облик, характеризующийся отсутствием подроста и подлеска. Деревья имеют как семенное, так и порослевое происхождение – вегетативное возобновление осины, липы, ясеня стимулировалось выпасом и выборочными рубками низкой интенсивности. В настоящее время популяции широколиственных видов (кроме дуба) имеют инвазионный тип строения и соответствующий ему неполночленный левосторонний онтогенетический спектр. В сообществе встречаются молодые ВПК, образованные в результате ветровала старых деревьев дуба.

Широколиственный лес Q3 (кв. 5, 11, 15 Ягодненского лесничества и др.) сформирован в результате условно-сплошных рубок широколиственного леса конца XIX – начала XX века, при которых вырубались все деревья, за исключением дуба. При рубках, проводимых, по-видимому, в зимнее время, в значительной мере был сохранен подрост широколиственных видов, и нынешнее взрослое поколение деревьев (80 и более лет) представлено как порослевыми, так и семенными особями при преобладании первых. Онтогенетические спектры популяций широколиственных видов (кроме дуба) полночленные, левосторонние. Значительную долю в древостое составляют береза и осина, популяции которых регрессивны. ВПК разного возраста, немногочисленные в сравнении с Q1.

Леса варианта Q4 занимают большую часть территории широколиственного массива в границах бывшей Столицкой засеки (Ульяновское лесничество). Они возникли после создания лесных культур дуба (в конце XIX – начале XX века),

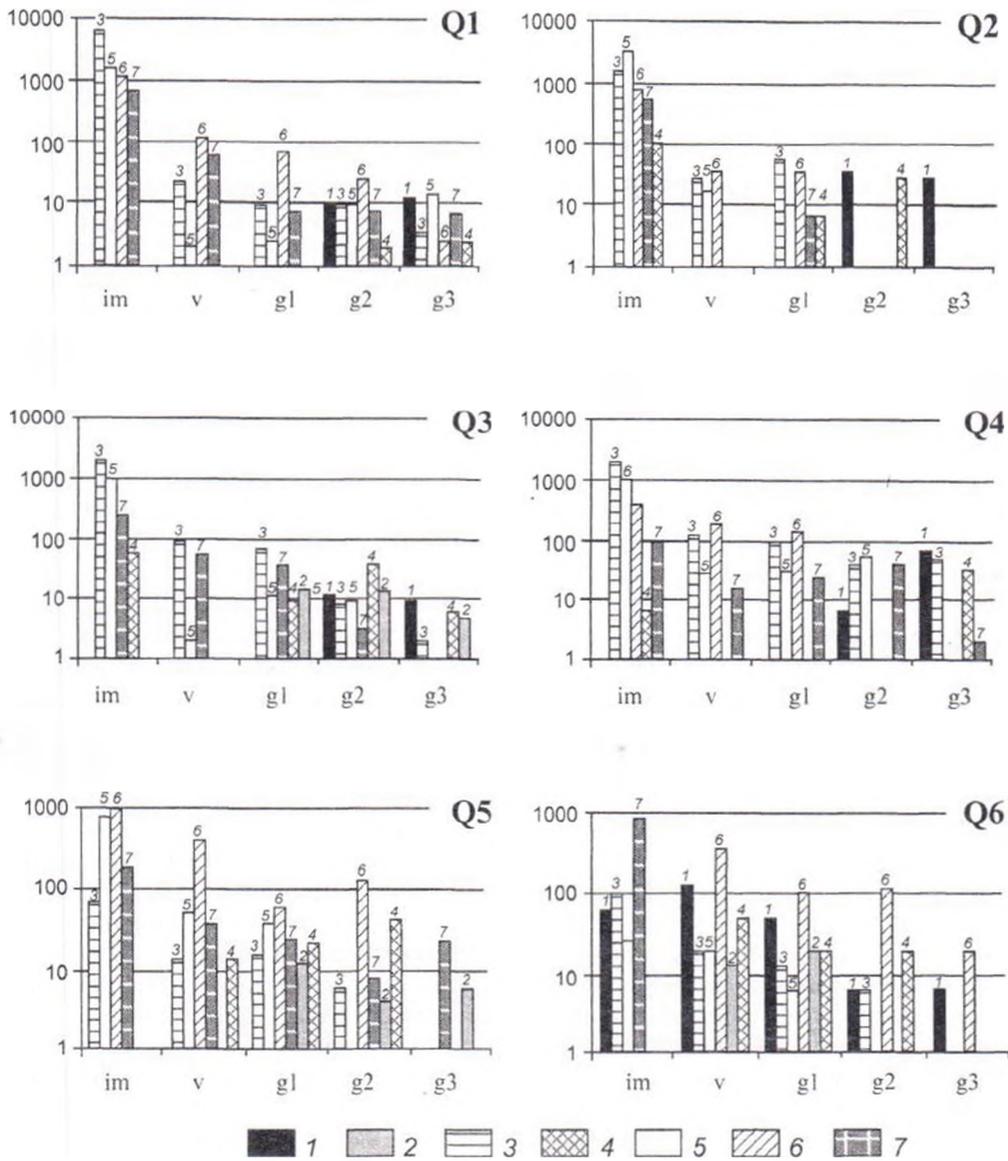


Рис.5.8. Онтогенетические спектры популяций деревьев в различных вариантах широколиственных лесов

По оси абсцисс – онтогенетические состояния: im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное; по оси ординат – десятичный логарифм числа особей. 1 – *Quercus robur*; 2 – *Betula verrucosa*; 3 – *Fraxinus excelsior*; 4 – *Populus tremula*; 5 – *Acer platanoides*; 6 – *Tilia cordata*; 7 – *Ulmus scabra*. Остальные обозначения см. в тексте

которым предшествовала сплошная рубка широколиственного леса. Уход за культурами практически не производился, и в результате современный древостой представлен семенными дубами и порослевыми широколиственными деревьями других видов одинакового возраста (80–110 лет). Онтогенетические спектры популяций деревьев имеют структуру, сходную с Q3. При этом встречаются участки с заметной долей осины в древостое; береза практически не участвует в сообществе. Сейчас происходит массовый распад поколения дуба лесокультурного происхождения,

сопровождающийся увеличением участия в травяном покрове нитрофильных видов.

Сообщества варианта Q5 сформированы в результате многократных выборочных рубок широколиственного леса разной интенсивности, часто при наличии умеренного лесного выпаса. Такие сообщества занимают небольшие площади по всей территории заповедника. Основной вид древесного яруса – липа; большинство взрослых деревьев имеет порослевое происхождение. Мелколиственные виды зачастую принимают заметное участие в сложении древостоя. Одна из особен-

ностей этих сообществ – отсутствие дуба в составе древесного яруса. Популяции остальных широколиственных видов имеют неполночленные, преимущественно левосторонние онтогенетические спектры. ВПК практически отсутствуют.

Сообщества варианта Q6 представляют небольшие участки широколиственных лесов по оврагам. Ранее они были окружены открытыми сельхозугодьями. На территории Ульяновского лесничества большинство таких широколиственных участков сейчас окружены сосновыми и березовыми массивами. В Ягодненском лесничестве такие леса занимают овраги среди внутрисельских луговых полей и по границе заповедника. В прошлом это умеренно выпасаемые дровяные леса. Соответственно, основную долю древесного яруса составляют порослевые (иногда в 4–5 поколении) особи липы, дуба, в меньшей мере – осины и ясеня. Это единственный вариант широколиственного леса, в котором дуб имеет близкое к нормальному демографическое строение популяций. Сходное строение имеют популяции липы; остальные широколиственные виды представлены неполночленными левосторонними популяциями, в которых целиком или почти полностью отсутствуют взрослые и старые генеративные особи. ВПК практически отсутствуют.

*Осинники*, сформированные на месте широколиственных лесов в результате многократных выборочных рубок, по состоянию популяций древесных видов схожи с широколиственными сообществами Q5, с той разницей, что в древесном ярусе доминирует не липа, а осина. Популяция осины имеет регрессивное строение. Дуб практически отсутствует; популяции остальных широколиственных видов имеют левосторонние неполночленные возрастные спектры. Формированию полночленных популяций широколиственных видов пока препятствует высокая сомкнутость древостоя.

В *черноольшаниках* заметную роль в древостое играют осина и береза, внедрившиеся в сообщество в результате рубок, а сейчас имеющие регрессивные популяции. Популяция ольхи черной имеет фрагментарный возрастной спектр: здесь представлены взрослые и старые генеративные особи и молодые иматурные особи. Долгое время возобновлению ольхи препятствовал выпас и выборочные рубки. Сейчас ольха снова возобновляется по валежу и ольховым кочкам. Широколиственные виды (кроме дуба) и ель имеют инвазионные популяции.

Как в борových, так и в неморальных сосняках наблюдается инвазия широколиственных деревьев.

Однако степень продвинутости этого процесса различна в зависимости от давности и интенсивности низовых пожаров. На рисунке 5.9 (PnB) видно, что в *борových сосняках* популяции широколиственных деревьев представлены в основном иматурными особями. При очередном низовом пожаре подавляющее большинство этих особей гибнет, затем снова продолжается инвазия. Наиболее успешно развиваются популяции дуба, устойчивого к низовым пожарам: отдельные его особи уже достигли молодого генеративного состояния. Заметим, что в борových сосняках довольно велико число иматурных особей березы и сосны. Особи этих видов более взрослых возрастных состояний ( $v - g2$ ) имеют одинаковый абсолютный возраст, соответствующий давности создания культур.

Онтогенетические спектры, представленные на рисунке 5.9, PnB–PnN, соответствуют соснякам, в которых уже более 10–20 лет не было низовых пожаров. Соответственно, здесь выше численность инвазионного поколения широколиственных видов, представленного не только иматурными, но также виргинильными и молодыми генеративными особями. Кроме дуба (наиболее многочисленного), клена остролистного, ясеня, здесь в небольшом количестве присутствует липа. В сукцессионном плане этот вариант сообщества занимает промежуточное положение между борowymi и неморальными сосняками.

На гистограмме онтогенетических спектров популяций деревьев в *сосняке неморальном* (см. рис. 5.9 – PnN) видно смещение “инвазионной волны” по сравнению с сосняком боровым: больше число виргинильных и молодых генеративных широколиственных деревьев, под пологом которых возобновление затруднено (соответственно, сейчас здесь меньше иматурных особей). Лидером инвазии здесь, как и в борových сосняках, является дуб. Возобновления сосны, напротив, практически нет.

*Сосняки луговые* до недавнего времени имели парковый облик – они представляли собой разновозрастные одновидовые леса, в которых отсутствует подрост и подлесок. После прекращения выпаса и сенокосения появилось семенное возобновление сосны (особо обильное на ранее интенсивно выпасаемых участках), также началась инвазия мелколиственных видов и дуба. В будущем можно ожидать формирования здесь смешанного (мелколиственно-широколиственно-соснового), а во втором поколении – елово-широколиственного леса, где в травяном ярусе будут преобладать виды теневой флоры: неморальные, нитрофильные,

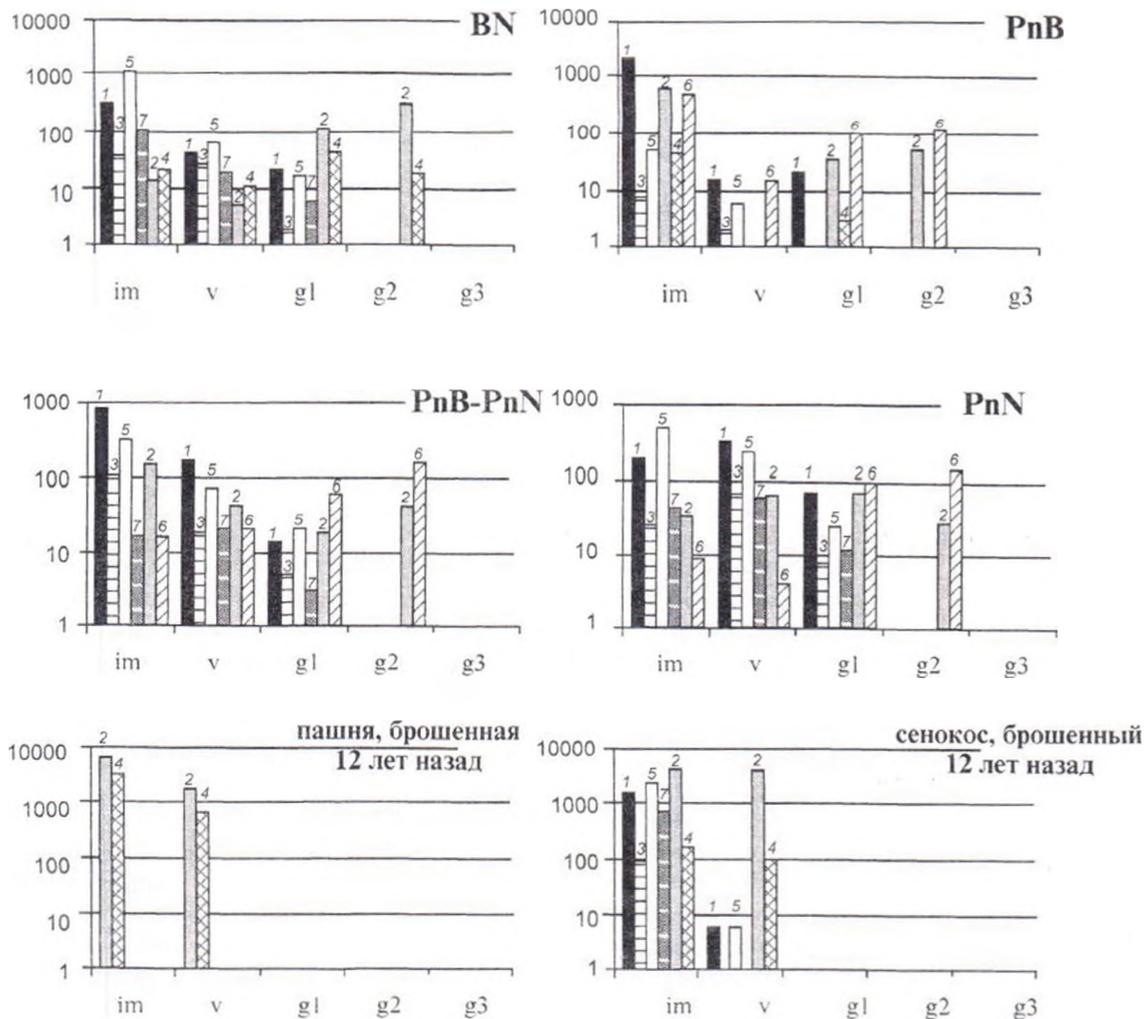


Рис. 5.9. Онтогенетические спектры популяций деревьев в различных производных сообществах  
Обозначения те же, что на рисунке 5.8

бореальные. Однако этот процесс идет медленнее, чем в сосняках других типов.

Ситуации в *луговых* и *неморальных березняках* схожи с описанными выше для сосняков соответствующих типов. Отличие луговых березняков от сосняков в том, что кроме мелколиственных видов и дуба здесь началась инвазия клена остролистного, ясеня. Возможно, это связано с большей удаленностью луговых сосняков от широколиственных сообществ, которые служат источниками зачатков этих видов.

Неморальные березняки отличны от сосняков несколько меньшим числом подроста (см. рис. 5.9 – BN) при меньших различиях в численности подроста разных широколиственных видов. На

настоящий момент лидируют по скорости развития особи дуб и клен остролистный.

Интересная ситуация наблюдается в ельниках. В наиболее старых *неморальных ельниках* (возрастом 120–130 лет) онтогенетические спектры популяций широколиственных видов крайне сходны с таковыми в широколиственных лесах вариантов Q1 и Q4, с той разницей, что здесь отсутствует дуб, а у остальных видов ниже численность зрелых и старовозрастных генеративных особей. Возобновление ели единично. Вероятно, такое положение связано с тем, что эти культуры создавались на небольших площадях внутри широколиственного массива: еще до начала плодоношения ели произошла инвазия широко-

лиственных видов деревьев, кустарников, трав, позже препятствовавших ее возобновлению. В дальнейшем можно ожидать возобновление ели по валежу, что характерно для елово-широколиственных и таежных лесов (см. рис.5.9). В сходных условиях, на граничащем с Калужскими засеками участке национального парка Угра в старовозрастном широколиственном лесу мы встречали успешное возобновление ели по валежу при его отсутствии на почве.

В более молодых ельниках неморальных (представляющих собой преимущественно культуры возрастом 40–50 лет, созданные на бывших сельхозземлях) наблюдается успешная инвазия как всех широколиственных видов деревьев (кроме дуба), так и ели.

*Ельники бореальные* характеризуются небольшой численностью подроста, что связано в первую очередь со значительным затенением. Здесь присутствуют преимущественно имматурные особи таких тенелюбивых видов, как липа, ель, клен остролистный. По мере увеличения возраста древостоя уменьшается его сомкнутость, что сопровождается инвазией широколиственных видов деревьев, кустарников, трав.

На *мезофитных лугах* после прекращения выпаса и сенокосения идет активная инвазия древесных видов. Заселение площади происходит неравномерно – древесные локусы приурочены к участкам, где дернина была нарушена деятельностью кабанов, мышевидных грызунов, кротов. В результате через 10–15 лет после начала инвазии образуется разреженный древесный полог, где лидерами по численности являются береза и осина (см. рис.5.9). Однако одновременно здесь встречаются почти все древесные виды, при этом дуб и клен остролистный по скорости развития не уступают мелколистным видам.

Для сравнения отметим, что заселение деревьями брошенных пашен в охранной зоне заповедника происходит иначе (см. рис.5.9). Уже через 3–4 года после начала инвазии здесь образуется сомкнутый древесный полог с участием березы, осины, ивы козьей. Сомкнутость уменьшается только через 15–20 лет – лишь тогда становится возможным заселение территории широколиственными видами. При этом их численность много меньше, чем на зарастающем лугу, гораздо ниже и их скорости роста.

На *гигрофитных лугах* возобновление древесных видов возможно только на валеже. Соответственно, на участках рядом с лесом можно ожидать возобновления деревьев в ближайшие десятилетия, на удаленных от леса участках лу-

говая растительность сохранится весьма длительное время.

#### 5.4.2. Оценка сукцессионного состояния сообществ и прогноз изменения биоразнообразия растительности заповедника

При широком спектре вариантов начальных стадий сукцессий, определяемом предшествующими способами использования территории, и нынешнем разнообразии растительных сообществ довольно четко проявляется общая тенденция к формированию двух вариантов субклимаксных сообществ:

1. Черноольшаников, существование которых тесно связано с поймами малых рек и ручьев. Основными факторами разнообразия местообитаний (преимущественно сырых, средних по освещенности) здесь выступает средообразующая деятельность самих водотоков, популяций черной ольхи и речного бобра (увеличивающего численность после создания заповедника). В травяном покрове господствуют виды нитрофильной группы при значительном участии неморальных и водноболотных видов.

2. Широколиственных лесов (иногда с участием ели), охватывающих основную часть территории. Ведущим средообразующим фактором здесь является популяционная жизнь деревьев; в целом преобладают затененные и влажные местообитания. В травяном покрове господствуют виды неморальной эколого-ценотической группы при значительном участии нитрофильных видов.

*Широколиственные леса и черноольшаники* на территории заповедника уже сейчас близки к теневому субклимаксу: в популяциях большинства деревьев конкурентной и толерантной стратегии осуществляется нормальный оборот поколений – они имеют нормальную или близкую к нормальной возрастную структуру. Эти сообщества уже сейчас обладают широкими диапазонами значений ведущих экологических факторов (влажности и освещенности) при большом разнообразии микроместообитаний. Как следствие, широколиственные леса и ольшаники имеют наибольшее среди всех лесных сообществ биологическое разнообразие (см. раздел 5.3.3), которое в дальнейшем не претерпит значительных изменений.

Другие сообщества, находящиеся на длительно лесной территории и преобразованные рубками разного типа (*осинники, часть березняков неморальных*), несмотря на демографические различия, формируют широколиственные леса уже в первом

послерубочном (т.е. современном) поколении. В дальнейшем, по мере формирования мозаики окон возобновления и возрастания числа местообитаний биологическое разнообразие здесь достигнет уровня теневого широколиственного субклимакса.

Лесные сообщества, возникшие в результате зарастания сельхозугодий (*березняки*) или создания лесных культур (*сосняки, ельники*), более отдалены от формирования субклимакса. Общим для них сукцессионным процессом являются инвазия широколиственных деревьев и кустарников, лесных (неморальных, бореальных, нигрофильных) видов трав, сопровождающаяся регрессией светолюбивой флоры.

В зависимости от рассмотренных выше особенностей сообществ формирование теневого широколиственного (елово-широколиственного) леса идет разными темпами, и образование субклимакса произойдет в различные времена. Продвинутость сукцессионных процессов и близость сообществ к теневому лесу соотносится больше с предшествующим природопользованием и современным состоянием напочвенного покрова, чем с составом древостоя. В целом при отсутствии внешних по отношению к растительности воздействий уже при жизни нынешнего поколения деревьев – через несколько десятков лет – практически на всей территории заповедника будет сформирован теневой лес (исключения представляют лишь участки гидрофильных лугов, зарастание которых может затянуться на длительное время), а через одно-два поколения широколиственных деревьев – теневого субклимакса. Соответственно, к этому времени из состава флоры исчезнут виды, не способные возобновляться в условиях теневого леса.

Среди трав потери будут происходить прежде всего среди видов лугово-опушечной и боровой групп. Из деревьев наиболее “яркими” потерями будут дуб и сосна, в настоящее время доминирующие в древостое примерно на 30% площади описываемой территории. Возобновление сосны, происходящее в сосняках луговых и боровых, уже сейчас крайне малочисленно. Дуб активно возобновляется во многих сообществах – в сосняках и березняках всех типов, на мезофитных лугах, однако уже в следующем поколении вместе с исчезновением этих сообществ прервется и возобновление дуба. Специальные мероприятия, необходимые для сохранения световой флоры тра-

вянистых растений и светолюбивых видов деревьев, с успехом могут быть осуществлены на примыкающих к заповеднику территориях национальных парков Утра и Орловское полесье.

## Заключение

Особенностью растительного покрова Калужских заповедников является высокое участие в нем поддоминантных широколиственных лесов. Для этих сообществ характерны: высокое видовое богатство, прежде всего широколиственных видов деревьев и видов трав теневой флоры. Такое положение объясняется в основном двумя причинами:

1. Разнообразные в прошлом антропогенные факторы действовали одновременно на сравнительно небольшие площади: мелкоконтурность хозяйства сочеталась с большой лесистостью территории. Благодаря этому после прекращения воздействий не возникало препятствий для расселения видов и протекания демутиаций.

2. Значительная часть территории на протяжении длительного времени (часто превышающего продолжительность жизни древесных эдификаторов) не испытывала антропогенных воздействий, которые серьезно препятствовали бы ходу восстановительных сукцессий этих сообществ.

К настоящему времени на территории заповедника достигнута степень восстановления теневого зонального (широколиственного) субклимакса, не имеющая аналогов среди других широколиственных лесов Европейской России. Однако следует обратить внимание на тот факт, что ценопопуляции дуба черешчатого при отсутствии экзогенных по отношению к растительности воздействий в скором времени окажутся не способны к самоподдержанию. Ведущую роль в формировании структуры теневого зонального субклимакса играет популяционная жизнь всех остальных видов широколиственных деревьев.

Соседство близких к субклимаксу широколиственных лесов и разнообразных производных сообществ с различной историей природопользования делает Калужские заповедники уникальным объектом для изучения биологического разнообразия и его связи с историей природопользования и с сукцессионной динамикой растительности.

## Глава 6

### ЗАПОВЕДНИК БРЯНСКИЙ ЛЕС

#### 6.1. Общая характеристика заповедника и Неруссо-Деснянского поleshья в целом. Специфические методы исследования

Заповедник Брянский лес расположен в Неруссо-Деснянском поleshье, которое находится в бассейне среднего течения Десны (левый приток Днепра) в юго-восточной части Брянской области (рис. 6.1). Площадь заповедника – 12 186 га.

Неруссо-Деснянское поleshье – это физико-географический район, который является составной частью пояса низменных равнин, протянувшихся на юге нечерноземной полосы через всю Русскую равнину от Польши до Предуралья. В западной части этого пояса расположено Припятско-Деснянское поleshье, в пределах которого размещен

исследуемый физико-географический район, в центральной части – Мещера и Верхне-Волжская низина, к востоку – цепь низин лесного Поволжья, Поветлужья и Вятско-Камского края.

Полесья расположены в понижениях рельефа дочетвертичных (древнеморских) пород. Они представляют собой крупные геоморфологические провинции, обусловленные геологической структурой Русской равнины. Территория полесий складывается породами различных возрастных групп, начиная от протерозойских и до четвертичных. Существенное геоморфологическое и в целом ландшафтное значение имеют четвертичные породы, залегающие в полесьях сплошным покровом. Мощность этих отложений достигает обычно нескольких десятков метров, но иногда превышает 100 м. Меловые карбонатные отложения подстилают четвертичные



Рис. 6.1. Расположение заповедника и Неруссо-Деснянского поleshья в Брянской области

породы и оказывают влияние на ландшафт лишь в тех участках полесий, где залегают довольно близко от поверхности [Абатуров, 1968].

В строснии четвертичной толщи преобладают водноледниковые и ледниковые породы, связанные с древними оледенениями Русской равнины. В эпоху максимального (днепровского) оледенения ледник распространялся на все полесья и оставил в них горизонт валунных суглинков донной морены. При отступлении днепровского ледника полесские низины покрывались талыми ледниковыми водами и заполнялись песчаными наносами.

С московским оледенением связаны весьма значительные изменения в рельефе полесских низин. Последние явились ареной деятельности талых ледниковых вод, распространявшихся по всей территории полесий и отложивших здесь массу песчаного материала. Ко времени этого оледенения относится формирование вторых надпойменных террас многих полесских рек.

Граница более позднего, валдайского, оледенения находилась севернее пояса полесий. Во время этого оледенения происходило формирование аллювия первых надпойменных террас рек полесий. От этого периода полесские низины унаследовали массу озер и болот [Абатуров, 1968].

На западе Неруссо-Деснянское полесье ограничено Десной, на севере – рекой Навля, на востоке граница проходит по линии поселений Навля, Погребы, Красный Колодезь, Лагеревка, Игришкое, Селечня, Негино, Суземка и Зерново, на юге район примыкает к Украинской границе. Площадь Неруссо-Деснянского полесья – 250 000 га, географические координаты: 52°18'–52°50' с.ш., 33°28'–34°40' в.д.

Климат Неруссо-Деснянского полесья умеренно континентальный. Среднегодовая температура составляет +5,4°C. Средняя температура самого холодного месяца –8,4°C, а самого теплого – +18,2°C. Продолжительность теплого времени года ( $T > 0^\circ\text{C}$ ) составляет 217–234 суток, вегетационного периода ( $T > 5^\circ\text{C}$ ) – 180–190 суток. Годовое количество осадков – 550–590 мм [Евстигнев и др., 1999].

В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции [Растительность..., 1980].

Единство происхождения и сходство физико-географических условий всех полесий на Русской равнине, а также принадлежность полесий к одной ботанико-географической провинции позволяют рассматривать Неруссо-Деснянский район в

качестве модельного объекта для оценки биологического разнообразия на разных уровнях организации растительного покрова.

*Цель работы* – проанализировать механизмы поддержания структурного и видового разнообразия на ландшафтном, ценоотическом и внутривидовом уровнях организации растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья.

*Задачи исследования:*

1. Описать ландшафтную структуру, а также оценить флористическое и ценоотическое разнообразие местностей Неруссо-Деснянского полесья.

2. Выяснить механизмы поддержания видового разнообразия лесных сообществ задровых местностей и проанализировать их демулационные смены.

3. Оценить роль бобров в поддержании флористического и ценоотического разнообразия растительного покрова в долинах малых водотоков.

4. Проанализировать пространственную структуру черноольшаников и оценить вклад элементов пространственной структуры в поддержание видового разнообразия этих сообществ.

*Объекты исследования.* При изучении механизмов поддержания биологического разнообразия в качестве объектов исследования выбраны следующие группы сообществ: 1) растительный покров 11 местностей Неруссо-Деснянского полесья; 2) водораздельные лесные сообщества в пределах задровых местностей; 3) комплексы лесных и нелесных сообществ в пойменных местностях долин малых водотоков, освоенных бобрами (*Castor fiber* L.); 4) микрогруппировки растительности, которые формируются на микросайтах в черноольшаниках.

*Специфические методы исследования.* При изучении растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья, кроме перечисленных во 2 главе, использовались дополнительные методы.

*Ландшафтные методы.* Исследование ландшафтов Неруссо-Деснянского полесья проводилось по ранее разработанным методикам [Видина, 1963; Исаченко, 1976, 1980]. Для выделения ландшафтных подразделений использованы данные дешифровки крупномасштабных аэрокосмоснимков, обработки топографических карт, анализа геоморфологических условий, бурения скважин, почвенных разрезов и детальных геоботанических описаний. Исследование литологического состава почвообразующих пород проводилось по 15 скважинам глубиной до 10 м и по 40 почвенным разрезам до 3 м глубиной. Скважины и почвенные разрезы были равномерно заложены в разных ландшафтных подразделениях.

**Геоботанические методы.** В связи с разномасштабностью сообществ в работе применялось 2 варианта геоботанических описаний. При описании лесных ценозов закладывались площадки по 100 кв. м в 10-кратной повторности в каждом сообществе. Для описания внутривидовой неоднородности – микрогруппировок растительности – закладывались площадки размером по 0,25 кв. м. Каждый вариант микрогруппировок растительности описан в 30-кратной повторности. Названия лесных сообществ даны по доминантному [Работнов, 1983] и эколого-флористическому принципам [Александрова, 1969]. Флористическая принадлежность сообществ определялась по работам Ю.Балаявичене [1991], О.В.Морозовой [1999] и Ю.П.Федотова [1999].

При анализе геоботанических описаний каждый вид сосудистых растений относился к определенной жизненной форме по классификации И.Г.Серебрякова [1962], к экбиоморфе по А.Д.Булохову [1996], а также к определенной эколого-ценотической свите в понимании А.А.Нищенко [1969]. В последнем случае использовался аннотированный список сосудистых растений Неруссо-Деснянского полесья [Федотов, Евстигнеев, 1997]. В процессе этой работы все виды сосудистых растений были разделены на 15 свит: водная, прибрежно-водная, болотно-травяная, черноольховая, опушечно-черноольховая, гипсовая, сфагновая, боровая, темнохвойная (бореальная), неморальная (широколиственная), опушечно-неморальная, влажно-луговая, сухолуговая, аллювиальная, адвентивная. Оценка видового разнообразия сообществ проводилась также с использованием индекса разнообразия Симпсона [Одум, 1986]:  $1/\sum(p_i/N)^2$ , где  $p_i$  – оценка значимости каждого вида (проективное покрытие),  $N$  – сумма оценок значимости. Для сравнения сообществ использовался коэффициент общности Сьеренсена:  $2c/(A+B)$ , где  $c$  – число видов, общих для двух сообществ,  $A$  и  $B$  – количество видов в каждом из сообществ.

Для составления прогнозов изменения биоразнообразия исследованы основные направления восстановительных смен (сукцессий). При этом пространственные ряды сообществ рассматривались как временные. В работе при выборе пространственных рядов подбирались варианты сообществ, сформировавшиеся в результате сходных по характеру и интенсивности нарушений различной давности. Важным критерием при выборе пространственных рядов является сходство экологических условий, поэтому сообщества подбирались со сходным положением в рельефе,

литологическим составом подстилающих пород и гидрологическим режимом. При этом в качестве пространственных рядов выступали возрастные ряды древостоев. Это позволяло проследить смены, связанные с возрастными изменениями популяций эдификаторных видов. Дополнительным признаком в этом служил также онтогенетический состав ценопопуляций древесных видов.

**Картирование растительности.** В работе проводилось картирование микрогруппировок растительности в черноольшаниках на площади 500 кв. м. Эти площадки разбивались веревками на квадраты со стороной по 2 м. На карту наносились однородные контуры растительности, для которых составлялся полный список сосудистых растений, и отмечалось их количественное участие по шкале покрытия-обилия Браун-Бланке.

## 6.2. Характеристика флористического и ценотического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья

Разнообразие растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья может быть измерено двумя показателями: гамма-разнообразием и бета-разнообразием.

**Гамма-разнообразие.** Простой показатель гамма-разнообразия – это флора физико-географического района [Миркин, Наумова, 1998], для обозначения которой в ботанической географии используют термин “конкретная флора”, предложенный А.И.Толмачевым [1974].

Природная флора Неруссо-Деснянского полесья, площадь которого около 250 тыс. га, к настоящему моменту насчитывает 888 видов сосудистых растений, относящихся к 105 семействам. Таксономическая структура видового состава района в целом соответствует флорам борельно-умеренного типа Голарктики [Федотов, Евстигнеев, 1997]. Виды распределяются по 8 основным эколого-ценотическим группам. Большая часть флоры относится к луговым (381 вид), неморальным (189) и нитрофильным (125) растениям, далее следуют водные (58), темнохвойные (30), боровые (29), сфагновые (20), гипсовые (19) и адвентивные (37) виды. Неморальная группа представлена широколиственной (11,7%) и опушечно-широколиственной (9,6%) свитами, нитрофильная – черноольховой (4,1%), опушечно-черноольховой (2,8%) и болотно-травяной (7,2%) свитами, луговая – сухолуговой (26,7%), влажно-луговой (11,9%) и аллювиальной (4,3%) свитами, а водная – соб-

ственно водной (4,2%) и прибрежно-водной (2,3%) свитами.

Большинство видов Неруссо-Деснянского полесья – травянистые растения (805 видов, или 90,6%). Среди-трав преобладают многолетники – 598 видов (67,3%). Вторая по численности группа – однолетники и малолетники (207 видов, или 23,3%). Деревьев во флоре насчитывается 37 видов (4,2%), кустарников – 39 (4,4%), а кустарничков – 7 (0,8%).

*Бета-разнообразие* можно оценить числом эколого-флористических синтаксонов. Предварительное изучение территории Неруссо-Деснянского полесья показало, что лесные, лесоболотные и водные сообщества относятся к 41 ассоциации, к 18 союзам, 14 порядкам и к 10 классам [Морозова, 1999; Федотов, 1999]. По числу ассоциаций лидируют лесные сообщества (12 синтаксонов), за ними следуют травяные болота (9 синтаксонов), далее – сфагновые болота (6 синтаксонов), водные и прибрежно-водные сообщества (по 5 синтаксонов), а затем – гипновые болота и кустарниковые сообщества (по 2 синтаксона). Большое количество болотных сообществ определяется особенностью

полесских низменных равнин – высоким уровнем грунтовых вод [Абатуров, 1968].

### 6.3. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского полесья

Разнообразие флористического состава Неруссо-Деснянского полесья, а также представленность в растительном покрове контрастных по экологии сообществ, является следствием геоморфологической неоднородности изучаемого физико-географического района.

В пределах Неруссо-Деснянского полесья представлены пойменные, террасные, полесские и предполесские ландшафты – рис.6.2, 6.3.

#### Пойменный ландшафт

Пойменный ландшафт занимает 15–20% территории района и 15% территории заповедника. В составе пойменного ландшафта выделяются 6

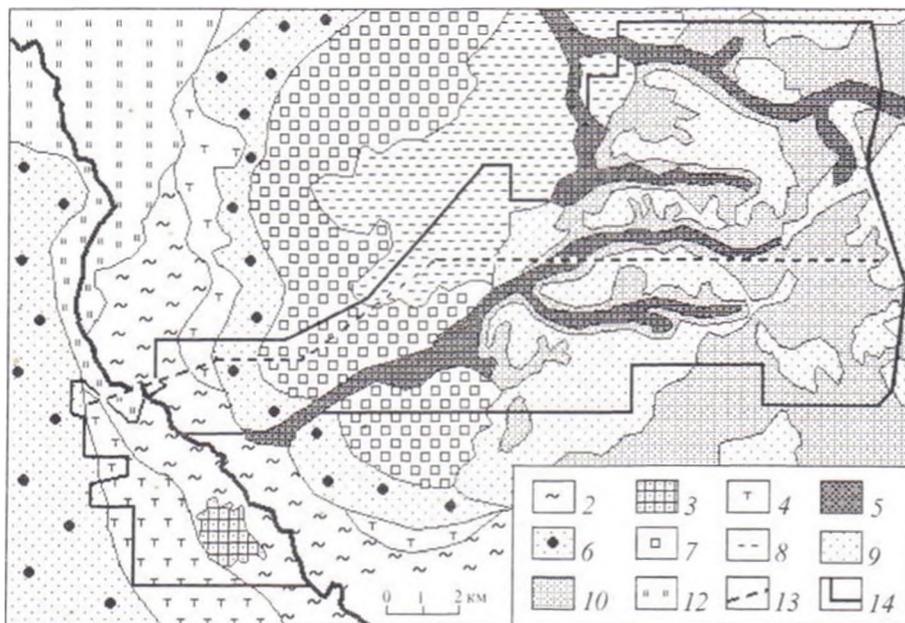


Рис.6.2. Ландшафтная структура Неруссо-Деснянского полесья (на примере заповедника Брянский лес)

Цифры соответствуют номерам местности в таблице 6.1.

Пойменный ландшафт: 1, 2 – прирусловые супесчаные местности и центрально-пойменные суглинистые местности с широколиственными лесами, 3 – останцовые супесчаные местности с хвойно-широколиственными лесами и их производными вариантами, 4 – пойменно-пригтеррасные торфяные местности с черноольховыми лесами, 5 – пойменные местности долины малых рек с черноольховыми лесами, 12 – иловатые низкие центрально-пойменные местности с лугами и травяными болотами. Террасный ландшафт: 6 – местности первой песчаной террасы с сосновыми лесами, 7 – местности второй песчаной террасы с сосновыми лесами, 8 – местности третьей супесчаной террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Полесский ландшафт: 9 – зандровые песчаные местности с сосновыми лесами, 10 – моренно-зандровые супесчано-суглинистые местности с хвойно-широколиственными лесами; 13 – геоботанический профиль (см. рис.6.3); 14 – границы заповедника

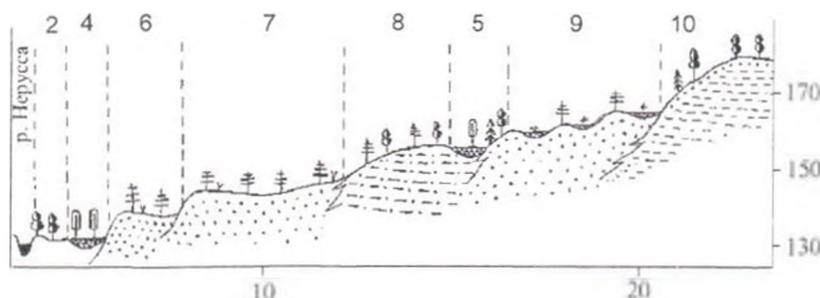


Рис.6.3. Геоботанический профиль заповедника Брянский лес

Пойменный ландшафт: 2 – прирусловые супесчаные местности валов и центрально-пойменные суглинистые местности с широколиственными лесами. 4 – пойменно-притеррасные торфяные местности с черноольховыми лесами. 5 – пойменные местности долины малой реки с черноольховыми лесами. Террасный ландшафт: 6 – местности I песчаной террасы с сосновыми лесами, 7 – местности II песчаной террасы с сосновыми лесами. 8 – местности III супесчаной террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Полесский ландшафт: 9 – задровые песчаные местности с сосновыми лесами. 10 – моренно-задровые супесчано-суглинистые местности с хвойно-широколиственными лесами. По горизонтали – протяженность геоботанического профиля (км), по вертикали – высота над уровнем моря (м)

местностей: прирусловые супесчаные, центрально-пойменные суглинистые, останцовые супесчаные, центрально-пойменные иловатые, пойменно-притеррасные торфяные и поймы малых рек (табл.6.1, см. рис.6.2, 6.3).

**1. Прирусловые супесчаные местности** (см. табл.6.1, рис.6.2, 6.3). Для этой части поймы характерны новообразования рельефа. Благодаря русловой деятельности непрерывно появляются новые местообитания суши в виде прирусловых отмелей и межгрядных понижений (заброшенных участков русел). Отмели, постепенно покрываясь наносами, преобразуются в береговые ваты, которые подняты в среднем на 2,0–2,5 м над меженным уровнем рек.

**Бета-разнообразие.** Здесь описаны сообщества, относящиеся к 12 ассоциациям (табл.6.2, 6.3). На отмелях, зарастающих аллювиальными ивами (*Salix viminalis*, *S. triandra* и *S. alba*), формируются сообщества ассоциации *Salicetum triandro-viminalis* и *Salicetum albae*. Эти сообщества, уменьшая скорость течения воды и усиливая осаждение песчаных частиц, постепенно преобразуют отмели в прирусловые ваты. Под полог ивняков внедряется подрост *Fraxinus excelsior* и *Quercus robur*, развитие которого приводит к смене ивняков на сообщества ассоциации *Tilio-Carpinetum* или *Ficcario-Ulmetum campestris*. Сообщества первой ассоциации обычно формируются на краткоемных вершинах прирусловых валов, а второй – на среднепоемных склонах этих валов.

В межгрядных понижениях прирусловой поймы формируются старицы. Глубоководные части стариц заняты водными сообществами ассоциации *Lenno-Spirodeletum polyrhizae*, *Nupharo-Nymphae-*

*etum candidae*, а берега – земноводными сообществами ассоциации *Scirpetum lacustris*, *Oenantho-Rorippetum*, *Typhetum latifoliae*, *Salicetum pentandrocinereae* и др.

**Гамма-разнообразие** Во флоре насчитывается 217 видов сосудистых растений, которые контрастны по эколого-педотической принадлежности (см. табл.6.3, табл.6.4). Так, на отмелях из-за периодического обновления субстрата наиболее активны аллювиальные однолетники и малолетники: *Cyperus fuscus*, *Filaginella uliginosa*, *Psammophilella muralis*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica* и др. Если в ивняках преобладают аллювиальные растения, то в сменяющих их широколиственных лесах – неморальные виды. В межгрядных понижениях представлены виды водной, прибрежно-водной и болотно-травяной свит.

**2. Центрально-пойменные суглинистые местности** сохраняют гривистый рельеф, который в среднем поднят до 2 м над меженным уровнем (см. табл.6.1). На гривах доминируют среднепоемные урочища, экотопы которых характеризуются высокими баллами переменности увлажнения, почвенного богатства и увлажнения почв.

**Бета-разнообразие.** Здесь отмечены сообщества 16-ти ассоциаций (см. табл.6.2, 6.3). Разнообразие сообществ определяется гривистым рельефом местности и влиянием человека. На положительных формах рельефа формируются дубравы и их производные варианты – осинники и ясененники, принадлежащие ассоциации *Ficcario-Ulmetum campestris* и *Tilio-Carpinetum*. Среди леса встречаются дуга, которые поддерживаются сенокосением и умеренным выпасом. Сообщества дуг принадлежат ассоциации *Phalaroidetum arundinaceae*.

Таблица 6.1

Характеристика ландшафта и местностей Неруссы-Деснянского погесья (по профилю Трубчевск-Локоть)

Характеристики	Пойменный ландшафт				
	Прирусловые	Центрально-пойменные	Останцовые поймы	Пойменно-притеррасные	Поймы малых рек
Помер местности	1	2	3	4	5
Абсолютные высоты, м	132-133				133-175
Относительные высоты мезорельефа, м	2-2,5	1-2	4-5	0,5	0,5
Глубина залегания дочетвертичных пород, м	25-30				1-20
Глубина УПГВ, м	1-2	0,5-1,5	2,5-3,5	0-0,5	0-0,5
Заболоченность, %		5-10	0-5	100	40-60
Преобладающая почвообразующая порода	Пески, супеси	Суглинки	Супеси	Торф	Пески, суглинки, торф

УПГВ - уровень поверхности грунтовых вод.

В межгрядных понижениях находятся водные сообщества (например, ассоциация *Wolffietum arrhizae*), травяные болота (*Glycerietum maximae*), заболоченные кустарники (*Salicetum pentandrocineriae*) и ольховые леса (*Carici elongatae-Alnetum*). Разнообразие сообществ в межгрядных понижениях определяется степенью заполнения ложа стариц аллювием и общим геоморфогенезом поймы.

**Гамма-разнообразие.** Во флоре насчитывается 239 сосудистых растений. Основу флоры составляют виды черноольховой, неморальной и болотно-травяной свит (см. табл.6.3, 6.4). Среди редких растений встречаются *Allium ursinum*, *Gladiolus imbricatus*, *Inula helenium*, *Iris sibirica*, *Matteuccia struthiopteris* и др. В старицах этих местностей обитает *Wolffia arrhiza*, которая отмечена только в Воронежской и Липецкой областях [Определитель..., 1995].

**3. Останцовые супесчаные местности** представляют собой серии высоких концентрических гряд и межгрядных понижений (см. табл.6.1, рис.6.2). Вершины гряд подняты над меженным уровнем реки на 4-5 м и фактически находятся вне поемного режима.

**Бета-разнообразие.** Благодаря особенностям рельефа здесь представлены сообщества 15 ассоциаций (см. табл.6.2, 6.3). В межгрядных понижениях останцов развиваются несколько вариантов гидроморфной расписительности: водные, прибрежно-водные и заболоченные (травяные, кустарниковые, лесные) сообщества, а также необычный для поймы тип растительности - мезо-пигрофные болота ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris*. Последнее сообщество формируется в межгрядных понижениях на вершинах останцов, которые не заливаются во время половодий. Высокое бета-разнообразие поддерживается также человеком. При хозяйствовании часть дубрав преобразуются в березняки, осинники и липняки, а также в куль-

туры сосны. Большая часть этих сообществ относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum* и *Ficario-Ulmetum campestris*, меньшая - к ассоциации *Peucedano-Pinetum* и *Quercu roboris-Pinetum*.

**Гамма-разнообразие.** Во флоре сосудистых растений обнаружено 263 вида. На повышенных формах рельефа преобладают неморальные, сухолюбивые и бореальные растения, а на отрицательных - черноольховые и болотно-травяные (см. табл.6.4). Среди редких растений встречены *Anthericum ramosum* и *Pyrola chlorantha*.

**4. Пойменно-притеррасные торфяные местности** широко распространены в поймах Неруссы и Навли, их ширина достигает 1-2 км (см. рис.6.2, 6.3). Они незначительно подняты над меженным уровнем рек (см. табл.6.1) и отличаются длительной поемностью.

**Бета-разнообразие** ограничено 11 ассоциациями (см. табл.6.2, 6.3). Они представлены гидроморфными сообществами - травяными (*Glycerietum maximae*), кустарниковыми (*Salicetum pentandrocineriae*) и лесными (*Carici elongatae-Alnetum*) болотами.

**Гамма-разнообразие.** Среди сосудистых растений обнаружено 202 вида, основу которых составляют черноольховые, болотно-травяные, влажнолюбивые и неморальные растения (см. табл.6.4).

**5. Пойменные местности долин малых рек** имеют ширину в пределах 100-300 м и протяженность порядка 10-30 км (см. рис.6.2, 6.3, табл.6.1). Экологические условия пойм малых рек близки к пойменно-притеррасным местностям.

**Бета-разнообразие.** Пойменные местности малых рек, особенно в пределах заповедника, отличаются максимальным ценотическим разнообразием (см. табл.6.2, 6.3). Это связано с деятельностью бобров, которые создают разные экотопы (см. раздел 6.4). Например, в припойменных понижениях бобровых запруд развиваются сообщества

таблица 6.1 (окончание)

Террасный ландшафт			Полесский ландшафт		Предполесский ландшафт
I терраса	II терраса	III терраса	Зандровые	Моренно-зандровые	
6	7	8	9	10	11
135-140	140-145	145-155	155-175	175-190	185-210
1-3	2-3	1-3	1-5	5-20	10-20
15-20		10-15		1-5	
1.0-2.5		Более 4	1.0-3.5	1.5-8.0	1.0-8.0
15-20	15-25	0-5	15-25	0-5	0-5
Пески		Супеси	Пески	Супеси, пески, суглинки	Супеси, мергели

Таблица 6.2

Распространение сообществ лесной, лесоболотной и водной растительности по местностям Неруссо-Деснянского парка

Названия эколого-флористических ассоциаций	Номера местностей (см. табл. 6.1)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. <i>Tilio-Carpinetum</i>	2	2	2	-	1	1	-	3	1	3	3
2. <i>Ficario-Ulnetum campestris</i>	2	3	2	1	1	-	-	-	-	-	-
3. <i>Circaeo-Alnetum</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-
4. <i>Potentillo albae-Quercetum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
5. <i>Molinio-Pinetum</i>	-	-	1	-	-	3	3	1	3	1	1
6. <i>Peucedano-Pinetum</i>	-	-	1	-	-	2	2	2	3	1	1
7. <i>Quercus robur-Pinetum</i>	-	-	2	-	-	1	-	1	1	1	1
8. <i>Serratulo-Pinetum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
9. <i>Cladonio-Pinetum</i>	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-
10. <i>Salicetum triandro-viminalis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11. <i>Salicetum albae</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12. <i>Carex elongatae-Alnetum</i>	-	1	1	3	3	1	1	1	1	1	-
13. <i>Sphagno squarrosi-Alnetum</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-
14. <i>Salicetum pentandro-cinereae</i>	1	1	1	2	1	-	-	-	-	-	-
15. <i>Betuletum humilis</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
16. <i>Climacio-betuletum pubescentis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
17. <i>Pino-Ledetum sylvestris</i>	-	-	1	-	-	1	2	1	2	-	-
18. <i>Sphagnetum betulo-caricosum</i>	-	-	-	-	-	1	2	1	2	-	-
19. <i>Ledo-Sphagnetum magellanici</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
20. <i>Caricetum diandrae</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
21. <i>Caricetum lasiocarpae</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-
22. <i>Sphagno fallax-Eriophoretum vaginatum</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-
23. <i>Agrastio-Alismatetum plantago-aquaticae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24. <i>Phragmitetum communis</i>	1	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-
25. <i>Glycerietum maximae</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
26. <i>Typhetum latifoliae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27. <i>Scirpsetum lacustris</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28. <i>Oenanthe-Rorippetum</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
29. <i>Caricetum gracilis</i>	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
30. <i>Caricetum appropinquatae</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
31. <i>Caricetum cespitosae</i>	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-
32. <i>Caricetum elatae</i>	-	-	1	1	1	-	1	-	1	-	-
33. <i>Caricetum ripariae</i>	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-
34. <i>Caricetum vesicariae</i>	-	1	1	1	1	-	-	-	1	-	-
35. <i>Phalaroidetum arundinaceae</i>	-	2	1	2	1	-	-	-	-	-	-
36. <i>Potametum pusilli</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
37. <i>Lemna-Spirodeletum polyrhizae</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
38. <i>Nupharo-Nymphaeetum candidae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39. <i>Trapaetum natantis</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41. <i>Wolffietum arhizae</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Число сообществ	12	16	15	11	19	11	10	10	15	"	9

Баллы распространения сообществ: 1 – присутствует, 2 – содоминирует, 3 – доминирует.

Таблица 6.3

Показатели разнообразия лесных, лесоболотных и водных сообществ в растительном покрове разных местностей  
Перуссо-Деснянского полесья (НДП)

Показатели разнообразия	НДП в целом	Номера местностей (см. табл. 6.1)										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Число площадок по 100 кв. м	1189	42	210	95	36	199	18	29	113	251	114	82
Гамма-разнообразие												
Число сосудистых растений, шт	888	217	239	263	202	305	122	116	281	201	181	321
Бета-разнообразие												
Мера бета-разнообразия Уиттекера	26.2	4.9	7.0	7.1	5.3	8.6	2.9	3.7	5.1	7.8	4.7	4.8
Число эколого-флористических синтаксонов, шт	41	12	16	15	11	19	11	10	10	15	9	9
Альфа-разнообразие												
Среднее число сосудистых растений на 100 кв. м	33	37	30	33	32	32	32	25	46	23	32	55

Таблица 6.4

Доля учета видов разных эколого-ценотических свит во флористическом составе местностей Перуссо-Деснянского полесья, в %

Эколого-ценотическая свита	Номера местностей (см. табл. 6.1)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Водная	>1	1	—	2	4	—	—	—	—	—	—	—
Аллювиальная	9	1	1	1	3	1	—	1	—	1	2	—
Прибрежно-водная	3	2	—	4	4	—	1	>1	1	1	>1	—
Болотно-травяная	9	12	3	21	15	3	7	3	10	3	5	—
Черноольховая	8	11	7	12	10	4	2	3	1	7	4	—
Опушечно-черноольховая	6	6	3	5	6	4	2	3	3	4	3	—
Боровая	2	2	10	4	2	9	16	7	15	5	5	—
Темнохвойная	3	5	8	5	3	9	11	5	14	9	5	—
Сфагновая	—	1	—	3	1	1	6	>1	8	1	>1	—
Неморальная	20	34	34	20	17	28	20	21	20	46	22	—
Опушечно-неморальная	5	6	14	4	5	13	11	19	10	8	16	—
Влажнолуговая	13	9	6	12	15	9	6	12	7	6	12	—
Сухолуговая	21	9	13	7	12	19	18	25	10	8	25	—
Гипсовая	—	—	—	—	2	—	—	>1	—	1	—	—
Адвентивная	1	1	1	—	1	—	—	1	1	—	1	—
Общая сумма долей, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

ассоциации *Potametum pusilli*, а на мелководье — сообщества ассоциации *Oenantheroripetum* и др. В долинах малых рек, где отсутствуют поселения бобров, ценотическое разнообразие ограничено только лесами.

**Гамма-разнообразие.** Деятельность бобра поддерживает максимальное флористическое разнообразие. Здесь обнаружено 305 сосудистых растений (см. таб. 6.3, 6.4). Флористическое ядро составляют контрастные эколого-ценотические свиты: неморальная (17% видов), влажнолуговая (15%), болотно-травяная (15%), сухолуговая (12%) и черноольховая (10%).

#### Террасный ландшафт

Террасный ландшафт занимают около 30% территории Перуссо-Деснянского полесья и 25% территории заповедника (рис. 6.2, 6.3). Общая ширина надпойменных террас долины Десны достигает 10–15 км, а ее крупных притоков (рек

Перусса и Навля) — 2–3 км. В террасном ландшафте выделяется 3 местности — песчаные местности I террасы, песчаные местности II террасы и супесчаные местности III террасы.

**6. Местности I аллювиальной террасы** позднечетвертичного возраста подняты над поймой на 2–5 м. В литологическом разрезе господствуют пески мощностью более 15 м. (см. табл. 6.1). Глубина уровня поверхности грунтовых вод (УПГВ) — 1,0–2,5 м. Почвы I террасы отличаются низким богатством и повышенной кислотностью.

**Бета-разнообразие** небольшое (см. табл. 6.2, 6.3). На фронтальной части террас выражены сообщества ассоциации *Tilio-Carpinetum*, на центральной повышенной — сообщества ассоциаций *Peucedano-Pinetum* и *Quercu roboris-Pinetum*, а на тыльной склоновой поверхности с близким залеганием грунтовых вод — сообщества ассоциации *Molinio-Pinetum*. В эрозионных ложбинах стока формируются в основном сообщества ассоциации *Sphagnetum betulo-caricosum* и *Caricetum lasiocarpae*.

**Гамма-разнообразие.** Во флоре сосудистых растений обнаружено 122 вида, основу которых составляют неморальные, сухолуговые, темнохвойные и боровые растения (см. табл.6.4).

**7. Местности II аллювиальной террасы** позднечетвертичного возраста подняты над поймой в среднем на 6–10 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 15–20 м (см. табл.6.1). В рельефе II террасы преобладают пологие плохо дренируемые участки с УПГВ 1–2 м. Экологические условия террасы характеризуются низким богатством и повышенной кислотностью почв.

**Бета-разнообразие** небольшое (см. табл.6.2, 6.3). Из-за близкого залегания грунтовых вод подавляющая часть лесных сообществ относится к ассоциации *Molinio-Pinetum*, меньшая – к ассоциациям *Peucedano-Pinetum* и *Cladonio-Pinetum*. В эрозионных долинах стока формируются болотные сообщества ассоциаций *Pino-Ledetum sylvestris*, *Sphagnetum betulo-caricosum*, *Caricetum lasiocarpae*, *Carici elongatae-Alnetum* и др.

**Гамма-разнообразие.** Найдено 116 сосудистых растений. Флористическая бедность определяется низкой видовой насыщенностью сообществ: около 25 видов на 100 кв. м. В почвенном покрове основная роль принадлежит боровым и темнохвойным свитам (см. табл.6.3, 6.4). На мезотрофных болотах зарегистрирована *Salix lapponum* (аркто-бореальный вид), а на евтрофных болотах – *Stellaria longifolia* (бореальный вид).

**8. Местности III надпойменной террасы** среднечетвертичного возраста подняты над поймой на 10–15 м. Терраса очерчивается в пространстве изогипсами 145–155 м (см. рис.6.2, табл.6.1). Литологический состав террасы имеет супесчаный характер, что отличает ее от позднечетвертичных террас. На отдельных участках террасы близко залегают суглинки, являющиеся непосредственно почвообразующими породами. В рельефе преобладают повышенные хорошо дренируемые поверхности с глубиной УПГВ более 4 м. Терраса отличается повышенным почвенным богатством [Евстигнеев и др., 1999].

**Бета-разнообразие.** Однородность рельефа определяет небольшое ценологическое разнообразие (см. табл.6.3). Лесная растительность представлена средневозрастными дубравами и их производными вариантами – осинниками, березняками и липняками и культурами сосны разного возраста. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциации *Serratulo-Pinetum*, *Tilio-Carpinetum* и *Quercu roboris-Pinetum* (см. табл.6.2).

**Гамма-разнообразие.** III терраса характеризуется значительным флористическим разнообразием (281 вид). Это связано с тем, что сообщества, особенно зрелые сосняки, отличаются высокой видовой насыщенностью: среднее число видов на 100 кв. м – 46, максимальное – 83. Во флористическом составе содоминируют контрастные эколого-ценологические свиты. Так, на долю сухолуговых растений приходится 25%, на долю неморальных – 21%, а на долю опушечно-неморальных – 19% (см. табл.6.4). К этим растениям в большом числе примешиваются влажнолуговые, боровые и темнохвойные виды. Одновременно на III террасе встречаются виды, принадлежащие разным флористическим комплексам. Среди степных растений отмечены *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla patens*, *Scorzonera purpurea*, *Scutellaria hastifolia* и др., а среди центральноевропейских – *Carex montana*, *Cervaria rivinii*, *Genista germanica*, *Laserpitium latifolium*, *Potentilla alba*, *Platanthera chlorantha* и др.

#### Полесский ландшафт

В типологической структуре полесского ландшафта выделяются зандровые и моренно-зандровые местности. Они расположены в центральной части Неруссо-Деснянского полесья и занимают около 40% площади района и 60% территории заповедника (см. рис.6.2, 6.3).

**9. Зандровые местности** представляют собой песчаные волнисто-западинные приводораздельные равнины с абсолютными высотами 155–175 м (см. рис.6.2, 6.3, табл.6.1). Относительные превышения рельефа обычно составляют 1–3 м, реже встречаются гривы с превышением до 5 м. Для зандров характерен мозаично-пятнистый рисунок ландшафта, обусловленный обилием западин и котловин. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 10–15 м. УПГВ – 1,0–3,5 м. Почвы зандровых местностей отличаются минимальным богатством и высокой кислотностью [Евстигнеев и др., 1999].

**Бета-разнообразие.** Из-за бедности субстрата современные лесные сообщества представлены только сосняками и березняками. Однако гетерогенность экологических условий, создаваемых волнисто-западным рельефом, дифференцирует эти сообщества на несколько ассоциаций. Так, на вершинах грев сосняки и березняки представлены ассоциацией *Cladonio-Pinetum*, *Peucedano-Pinetum* и *Quercu roboris-Pinetum*, на склоновых частях –

*Molinio-Pinetum* и гидроморфным вариантом *Quercus roboris-Pinetum*, а в западинах – разнообразной болотной растительностью: от олиготрофных (*Ledo-Sphagnetum magellanicum*) и мезоолиготрофных (*Pino-Ledetum sylvestris*) сосняков до мезотрофных (*Sphagnetum betulo-caricosum*) и евтрофных березняков (*Sphagno squarrosi-Alnetum*). В западинах также формируются травяные болота *Sphagno fallax-Eriophoretum vaginatum*, *Caricetum lasiocarpae* и др. (см. табл.6.2).

**Гамма-разнообразие.** Флора относительно небогата. Здесь зафиксирован 201 вид сосудистых растений. Сообщества характеризуются минимальной видовой насыщенностью: на 100 кв. м насчитывается в среднем 23 вида (см. табл.6.3). Особенно бедны олиго- и мезоолиготрофные болота – от 5 до 8 видов. Во флористическом составе велика доля видов боровой, темнохвойной, болотно-травяной и сфагновой свит (см. табл.6.4). Среди редких растений встречаются виды, принадлежащие таежному флористическому комплексу – *Goodyera repens*, *Linnaea borealis*, *Chamaedaphne calyculata*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Daphne mezereum*, *Drosera rotundifolia*, *Moneses uniflora* и др.

**10. Моренно-зандровые местности** представляют собой волнистые супесчаные и суглинистые равнины (см. рис.6.2, 6.3, табл.6.1). Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175–190 м. Рельеф местностей повышенный и пологоволнистый. Литологической основой ландшафта являются супеси и моренные суглинки. На водоразделах УПГВ расположен ниже 6–8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием грунтовых вод. Почвы характеризуются повышенным богатством и слабой кислотностью [Евстигнеев и др., 1999].

**Бета-разнообразие.** Однородность рельефа определяет средний уровень ценофитического разнообразия, которое представлено в основном лесной растительностью – дубравами и их производными вариантами (березняками, осинниками, липняками и культурами сосны). Основная часть сообществ относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum*, меньшая – к *Quercus roboris-Pinetum*. В замкнутых котловинах формируются болота с ассоциацией *Ledo-Sphagnetum magellanicum*, а в небольших эрозионных ложбинах – сообщества ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Иногда на пологих склонах в долинах малых рек, где выходят ключи с жесткой водой, формируются болотные сообщества ассоциации *Betuletum humilis* и *Caricetum diandrae* (см. табл.6.2).

**Гамма-разнообразие.** Флора относительно небогата – 181 вид сосудистых растений. Около половины (46%) флоры составляют неморальные растения (см. табл.6.4). Среди редких растений встречаются *Botrychium virginianum*, *Carex brizoides*, *Festuca altissima* и др.

### Предполесский ландшафт

**11. Предполесский ландшафт** представлен местностями с близким залеганием дочетвертичных карбонатных пород. Они занимают не более 10% территории района. Предполесья расположены на восточных окраинах района и не представлены в заповеднике. В рельефе это склоновые и полого-выпуклые водораздельные равнины с абсолютными высотами 185–210 м. Литологической основой являются породы верхнего мела, перекрытые маломощным четвертичным чехлом. УПГВ водоразделов находится на глубине 8 м (см. табл.6.1). В подошвах склонов встречаются восходящие родники. Экотопы отличаются высоким почвенным богатством [Евстигнеев и др., 1999].

**Бета-разнообразие.** В растительном покрове отмечено 9 эколого-флористических ассоциаций. Лесная растительность представлена дубравами и их производными вариантами (березняками, осинниками, липняками и культурами сосны). Большая часть сообществ относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum* и *Potentillo albae-Quercetum*. По склонам эрозионных ложин встречаются сосняки ассоциации *Molinio-Pinetum* и *Peucedano-Pinetum*. В местах выхода родников формируются болота с ассоциациями *Betuletum humilis*, *Climacio-betuletum pubescentis* и *Caricetum diandrae* (см. табл.6.2).

**Гамма-разнообразие.** В Неруссо-Деснянском полесье флора предполесских местностей отличается максимальным разнообразием. Здесь обнаружен 321 вид сосудистых растений. Все сообщества отличаются высокой видовой насыщенностью. На 100 кв. м насчитывается в среднем 55 видов (максимум 91). Во флористическом составе доминируют сухолуговые (25%), неморальные (22%) и опушечно-неморальные (16%) виды. К этим свитам примешиваются влажнолуговые (12%), боровые (5%) и темнохвойные (5%) виды (см. табл.6.3, 6.4). Среди редких растений встречаются виды, принадлежащие к степному (*Anemone sylvestris*, *Aster amellus*, *Dianthus superbus*, *Helianthemum nummularium*, *Iris aphylla*, *Salvia pratensis*, *Scorzonera purpurea* и др.) и центрально-европейскому (*Carex montana*, *Cervaria rivinii*, *Digitalis grandiflora*, *Laserpitium latifolium* и др.) флористическим комплексам.

### Заключение

Ландшафтный анализ показал, что растительность Неруссо-Деснянского полесья, в которой на площади в 250 тыс. га чередуются неморальные, темнохвойные, степные и другие флороценотические комплексы видов, в сущности своей полизональна. Это обусловлено разнообразием местностей, которые отличаются друг от друга гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород.

В Неруссо-Деснянском полесье выделяется несколько групп местностей, которые характеризуются разными соотношениями гамма- и бета-разнообразия:

1. Высокий уровень гамма- и бета-разнообразия характерны для пойменных местностей малых рек с популяцией бобра. Деятельность этих животных, создавая и поддерживая разнообразные экотопы, содействует максимальному ценотическому и флористическому разнообразию.

2. Средний уровень гамма- и высокий уровень бета-разнообразия свойственен местностям с гривнистым рельефом (центрально-пойменные, останцовые и зандровые). Значительное ценотическое разнообразие определяется, с одной стороны, разнообразными экотопическими условиями, а с другой стороны – деятельностью человека (сенокосением и выпасом).

3. Высокий уровень гамма- и низкий уровень бета-разнообразия свойственен повышенным и хорошо дренированным местностям с карбонатной и супесчаной литологической основой – предполесьям и III надпойменной террасе. Здесь высокое флористическое разнообразие определяется значительной видовой насыщенностью отдельных сообществ, а низкое ценотическое разнообразие – однородностью рельефа.

4. Средний уровень гамма- и средний уровень бета-разнообразия отмечен для образований с разной геоморфологической структурой – прирусловым, пойменно-притеррасным и моренно-зандровым местностям. В первом случае средний уровень флористического и ценотического разнообразия поддерживается непрерывной геоморфологической деятельностью реки, во втором – сочетанием разного рода гидроморфных сообществ (болотно-затравных, кустарниковых и лесных), а в третьем – деятельностью человека (рубками, при которых на месте дубрав формируются производные варианты сообществ разного возраста – осинники, березняки и липняки).

5. Низкий уровень гамма- и низкий уровень бета-разнообразия характерен для I и II террас.

Видимо, однородность рельефа, высокий уровень стояния грунтовых вод и плохая дренированность территории, а также песчаная литологическая основа определяют незначительное флористическое и ценогическое разнообразие.

### 6.4. Изменение биоразнообразия в связи с демутиационными процессами в лесных сообществах зандровых местностей

На территории зандровых местностей господствуют сосновые леса, среди которых можно найти участки, где в разное время прекратилось воздействие человека. Это позволяет выяснить направления восстановительных смен и оценить изменения видового разнообразия при демутиациях. Пространственная структура сосняков определяется волнисто-западным мезорельефом, в котором превышения положительных форм над отрицательными составляют 1–3 м. Считается, что эта скульптура на слоистых и безвалунных песках образована текущими водами [Абатуров, 1968]. В рельефе зандровых местностей выделяются повышенные участки, пологие склоны и заболоченные понижения. Сообщества этих местообитаний отличаются видовым составом (см. Прил., рис.3В) и характером его изменения при демутиациях.

*Растительность повышенных участков.* Этим местообитаниям свойственны бедные сухие дерново-подзолистые песчаные почвы с глубиной грунтовых вод до 1,5–2,5 м. Период жизни сосняков на повышенных участках можно подразделить на этапы, которые отличаются онтогенетическим состоянием древостоя и подроста.

*Первый этап (IП)* развития сосняков представлен в основном в *g1* монокультурами (20–40 лет), которые неоднократно испытали влияние низовых пожаров. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum* (рис.6.4). Из-за частого истребления огнем подрост древесных растений выражен слабо – покрытие меньше 5%. Он состоит из березы бородавчатой, дуба, крушины и рябины. В первые годы после низового пожара эти растения исключительно представлены *in* особями порослевого происхождения. Иногда встречаются в деревья дуба и березы, которые благодаря толстой коре пережили низовой пожар, сохранив камбий в основании ствола.

Частые низовые пожары определяют господство в напочвенном покрове синузии мхов.

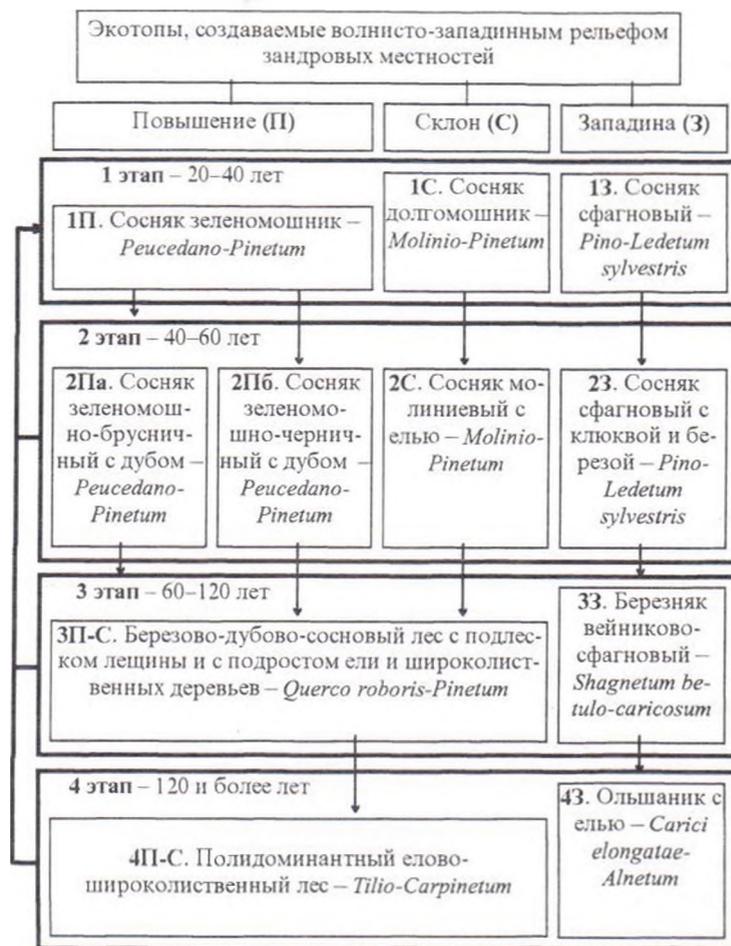


Рис. 6.4. Направления циклического развития сосняков по элементам мезорельефа задровых местностей

Тонкие стрелки – направления развития сообществ, определяемые древесными растениями, толстые стрелки – преобразования сообществ при пожарах и рубках с последующей посадкой сосны

Таблица 6.5

Характеристика разнообразия травянистой и кустарничковой синузий на разных этапах восстановления сообществ по разным элементам мезорельефа. Задровые местности заповедника Брянский лес

Показатели	1 этап: 20–40 лет			2 этап: 40–60 лет		
	Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина
Среднее число видов на 100 кв. м	11	11	5	32	10	6
Диапазон числа видов	6–20	7–16	3–7	26–42	5–17	6–7
Индекс разнообразия Симпсона	4,8	3,3	1,8	3,4	2,1	2,9
Число видов на 10 площадках	32	32	13	67	31	14
Проективное покрытие в % и число (в скобках) видов разных эколого-ценотических свит						
Боровая	73 (12)	45 (6)	1 (2)	34 (17)	71 (5)	>1 (2)
Темнохвойная	12 (8)	36 (7)	4 (2)	15 (5)	20 (6)	1 (3)
Неморальная	10 (4)	>1 (1)	–	14 (7)	>1 (1)	–
Опущечно-неморальная	2 (1)	>1 (1)	–	26 (12)	>1 (1)	–
Черноольховая	–	>1 (1)	>1 (1)	–	–	–
Опущечно-черноольховая	–	>1 (1)	–	–	>1 (4)	–
Сфагновая	–	11 (6)	71 (6)	–	7 (5)	94 (6)
Прибрежно-водная	–	7 (1)	9 (1)	>1 (1)	–	4 (1)
Влажнолуговая	>1 (1)	>1 (3)	–	2 (4)	1 (4)	–
Болотно-травяная	–	1 (5)	15 (1)	–	1 (5)	1 (2)
Сухолуговая	3 (6)	–	–	10 (21)	–	–
Водная	–	–	–	–	–	–

Здесь абсолютное доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, их покрытие достигает 90–100%. Одновременно пожары сдерживают развитие синузид трав и кустарничков. Об этом свидетельствуют низкое проективное покрытие (не более 10%) и незначительная видовая насыщенность: на 100 кв. м насчитывается в среднем 11 видов (табл. 6.5), среди которых представлены единичные растения бороовой свиты – *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*, *Peucedanum oreoselinum*, *Calluna vulgaris*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea* и др.

Сосняки второго этапа (2Па, 2Пб) развития (40–60 лет) также относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum* (см. рис. 6.4). Отсутствие низовых пожаров и возрастные изменения древостоя определяют следующие преобразования в сообществе. Во-первых, верхний ярус представлен *g1* и *g2* соснами. Во-вторых, сомкнутость второго древесного яруса достигает 20–30%. В его составе помимо дуба, березы, рябины и крушины появляется ель. В ценпопуляциях березы большая часть особей достигает *g1* состояния, в ценпопуляциях дуба, ели и крушины – *v* состояния, а в популяциях рябины резко увеличивается численность *j* и *m* особей. В-третьих, в напочвенном покрове уменьшается покрытие синузид мхов (до 30–50%) и увеличивается покрытие синузид кустарничков и трав – до 60–80%. Среди кустарничков существенно увеличивается участие эндозоохорных видов – брусники и черники. Покров из ксероморфной брусники обычно развивается на вершинах песчаных грив, а из мезоморфной черники – ближе к склоновым поверхностям.

Видовая насыщенность кустарничковой и травянистой синузид возрастает в 3 раза. Так, на 100-метровой площадке в среднем насчитывается 32 вида (см. табл. 6.5). Это происходит за счет расширения спектра сосудистых растений в опушечно-неморальной и сухолуговой свитах. Здесь появляются *Geranium sanguineum*, *Polygonatum odoratum*, *Koeleria grandis*, *Silene nutans*, *Veronica incana* и др. В травяном покрове можно также найти единичные растения неморальной свиты – *Convallaria majalis*, *Glechoma hederacea*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans* и *Viola canina*.

К 60–120 годам начинается третий этап (3П-С) развития сообществ. Он характеризуется преобразованием сосняков ассоциации *Peucedano-Pinetum* в сообщества ассоциации *Quercus roboris-Pinetum* (см. рис. 6.4). Верхний ярус этих сообществ представлен в основном *g2* деревьями сосны и березы. Сомкнутость второго древесного яруса достигает 60–80%. У подростка дуба и ели максимум численности приходится на *v* и *g1* онтогенетические состояния. На этой стадии в составе подростка появляются *m* и *v* особи клена, липы, осины и яблони. Синузид кустарничков популяется лишайной и бересклетом бородавчатым. Лиццина на этом этапе успевает сформировать подлесок высокой сомкнутости, состоящий из *g* особей.

Увеличение сомкнутости верхних ярусов определяет следующие изменения в напочвенном покрове: 1) практически полностью исчезают синузид мхов и кустарничков; 2) средняя видовая насыщенность напочвенного покрова снижается до 22 видов; 3) доминирование в синузиде трав переходит к неморальным растениям. Однако еще сохраняется высокое проективное покрытие темнохвой-

таблица 6.5 (окончание)

3 этап: 60–100 лет			4 этап: 100 и более лет			Показатели
Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина	
22	21	7	23	28	22	Среднее число видов на 100 кв. м
14–28	13–28	5–9	18–30	20–35	19–26	Диапазон числа видов
9.7	9.1	3.3	6.4	6.4	6.2	Индекс разнообразия Симпсона
44	49	22	51	70	40	Число видов на 10 площадках
Проективное покрытие в % и число (в скобках) видов разных эколого-ценотических свит						
12 (7)	16 (5)	>1 (1)	>1 (1)	>1 (2)	>1 (1)	Боровая
22 (8)	18 (8)	>1 (1)	3 (6)	2 (11)	9 (6)	Темнохвойная
47 (15)	44 (22)		92 (36)	87 (39)	3 (2)	Неморальная
17 (6)	14 (2)		>1 (1)	1 (2)	2 (1)	Опушечно-неморальная
	1 (2)	>1 (1)	5 (4)	10 (9)	18 (8)	Черноольховая
>1 (1)	>1 (1)		>1 (1)	>1 (2)	2 (3)	Опушечно-черноольховая
	>1 (1)	56 (4)			2 (1)	Сфагновая
		12 (1)			12 (1)	Прибрежно-водная
1 (2)	2 (1)		>1 (1)	>1 (2)		Влажнолуговая
>1 (2)	5 (5)	32 (14)	>1 (1)	>1 (2)	52 (16)	Болотно-травяная
1 (2)	>1 (2)	–		>1 (2)		Суходуговая
					>1 (1)	Водная

ных, опушечно-неморальных и боровых растений (см. табл.6.5). Среди неморальных видов максимальное развитие получают *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea* и *Viola mirabilis*.

При длительном отсутствии пожаров (120 и более лет) достигается *четвертый этап* (4П-С) восстановительных смен, которые представлены сообществами ассоциации *Tilio-Carpinetum*. В этих ценозах разреживается сосновый полог, а дуб, ель и березы выходят в верхний ярус. На месте гибели старых деревьев появляются "окна". В таких сообществах формируются полночленные ценопопуляции у древесных растений, которые первыми внедрились в послепожарные сосняки. Одновременно здесь появляется подрост ясеня, ильма, черемухи и калины. В результате на месте монодоминантного соснового сообщества постепенно формируется полидоминантный хвойно-широколиственный ценоз (см. рис.6.4).

В травяном покрове абсолютное доминирование принадлежит неморальным растениям. Их сомкнутость увеличивается в 2 раза и достигает 90%. Средняя видовая насыщенность синузид трав остается на прежнем уровне (см. табл.6.5). Среди неморальных растений можно встретить *Dentaria bulbifera*, *Carex brizoides*, *Listera ovata*, *Lathraea squamaria*.

**Растительность пологих склонов.** Для этих урочищ свойственны бедные дерново-подзолистые глееватые песчаные почвы с переменным избыточным увлажнением. Иногда почвы перекрыты небольшим слоем торфа – до 10 см. В середине лета грунтовые воды не опускаются ниже 20–70 см. В демутиациях растительности выделяется 4 этапа.

*Первый этап* (1С) восстановительных смен (20–40 лет) на пологих склонах представлен сообществами ассоциации *Molinio-Pinetum* (см. рис.6.4). Ярус древостоя состоит из *v* и *g1* сосен. В подросте и подлеске встречаются единичные порослевые особи березы пушистой, ивы пепельной и крушины. В напочвенном покрове абсолютное доминирование принадлежит синузид мхов (покрытие 90–100%), в которой преобладает *Polytrichum commune*. Видовая насыщенность синузид трав и кустарничков небольшая (см. табл.6.5). Они представлены в основном боровыми и темнохвойными (*Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea* и др.) видами, к которым примешиваются сфагновые растения (*Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*).

Сообщества *второго этапа* (2С) демутиаций (40–60 лет) также относятся к ассоциации *Molinio-Pinetum* (см. рис.6.4). Древостой представлен *g1* и *g2*

соснами. В подросте появляется *v* ель и *im* дуб. В напочвенном покрове доминирование переходит от *Polytrichum commune* к *Molinia caerulea*. Последний вид формирует ценотически замкнутые группировки и затрудняет внедрение новых видов. В связи с этим видовая насыщенность кустарниковой и травянистой синузид отличается минимальными значениями и здесь по-прежнему представлены растения боровой и темнохвойной свит (см. табл.6.5).

*Третий этап* восстановления растительности (60–120 лет) связан с преобразованием сообществ ассоциации *Molinio-Pinetum* в сообщества ассоциации *Quercu roboris-Pinetum*. Верхний ярус представлен *g2* соснами и березами, а также *g1* елями и дубами. В подросте появляются липа, клен остролистный, яблоня и осина, а в подлеске – лещина, бересклет бородавчатый и калина. Сомкнутость подроста и подлеска достигает 80%. Это определяет следующие изменения в напочвенном покрове: 1) синузиды мхов и кустарничков становятся фрагментарными; 2) разрушаются ценотически замкнутые группировки светолюбивой *Molinia caerulea*; 3) видовая насыщенность синузид трав возрастает в 2 раза и составляет 21 вид на 100 кв. м; 4) доминирование переходит от боровой и темнохвойной свит к неморальной и опушечно-неморальной (см. табл.6.5).

Сообщества повышенных и склоновых частей, начиная с третьего этапа, становятся похожими друг на друга. Об этом свидетельствует близкий видовой состав древесной и кустарниковой синузид, а также сходные соотношения в покрытии видов разных свит.

*Четвертый этап* развития растительности (120 и более лет) на склоновых участках знаменуется преобразованием сообществ ассоциации *Quercu roboris-Pinetum* в ценозы ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Верхний ярус этих сообществ сформирован *g3* сосной и березой, *g2* елью и дубом, а также *g1* липой и кленом. В подросте и подлеске появляются ясень, вяз, клен полевой, свидина кроваво-красная.

В синузиде трав проективное покрытие неморальных растений возрастает с 44 до 87%. Покрытие остальных свит минимально. Однако видовая насыщенность синузид трав отличается наибольшими значениями (см. табл.6.5). Это определяется повышенной встречаемостью растений, которые относятся к категории редких в Неруссо-Деснянском полесье – *Botrychium virginianum*, *Huperzia selago*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris assimilis*, *Festuca altissima*, *Listera ovata*, *Platanthera chlorantha* и *Corallorhiza trifida*.

**Растительность заболоченных понижений.** Для западин (понижений) задровых местностей характерны болотистые торфянистые почвы с застойным увлажнением мягкими грунтовыми водами. Глубина торфа – до 50 см. Площадь большинства западин варьирует от 400 до 2500 кв. м. Известно, что Неруссо-Деснянское полесье относится к зоне неустойчивого увлажнения [Федотов, 1999]. При этих климатических условиях в таких небольших понижениях олиготрофный путь развития сообществ обычно не реализуется, и здесь формируется мезотрофная и эвтрофная растительность. На 100 га задровых местностей насчитывается от 10 до 25 таких понижений. Период восстановления растительности в западинах можно поделить на 4 этапа.

На *первом этапе* (13) развития растительности (20–40 лет) в западинах создаются условия для сосняков пушицево-сфагновых. Эти сообщества относятся к ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris* (см. рис. 6.4). Древесный ярус представлен *v* и *g1* деревьями сосны, а ярус подроста – единичными особями березы пушистой порослевого происхождения. Кустарниковая синузия отсутствует. В напочвенном покрове доминируют мезоолиготрофные виды мхов (*Sphagnum fallax*, *S. flexuosum* и др.) и травы, относящиеся к сфагновой свите – *Eriophorum vaginatum* и *Carex lasiocarpa*. Покрытие этих видов составляет 100%. Средняя насыщенность синузии трав минимальна – 5 видов сосудистых растений на 100 кв. м (см. табл. 6.5).

На *втором этапе* (23) развития сообществ (40–60 лет) древостой сформирован *g1* и *g2* деревьями сосны. Береза пушистая формирует ярус подроста сомкнутостью до 20%. Он представлен *im-g1* особями. В этих сообществах увеличивается покрытие кустарничка *Oxycoccus palustris* и появляются кустарнички *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. По краям западин формируются единичные куртины *Calamagrostis canescens* и *Salix cinerea*.

*Третий этап* (33) развития растительности (60–120 лет) в западинах связан с преобразованием сообществ ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris* в сообщества ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* (см. рис. 6.4). В этих ценозах береза пушистая достигает *g2* и *g3* состояния, а большая часть сосны выпадает. В синузии деревьев появляется ольха черная. Ее подрост приживается на сосновом и березовом валежах. На этом этапе в кустарниковой синузии *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* сменяются ивами (*Salix cinerea*, *S. aurita* и *S. lapponum*) и крушиной. Видовая насыщенность синузии трав продолжает возрастать (см. табл. 6.5). Это происходит в основном за счет появления

видов болотно-травяной свиты – например, *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Juncus effusus*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Thysetium palustre* и др.

*Четвертый этап* (43) развития растительности (120 и более лет) знаменуется сменой сообществ ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* на сообщества ассоциации *Carici elongatae-Alnetum* (см. рис. 6.4). Синузия деревьев представлена полночленными ценопопуляциями ольхи, березы пушистой и ели, а также фрагментарными ценопопуляциями дуба, ясеня и вяза, которые приживаются на ольховых кочках. В кустарниковой синузии появляются многочисленные особи *Ribes nigrum* и *Padus avium*, а также единичные растения *Corylus avellana*, *Viburnum opulus* и *Sorbus aucuparia*. Среди кустарниковых ив сохраняется только *Salix cinerea*.

В синузии трав резко возрастает видовая насыщенность (см. табл. 6.5). Это связано с особой пространственной структурой черноольшаников (см. раздел 6.5). В травяном покрове обычны *Filipendula ulmaria*, *Caltha palustris*, *Urtica dioica*, *Stachys palustris*, *Carex riparia*, *C. elongata*, *Cicuta virosa*, *Circaea alpina*, *Lysimachia vulgaris* и др.

#### Зак.почение

Анализ растительности на разных элементах волнисто-западного рельефа задровых местностей выявил некоторые закономерности в изменении ценозического и видового разнообразия сообществ при демутиациях.

Исследование показало, что лесной тип растительности задровых местностей представлен сообществами, которые относятся к 7 эколого-флористическим ассоциациям. Эти сообщества формируют демутиационный веер ценозов, отдельные ветви которого развиваются в разных экологических условиях. На повышенных участках задровых местностей выделяется следующий демутиационный ряд: *Peucedano-Pinetum* – *Quercus roboris-Pinetum* – *Tilio-Carpinetum*; на склоновых частях рельефа: *Molinio-Pinetum* – *Quercus roboris-Pinetum* – *Tilio-Carpinetum*, а в западинах: *Pino-Ledetum sylvestris* – *Shagnetum betulo-caricosum* – *Carici elongatae-Alnetum*. Перечень этих рядов показывает, что для повышенных и склоновых участков задровых местностей характерен конвергентный путь развития сообществ, при котором из двух разных ценозов, принадлежащих ассоциациям *Peucedano-Pinetum* и *Molinio-Pinetum*, формируются сообщества, относящиеся к одной эколого-флористической ассоциации – *Tilio-*

*Carpinetum*. В западинах в ходе демутиаций формируются независимый сукцессионный ряд сообществ, заключительные стадии которого относятся к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*.

Изучение синузий напочвенного покрова показало, что в сообществах начальных этапов восстановительных смен доминирование принадлежит мхам. Эти виды, благодаря обильному спороношению, первыми осваивают местообитания, пройденные низовым пожаром. Так, на повышенных участках рельефа в синузии мхов получают развитие *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, на склонах – *Polytrichum commune*, а в заболоченных низинах – *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*. Кустарнички наибольшее развитие получают в сообществах промежуточных этапов восстановления. При этом ксероморфные кустарнички *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* тяготеют к повышенным частям задровых местностей, мезоморфный кустарничек *Vaccinium myrtillus* – к склонам, а ксерогеломорфный кустарничек *Oxycoccus palustris* – к западинам. Максимум процветания синузии трав приходится на завершающие стадии развития сообществ.

В синузии трав и кустарничков в ходе демутиации меняется соотношение покрытия видов разных эколого-ценологических свит. На повышенных элементах рельефа на первых этапах демутиации преобладают виды боровой свиты, на промежуточных – опушечно-неморальные, а на завершающих – неморальные. На склоновых частях сначала получают развитие боровые и темнохвойные растения, на промежуточных этапах к этим свитам примешиваются опушечно-неморальные и неморальные растения, а затем в хвойно-широколиственных лесах абсолютное господство переходит к видам неморальной свиты. В западинах на первом этапе восстановления растительности синузия трав сформирована в основном видами сфагновой свиты, а на последующих стадиях – видами болотно-травяной и черноольховой свит.

Максимальная видовая насыщенность синузий трав на повышенных элементах рельефа характерна для 2 этапа сукцессионных смен. Здесь в большом количестве представлены виды сухолуговой, боровой и опушечно-неморальной свит. Это связано с тем, что на этом этапе еще не сформирован сомкнутый ярус подроста позднесукцессионных деревьев. На склонах и в западинах максимальная видовая насыщенность синузии трав выражена на заключительных этапах развития сообществ. На склонах такой высокий уровень видовой насыщенности определяется

повышенной встречаемостью ассектаторов, большая часть которых относится к категории редких растений Неруссо-Деснянского полесья, а в низинах – особой пространственной структурой черноольшаников (см. раздел 6.5).

В древесной и кустарниковой синузиях выделяются три группы видов по особенностям появления в демутиационных рядах. К первой группе относятся дуб, ель, березы, крушина, рябина, багульник и голубика. Эти виды внедряются в сосняки на начальных этапах развития (20–60 лет). Представители этой группы благодаря низкой потребности в почвенном богатстве [Погребняк, 1968] способны первыми приживаться на бедном субстрате.

Вторую группу образуют мезотрофные виды: клен, липа, осина, яблоня, лещина, бересклет бородавчатый, калина и черемуха. Активное внедрение этих растений в демутиационные сообщества происходит после того, как относительно олиготрофные виды (дуб, ель и береза) выйдут в первый ярус. В лесных сообществах это обычно случается на 60–120 год восстановления растительности.

Третью группу формируют мегатрофные виды – вяз, ясень, ольха, свидина и смородина черная. Они обычно появляются в сообществах на заключительных этапах восстановительных смен. Это, видимо, связано с чрезвычайно высокой требовательностью этих видов к богатству почвы [Погребняк, 1968].

### 6.5. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников

В заболоченных евтрофных местообитаниях Неруссо-Деснянского полесья выделяется особая группа сообществ – обводненные “кочкарные” черноольшаники. Для этих ценозов характерен нормальный оборот поколений ольхи, они представляют собой один из позднесукцессионных этапов формирования растительности в долинах малых водотоков, в межгрядных понижениях пойм средних рек и в эрозионных ложбинах стока на водоразделах. Позднесукцессионными стадиями развития сообществ на водоразделах являются елово-широколиственные леса. Сравнение геоботанических описаний “кочкарных” черноольшаников и елово-широколиственных лесов выявило следующие особенности.

Во-первых, в ольшаниках встречается в 2,5 раза больше сосудистых растений, нежели в елово-

широколиственных лесах. Во-вторых, если в елово-широколиственных лесах сингузия трав сложена видами 5-6 эколого-ценотических свит, то в черноольшаниках она представлена 9-12 свитами [Евстигнеев и др., 1999]. В-третьих, в черноольшаниках встречаются чрезвычайно контрастные по экологии виды - от гидроморфных (например, *Lemna minor*, *Sparganium minimum*) и геломорфных (*Carex elongata*) до мезоморфных (*Maianthemum bifolium*) и ксероморфных (*Calamagrostis epigeios*). Предварительные исследования показали, что высокое флористическое разнообразие "кочкарных" черноольшаников связано с их особой пространственной структурой [Сарычева, 1998].

Подавляющее большинство "кочкарных" черноольшаников по эколого-флористической классификации относится к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Древесный ярус образован *Alnus glutinosa* с небольшой примесью *Betula pubescens*. Сомкнутость крон - 40%. Ярус подроста представлен в основном *Picea abies*. Подлесок развит слабо (сомкнутость 20%) и состоит преимущественно из *Padus avium* и *Frangula alnus*. Травяной покров мозаичен. Его характеристика дана в таблице 6.6. Наземных мхов мало, в основном это влаголюбивые и водные виды: *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Plagiomnium medium* (B. S. G.) Kop., *Climacium dendroides* Web. et Mohr., *Brachythecium rivulare* (Bruch.) Bryol. eur. Для простран-

ственной структуры этих черноольшаников характерен повторяющийся набор следующих микроместообитаний (microsites): 1) мелководья; 2) переувлажненные участки; 3) сплавинки; 4) валеж; 5) осоковые кочки; 6) черноольховые кочки (рис. 6.5, 6.6, 6.7). Первые два микросайта имеют абиогенную природу происхождения, следующие четыре - биогенную. Абиогенные микросайты - это фоновые элементы мозаики черноольшаников, на которые накладывается мозаика биогенного происхождения.

### Абиогенные микросайты

**Мелководья** - это пониженные местообитания с проточным увлажнением, обводненность которых поддерживается грунтовыми водами, а также поверхностными стоками с местных водоразделов. Они занимают обычно центральную часть стариц, эрозийных ложин и малых водотоков. Уровень затопления местообитаний колеблется по сезонам и зависит от атмосферных осадков. Так, в исследуемом сообществе во время июльских дождей 1998 года глубина затопления пониженных участков достигала 50-70 см, а в период между дождями - от 20 до 40 см.

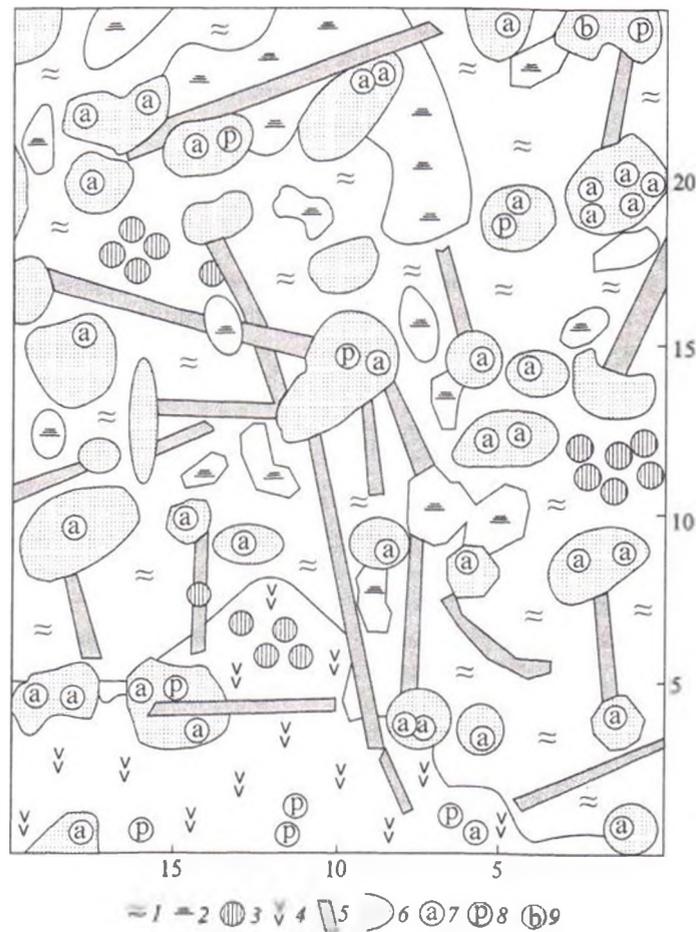
Постоянная обводненность затрудняет доступ кислорода в почву, что приводит к нарушению дыхания и синтезирующей деятельности корней,

Таблица 6.6

Показатели разнообразия сосудистых растений на микросайтах в "кочкарном" черноольшанике. Заповедник - кв. 4, выд. 28

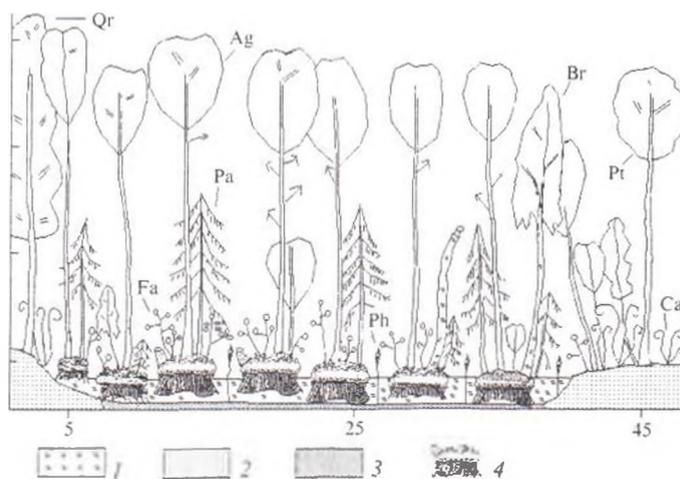
Показатели	Типы микросайтов					
	абиогенные		биогенные			
	мелководья	переувлажненные участки	сплавинки	валеж	осоковые кочки	ольховые кочки
Число видов на 23 площадках	11	33	21	35	22	39
Среднее число видов на 1 площадке	2.0	9.3	6.0	10.5	8.7	11.7
Минимальное число видов на площадке	1	6	2	6	5	7
Максимальное число видов на площадке	4	14	10	15	12	15
Индекс разнообразия Симпсона	1.8	5.9	4.3	8.0	4.5	8.4
Соотношение суммарного покрытия эколого-ценотических свит в %						
Черноольховая	35	45	54	44	21	13
Болотно-травяная	30	31	24	36	28	29
Прибрежно-водная	34	5	22	1	47	23
Неморальная	-	16	-	7	4	20
Темнохвойная	-	2	-	10	-	12
Опущенно-черноольховая	-	1	-	1	-	1
Беровая	-	<1	-	<1	-	<1
Опущенно-неморальная	-	-	-	1	<1	1
Влажнодуговая	-	-	-	-	-	1
Гипновая	-	-	<1	-	-	-
Сфагновая	-	<1	-	-	-	-
Водная	1	-	-	-	-	-

Размер площадки - 0,25 кв. м



**Рис.6.5. Фрагмент горизонтальной структуры "кочкарного" черноольшаника**

Заповедник, кв. 4, выд. 28. 1 – мелководье (затопляемые участки); 2 – сплавинки; 3 – осоковые кочки; 4 – переувлажненные (подтапливаемые) участки почвы; 5 – валеж; 6 – ольховые кочки; 7 – основания стволов ольхи черной; 8 – основания стволов ели обыкновенной; 9 – основания стволов березы пушистой. Площадь – 500 кв. м



**Рис.6.6. Фрагмент вертикальной структуры "кочкарного" черноольшаника**

Заповедник, кв. 4, выд. 28. Названия растений: Ag – *Alnus glutinosa*, Pa – *Picea abies*, Br – *Betula pubescens*, Qr – *Quercus robur*, Pt – *Populus tremula*, Ca – *Corylus avellana*, Fa – *Frangula alnus*, Ph – *Phragmites australis*. 1 – вода; 2 – торфяно-глеевые почвы на суглинках; 3 – торфяно-перегнойные почвы; 4 – пьедестал черноольховой кочки. Глубина профиля – 5 м. По вертикали – высота сообщества (м), по горизонтали – протяженность профиля (м)

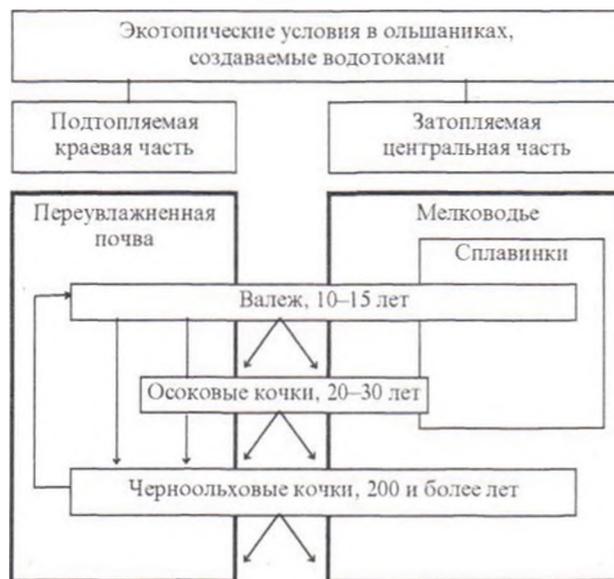


Рис. 6.7. Экотопы и вложенная мозаика микрестообитаний (microsites) черноольховых сообществ в Перуссо-Деснянском полестье. Жирными линиями выделены абиогенные микросайты, тонкими – биогенные. Стрелками указаны направления преобразования биогенных микросайтов, а шифрами – длительность их существования

препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв. Это определяет чрезвычайно низкое флористическое разнообразие на мелководьях: 1) на площадках размером 0,25 кв. м в среднем встречаются 2 вида; 2) спектр жизненных форм растений ограничен 5 группами – плавающими (*Lemna minor*), длинно-, короткокорневищными, плотно-рыхлодерновинными травами; 3) экоморфы растений на мелководьях представлены только гидроморфными и тремя вариантами геломорфных видов; 4) в проективном покрытии мелководий содоминируют виды 3 эколого-ценотических свит: черноольховой (*Carex elongata*, *C. pseudocyperus* и *Cicuta virosa*), прибрежно-водной (*Phragmites australis*) и болотно-травяной – *Carex appropinquata*, *C. cespitosa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris* и *Naumburgia thyrsoflora* (см. табл. 6.6; табл. 6.7).

На мелководьях в основном встречаются виды, приспособленные к устойчивому затоплению и анаэробным условиям. Например, у *Carex pseudocyperus*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Phragmites australis* и *Naumburgia thyrsoflora* в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани, а у *Carex appropinquata* и *C. cespitosa* формируются кочки с тонкими "воздушными" корнями. "Воздушные" корни в отличие от почвенных не прорывают влагалищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию [Алексеев, 1996].

Переувлажненные участки почвы расположены по краю эрозийных ложин, ширина которых составляет от 2 до 5 м (см. рис. 6.5). Этим местообитаниям свойственно: близкое к поверхности стояние грунтовых вод, торфяно-глеявые почвы и периодическое затопление – во время паводков и продолжительных дождей. В связи с этим: 1) появляются растения пяти новых свит – неморальной (*Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Padus avium*), темнохвойной (*Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Sorbus aucuparia*), боровой (*Vaccinium vitis-idaea*), опушечно-черноольховой (*Rubus caesius*) и сфагновой (*Carex lasiocarpa*); 2) болотно-травяную свиту пополнили *Caltha palustris*, *Carex vaginata*, *Equisetum palustre* и *Lythrum salicaria*, в черноольховой появляется папоротник *Athyrium filix-femina*. В спектре жизненных форм появляются кустарнички, полукустарнички и кистекорневые травы и др., а в спектре экоморф – мезогеломорфные, геломезоморфные, гидроморфные, мезогидроморфные, ксеромезоморфные и ксероморфные растения (см. табл. 6.7).

#### Биогенные микросайты

*Славинки* – это местообитания на поверхности воды. Они формируются двумя способами: 1) при отрыве корнесосного слоя грунта от дна водоема; 2) при скапливании детрита на поверх-

Таблица 6.7

Соотношение (в %) спелых растений разных жизненных форм и экобиоморф в растительности разных микросайтов

Показатели	Типы микросайтов					
	абиогенные		биоогенные			
	мелководья	переувлажненные участки почвы	сплавинки	валеж	осоковые кочки	ольховые кочки
Жизненные формы						
Плавающие	9	—	—	—	—	—
Длиннокорневишные	46	43	56	40	45	41
Плотнодерновинные	18	3	10	3	5	3
Рыхлодерновинные	18	12	14	11	9	3
Короткорневишные	9	15	10	11	18	13
Травянистые лианы	—	3	5	3	5	5
Деревья	—	3	5	14	5	15
Кустарники	—	9	—	6	9	13
Монокарпические малолетники	—	—	—	6	5	5
Кустарнички	—	3	—	3	—	3
Полукустарнички	—	6	—	—	—	—
Кистекорневые	—	3	—	—	—	—
Стержнекорневые	—	—	—	3	—	—
Экобиоморфы						
Гидроморфные	8	—	—	—	—	—
Геломорфные	67	31	48	26	41	18
Гигрогеломорфные	8	12	14	—	14	7
Мезогеломорфные	—	12	24	20	23	18
Ксерогеломорфные	17	9	9	6	4	5
Гелогигроморфные	—	—	5	11	—	3
Геломезоморфные	—	21	—	—	4	—
Гигроморфные	—	3	—	6	—	7
Мелогигроморфные	—	3	—	—	—	5
Гигромезоморфные	—	—	—	3	—	3
Мезоморфные	—	—	—	26	14	28
Ксеромезоморфные	—	3	—	—	—	3
Ксероморфные	—	6	—	3	—	3

ности затонувших стволов и ветвей. Их существование поддерживается благодаря скрепляющему действию разрастающихся корней и корневищ растений, поселившихся на плавающем грунте. Сплавинки в исследуемом ценозе невелики — от 1 до 10 кв. м (см. рис.6.5). Однако в ольшаниках Неруссо-Деснянского полесья иногда встречаются сплавинки площадью до 100 кв. м.

Улучшение условий аэрации субстрата определяет резкое повышение флористического разнообразия микрогруппировок растительности на сплавинках по сравнению с мелководьем. Так, среднее число видов на учетных площадках возрастает в 3 раза, а индекс разнообразия Симпсона в 2,4 раза (см. табл.6.6). В спектре жизненных форм исчезают плавающие травы (*Lemna minor*) и появляются травянистые лианы (*Solanum dulcamara*) и древесные формы — сеянцы ольхи. Однако развитие сеянцев ольхи из-за переувлажненности субстрата завершается в рп состояниях. Состав экобиоморф на сплавинках отличается появлением мезогеломорфных и гелогигроморфных растений (см. табл.6.7). Максимальное покрытие на сплавинках по-прежнему имеют растения черноольховой, болотно-травяной и прибрежно-водной свит. При

этом покрытие черноольховых растений в 2–2,5 раза выше, чем у растений остальных свит. Черноольховые растения, помимо *Alnus glutinosa* и *Solanum dulcamara* представлены *Lycopus europaeus*, *Scirpus sylvaticus*, и *Thelypteris palustris*. Болотно-травяная свита дополняется новыми видами — *Calamagrostis canescens*, *Carex cinerea*, *C. riparia*, *Epilobium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Thyselium palustre*. Прибрежно-водная свита представлена только одним видом — *Phragmites australis*. Следует отметить появление на сплавинках вида гипновой свиты *Cardamine pratensis*.

**Валеж.** В сообществах с избыточным увлажнением поваленные стволы деревьев содержат меньше влаги, чем окружающая почва, поэтому субстрат колод защищает корневую систему от чрезмерного вымокания. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных, плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах на мелководье и в торфяно-глеевых почвах на переувлажненных участках. Органический субстрат валежа обладает плохой теплопроводностью, поэтому растения не выжимаются морозами [Скворцова и др., 1983]. Имеются данные, показывающие большую роль

Таблица 6.8

Сходство видовой состава растительности микросайтов и черноольшанике (%)

Микросайты	Мелководья	Сплавинки	Осоковые кочки	Переувлажненная почва	Валеж	Ольховые кочки
Мелководья		30	20	10	20	10
Сплавинки	50		40	40	40	30
Осоковые кочки	40	60		40	30	30
Переувлажненная почва	20	50	50		30	40
Валеж	20	50	50	50		50
Ольховые кочки	30	60	50	50	70	

Жирный шрифт – коэффициенты Жаккара без учета обилия, курсив – коэффициенты Сьеренсена.

аминокислот в питании самосева на колодах [Медехов, 1980]. Время существования валежа в условиях повышенного увлажнения составляет 10–15 лет. Число валежин разной степени разложения в исследуемом сообществе составляет около 100 экз. на 1 га (см. рис.6.5).

Благоприятные условия, создаваемые валежом для приживания растений, поддерживают высокое разнообразие видов, эколого-ценотических свит, жизненных форм и экобиоморф (см. табл.6.6, 6.7). При этом сходство видовой разнообразия растительных микрогруппировок на валеже с растительностью на сплавниках составляет всего 40%, на переувлажненных участках – 30%, а на мелководьях – только 20% (табл.6.8). В составе темнохвойной свиты появляются *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, в боровой – *Pinus sylvestris*, в неморальной – *Populus tremula*, в черноольховой – *Impatiens noli-tangere* и *Salix cinerea*, в опушечно-черноольховой – *Angelica sylvestris* и *Sonchus asper*, в болотно-травяной – *Dryopteris cristata* и в опушечно-неморальной – *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*. Если в структуре описанных выше растительных микрогруппировок преобладали в основном геломорфные растения, то на валеже преобладают мезоморфные виды. В спектре жизненных форм появляются стержнекорневые травы и монокарпические малолетники, а также существенно увеличивается доля деревьев (см. табл.6.7).

Валеж – это благоприятный субстрат для приживания ольхи. Об этом свидетельствуют относительно большая плотность и высокая встречаемость семян ольхи на колодах. Кроме того, семена кочкообразующих осок приурочены исключительно к валежу. Это свидетельствует о том, что перегнивающие стволы деревьев являются основой для формирования черноольховых и осоковых кочек в переувлажненных местообитаниях.

**Осоковые кочки.** Среди геломорфных осок Неруссо-Деснянского полесья кочки формируют

*Carex appropinquata*, *C. cespitosa*, *C. juncella*, *C. omskiana* и *C. paniculata*. У этих видов выражены две морфологические особенности, позволяющие создать кочки: отсутствие удлиненных междоузлий в зоне кушения и “связующее действие” придаточных корней, что исключает полегание побегов. Биологический смысл формирования кочки – вынести почки возобновления выше уровня затопления. Так, “тело кочек” имеет форму усеченного конуса высотой от 30 до 50 см, обращенного основанием вверх. Поперечник их внизу – около 20 см, а сверху – 30–35 см. Длительность жизни кочкообразующих осок может превышать 50–100 лет [Алексеев, 1996]. В исследуемом сообществе кочки приурочены к осветленным участкам, где плотность их размещения достигает 80 экз. на 100 кв. м (см. рис.6.5). Здесь продолжительность существования кочек определяется временем, которое необходимо ольхе для формирования сомкнутого полога. Это обычно случается на 20–30-год после поселения ольхи на осветленных участках.

Основная масса кочки состоит преимущественно из отмерших частей побегов и минеральных веществ почвы, заносимых сюда водой и роющими насекомыми (главным образом муравьями). Верхняя часть кочек, постоянно нарастающих в высоту, не подвержена длительному переувлажнению и представляет собой благоприятный субстрат для приживания растений. Осоковые кочки по общему и среднему числу обнаруженных на них сосудистых растений, по значению индекса разнообразия Симпсона, а также по набору доминирующих свит близки к сплавникам (см. табл.6.8). Однако черноольховая свита пополняется *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria*, а среди болотно-травяных растений появляется *Bidens cernua*. Одновременно на кочках приживаются неморальные (*Frangula alnus*, *Dryopteris carthusiana*) и опушечно-неморальные (*Rubus idaeus*) виды. Нетрудно заметить, что эти растения обогащают спектры экобиоморф и жизненных форм в растительных микрогруппировках

на кочках: здесь приживаются геломезоморфные и мезоморфные виды, а также кустарники и монокарпические матолетники (см. табл.6.7).

В условиях избыточного увлажнения осоковые кочки, как и валеж, являются подходящим местом для возобновления древесных растений. На этих кочках были обнаружены не только *p* и *j* особи ольхи, но и более взрослые растения. Таким образом, древесные кочки (см. ниже) способны возникать также на основе осоковых кочек и представляют собой как бы вторую фазу их развития.

**Ольховые кочки** – это многоствольное образование, в основании которого из базальной части стволов и придаточных корней формируется мощный “пьедестал”, который выносит основания стволов и часть корневой системы выше уровня застаивающихся вод и предотвращает их вымокание. Одновременно между корнями и основаниями стволов накапливается опад, который со временем перерабатывается в перегной. Благодаря этому субстрат ольховых кочек активно используется другими растениями для приживания. Живой ольховый “пьедестал” постоянно нарастает. Это стабилизирует экологическую ситуацию на кочках. Над поверхностью избыточно увлажненных низин кочки выступают в виде бугров около 1 м высоты при диаметре 1,5–3 м (см. рис.6.6). На 1 га сообщества насчитывается от 150 до 200 кочек. Длительность существования черноольховых кочек довольно велика, если учесть, что у ольхи порослеобразование, в результате которого образуются “пьедесталы”, отмечается даже в 200-летнем возрасте [Капустинский, 1959].

Специфичность субстрата ольховых кочек – отсутствие переувлажнения (особенно в верхней части) и развитый перегнойный слой – определяет следующие изменения в растительных микрогруппировках. Во-первых, сходство их видового состава с микрогруппировками на валеже составляет 50%, на переувлажненных участках – 40%, на осоковых кочках и сплавинках – 30%, а на мелководьях – 10% (см. табл.6.8). Во-вторых, если на ранее описанных микросайтах господствовали в основном разные варианты геломорфных растений, то на ольховых кочках их участие значительно сокращается, а преобладание переходит к мезоморфным видам. В-третьих, в спектре жизненных форм увеличивается доля кустарников. В-четвертых, если в остальных микрогруппировках растительности черноольшаников по проективному покрытию доминировали или черноольховые, или болотно-травяные, или прибрежно-водные виды, то на ольховых кочках содоминируют неморальные, прибрежно-водные и болотно-

травяные виды, а ценотическое значение черноольховых резко снижается. Из неморальных растений на ольховых кочках появляются *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Galeopsis bifida*, *Quercus robur* и *Viburnum opulus*, из темнохвойных – *Gymnocarpium dryopteris*, из влажнолуговых – *Poa trivialis*, а из черноольховых – травяная лиана *Humulus lupulus*. Следует также отметить повышенную встречаемость на ольховых кочках, как и на валеже, подроста *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и *Picea abies* (см. рис.6.6). Это свидетельствует о том, что ольховые кочки и валеж необходимы для поддержания возобновления древесных растений в сообществах с избыточным увлажнением.

В ряду микросайтов от мелководий к ольховым кочкам в составе растительности возрастает число эколого-ценотических свит. Если на мелководье и на сплавинках представлено всего 4 свиты, на осоковых кочках – 5, на переувлажненных участках и на валеже – по 8, то на ольховых кочках – 9 свит. Это увеличение разнообразия связано с повышением гетерогенности экологических условий в пределах “пьедестала”. Ранее было показано, что разные части ольховых кочек отличаются увлажнением [Сарычева, 1998]. Так, к верхним частям кочек с влажно-лесолуговым увлажнением (по шкале Д.Н.Цыганова [1983]) тяготеют темнохвойные, неморальные и боровые растения, к средним частям с сыро-лесолуговым увлажнением – влажнолуговые и черноольховые растения, а к нижним частям с болотно-лесолуговым увлажнением – болотно-травяные и прибрежно-водные растения.

### Заключение

Разнообразие микросайтов обуславливает возможность совместного существования в черноольшаниках большого числа растений, различающихся по экологии и жизненным формам.

Так, мелководья, сплавинки и переувлажненные участки поддерживают в сообществе гидроморфные и геломорфные виды, а валеж, осоковые и черноольховые кочки – еще и ксероморфные виды растений. Если мелководья и сплавинки создают благоприятные условия только для прибрежно-водных, болотно-травяных и черноольховых растений, то валеж, осоковые и черноольховые кочки благоприятны для широкого спектра эколого-ценотических свит – от болотно-травяных и черноольховых растений до темнохвойных и неморальных видов. Следует отметить, что в спектрах жизненных форм всех микросайтов господствуют

длиннокорневищные растения. Однако мелководья поддерживают в сообществе популяции плавающих растений, переувлажненные участки создают относительно благоприятные условия для полукустарничков, а валеж, осоковые и черноольховые кочки – для подростов древесных растений и для монокарпических травянистых малолетников.

Микросайты могут существовать как изолированно друг от друга, так и находиться в пределах других микросайтов. Например, осоковые и черноольховые кочки могут существовать на мелководье и на переувлажненных участках почвы. Кроме того, осоковые кочки часто размещаются на валеже и на “пьедесталах” ольхи. Перегнивающие стволы деревьев могут располагаться как на мелководье, так и на ольховых кочках. Иными словами, микросайты черноольховых сообществ образуют вложенные мозаики.

Все микросайты можно разделить на две группы. К первой относятся микросайты абиогенного происхождения – мелководья, переувлажненные участки почвы. Однако исследования показывают, что в ненарушенном биогеоценотическом покрове мелководья и переувлажненные участки почвы эрозионных ложбин стока и малых водотоков находятся под постоянным контролем бобров [Евстигнеев, Беляков, 1997]. Во вторую группу объединяются сплавинок, валеж, осоковые и черноольховые кочки, возникающие биогенно. Микросайты биогенного происхождения генетически связаны между собой. Так, валеж является основой для формирования сплавинок, осоковых и черноольховых кочек, в свою очередь осоковые кочки создают условия для развития черноольховых кочек, а стареющие и выпадающие стволы ольхи – это следующая генерация валежа. Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях ольхи – это одно из необходимых условий для поддержания структурного и видового разнообразия черноольховых лесов.

### Заключение

Исследование Неруссо-Деснянского полесья на ландшафтном, ценотическом и внутриценотическом уровнях организации растительного покрова позволило выявить некоторые механизмы поддержания биологического разнообразия.

На ландшафтном уровне биологическое разнообразие поддерживается за счет чередования в пространстве разных местностей, которые, отличаясь друг от друга гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород, ха-

рактеризуются разными ценотическими и флористическими комплексами. Детальное изучение сообществ разных местностей показывает, что растительность Неруссо-Деснянского полесья, в которой на площади в 250 тыс. га чередуются темнохвойные, неморальные, степные и другие флоро-ценотические комплексы видов, в сущности своей полизональна.

Изучение послепожарных сосняков задровых местностей выявило некоторые закономерности в изменении ценотического и флористического разнообразия при демутиациях.

1. Для задровых местностей характерны две группы сукцессионно независимых сообществ. Первая группа приурочена к небольшим заторфованным понижениям с застойным режимом увлажнения. Здесь демутиационный ряд начинается сообществами ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris*, затем они сменяются ценозами ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum*, а далее – сообществами ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Вторая группа приурочена к положительным формам рельефа с песчаными дерново-подзолистыми почвами. Здесь первые этапы демутиационных смен представлены сообществами двух эколого-флористических ассоциаций: на повышенных и сухих участках эти ценозы относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum*, на пологих склонах с переменным избыточным увлажнением – к ассоциации *Molinio-Pinetum*. Однако к 60 годам оба варианта сообществ сменяются ценозами, которые относятся к одной ассоциации *Quercus roboris-Pinetum*, а к 120 годам они преобразуются в сообщества ассоциации *Tilio-Carinetum*.

2. Изменение флористического состава сообществ определяется сменой эдификаторов в древесном ярусе. На первых этапах восстановительных смен, когда верхний ярус представлен только сосной, в напочвенном покрове понижений господствуют виды сфагновой свиты, а на положительных формах рельефа – виды боровой и темнохвойной свит. На последующих этапах, с выходом лиственных деревьев в верхний ярус, в напочвенном покрове понижений преобладание постепенно переходит к растениям болотно-травяной и черноольховой свит, а на положительных формах рельефа – к видам неморальной свиты.

3. На внутриценотическом уровне организации растительного покрова флористическое разнообразие поддерживается благодаря непрерывному новообразованию микроместообитаний (микросайтов). Например, в ценозах с застойным увлажнением (черноольшаники) встречаются микросайты в виде осоковых и черноольховых кочек,

валежа, сплавинок, мелководья и переувлажненных участков почвы. Эти микросайты, отличаясь экологическими режимами, создают условия для существования в сообществе контрастных по экологии видов – от гидроморфных до ксероморфных растений. Большая часть микросайтов генетически связана между собой. Так, валеж является основой для формирования осоковых и

черноольховых кочек, в свою очередь осоковые кочки создают условия для развития черноольховых кочек, а стареющие и выпадающие стволы ольхи – это следующая генерация валежа. Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях ольхи – это одно из необходимых условий для поддержания структурного и видового разнообразия черноольховых лесов.

## Глава 7

# ЗАПОВЕДНИК ВОРОНИНСКИЙ

### 7.1. Краткая характеристика природных условий заповедника

Государственный природный заповедник Воронинский создан в 1994 году с целью сохранения и мониторинга природных лесостепных комплексов. Заповедник расположен в среднем течении р. Вороны на юго-востоке Окско-Донской равнины, имеет площадь 10390 га и протяженность с севера на юг около 50 км. Он располагается (рис. 7.1.) на территории двух административных районов Там-

бовской области – Инжавинского и Кирсановского – и состоит из двух относительно больших участков вдоль р. Вороны и четырех малых, расположенных по террасам и приречным склонам.

История геологического развития территории заповедника прослеживается от архея (AR) – протерозоя (PR), отложения которых представляют гранитизированное основание Восточно-европейской платформы, до неоген (N)-четвертичных (Q) отложений, обнажающихся на поверхности. На правом берегу р. Вороны отложения четвертичной

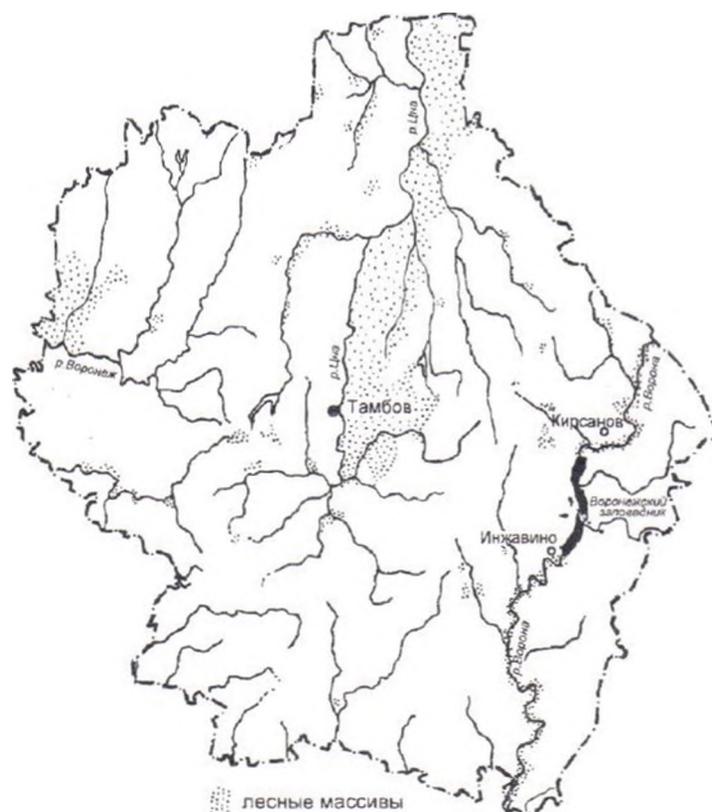


Рис. 7.1. Схема расположения Воронинского заповедника в Тамбовской области

системы представлены покровными суглинками и слабокарбонатизированной мореной днепровского оледенения. Глубина морены и покровных суглинков – 5–6 м, под ними расположены рыхлые отложения меловой системы. На левом берегу отложения четвертичной системы представлены современными отложениями поймы, первой и второй террас [Следников, 1955, 1978, 1994; Еремин, 1998].

Рельеф заповедника определяется его положением вдоль долины р.Вороны, которая отличается ярко выраженной асимметрией склонов. Более высокий и крутой – правый западный склон. Водоразделы у п. Инжавино (южная часть заповедника) подняты до 180 м над уровнем моря, тогда как урез воды в русле – 115 м. Перепады высот в 60–65 м отмечаются на расстоянии 500–1000 м. Более низкий и пологий левый берег имеет перепады высот в 10–18 м. Склоны долины Вороны, малых речек и балок имеют крутизну до 26–28°, выполаживаясь в приводораздельной части. У с. Иноковка (северная часть заповедника) водораздел достигает абсолютной высоты в 200 м, а днище речки того же названия находится на высоте 123–125 м. Урез воды в р.Вороне является местным базисом эрозии и соответствует 121–122 м н.у.м. Такие уклоны поверхности и превышения обуславливают высокую скорость течения талых снеговых и ливневых вод, что определяет сильную рассеченность местности оврагами, значительную интенсивность ежегодного прироста вершин оврагов и промоин, процессов размыва и смыва почв. Правый склон долины изобилует обнажениями меловых и неогеновых периодов, а также морены днепровского ледника [Летопись..., 1997; Дудник, 1980; Динамическая..., 1992].

Климат района умеренно-континентальный. Средняя температура июля +20,4°C, января – –11,3, (г. Кирсанов). Среднегодовая температура воздуха +4,7°C. Средняя продолжительность периода с температурами выше 10°C составляет 140–148 дней. Годовое количество осадков [Справочник..., 1979] – 510 (Кирсанов) – 523 (с.Иноковка) – 486 (с. Иноковка) мм. Преобладающее направление ветра – юго-западное. Весной, в начале вегетационного периода часты юго-восточные суховеи, дающие скачок температуры в мае и способствующие снижению до минимума осадков и влажности воздуха. Наибольшее количество осадков выпадает летом, наименьшее – весной [Следников, 1955, 1978, 1994].

Главная водная артерия территории заповедника – правый приток Хопра – р.Ворона (бассейн р.Дон). Общая протяженность реки 454 км, из них

216 км – в Тамбовской области, и более 90 км – по территории заповедника [Реки ..., 1991]. В границах заповедника в Ворону впадают: справа – реки Иноковка, Паревка, Ржавка, слева – Вяжля, Карай, Бальжлей. Ширина русла Вороны – 50–70 м, глубина – от 1 до 5–8 м. Средний многолетний расход воды реки у с. Чутановка равен 20,2 куб. м/с [Следников, 1955; Тамбовская..., 1998]. В долине р.Вороны располагаются крупные пойменные озера: Симерка (площадь 40 га), Рамза (250 га), Кипец (70 га) и более ста мелких озер.

Грунтовые воды в районе заповедника распространены спорадически и по своему типу близки к верховодке, развитой в покровных и лессовидных суглинках на днепровской морене. Заболоченность территории незначительная, верховых болот нет [Тамбовская..., 1998].

Поймы рек и днища крупных балок покрыты аллювием и частично лугово-торфяно-болотными почвами, местами слегка засоленными. На крутых склонах правобережья – смытые черноземы и серые лесные оподзоленные почвы. Серые лесные почвы на песках и супесях характерны для нижних надпойменных террас р.Вороны; на водоразделах – выщелоченные черноземы, смытые почвы овражно-балочных комплексов на делювиальных лессовидных суглинках.

Особенности рельефа и климата района, наряду с другими факторами, нашли отражение в особенностях растительности заповедника. По таксационным описаниям 1990 года 77,2% площади заповедника – лесопокрытая территория: это в основном широколиственные леса (дубравы – 35,9%, осинники – 20,8%) и черноольшаники – 14,4%. Травяные сообщества (14,6%) представлены низинными болотами, пойменными лугами, остепненными лугами и небольшими участками луговых степей (см. рис.7.1). Среди них наиболее ценные и редкие – луговые степи, остатки которых представляют собой только узкую полосу (шириной от 20 до 100 м) вдоль лесных массивов [Летопись..., 1996]. До организации заповедника на этой территории функционировал боброво-выхухольевый заказник с особым охраняемым режимом, что частично способствовало поддержанию видового разнообразия флоры и фауны. Согласно физико-географическому районированию [Физико-географическое..., 1961], заповедник Воронинский расположен в лесостепной провинции Приволжской возвышенности в подзоне типичной лесостепи, Воронинском физико-географическом районе [Атлас..., 1981].

Ландшафтные комплексы территории можно объединить в четыре типа местности: пойменный,

склоновый, надпойменно-террасный и плакорный. Пойменный тип занимает большую часть площади заповедника. Это широкая (от 4 до 8 км), невысокая (относительная высота – 1,5–2,5 м) поверхность, сложенная пойменным аллювием. Характерные урочища – низинные болота, озеровидные расширения русла, пойменные луга, заболочивающиеся озера-старичьи, черноольшаники, пойменные широколиственные леса, ивняки. Склоновый тип приурочен к правобережью р. Вороны и ее притоков. Урочища-доминанты – нагорные и байрачные широколиственные и мелколиственные леса. Надпойменно-террасовый и плакорный типы местности представлены в границах заповедника в виде прерывистой полосы шириной не более 1 км. Плакорные слабоволнистые участки тянутся узкой полосой по границе заповедника и полей. Они прорезаны ложбинами стока постоянно формирующихся оврагов [Шепелева, 1998]. Типичные урочища – луговые степи и остепненные луга (Прил., рис. 7). Для надпойменно-террасного типа местности характерными урочищами являются ровные и слегка всхолмленные участки террас, занятые суходольными лугами и залежами, культурами сосны и дуба, широколиственными и мелколиственными лесами.

## 7.2. Археологические и историко-архивные сведения о природопользовании на территории заповедника

Освоение территории заповедника ориентировочно датируется временем около 40–35 тыс. л.н. [Археологические..., 1983]. Материалы палеолитических стоянок показывают, что в это время их обитатели занимались охотой, рыбной ловлей, собирательством. Переход к неолиту на данной территории датируется временем 7–5 тыс. л.н. В это время отмечено развитие земледелия и скотоводства, начало прядения и ткачества с использованием крапивы, дикорастущего льна, конопли и шерсти прирученных животных

К началу бронзового века (5 тыс. л.н.) на рассматриваемой территории сформировалась срубная культура. Основой экономической жизни было достигшее высокого уровня развития скотоводство [Мерперт, 1974]. Домашними животными были лошади, крупный рогатый скот, овцы. Земледелие было распространено преимущественно в поймах. Население было оседлым и

занималось помимо скотоводства и земледелия обработкой металлов, камня, кости, дерева, изготовлением материалов, подобных тканям [Гордцов, 1927]. Судя по расположению курганов с захоронениями этих племен (хоронили в сложных деревянных сооружениях), леса в это время на данной территории еще не были сильно уничтожены, хотя область их сплошного распространения, видимо, начала расчленяться антропогенно сформированными степными участками [Восточноевропейские..., 1994]. Позже эту территорию населяли скифы (сформировавшиеся на основе срубной культуры), а затем сарматы, вытеснившие скифов. Те и другие являлись скотоводами-кочевниками [Археологические..., 1983].

В течение раннего железного века и первой половины средневековья (800 – 2500 л.н.) на рассматриваемой территории производящее хозяйство достигло высокого уровня и распространилось на все типы ландшафтов. В начале этого периода скифов и сарматов постепенно сменили племена городецкой культуры, которые существовали на этой территории по V столетие нашей эры (1500 л.н.). Они имели хорошие поселения – городища с оборонительными сооружениями (рвы и валы). Жители этих городищ умели добывать из местных болотных руд железо. Занимались они рыболовством, бортничеством, земледелием (как подсобным хозяйством), охотой, животноводством (главное занятие) [Археологические..., 1983, Страницы..., 1986]. К первому тысячелетию н.э. городецкие племена по Оке, Мокше, Цне сменила древняя мордва. Большую роль в хозяйственной жизни этих племен играла обработка металла. Ведущей отраслью хозяйства было скотоводство, а также охота и бортничество. В это время в районы проживания древней мордвы стали проникать славяне, у которых мордва заимствовала земледельческую культуру. Русские поселения были невелики, жители обрабатывали речные и приозерные долины, лесные ополья. Культивировались пшеница, рожь, просо, ячмень, овес. В 1100–1200 годах здесь проходили кочевья половцев.

В течение второй половины средневековья и в более поздние времена (300–800 л.н.) территория, на которой находится заповедник, испытывала очень сильный пресс со стороны татаро-монгольских племен [Археологические..., 1983, Страницы..., 1986; Тюрюканов и др., 1996]. Войска, осуществлявшие периодические нашествия на эту территорию, составляли, по данным на 1237/38 годы, около 120–140 тыс. всадников и по потребностям того времени должны были иметь около 200 тыс. лошадей. При этом корм для лошадей заготавли-

вался в частности в пойме р. Вороны и на прилегающих территориях (север Воронежской и Тамбовская область), которые начиная с 1200-го года и до 1700-го были житницей войск Орды [Тюрюканов и др., 1996].

Анализ исторических данных позволяет реконструировать ландшафтный облик территории заповедника и его окрестностей на это время. Пойма и долина р. Вороны (современный юго-восток Тамбовской области) представляли собой лугово-степные сообщества с вкраплениями кустарниковых зарослей и небольших участков леса. В поймах лесные участки были образованы ольхой черной по более влажным местам и широколиственными видами деревьев по возвышениям. На водоразделах по старым гарям и заброшенным пашням доминировали сосна, береза и осина. Крупные лесные массивы встречались редко, и их наличие четко фиксировалось в документах того времени. Так, в архивных материалах 1705 года имеется указание о крупном "хоромном и дровяном" лесе между притоками р. Вороны: реками Панда (Мокрая Панда) и Ржавка (Инжавино) (ЦГАДА, ф.1340, оп.2, д.4264, л.39 об.-41). Название Ворона скорее всего связано с общепермским корнем "вор"... – возвышенность, поросшая лесом. Карай – "кара" по-татарски "смотреть вдаль". Со склонов долины хорошо видна местность. Балыклей – "балык" – рыба, "лей" – лесная речка [Реки..., 1991].

Сохранившиеся до этого времени лесные массивы активно использовались государством для строительства оборонных сооружений. В 1600–1700 годах граница Русского (Московского) государства проходила по линии Шацк–Тамбов–Усмань [История..., 1996]. Северо-западнее от этой линии и на ней интенсивно сводились леса [Археологические..., 1983]. Крепость Козлов, заложенная 11 октября 1635 года, имела форму четырехугольника со стенами высотой около 6 м и 15 башнями (42–46 м высоты). По описанию XVII века, крепость Тамбов имела вид трапеции, с кремлем и острогом. Кремль окружала рубленая дубовая стена с 12 сторожевыми башнями, самая высокая из которых достигала высоты 51 м [Страницы..., 1986]. Крепости и острожки постоянно приходилось поправлять и строить новые [Страницы..., 1986]. Северо-западнее р. Вороны шли грандиозные работы по сооружению оборонной черты от Козлова до Тамбова и далее до Усмани. Только на поправку Тамбовской черты пошло 65560 бревен разного леса. Для этого в 1659 году к Тамбову были приписаны восемь городов, поставляющих бревна "из толстого дубового леса". Сама черта на своем протяжении "ослонена была" дубовыми,

березовыми, сосновыми бревнами. Одновременно лес активно использовался на строительство речных судов. Судоверфи располагались по берегам рек, в результате чего еще сохранившиеся пойменные и водораздельные леса уничтожались на прилегающих площадях.

Лугово-степные ландшафты использовались не только как сенокосы и пастбища, но и как охотничьи угодья. Так, одних сурков вылавливалось 3000–3500 штук и вытапливалось 200 пудов сала в год. В селах выделяли большие партии кож с дегтем и ворванью. В это же время появились фабрики: суконные, полотняные, парусные, канатные, заводы: стеклянные и железные. Выдающееся значение имела Николаевская Мамонтовская пустынь. Этот монастырь имел много "бортных ухажей" на р. Вороне со всяким "рысучим зверем и рыбной ловлею" [История..., 1996].

В течение трех последних столетий произошло окончательное формирование существующих в настоящее время природно-антропогенных ландшафтов. С 1705 года изучаемая территория окончательно перешла в русское управление (ЦГАДА, ф.1340, оп.2, д.4264, л.39 об.-41). В это время (1705–1779 годы) идет интенсивная экспансия русских на юг, и для поддержки войск, и для переселенцев требовалось большое количество леса. До 1757 года работы по судостроению производились вручную. В 1787 году вдоль р. Вороны имелось шесть лесопильных заводов [Желтов, 1991].

Местные жители и переселенцы занимались бортным, рыбным, пушным промыслами, скотоводством, трехпольным земледелием. В торговле особым спросом пользовались: плетеные циновки, рогожи, сита, лапти. Вследствие этого уменьшилось количество липы в нагорных и пойменных лесах [Страницы..., 1986]. К 1779 году на р. Вороне существуют следующие населенные пункты: город Кирсанов и 6 сел с населением от 2,5 до 1,5 тысяч человек (ЦГАДА, ф.350, оп.2, д.238, л.31–32; д.4115, л.101–140; д.4882; д.4114, л.686–694; ГАТО, ф.12, оп.81, д.2, л.312–316; д.12, ч.IV, л.801–862). При указанной численности населения и существующем типе хозяйства с 1705 по 1800 год в ландшафтах произошли существенные изменения. В связи с экспансией русского населения происходит смена сельскохозяйственных угодий. Пашни на плакорах забрасываются, усиленно распахиваются склоны и поймы рек. В результате в реки начинают выноситься гумусные и глинистые частицы с полей. Пойменные пастбища забрасываются и зарастают кустарниками и деревьями. По берегам водоемов появляется прибрежная растительность, которая ранее затаптывалась скотом.

Тенденции разрушения сложившихся к 1850 году комплексов нарастают с увеличением численности населения и развитием хозяйственной деятельности. К 1868 году леса сохранились только восточнее и южнее г. Кирсанова, у с. Ершово-Вельможное, между с. Никольским (Колаис) и Козьмодемьянское-Вячка, напротив с. Иноковка, на оз. Курганском, севернее с. Иноковка. Водоразделы по большей части превращены в выгоны. Распашки водораздела отмечены только восточнее с. Градский Умет (верховья рек Карай, Вяжля). Пойма р. Вороны распашана севернее с. Ершово (северо-восточнее г. Кирсанова).

Однако оврагов, выходящих на водоразделы, еще нет, имеются только небольшие балки по правому берегу р. Вороны. Пойма вся разделена на дуга, сенокосы, пастбища, болота не зарегистрированы. Предположительно, антропогенно обусловленные изменения размеров и очертаний озер в пойме р. Вороны и ее притоков приходятся на время 1850–1900 годов, так как на картах до 1850 года озера, существующие ныне, не отмечаются, кроме оз. Рамза, площадь которого составляет одну четверть от его современной площади (ГАТО ф.29 оп.2 д.7 л.1, ГАТО, ф.31, оп.1, д.259а). Позднее оз. Рамза становится равным по площади оз. Симерка (оба имеют площадь по 120 га).

Вероятно, что к 1800–1850 годам участок р. Вороны от с. Вячка до с. Инжавино не имел озер (ГАТО, ф.31, оп.1, д.259а). С развитием земледелия реки в пределах этого участка стали менять русла, в пойму стали выноситься и аккумуляроваться глинистые и илестые частицы. Между 1850 и 1900 годами произошли следующие изменения:

1. Река Паревка начала образовывать конус выноса напротив своего впадения в р. Вороны на правом берегу, похоронив под наносами неглубокое травяное болото.

2. Река Карай начала создавать аналогичный конус выноса, но с левого берега и 7–9 км южнее, также похоронив травяное болото.

3. Река Вяжля образовала в устье конус выноса (10–15 км севернее от с. Рамза).

4. Конусы выноса, представляющие собой земляные плотины, подняли уровень воды и в результате образовались два озера – Рамза (современное) и Кипец. Последнее возникло на месте реки, текущей из оз. Рамза [Карта..., 1962].

5. Озеро Кипец образовалось непосредственно перед конусом выноса р. Паревки (справа). Слева Кипец упирается в холмы (останцы) с максимальными высотами 136,7–126,5 м [Карта..., 1962].

6. Озеро Рамза (маленькое) образовалось раньше 1846 года. Судя по карте (ГАТО ф.29 оп.2 д.7

- д.1), оно возникло путем образования протоки от русла р. Вороны к понижению в пойме (течение в протоке с запада на восток).

7. Река Вяжля изменила свое русло и стала впадать в оз. Рамза, что подняло уровень воды, и образовалась протока к оз. Кипец. Эти водоемы стали зарастать водной растительностью и к 1900–1950 годам приняли современный вид.

Неглубокая протока между озерами Кипец и Звериным была прорыта монашками в период до 1900 года [Буковский, 1967]. В имении графа Петрова-Солововой находились табачные склады, конный завод, винный завод, кирпичный завод, паровая мельница, водяная мельница на Вороне, поднимавшая меженный уровень реки до самой Паревки; цепь плотин по Балке, идущей к Балыклею, с прудовым хозяйством для скота и рыбы (ЦГАДА, ф.350, оп.2, д.4115, Л 101–120), [Буковский, 1967].

Таким образом, к 1900 году гидрологическая сеть в долине р. Вороны приобрела облик, близкий к современному.

В это же время все остальные ландшафты края претерпели существенные преобразования и превратились в сельскохозяйственные угодья. Произошли следующие изменения и наметились новые тенденции.

1. Численность населения возросла и к 1911 году составила в уже существующих селах от 5 до 1,5 тыс. человек. В то же время количество пахотной земли (без учета помещичьей и дворянской пашни) составляло в среднем 2 десятины на душу (ЦГАДА, ф.350, оп.2, д.238, Л 31–32; д.4115, Л 101–140; д.4882; д.4114, Л 686–694; ГАТО, ф.12, оп.81, д.2, Л 312–316; д.12, ч.IV, Л 801–862). Все это усилило нагрузку на сельскохозяйственные угодья. Распашки производились без учета эрозионной опасности местности.

2. В связи с расположением пашен на склонах оврагов начался смыв плодородной почвы и возникновение оврагов, существующих и в настоящее время (ГАТО, ф.31, оп.1, д.220, 222).

3. Леса к этому времени остались небольшими пятнами на водоразделах (причем липа выбрана почти полностью, исчезло бортиничество), развивается пчеловодство на основе луговых трав. Пойменные леса увеличивают свои площади за счет заброшенных лугов в пойме.

4. Развивается и приобретает современный вид прибрежная растительность как следствие снижения пресса скота в поймах.

5. Начинается эвтрофикация водоемов как следствие интенсивной эрозии.

6. Распашка и перевыпас на водоразделах

привели к изменению паводкового режима, а строительство гидротехнических сооружений к изменению русел рек и ручьев.

7. В 1870–1897 годах из губернии уехало около 260 тыс. “лишних” людей, что привело к появлению брошенных земель, которые заросли кустарниками и деревьями [Страницы..., 1986].

С 1925 года в исследуемом регионе началась индустриализация [Страницы..., 1986]. Усилилось освоение залежных участков и фрагментов сохранившихся степей. Одновременно с ростом площадей пашен сократились площади пастбищ, где до этого времени в какой-то степени поддерживалось разнообразие природной лугово-степной растительности.

В годы войны (1941–1945) в связи с нехваткой угля и нефти были окончательно вырублены все водораздельные леса вдоль железных дорог. По сообщению (10.05.1997) 77-летней жительницы пос. Инжавино Назаровой Мариш Михайловны, на водоразделе рек Вороны и Ржавки от места впадения р.Ржавки в Ворону и севернее рос дубовый лес с толщиной деревьев “в два обхвата”, который в 1942 году был вырублен на дрова для паровозов.

К 1960 году были распаханы все площади, пригодные к возделыванию зерновых культур, включая самые крутые на всей Окско-Донской низменности склоны р.Паревки. В это время усилился рост оврагов и как следствие грунт был вынесен в пойму р.Вороны и крупных ее притоков. В пойме сформировались плотины (конусы выноса рек, ручьев и оврагов). Поймы рек заболотились, реки начали меандрировать более интенсивно. В пойменных озерах, подпертых плотинами, поднялся уровень воды. В оз. Рамза площадью в 300 га, Кипец – 70 га, глубина увеличилась до 2–10 м [География..., 1961].

В связи со значительным проявлением эрозии важным фактором заболачивания становится заиление русел рек овражными выносами. По устным сведениям М.И.Ненарокова, в результате мощных овражных выносов у с. Паревка Тамбовской области в течение двух лет было заилено русло р.Вороны, что повлекло за собой заболачивание поймы на площади 2 тыс. га. Такая же бурная эрозия коренных берегов и надпойменных террас бассейна р.Битюг создала плотинный эффект и вызвала процесс болотообразования в пойме на расстоянии 15 км [Хмелев, 1985].

В 1960 году река Ворона на территории Воронинского заповедника текла следующим образом: от с. Вячка до оз. Шуваровского она текла под крутым правым берегом, далее она поворачивала вправо (опять к крутому берегу) и текла под ним до

впадения р.Паревки. После впадения р.Паревки в Ворону она поворачивала на восток и впадала в оз. Кипец, далее она протекала через оз. Кипец и Лупитовское. У южной оконечности последнего река отворачивала на северо-запад, у с. Паревка – на юг и далее текла прямо до впадения в нее р.Карай, после чего она меандрировала, держа направление на юг. Кроме этого, р.Вяжля впадала с севера в оз. Рамза (южнее оз. Шуваровского). От р.Вяжля (при впадении в оз. Рамза) отходили две протоки, которые текли на северо-запад и впадали (на расстоянии 1 км друг от друга) в р.Ворону [Карта..., 1962]. В 1964 году началось осуществление проекта осушения заболоченных площадей. Проект состоял в том, чтобы “отрегулировать сток Вороны” на участке 17,5 км, используя систему озер Рамза–Кипец–Лупитовское. Для осуществления проекта были прорыты каналы общей длиной около 3 км, так чтобы трасса спрямленной реки (в верхней части) брала начало у излучины в пяти километрах выше Паревки (как раз напротив Карай-Пущина, ближе к Карай-Салтыкову), пересекала р.Карай (здесь же у Пущина) и соединялась через оз. Красное с оз. Лупитовским. Кроме того, был прорыт канал по руслу р.Карай, соединяющий ее с р.Вороной, длиной около километра [Буковский, 1967]. Вследствие вышесказанного, река и озера приняли свой современный вид. После устранения конуса выноса (плотины) в 1965 году оз. Рамза имеет площадь 100–250 га, оз. Кипец – около 70 га [Реки..., 1991].

Таким образом, краткий очерк истории природопользования на территории заповедника и его окрестностей позволяет выделить следующие принципиальные моменты перестройки природных ландшафтов:

1 – уменьшение доли лесов и увеличение лугово-степной растительности как следствие доминирования скотоводства в сельском хозяйстве в течение бронзового века и начала железного;

2 – изменение видового состава лесов в связи с использованием широколиственных деревьев на строительство оборонительных сооружений, судов, выплавку металлов и пр. в течение железного века и современности;

3 – практически полное уничтожение луговых степей в связи с переориентацией сельского хозяйства на земледелие и вследствие этого – с массовой распашкой водоразделов в течение двух-трех последних столетий;

4 – заболачивание пойменных лугов и формирование новых русел рек и новых озер как в связи с эрозионными процессами, вызванными распашкой, так и в связи с направленной гидромелиорацией в течение последнего столетия.

### 7.3. Оценка биоразнообразия растительного покрова заповедника

Особенность заповедника состоит в том, что долинные ландшафты (пойменные и склоновые местности) занимают большую, а водораздельные (надпойменно-террасные и плакорные) – меньшую часть территории. Однако довольно много видов растений произрастают в сообществах водораздельных ландшафтов, в очень небольших по площади луговых степях и на суходольных лугах (см. Прил., рис. 7). В связи с этим в своих исследованиях мы пытались получить достаточно представительные выборки как для типов сообществ, занимающих значительные площади на территории заповедника, так и представленные на малых площадях.

Изучение растительных сообществ заповедника проводилось в 1997–1999 годах. Участки для исследований выбраны в сплошных лесных массивах (Инжавинском и Кирсановском), в изолированных байрачных лесах, расположенных среди полей (урочища Березовый куст, Ольховка, Субчая, Земляное). Геоботанические описания проведены коллективом студентов и аспирантов Тамбовского государственного университета (при участии магистрантов Пушчинского государственного университета) под руководством О.В.Смирновой и Н.А.Тороповой и сотрудником заповедника А.В.Славгородским на площадках 10×10 кв. м. В описаниях участие вида в каждом ярусе оценивалось в баллах по шкале Браун-Бланке [Миркин и др., 1989]. В каждом геоботаническом описании дана характеристика мезо- и микро-рельефа, характера увлажнения (поверхностное и грунтовыми водами). Составлены списки видов по ярусам (см. гл. 2) с учетом покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке [Восточноевропейские..., 1994]. Для каждого описания в лесу указывался квартал и выдел, для описаний вне лесов указывалось расстояние и направление до ближайшего населенного пункта, квартала леса или участка реки. Маршруты обследований и расположение площадок нанесены на таксационные планы насаждений и представлены в электронной форме.

Всего в анализ включено 308 геоботанических описаний наземных и прибрежно-водных сообществ. В связи с коротким промежутком времени, прошедшим с момента организации заповедника, не завершены и не включены в анализ исследования сообществ водных макрофитов, занимающих довольно большие площади в пойме р. Вороны и ее притоков.

Геоботанические описания наземных и прибрежно-водных сообществ были введены в базу

данных и проанализированы с использованием методов, описанных в главе 2.

#### 7.3.1. Анализ биоразнообразия растительности заповедника

На первом этапе анализа геоботанические описания были подразделены на группы формаций: в лесах – по доминантам древесного яруса, на лугах и в степях – по доминирующим экобиоморфам.

В результате были выделены следующие типы сообществ:

*в пойменных ландшафтах* (пойменные местности): сырые и свежие пойменные луга (MF), черноольшаники (А), пойменные ивняки (S) и тополевые леса (Pr), пойменные широколиственные леса и осинники (FV), культуры сосны (Pn);

*в водораздельных ландшафтах* (надпойменно-террасные, склоновые и плакорные местности) – луговые степи (MS), суходольные луга (MD), широколиственные леса и осинники (FM) на склонах, экотонные сообщества между широколиственным лесом и луговой степью (Ed, “опушки”), культуры березы (B) и культуры сосны (Pn) (табл. 7.1).

*Сырые и свежие пойменные луга* (MF) расположены отдельными вкраплениями среди черноольшаников и крупными массивами около озер Рамза и Кипец (см. Прил., рис. 7) на территории, сильно преобразованной мелиорационными работами, рядом с современными и/или прошлыми поселениями. Константными здесь являются обычные луговые злаки и бобовые (см. табл. 7.1). В настоящее время в связи с сокращением площадей сенокосов и пастбищ пойменные луга постепенно заселяются кустарниковыми ивами и некоторыми видами широколиственных деревьев. *Черноольшаники* (А) – господствующий в поймах тип сообществ. На осушенных территориях, которые часто использовались как пастбища, господствуют крапивные черноольшаники (высококонстантный вид – крапива двудомная, маркирует первые этапы восстановления после прекращения выпаса); в сырых и влажных местообитаниях, где выпас отсутствовал или был очень ограничен, распространены высоко-травные черноольшаники. *Пойменные тополевые леса и ивовые леса* встречаются очень небольшими участками в узкой полосе вдоль современного и старого русла р. Вороны. *Пойменные широколиственные леса и производные осинники* (FV) составляют основную часть пойменных лесов, многократно пройденных сплошными и выборочными зимними рубками, а также постоянно выпасаемые. Они довольно бедны видами растений (табл. 7.2.). Кон-

Таблица 7.1

Константные виды основных типов растительных сообществ заповедника

Тип сообществ	Константные виды
A	V: <i>Calystegia sepium</i> , <i>Urtica dioica</i> , IV: <i>Galium palustre</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Humulus lupulus</i> , <i>Lycopus europaeus</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Ranunculus repens</i> L.
B	V: <i>Scrophularia nodosa</i> L. <i>Urtica dioica</i> L. <i>Veronica chamaedrys</i> L. IV: <i>Glechoma hederacea</i> L. <i>Poa nemoralis</i> L. <i>Sedum telephium</i> L.
Ed	V: <i>Geum urbanum</i> , IV: <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Galium verum</i> .
FM	V: <i>Convallaria majalis</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , IV: <i>Glechoma hederacea</i>
FV	V: <i>Convallaria majalis</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Rubus caesius</i> , IV: <i>Glechoma hederacea</i>
MD	V: <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Potentilla argentea</i> , <i>Verhascum lychnitis</i> ; IV: <i>Euphorbia waldsteini</i> , <i>Artemisia absinthium</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Achillea nobilis</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Poa angustifolia</i>
MF	IV: <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Vicia cracca</i>
MS	V: <i>Galium verum</i> , IV: <i>Achillea millefolium</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Bromopsis riparia</i> , <i>Euphorbia waldsteini</i> , <i>Fragaria viridis</i>
Pn	V: <i>Convallaria majalis</i> , <i>Chelidonium majus</i> , IV: <i>Rubus caesius</i>

Таблица 7.2

Диапазоны экологических факторов в основных типах растительных сообществ

Типы сообществ	Экологические факторы				
	Hd	Tr	Nt	Re	Lc
A	<b>3,7</b>	<b>0,8</b>	1,1	1,0	1,2
B	<b>0,4</b>	1	1,2	0,8	<b>0,5</b>
Ed	2,6	1,4	2,1	1,3	<b>1,6</b>
FM	1,7	1,4	<b>2,9</b>	1,4	<b>1,7</b>
FV	1,9	1,1	1,7	1,0	1,3
MD	1,2	1,8	1,5	<b>1,7</b>	<b>0,5</b>
MF	<b>4,5</b>	<b>2,1</b>	<b>3,1</b>	1,2	1,1
MS	3,2	<b>2,1</b>	1,2	<b>1,6</b>	1,4
Pn	<b>0,9</b>	<b>0,8</b>	1,1	0,8	0,7

Обозначения шкал: Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала солевого богатства почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Re – шкала кислотности почв, Lc – шкала освещенности-затенения. Обозначения растительных сообществ: A – черноольшаники, B – культуры березы, Ed – эстонские сообщества, FM – широколиственные леса и осинники на склонах, FV – пойменные широколиственные леса и осинники, MD – сукходольные дуга, MF – пойменные дуга, MS – луговые степи, Pn – сосновые культуры. Жирным шрифтом выделены наибольшие, подчеркиванием – наименьшие диапазоны по каждому фактору

стантными являются вегетативно-подвижные виды, маркирующие нарушение покрова при выпасе: крапива, будра плющевидная, костяника и пр. Культуры сосны (Pn) расположены, как правило, на границах пойменных лесов и полей небольшими участками; в настоящее время они активно заселяются широколиственными видами деревьев. Среди константных видов чистотел большой маркирует постоянные нарушения субстрата, два других вида – ландыш и ежевика, свидетельствуют о близости пойменных широколиственных лесов. Своей собственной флоры эти сообщества не имеют.

Склоновые леса (FM) составляют узкую прерывистую полосу по правому берегу р. Вороны (см. Прил., рис.7.), максимальная ширина их меньше километра. Здесь встречаются небольшие участки старовозрастных широколиственных лесов с дубом черешчатым, липой сердцевидной, кленом остролистным и ильмом голым в первом ярусе. Часть константных видов в этих лесах (будра

плющевидная, ландыш майский) одинакова с пойменными лесами, что скорее всего свидетельствует о сходных антропогенных воздействиях – постоянном выпасе. Следует отметить, что среди константных видов нет обычных доминантов водораздельных широколиственных лесов: пролесника многолетнего, сныти, копытня европейского и пр. Они чередуются с культурами дуба разного возраста, посаженными по залежи или по пашне, с осинниками, возникшими после сплошных рубок, и культурами березы (B) и сосны (Pn). Кроме того, к заповеднику относятся территориально удаленные участки байрачных лесов, в своей основе представленные молодыми (до 60–100 лет) культурами дуба с небольшой примесью других широколиственных видов, среди которых наиболее обильны клены татарский и остролистный. Склоновые и байрачные леса окаймляет полоса шириной в несколько десятков, редко – сотню метров, где располагаются наиболее богатые в видовом отношении фрагменты сообществ луговых

стей, постоянно сокращающиеся и обезображенные распахкой прилегающих полей. Набор константных видов отражает не столько типичные виды луговых степей, сколько луговые виды, маркирующие недавно прекратившиеся воздействия: выпас, сенокосение и выжигание ветоши.

На наиболее крутых склонах к р.Ржавке расположены остепненные суходольные луга, сильно преобразованные выпасом. Здесь константные виды (см. табл. 7.1) представлены вегетативно-подвижными и корнеотпрысковыми травами, устойчивыми к вытаптыванию.

Общая особенность растительности заповедника – отсутствие типичных видов широколиственных лесов и луговых степей среди константных видов сообществ, а также наличие одних и тех же константных видов (крапива двудомная, ландыш майский, будра плющевидная и др. ) в разных типах сообществ.

### 7.3.2. Ординация и типизация растительных сообществ заповедника

Эколого-ценотическая структура флоры Воронинского заповедника, находящегося на территории центрального Черноземья, существенно отличается от таковой в остальных заповедниках, расположенных в пределах Нечерноземья. В связи с этим в существующий в базе справочных данных (см. гл. 2) список эколого-ценотических групп были внесены изменения. Помимо имевшихся эколого-ценотических групп была выделена еще одна, рудеральная, а лугово-опушечная группа была разделена на 4 (опушечную, суходольную, лугово-степную и мезофитно-луговую) группы. Далее была выполнена непрямая ординация всего массива описаний (см. гл. 2). В результате было выяснено, что растительность варьирует вдоль основных осей не непрерывно, а формирует то более, то менее четко очерченные скопления (рис. 7.2А, Б). Наиболее явно в осях ординации (см. рис. 7.2Б) выделяются скопления, представленные следующими группами описаний: 1) луговых степей вместе с суходольными лугами, 2) сырых лугов вместе с влажными лугами, 3) экотонных сообществ между широколиственными лесами и луговыми степями вместе со склоновыми широколиственными лесами и культурами березы, 4) черноольшаников. Пойменные широколиственные леса расположились в осях ординации между черноольшанками и водораздельными лесами, культуры сосны – между пойменными и склоновыми лесами. В процессе непрямой ординации прове-

рялась корреляция трех осей ординации с балльными экологическими характеристиками по шкалам Д.Н.Цыганова. В результате анализа было выявлено, что первая ось ординации (см. рис. 7.2А) наиболее сильно коррелирует с влажностью (шкала Hd) и насыщенностью почвы азотом (шкала Nt): коэффициент корреляции Спирмена 0,97 для Hd и 0,77 для Nt. Вторая ось хорошо коррелирует с освещенностью (шкала Lc) и богатством почв солями (шкала Tg) – коэффициент корреляции 0,77 для Lc и 0,68 для Tg. Третья ось ординации не имеет выраженной корреляции ни с одним из проверяемых параметров.

Определяющая роль увлажнения почвы в экологической ординации геоботанических описаний проявляется в результате обработки всего массива по экологическим шкалам с предварительной типизацией групп описаний и выделением типов сообществ (рис. 7.3). Следует отметить, что в связи с небольшим числом геоботанических описаний и сходством эколого-ценотической структуры объединены следующие типы сообществ: 1) сырых и свежих пойменных лугов; 2) пойменных ивняков с тополевыми; 3) пойменных широколиственных лесов с пойменными осинниками; 4) склоновых широколиственных лесов с осинниками и культурами березы по лесной территории. В результате было выделено 9 типов сообществ, распределение которых в осях экологических факторов показано на рисунке 7.3 А–В.

Прямая экологическая ординация геоботанических описаний в осях увлажнения и кислотности почв (см. рис. 7.3А) показывает, что наиболее высокие баллы увлажнения при среднем значении Rс свойственны черноольшанкам и пойменным лугам, наименьшие – луговым степям и остепненным суходолам, что сочетается с высокими значениями Rс. Сходным образом изменяется распределение описаний сообществ разных типов в осях увлажнения почвы и солевого богатства (см. рис. 7.3Б). Некоторые отличия проявляются в том, что все нелесные сообщества характеризуются более высокими баллами солевого богатства, чем все лесные сообщества. Наиболее бедными в отношении солевого богатства являются культуры сосны на смытых песках и супесях.

Экологическая ординация геоботанических описаний в осях увлажнения и освещенности-затенения (см. рис. 7.3В) подчеркивает вполне ожидаемые различия в световом режиме между нелесными и лесными типами сообществ: наиболее затененные местообитания отмечены в теневых склоновых широколиственных лесах. Более подробный анализ экологической ординации типов

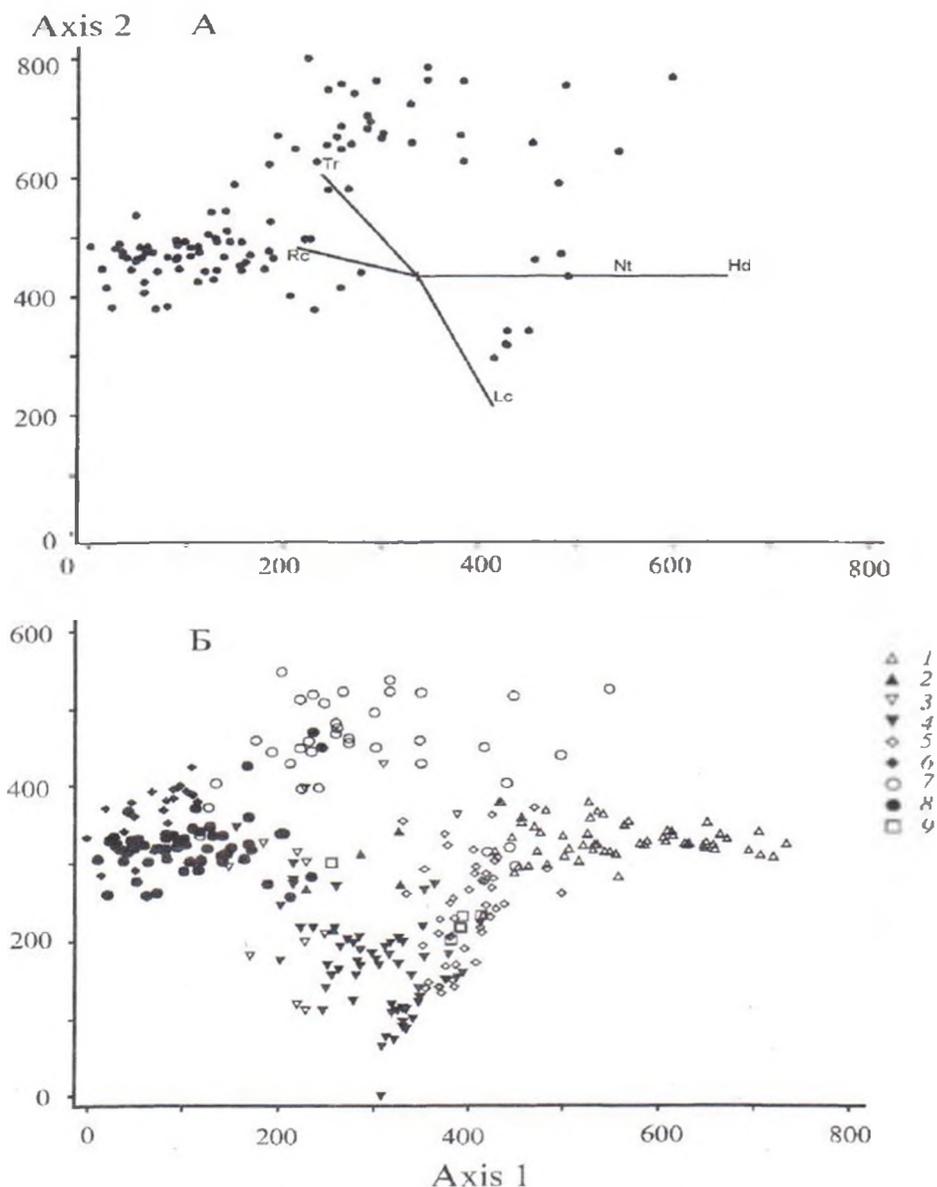


Рис. 7.2. Положение геоботанических описаний в двух первых осях ДСА

А – вместе с векторами средовых градиентов. Ось абсцисс – первая ось ДСА, ось ординат – вторая ось ДСА. Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100. Векторы средовых градиентов рассчитаны по шкалам Д.Н.Цыганова [1985]. Обозначения шкал: Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала солевого богатства почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Rc – шкала кислотности почв, Lc – шкала освещенности-затенения.

Б – с указанием типов растительных сообществ, выделенных в результате классификации. Типы сообществ: 1 – черноольшаники; 2 – культуры березы; 3 – опушки; 4 – водораздельные широколиственные леса и осинники; 5 – пойменные широколиственные леса и осинники; 6 – остепненные суходолы; 7 – свежие пойменные луга; 8 – влажные пойменные луга; 9 – луговые степи

сообществ показывает (см. табл. 7.2), что максимальные диапазоны в шкале увлажнения почв имеют пойменные луга, луговые степи и черноольшаники.

Выше было упомянуто, что в связи с малым числом геоботанических описаний и слабым раз-

личием в осях ординации геоботанические описания свежих и влажных лугов объединены в одну группу. Этим объясняется максимальный среди имеющихся типов сообществ диапазон по фактору Hd. Большой диапазон по этому фактору в черноольшаниках, вероятно, объясняется широким

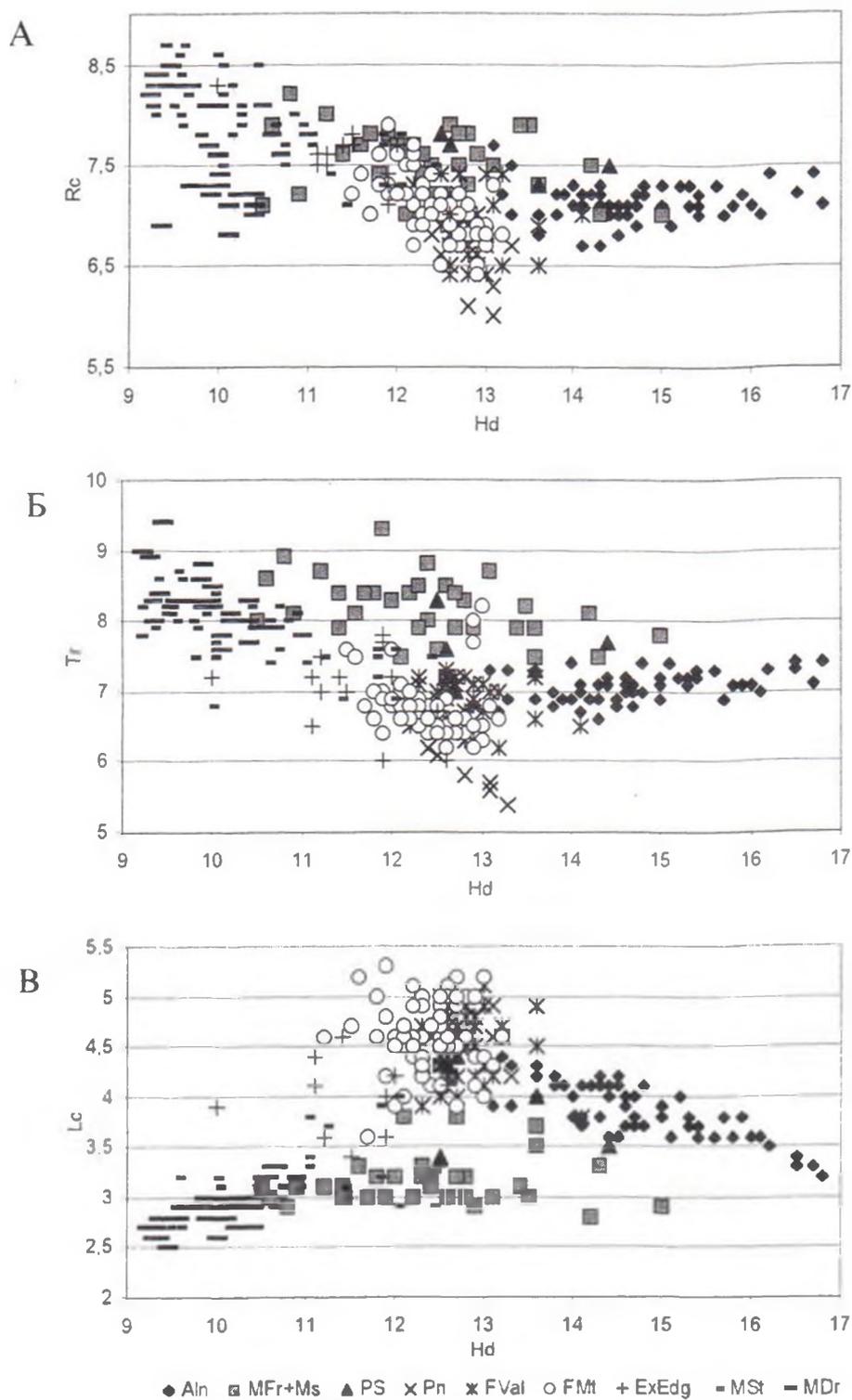


Рис 7.3. Экологическая ординация геоботанических описаний

Типы сообществ: Aln – черноольшаники, MFr+Ms – сырые и свежие пойменные луга, PS – тополевики и ивняки пойменные, Pn – культуры сосны, FVal – пойменные широколиственные леса и осинники, FMt – широколиственные леса, осинники и культуры березы на склонах, ExEdg – зарастающие опушки и поляны, MSt – луговые степи, MDr – остепненные суходолы. Ось абсцисс – шкала увлажнения почв (Hd); Ось ординат: – в А – шкала кислотности почв (Rc), в Б – шкала солевого богатства почв (Tr), в В – шкала освещенности-затенения (Lc)

распространением в прошлом мероприятия по осушению черноольшаников, что привело к смене напочвенного покрова в ряде участков. Минимальные диапазоны по фактору увлажнения почв – в культурах березы и сосны. Это связано с тем, что древесный полог в них имеет высокую сомкнутость и создает выровненный по влажности режим напочвенного покрова. В этих сообществах минимальны и диапазоны шкалы освещенность–затенение. Максимальные диапазоны по факторам солевого богатства и богатства почв азотом отмечены на пойменных лугах и в луговых степях, в лесах и на опушках; минимальные значения – в культурах сосны и березы, в черноольшаниках и пойменных лесах. Минимальные диапазоны по всем проанализированным факторам отмечены в культурах сосны и березы, а также в пойменных широколиственных лесах, видимо, сильно преобразованных выпасом и не имеющих внутренней гетерогенности.

В целом экологический анализ (см. рис. 7.3, табл. 7.2) демонстрирует вполне ожидаемый результат – доминирующую роль фактора увлажнения почв в дифференциации сообществ по осям факторов.

### 7.3.3. Оценка альфа-разнообразия растительных сообществ

Видовая насыщенность в различных сообществах заповедника изменяется в широких пределах: от 7 до 63 видов на 100 кв. м. При этом на большей части площадок встречено от 20 до 35 видов при модальном числе видов 26.

Сравнение видовой насыщенности (табл. 7.3) перечисленных типов сообществ показывает, что наибольшее число видов (35–37) на 100 кв. м приходится на экотонные сообщества (Ed) между луговыми степями и широколиственными лесами и на луговые степи (MS). Это практически исчезающие сообщества на территории заповедника. Большое число видов, приходящихся на единицу площади, зарегистрировано также в культурах березы (B).

Максимальное видовое богатство среди перечисленных типов сообществ характерно для луговых степей (см. табл. 7.2). Это свидетельствует не только о значительной гетерогенности в пределах каждой площадки, но и о значительном разнообразии внутри типа луговых степей. В то же время экотонные сообщества, имеющие даже несколько большую видовую насыщенность, чем луговые степи, характеризуются меньшим, чем они,

видовым богатством. Эта особенность экотонных сообществ заповедника Воронинский существенным образом отличающая их от подобных сообществ, исследованных в лесостепи Липецкой, Орловской и Воронежской областей [Киселева, 1994], скорее всего определяется жесточайшим антропогенным прессом на эти сообщества до начала организации заповедника. Второе место по видовому богатству после луговых степей занимают склоновые широколиственные леса, имеющие при этом среднюю видовую насыщенность. Высокое видовое богатство сообществ этого типа, отражающее значительную их гетерогенность, связано в первую очередь с разными способами (рубки или выпас) и разной интенсивностью их использования. Значительное видовое богатство пойменных лугов связано в первую очередь со значительной дифференциацией экотопов в пределах поймы.

Минимальная видовая насыщенность зарегистрирована в культурах сосны (Pn) и в пойменных широколиственных лесах и осинниках (FV). В первом типе минимальной видовой насыщенности соответствует и минимальное видовое богатство. Это свидетельствует о значительной выровненности условий существования посадок сосны по заброшенной пашне и отсутствию близости источников семян тех видов, которые могли бы устойчиво существовать в данном сообществе. Во втором типе минимальной видовой насыщенности соответствует значительное видовое богатство, которое определяется большим разнообразием экологических условий (см. табл. 7.2) в пойменных широколиственных лесах и несколько меньшей антропогенной нарушенностью. В культурах березы, в отличие от культур сосны, высока видовая насыщенность, что связано с возможностью заноса семян разных видов из расположенных в непосредственной близости участков широколиственного леса и луговых степей, но видовое богатство здесь невелико, видимо, в связи с сильной выровненностью внутриэкотонической обстановки. В целом для растительных сообществ заповедника не выявлено четкой корреляции между видовой насыщенностью и видовым богатством, что, вероятно, связано со значительными и разнообразными антропогенными преобразованиями территории.

Оценка видового богатства по синузиям показывает, что лесные сообщества сильно отличаются по числу видов деревьев (рис. 7.4), максимальное их число – в склоновых широколиственных лесах и осинниках (FM), причем (см. раздел 7.4) они сосредоточены в ярусе В, что свидетельствует об

Таблица 7.3

Сводная таблица значений альфа-разнообразия исследованных лесных сообществ, бета- и гамма-разнообразия растительности заповедника Воронинский (обозначения типов сообществ те же, что в таблице 7.2)

Показатели	Типы сообществ									Заповедник в целом	
	A	B	Ed	FM	FV	MD	MF	MS	Pn		
Видовая насыщенность (среднее число видов на 100 кв. м)	25,7	<b>32</b>	<b>36,2</b>	25,1	<u>17,4</u>	23,8	26,1	<b>34,8</b>	<u>13,8</u>	26,3	
Число видов	деревьев	11	14	16	20	17	8	9	15	8	26
	кустарников	5	3	10	13	11	6	3	13	4	25
	трав	119	79	172	187	106	118	187	258	28	476
Видовое богатство (общее число видов в сообществах)	135	<u>96</u>	<b>198</b>	220	134	132	<b>199</b>	<b>286</b>	<u>40</u>	527	
Число видов потенциальной флоры	528	513	555	684	615	503	704	707	365	941	
Представленность видов потенциальной флоры, %	25,6	18,7	<b>36,7</b>	<b>32,2</b>	21,8	26,2	28,2	<b>40,5</b>	<u>0,3</u>	<b>59,4</b>	
Индекс Уиттекера $\beta_w$	4,25	<u>2</u>	4,47	<b>7,76</b>	<b>6,70</b>	4,54	<b>6,62</b>	<b>7,21</b>	<u>1,89</u>	<b>19,03</b>	
Число специфических видов в сообществе	<b>32</b>	<u>6</u>	19	27	8	23	22	55	<u>3</u>		

Жирным шрифтом выделены максимальные, подчеркиванием – минимальные значения по каждому показателю.

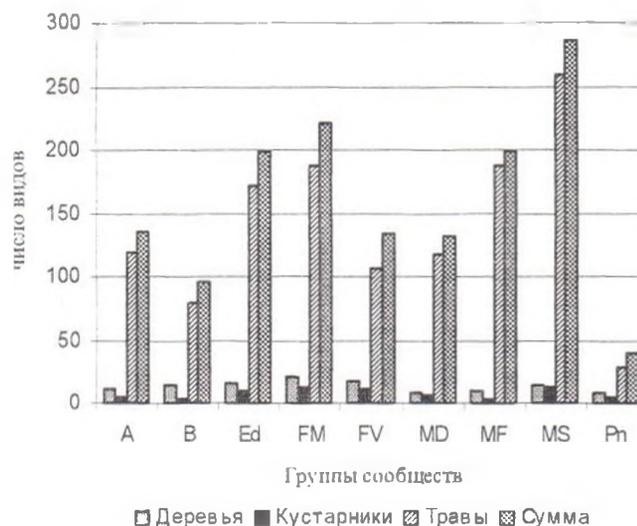


Рис. 7.4. Распределение числа видов растений разных жизненных форм в растительных сообществах заповедника

Названия типов сообществ: А – черноольшанники, В – культуры березы повислой, Ed – опушки, FM – широколиственные леса и осинники на склонах, FV – пойменные широколиственные леса и осинники, MD – остепненные суходолы, MF – пойменные сырые и влажные дуга, MS – луговые степи, Pn – культуры сосны

активной инвазии деревьев после прекращения выпаса в лесу и установления заповедного режима. Следует отметить большое видовое богатство синузнии деревьев во всех лесных сообществах, кроме культур сосны, а также на свежих и сырых дугах. Наименьшее число видов деревьев – в луговых степях и на остепненных суходолах. В синузнии кустарников наибольшее число видов зарегистрировано в склоновых широколиственных лесах и осинниках и на свежих и сырых дугах. Это еще раз демонстрирует активно идущие процессы инвазии древесно-кустарниковой флоры. Видовое разнообразие этих синузний в заповеднике

несомненно будет увеличиваться как за счет развития молодого поколения в лесах (см. ниже), так и за счет зарастания нелесных сообществ. Что касается синузнии трав, то тут наибольшее число видов отмечено (по убыванию, см. табл. 7.3) в луговых степях (более половины от выявленного состава флоры), в лесах на склонах, на свежих и сырых дугах и на опушках.

Расчеты эколого-ценотической структуры проводились для синузнии трав по среднему числу видов на площадке и по флористическим спискам сообществ. Все растительные сообщества заповедника по эколого-ценотической структуре

Таблица 7.4

Эколого-ценотическая структура травяного покрова основных типов растительных сообществ заповедника (рассчитана по среднему числу видов на площадке в 100 кв. м)

Типы сообществ	Nm	Br	Nt	Pn	Wt	ExEd	MDr	MFr	MSt	Rd
A	0,71	0,42	<b>9,76</b>	0,02	<b>8,05</b>	0,12	0,15	1,75	0,07	0,39
B	<b>4,4</b>	1,8	3,4	2	1,4	1,8	1	5,6	1,4	0,2
Ed	<b>4,71</b>	0,93	<b>3,43</b>	0,57	0,36	3,29	1,79	<b>8,79</b>	<b>5,21</b>	1,14
FM	<b>8,08</b>	0,37	1,69	0,08	0,24	1,14	0,71	<b>4,12</b>	1,14	0,14
FV	<b>3,51</b>	0,38	<b>4,33</b>	0,02	0,66	0,29	0,13	2,27	0,07	0,18
MD	0,48	0	1,1	1,33	0,19	0,48	<b>5,52</b>	<b>6,62</b>	<b>5,9</b>	0,52
MF	0,28	0,06	<b>5,36</b>	0,33	2,39	0,81	1,47	<b>11,8</b>	1,36	0,94
MS	1,55	0,16	1,59	1,28	0,22	2,29	<b>4,74</b>	<b>11</b>	<b>7,98</b>	1,16
Pn	2,17	1	2,83	0,17	0	0,5	0,5	0,83	0	0

Обозначения растительных сообществ: A – черноольшаники, B – культуры березы, Ed – эстонные сообщества, FM – склоновые широколиственные леса и осинники, FV – пойменные широколиственные леса и осинники, MD – суходольные луга, MF – пойменные луга, MS – луговые степи, Pn – сосновые культуры.

Обозначения эколого-ценотических групп: Nm – неморальная, Br – бореальная, Nt – нитрофильная, Pn – боровая, Wt – водно-болотная, ExEd – опушечная, MDr – суходольная, MFr – мезофитно-луговая, MSt – лугово-степная, Rd – рудеральная.

Жирным шрифтом выделены максимальные значения в каждой группе.

Таблица 7.5

Эколого-ценотическая структура травяного покрова основных типов растительных сообществ заповедника (рассчитана по флористическим спискам сообществ)

Типы сообществ	Эколого-ценотические группы									
	Nm	Br	Nt	Pn	Wt	ExEd	MDr	MFr	MSt	Rd
A	8	3	<b>31</b>	1	<b>39</b>	3	4	20	3	6
B	16	6	9	6	7	8	4	16	5	1
Ed	18	4	21	5	5	18	10	<b>52</b>	<b>26</b>	10
FM	<b>41</b>	5	22	2	12	17	15	<b>48</b>	19	4
FV	19	4	<b>29</b>	1	17	5	2	23	2	4
MD	7	0	5	12	2	4	19	39	21	9
MF	6	2	<b>29</b>	6	<b>30</b>	9	17	<b>62</b>	12	12
MS	19	2	20	14	8	<b>28</b>	<b>33</b>	73	<b>41</b>	<b>19</b>
Pn	6	6	7	1	0	2	3	3	0	0

Обозначения растительных сообществ и эколого-ценотических групп см. в таблице 7.4.

Жирным шрифтом выделены максимальные значения в каждой группе.

сигузии трав можно разделить на два варианта (табл. 7.4, 7.5). К первому относятся культуры сосны и в меньшей степени березы. В этих сообществах нечетко выражено доминирование эколого-ценотических групп. Как уже упоминалось выше, это связано с молодостью древостоев и сильной предшествующей нарушенностью экотопов. Так, в культурах березы большинство эколого-ценотических групп представлено небольшим числом видов, наиболее обильны неморальная и мезофитно-луговая группы (см. табл. 7.4). Первая – в связи с тем, что культуры березы примыкают к оврагам с широколиственным лесом, вторая – в связи с недавним сенокосным и пастбищным использованием соседних участков. В культурах сосны в заметном числе присутствуют лишь виды нитрофильной, неморальной и бореальной эколого-ценотических групп, боровые виды, а также виды опушечной и лугово-степной групп отсутствуют практически полностью. В этих двух группах сообществ два примененных способа расчета

демонстрируют сходные результаты (см. табл. 7.4, 7.5).

Ко второму варианту относятся сообщества, где четко проявляется доминирование одной или нескольких эколого-ценотических групп. Во всех сообществах этого варианта при расчетах по флористическим спискам сообществ в качестве доминирующей (MS, MF, MD, Ed, FM) или содоминирующей (A, FV) выступает группа мезофитно-луговых видов. Доминирование этой группы в лесных сообществах связано с их многолетним использованием для выпаса домашнего скота. Оно становится более заметным, когда суммируются списки конкретных геоботанических описаний участков с разной пастбищной нагрузкой. На этих участках в качестве ассектаторов встречаются различные мезофитно-луговые виды.

Остальные эколого-ценотические группы даже при расчете по флористическим спискам проявляют более четкую связь с отдельными сообществами или группами сообществ. Так, неморальная

группа господствует в широколиственных лесах и осинниках на склонах, водно-болотная – в пойменных лугах и в черноольшаниках, лугово-степная – в луговых степях и экотонных сообществах. Заметную роль в большинстве типов сообществ, относящихся ко второму варианту, играет нитрофильная группа видов, причем в одной части сообществ (пойменные леса и луга) она выступает как природный компонент гетерогенности, а в другой части (экотонные сообщества и водораздельные луга) – появление видов этой группы (например, *Urtica dioica*) связано с антропогенными нарушениями.

Значительно более четко связь эколого-ценотических групп с определенными типами сообществ проявляется при расчетах по среднему числу видов на площадке в 100 кв. м (см. табл. 7.4). Здесь видно, что каждый тип сообществ характеризуется специфичным сочетанием содоминирующих эколого-ценотических групп видов.

Возможность сохранения высокого видового разнообразия синузий трав (высокого видового богатства) различна в лесных и нелесных сообществах. Поскольку в сообществах водораздельных лесов (за исключением посадок сосны) господствует неморальная и нитрофильная эколого-ценотические группы, среди которых много теневых и полутеневых видов, то увеличение числа видов древесной и кустарниковой синузий не внесет существенных изменений в общее видовое разнообразие. В то же время появление древесно-кустарниковых видов на лугах и в луговых степях может отрицательно сказаться на общем уровне видового разнообразия, так как светолюбивые виды луговых и опушечных эколого-ценотических групп начнут постепенно выпадать из таких сообществ вследствие затенения пологом деревьев и кустарников.

Наибольшая представленность потенциальной флоры (см. табл. 7.3) зарегистрирована в луговых степях и на опушках, что подчеркивает огромную значимость этих сообществ, представленных на очень небольшой части территории заповедника (см. рис. 7.2). Близки по проценту представленности потенциальной флоры к этим сообществам и леса на склонах. Однако по сравнению с другими заповедниками (см. гл. 3–6) полученные цифры очень невелики. Такая ситуация может быть объяснена несколько отличающимися методами расчетов, но, вероятно, значительную роль здесь играет длительный антропогенный пресс, в результате которого многие редкие виды-ассектаторы исчезли из сообществ заповедника. Следует обратить внимание на низкое значение этого показателя в

черноольшаниках, которые обычно имеют большое видовое разнообразие. В отличие от черноольшаников, изученных в заповеднике Брянский лес (см. гл. 6), здесь в связи с осушением, выпасом скота и с многократными рубками практически отсутствует набор микросайтов, обеспечивающих существование в одном сообществе различных по экологии видов.

Гетерогенность выделенных типов растительных сообществ оценивалась по индексу Уиттекера (см. табл. 7.3). Наибольшими значениями индекса Уиттекера характеризуются сообщества склоновых и пойменных широколиственных лесов, пойменных лугов и луговых степей, а наименьшими значениями – культуры сосны и березы, а также экотонных сообществ. Минимальная гетерогенность культур объясняется выравнивающим антропогенным влиянием в процессе посадок и ухода за древостоем, минимальная гетерогенность экотонных сообществ – их слабой представленностью и очень сильным влиянием распахки прилегающих полей.

Флористическое различие сообществ было оценено по числу видов, встречающихся в данном заповеднике только в данном типе сообществ – уникальных (см. табл. 7.3). Сравнение полученных цифр показывает, что наибольшее число уникальных видов растет в таких контрастных сообществах, как луговые степи и черноольшаники. Обращает на себя внимание небольшое число этих видов в экотонных сообществах – опушках леса, граничащих с фрагментами луговых степей. Вероятно, эти опушки сильно пострадали из-за распахки соседних плакоров и смыва почвы с прилегающих полей. Практически отсутствуют уникальные виды в посадках сосны и березы, а также в пойменных лесах. Средние значения по числу уникальных видов имеют сообщества водораздельных лесов и пойменных лугов (см. табл. 7.3). В этом отношении интересно сравнение этого показателя в сообществах мезофитных лугов заповедников Воронинский и Калужские засеки. В связи с тем, что выпас в лесах Воронинского заповедника прекратился совсем недавно, леса содержат большое число луговых растений. В результате отличия флоры лесов и лугов на территории Воронинского заповедника пока незначительны. В заповеднике Калужские засеки в большинстве лесов, где происходит выпас, он прекратился в 60-ые годы текущего столетия, и за это время активное разрастание под пологом леса кустарников и подроста привело к почти полному вытеснению светолюбивых из многих лесных сообществ. Среди уникальных видов найдены

также редкие для Тамбовской области растения, как *Fritillaria ruthenica* Wikstr.-Ex – в экотонных сообществах; *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. fil. – на пойменных лугах, *Dictamnus gymnostylis* Steven, *Echium maculatum* L., *Gladiolus tenuis* M. Bieb., *Stipa capillata* L., *Stipa tirsia* Stev. – в луговых степях.

### 7.3.4. Оценка гамма- и бета-разнообразия растительности

В настоящее время во флоре заповедника выявлено 559 видов сосудистых растений, из них в геоботанических описаниях представлено 527 видов: 26 деревьев, 25 кустарников, 476 трав. Список флоры сосудистых растений заповедника пока еще не подготовлен, но по предварительным оценкам в геоботанические описания вошло не менее 2/3 флоры сосудистых растений заповедника. В целом флора заповедника составляет 59,4% от потенциальной флоры, что свидетельствует о низком богатстве реальной флоры или о недостаточной ее изученности.

Оценка флористического сходства сообществ с использованием коэффициента Жаккара демонстрирует прежде всего низкий уровень сходства в целом. В отличие от аналогичных расчетов, проведенных для других заповедников (см. гл. 4, 5), ни в одном из сочетаний значение коэффициента не достигает 0,5 и более (табл. 7.6).

На таком низком уровне флористического сходства наибольшие значения коэффициентов имеют следующие пары сообществ: экотонные сообщества – широколиственные леса на склонах и экотонные сообщества – луговые степи. Сходные значения коэффициента Жаккара имеют сообщества пойменных лугов и луговых степей, широколиственных лесов на склонах и луговых степей, а также некоторые другие типы сообществ. Мини-

мальные значения коэффициента Жаккара получены при сравнении сосновых культур с суходольными лугами, луговыми степями и пойменными лугами, а также с черноольшаниками. Значительные флористические различия сосняков и мезоксерофитных травяных сообществ свидетельствуют о том, что сосна была посажена на территории, куда занос зачатков видов мезоксерофитных травяных сообществ был чрезвычайно затруднен.

### 7.3.5. Редкие виды травянистых растений лугово-степных и луговых сообществ

1. *Dictamnus gymnostylis* Stev. – ясенец голо-столбиковый (неопалимая купина). Найден в заповеднике в единственном пункте (кв. 7, выдел 9) Инжавинского лесного массива на участке луговой степи, занятой культурами черешчатого и красного дуба. На этом участке ясенец доминирует в растительном покрове (балл 2 по шкале обилия-покрытия Браун-Бланке). Размеры заросли этого вида 100×150 кв. м. Большая часть растений цветет и плодоносит, но семенное возобновление встречается редко. В целом состояние локальной популяции вполне удовлетворительное, но по мере развития и смыкания культур дуба красного и черешчатого, а также сопутствующих древесных видов ясенец может перейти в угнетенное состояние.

2. *Gladiolus tenuis* Bieb., *Orchis usnulata* L., *Orchis militaris* L., *Inula helenium* L. Эти виды найдены на одном, отдаленном от основного массива участке заповедника – урочище Березовый куст (кв. 132 Инжавинского лесхоза) – изолированном участке леса в преобразованной пойме р. Карай (притоке Вороны). В связи с постоянными антропогенными нарушениями опушек урочища растения находятся под угрозой полного исчезновения.

Таблица 7.6

Флористическое сходство сообществ, рассчитанное по коэффициенту Жаккара

Типы сообществ	A	B	Ed	FM	FV	MD	MF	MS	Pn
A	1	0,178	0,219	0,219	<b>0,358</b>	0,089	0,284	0,176	0,114
B		1	0,261	0,295	0,289	0,145	0,214	0,193	0,236
Ed			1	<b>0,446</b>	0,296	0,279	<b>0,35</b>	<b>0,44</b>	0,117
FM				1	<b>0,335</b>	0,222	0,321	<b>0,381</b>	0,13
FV					1	0,113	0,295	0,22	0,167
MD						1	0,244	0,306	0,055
MF							1	<b>0,381</b>	<b>0,076</b>
MS								1	<b>0,079</b>
Pn									1

Обозначения типов сообществ даны в подписи к таблице 7.4.

Жирным шрифтом выделены максимальные значения, подчеркиванием – минимальные.

3. *Adonis vernalis* L., *Carex humilis* Leyss., *Echium maculatum* L., *Stipa capillata* L., *Stipa tirsia* Stev. (*S. longifolia* Borb., *S. stenophylla* Czern. ex Zalesky). Эти виды обнаружены только в лугово-степных сообществах на склонах балок в бассейне р. Ржавки (урочище Земляное, кв. 128 Инжавинского лесничества, геоботанические описания NN46,48, 50,53), где они произрастают совместно. Кроме того, *Stipa capillata* L. найден на внутривидовой поляне в урочище Березовый куст. Численность их популяций очень мала.

4. *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult & Schult fil. – рябчик шахматовидный и *Fritillaria ruthenica* Wikstr – рябчик русский встречены на опушках широколиственных пойменных лесов и пойменных лугах во множестве. Локальные популяции этих видов многочисленны и имеют особи всех онтогенетических состояний. Однако инвазии деревьев и кустарников на эти территории приведут к сильному сокращению численности и, возможно, почти полному выпадению этих видов из большинства сообществ.

Вероятность сохранения перечисленных видов без дополнительных мер охраны ничтожна, так как они произрастают в лугово-степных сообществах на границах заповедника, которые часто нарушаются в связи с распашкой прилегающих территорий. Механические повреждения и весенний смыв почвы с полей практически полностью уничтожают местообитания этих видов. В результате лугово-степные сообщества сменяются рудеральными. Еще одна причина разрушения лугово-степных сообществ – это весенние и осенние палы. Склоны оврагов и балок, находящихся в охранной зоне и за ее пределами, поджигаются местными жителями. Уничтожение крупных засохших травянистых растений производится для того, чтобы лучше косить на следующий год. В результате помимо перечисленных редкими становятся обычные лугово-степные виды такие, как *Campanula sibirica* L., *Salvia pratensis* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Helictotrichon schellimum* (Hack.) Kitagawa, *Geranium sanguineum* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Dianthus superbus* L. и многие другие.

Таким образом, оценка биоразнообразия растительности заповедника показывает, что выделенная территория в настоящее время хранит большой набор сосудистых растений, обитающих в разнообразных сообществах: от сырых лугов до луговых степей. Проведенную оценку можно рассматривать как точку отсчета для организации мониторинга биоразнообразия растительности заповедника Воронинский. Несомненно,

необходимы дальнейшие исследования флоры и растительности заповедника. Однако принципиальное изменение режима использования территории, начавшееся с момента заповедания, несомненно, должно отразиться на видовом составе и структуре описанных типов сообществ. В связи с этим уже сейчас необходимо составить предварительные прогнозы изменения биоразнообразия и принимать меры по сохранению сообществ, где можно ожидать существенных структурных перестроек и смены видового состава.

#### 7.4. Оценка сукцессионного состояния сообществ и прогноз изменения видового разнообразия растительности заповедника

Для лесных заповедников возможность сохранения биоразнообразия в первую очередь определяется состоянием популяций древесных видов. При стабильном состоянии ценопопуляций деревьев, и в первую очередь эдификаторных видов, лесное сообщество поддерживает в устойчивом состоянии и ценопопуляции подчиненных видов, которые существуют за счет создания гетерогенной среды видами-эдификаторами (см. гл. 1). Для лесных сообществ центра России основу флоры подчиненных видов составляют виды следующих эколого-ценотических групп: неморальной, бореальной (таежно-бореальной), боровой (таежно-боровой), нитрофильной (черноольховой). В основном это теневые или полутеневые по отношению к фактору освещенность-затенение виды. В значительно меньшем числе в лесных сообществах представлены светолюбивые виды (эколого-ценотические свиты: опушечная, мезофино-луговая, лугово-степная и др.), обитающие на лугах, полянах, дорогах и прочих открытых местообитаниях, созданных хозяйственной или рекреационной деятельностью. Практически все процессы восстановительных смен в лесных заповедниках связаны с инвазиями древесных видов как в лесные (под полог старовозрастных лесов, измененных рубками, и культур разного видового состава и возраста), так и в нелесные (опушки, сенокосные поляны в лесу, луга, и пр.) сообщества. В связи с этим необходимо подробно исследовать воздействие этих смен на биоразнообразие всех сообществ заповедника, и в первую очередь тех, в которых преобладают светолюбивые виды.

Основные принципы и методы оценки состояния ценопопуляций деревьев изложены во второй главе. Для оценки состояния ценопопуляций

Таблица 7.7

Доля ценопопуляций разных групп в составе синузиди деревьев  
(в % от общего числа деревьев) в растительных сообществах заповедника

Показатели	Типы растительных сообществ		
	Леса на склонах		
	Посадки березы	Зарастающие поляны и посадки дуба с возрастом до 10 лет	Посадки дуба с возрастом 20–30 лет
Число исследованных площадок 100 кв. м	43	70	69
Группы ценопопуляций (число видов деревьев в заповеднике – 20)			
Инвазионная	<b>45</b>	40	<b>55</b>
Нормальная	10	5	25
Генеративно-одновозрастная	<u>5</u>	15	20
Фрагментарная	50	45	85

Жирным шрифтом выделены максимальные, подчеркиванием – минимальные значения.

деревьев в сообществах Воронинского заповедника все ценопопуляции были разделены на перечисленные во второй главе группы: инвазионные, нормальные и фрагментарные. Ценопопуляции, которые можно было бы отнести к группе регрессивных, на территории заповедника не выявлены. Кроме трех перечисленных группы мы выделили еще одну, в которой имелись только взрослые особи, виргинильные или генеративные. Эта группа условно названа генеративно одновозрастной. Наиболее часто ценопопуляции этой группы встречаются в посадках деревьев.

Спецификой сообществ Воронинского заповедника является широкая представленность инвазионных и фрагментарных ценопопуляций деревьев практически во всех типах сообществ (табл. 7.7): от культур сосны и березы до старовозрастных широколиственных лесов, как пойменных, так и склоновых. Такое состояние видов деревьев связано с очень большой нарушенностью лесов во время, предшествующее созданию заповедника. Сложное сочетание таких воздействий, как выборочные рубки, выпас в лесу, формирование внутривидовых полей вследствие сенокоса, рекреация и уход за культурами, выборочное осушение пойменных лесов и пр., привели к формированию разреженных лесов, в которых был плохо развит подрост и подлесок. Уменьшение населения в окрестных поселениях за последние 10–15 лет и ослабление вследствие этого всех перечисленных воздействий, а также организация заповедника стимулировали процессы инвазии деревьев как на открытые местообитания, так и под полог леса.

Значимость разных видов в процессах восстановления можно оценить по встречаемости инвазионных ценопопуляций разных видов деревьев в исследованных сообществах (табл. 7.8).

Так, виды 1-ой группы (см. табл. 7.8) не играют существенной роли в процессах инвазии в лесах заповедника. Среди них два вида – красный дуб и ясенелистный клен – интродуценты, и их присутствие связано с посадками, хотя ясенелистный клен довольно активно осваивает пойменные леса – сообщества, наиболее близкие к его природным местообитаниям. Сосна и береза в условиях заповедника не могут конкурировать с широколиственными видами, а черная ольха слабо возобновляется в связи с отсутствием валежа или другого подходящего субстрата.

Инвазионные ценопопуляции видов 2-ой группы: клена полевого, ясеня, яблони и рябины встречаются чаще и в большем наборе растительных сообществ, но явно в недостаточном количестве для активного внедрения. Особенно следует подчеркнуть малую встречаемость ясеня и его почти полное отсутствие в инвазионных комплексах деревьев в культурах сосны и березы, а также на зарастающих полянах. Это связано с очень малой численностью взрослых плодоносящих деревьев в массиве в целом.

Виды 3-ей группы, начиная с осины, отличаются высокой встречаемостью и большим разнообразием сообществ, в которые они внедряются.

Чемпионами в этом отношении являются татарский и остролистный клены, черемуха и ильм. Повсеместные инвазии клена остролистного и отчасти ильма были описаны ранее для широколиственных лесов Украины [Смирнова и др., 1990]. Высокая встречаемость инвазионных ценопопуляций черемухи в заповеднике – зоохорного вида, по всей вероятности, связано с особенностями орнитофауны, но исследования особенностей расселения черемухи не проводилось. Более чем в половине сообществ встречаются инвазионные ценопопуляции липы, но высокий процент встре-

#### 7.4.1. Состояние ценопопуляций деревьев-эдификаторов – ключевых видов лесных сообществ

*Дуб черешчатый.* На зарастающих полянах и в культурах дуба до 10 лет (табл. 7.9) сформировалась инвазионная ценопопуляция с достаточно высокой численностью (1255 особей/га). В культурах дуба 20–30 лет (см. табл. 7.9) общая численность инвазионной ценопопуляции выше, что может быть связано как со спецификой участков, так и с пополнением ценопопуляции особями естественного происхождения. Одновременно в ценопопуляции существенную часть составляют виргинильные особи и появляются плодоносящие, молодые генеративные особи. В обоих типах сообществ онтогенетический спектр ценопопуляций дуба имеет левосторонний характер, но он неполночленный, так как отсутствует большая часть генеративных и сенильных особи.

В культурах дуба 40–50-лет и в дубравах 60–80 лет (см. табл. 7.9, Ех + FM) ценопопуляции можно условно назвать нормальными, но в них отсутствуют старые генеративные и сенильные особи, максимальная численность свойственна средневозрастным генеративным особям. Такой тип спектра связан с тем, что развитие первого после посадки поколения еще не завершилось.

Отличия ценопопуляций в двух последних типах сообществ связано с тем, что регулярный уход за культурами 40–50 лет (осветление) определял возможность частичного приживания особей следующего поколения ( $im_1$ ,  $im_2$ ), в то время как в дубравах с сомкнутым пологом и развитым вторым ярусом из клена остролистного, липы, вяза гладкого пополнения ценопопуляции почти не происходит. Новая волна пополнения возможна только после распада  $A_1$  и  $A_2$  ярусов в больших окнах естественного происхождения. Однако поскольку в лесах заповедника господствуют насаждения небольшого абсолютного возраста (60–80 лет), ожидать в ближайшее время массового образования окон не следует. Еще два исследованных типа сообществ: культуры березы 40–50 лет и осинники (см. табл. 7.9, В, FM<sub>2</sub>), возникшие после сплошных рубок широколиственных лесов, также не содержат достаточного для левостороннего типа спектра числа молодых особей, но они имеют как молодые, так и средневозрастные и старые генеративные особи. Следует отметить, что на всех пробных площадках не было найдено сенильных растений дуба.

Таким образом, предварительный анализ состояния ценопопуляций дуба показывает, что в

настоящий момент имеется достаточно сообществ, где существует и успешно развивается молодое поколение дуба.

*Вяз гладкий.* Состояние ценопопуляций вяза гладкого в очень большой степени сходно с таковым дуба, но причина иная; в первом случае высокая численность дуба – результат лесохозяйственных мероприятий, во втором – особенностей биологии этого вида, имеющего черты пионерной стратегии: высокая семенная продуктивность, быстрый рост в молодости и раннее начало размножения. Наиболее мощная инвазия этого вида отмечена на зарастающих полянах и в осинниках. Видимо, это связано с непосредственной близостью источников семян – генеративных вязов. Хотя темпы развития вяза выше, чем дуба, развитие первого после начала инвазии поколения и у этого вида еще не закончилось, так как в ценопопуляциях очень мало средневозрастных и практически отсутствуют старые генеративные и сенильные особи. В целом состояние ценопопуляций вяза, как и дуба, свидетельствует об успешном внедрении этого вида в лесные массивы и о возможности формирования устойчивых ценопопуляций.

*Ясень обыкновенный.* Состояние ценопопуляций этого эдификатора широколиственных лесов центра России в Воронежском заповеднике нельзя признать благополучным. В отличие от дуба, ценопопуляции ясеня (см. табл. 7.9, Ех + MF, FM<sub>1</sub>, FM<sub>2</sub>) представлены только в трех типах сообществ, они очень малочисленны и их онтогенетические спектры существенным образом отличаются от левостороннего эталонного типа. Потенциальный эдификатор широколиственных лесов – ясень – в массивах заповедника играет роль ассектатора. Такое состояние ценопопуляций ясеня является следствием по крайней мере двух причин: 1) практически вся территория заповедника в прошлом была распахана и резерватов ясеня почти не осталось; 2) лесное хозяйство длительно велось только на дуб. В настоящее время условий для естественного расселения по территории заповедника этого зонального эдификатора не существует и целесообразно вводить его путем посева или посадки на зарастающие поляны для восстановления полносоставной древесной синузии.

*Липа сероцелистная.* Состояние ценопопуляций липы в лесах заповедника практически не отличается от состояния ценопопуляций ясеня (см. табл. 7.9).

Везде, где зарегистрировано присутствие липы, кроме описанных участков дубравы, спектры инвазионные, но численность так мала, что вероятность развития полночленных ценопопуляций

таблица 7.7 (окончание)

Типы растительных сообществ				
Водораздельные леса			Поименные леса	
Посадки дуба с возрастом 40-50 лет	Старовозрастные широколиственные леса	Осинники	Посадки сосны	Широколиственные леса
48	49	55	51	51
Группы ценопопуляций (число видов деревьев в заповеднике - 20)				
40	30	45	45	35
30	20	15	15	20
10	5	15	30	30
40	60	55	50	45

Таблица 7.8

## Встречаемость инвазивных ценопопуляций в сообществах заповедника

Виды	Типы сообществ						
	В	Ех (1-10)	Ех (10-20)	Ех+ FM <sub>1</sub>	FM <sub>2</sub>	Рп	FV <sub>1</sub>
1-я группа							
<i>Pyrus communis</i>			3,6				
<i>Populus nigra</i>			7,1				
<i>Pinus sylvestris</i>	35,7						
<i>Quercus rubra</i>			7,1				
<i>Alnus glutinosa</i>			3,6			1,9	
<i>Acer negundo</i>			7,1				56,9
<i>Betula pendula</i>	7,14				16		
2-я группа							
<i>Acer campestre</i>		7,14		14,3		1,96	
<i>Fraxinus excelsior</i>				10,7	8		17,6
<i>Malus sylvestris</i>		10,		25			3,9
<i>Sorbus aucuparia</i>	7,14			10,7	8	31,4	
3-я группа							
<i>Populus tremula</i>	14,3	10,7	7,1	14,3	16		
<i>Quercus robur</i>	42,9	64,3	67,9		44	15,7	
<i>Lilja cordata</i>	67,8	7,14		14,28		17,6	
<i>Ulmus glabra</i>		39,3	10,7		28	9,8	11,8
<i>Padus avium</i>	21,4		10,71	14,28	16	31,4	29,4
<i>Acer platanoides</i>	92,9	25	25	71,43	76	86,3	3,9
<i>Acer tataricum</i>	17,9	35,7	21,42	42,9	68	31,4	41,2

Типы сообществ: на склонах: В – посадки березы, Ех (1-10) – поляны и посадки дуба до 10 лет, Ех (10-20) – посадки дуба до 20 лет, Ех (40-50)+FM<sub>1</sub> – посадки дуба 40-50 лет и старовозрастные широколиственные леса, FM<sub>2</sub> – осинники; в пойме: Рп – посадки сосны, FV<sub>1</sub> – старовозрастные широколиственные леса. Виды расположены в порядке увеличения набора сообществ, в которых они встречаются. Жирным шрифтом выделены максимальные значения встречаемости в каждом типе сообществ.

чаемости отмечен только в культурах березы, окруженных небольшими фрагментами старых широколиственных лесов.

Особого внимания в этой группе заслуживает дуб черешчатый – как зональный эдификатор. В большинстве зональных широколиственных лесов [Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994] дуб не возобновляется под пологом широколиственных деревьев. Основные сообщества в центральной России, где отмечено успешное возобновление этого вида – поляны, зарастающие сенокосы и пастбища, а также культуры сосны (см. гл. 5).

В Воронинском заповеднике в связи с сильным нарушением в недавнем прошлом подрост и почвенного покрова выпасом в лесах дуб успешно возобновляется не только на опушках и участках с культурами сосны и березы, но и в широколиственных лесах. Однако наиболее часто инвазивные ценопопуляции этого вида встречаются на опушках, которые представляют собой участки луговой степи, где были посажены культуры дуба. На таких участках нет поросли лиственных видов и высоких лесных трав, затеняющих подрост, поэтому развитие самосева дуба идет здесь весьма успешно.

Таблица 7.9

## Онтогенетический гистогам ценопопуляций основных видов деревьев

Онтогенетические состояния	Типы сообществ					
	Ех (1-10)	Ех (10-20)	Ех+ FM <sub>1</sub>	FM <sub>1</sub>	В	FM <sub>2</sub>
<i>Quercus robur</i>						
im1	385	225	540	12,5	40	115
im2	510	547,5	72,5		55	100
v1	240	807,5	25	5	30	
v2	117,5	680	20	7,5		45
g1	2,5	190	107,5	42,5	5	45
g2			175	155	20	57,5
g3	1255				5	2,5
Всего, особей/га	1255	2450	940	222,5	155	365
<i>Fraxinus excelsior</i>						
im1			47,5	5		12,5
im2			15	10		20
v1			17,5	7,5		12,5
v2			35	37,5		37,5
g1			10	5		25
g2			7,5	2,5		5
Всего, особей/га			132,5	67,5		112,5
<i>Tilia cordata</i>						
im1			17,5	155	75	5
im2			27,5	210	35	5
v1			5	310	5	5
v2			7,5	232,5		2,5
g1			2,5	60		
g2				2,5		
Всего, особей/га			60,0	970	115,0	17,5
<i>Ulmus glabra</i>						
im1	52					174
im2	98,2					209
v1	89,3					136
v2	26,8					82
g1	1,8					75
g2						31
g3						2
ss						0,7
Всего, особей/га	241					539
<i>Клен остролистный</i>						
im1	335	80	1495		240	2815
im2	797,5	165	2010	375	630	4717,5
v1	272,5	155	972,5	310	770	817,5
v2	72,5	90	282,5	610	70	200
g1	2,5	30	35	455	5	167,5
g2	7,5		6,25	260		52,5
g3				15		
Всего, особей/га	1487,5	520,0	4801,25	2025	1715,0	8770,0
<i>Клен татарский</i>						
im1	725	112,5	1452,5	445	765	162,5
im2	837,5	287,5	752,5	542,5	2145	177,5
v1	252,5	307,5	145	250	1062,5	142,5
v2	145	272,5	105	437,5	10	55
g1	32,5	142,5	47,5	12,5		2,5
g2	7,5	77,5	7,5	12,5		
g3		5	7,5			
Всего, особей/га	2000,0	1205,0	2517,5	1700,0	3982,5	540,0

минимальная. Причины столь низкой численности те же, что и для ясеня. Кроме того, липа еще более интенсивно, чем ясень, использовалась на поделки.

*Клены остролистный и татарский.* Эти два вида доминируют по численности в ценопопуляциях всех

исследованных типов сообществ. Практически все их ценопопуляции имеют левосторонние спектры: инвазионные или переходные к нормальным полночленным: старые генеративные особи как у остролистного, так и у татарского кле-

нов встречаются в минимуме в отдельных сообществах. Максимальная численность особей клена остролистного отмечена в осинниках и 40–50-летних культурах дуба, а клена татарского – в культурах березы (см. табл.7.9). И в том, и в другом случае причиной является расположение источников зачатков.

Сравнивая особенности ценопопуляций рассмотренных видов, можно разделить их на две группы: в первую входят клены, вяз и дуб, во вторую – ясень и липа. Предварительный прогноз развития ценопопуляций видов первой группы: возможность перехода к спонтанному развитию на протяжении жизни одного-двух поколений; видов второй группы – невозможность без содействия расселению и развитию достигнуть устойчивого состояния за время развития одного-двух поколений.

Ценопопуляции остальных рассмотренных видов (кроме березы бородавчатой, осины и сосны) имеют в основном фрагментарные ценопопуляции. Однако следует отметить, что эти фрагментарные ценопопуляции представлены почти исключительно молодыми особями (включая молодые генеративные растения). Это свидетельствует об эпизодически возникающих возможностях внедрения природных обитателей лесов, сохранившихся в отдельных убежищах, в большую часть сообществ заповедника.

#### 7.4.2. Прогноз изменения состава древесной синузии в основных типах сообществ

Опушки, склоновые и пойменные леса, включая культуры сосны и березы (рис.7.5А, Б), в течение жизни одного поколения превратятся в широколиственные леса с разной долей участия широколиственных видов деревьев. Так, в широколиственных лесах на склонах на первое место по численности ценопопуляции в целом и пре-генеративных особей особенно выходит клен остролистный, за ним следуют дуб, ясень и липа (рис.7.5В–Д). В пойменных широколиственных лесах первое место по численности ценопопуляций занимает клен татарский; на опушках – дуб (рис.7.5Е), в культурах березы – клен остролистный, затем следуют дуб, липа и береза.

По общему числу видов деревьев первое место занимают сообщества трех типов: склоновые и пойменные широколиственные леса и опушки (см.

табл.7.3). По числу деревьев, имеющих инвазионные ценопопуляции (см. табл.7.8), на первом месте находятся опушки с культурами дуба 10–20-летнего возраста, поскольку за это время в открытые местообитания (после посадок культур дуба ряды между ними прокапывались или пропалались) успели попасть семена многих видов деревьев.

Следует обратить внимание, что и в травяных сообществах, несмотря на эпизодическое их использование в настоящее время как сенокосов, существует довольно много деревьев и кустарников (см. табл.7.2), которые располагаются в ярусе В и С. Их численность пока очень мала, но особенности расположения пойменных лугов и луговых степей внутри лесного массива или по его границе приводят к выводу о неизбежности зарастания их деревьями и кустарниками и превращение в лесные сообщества.

Следует обратить внимание на особенность демутиационных процессов в лесных сообществах заповедника: ценопопуляции деревьев-эдификаторов находятся на одном и том же этапе развития. Это объясняется практически одномоментным ослаблением, а затем и прекращением антропогенных воздействий на растительные сообщества. Судя по возрасту наиболее массовой фракции подроста – 10–20 лет, для большинства сообществ удалось зарегистрировать начальный этап восстановительных сукцессий. В данном заповеднике, особенно в отличие от заповедника Калужские засеки (см. гл. 5), отсутствуют участки, где лесная среда сохранялась на протяжении жизни нескольких поколений деревьев.

Такое большое сходство этапов развития сообществ разных типов может неблагоприятно сказаться на видовом разнообразии растительности заповедника. Следующий этап развития лесных сообществ – абсолютное доминирование генеративных особей деревьев и кустарников – приведет к созданию под пологом леса выровненной теневой обстановки. Это, в свою очередь, приведет к сокращению численности и выпадению из состава сообществ светолюбивых видов кустарников и трав, существование которых в разновозрастных широколиственных лесах определяется в первую очередь наличием окон распада и ветровально-почвенными комплексами. В большинстве лесов заповедника Воронинский такие структуры появятся через 100 и более лет. В связи с этим проблема сохранения недревесной флоры является наиболее актуальной для заповедника и требует разработки срочных мероприятий по поддержанию биологического разнообразия.

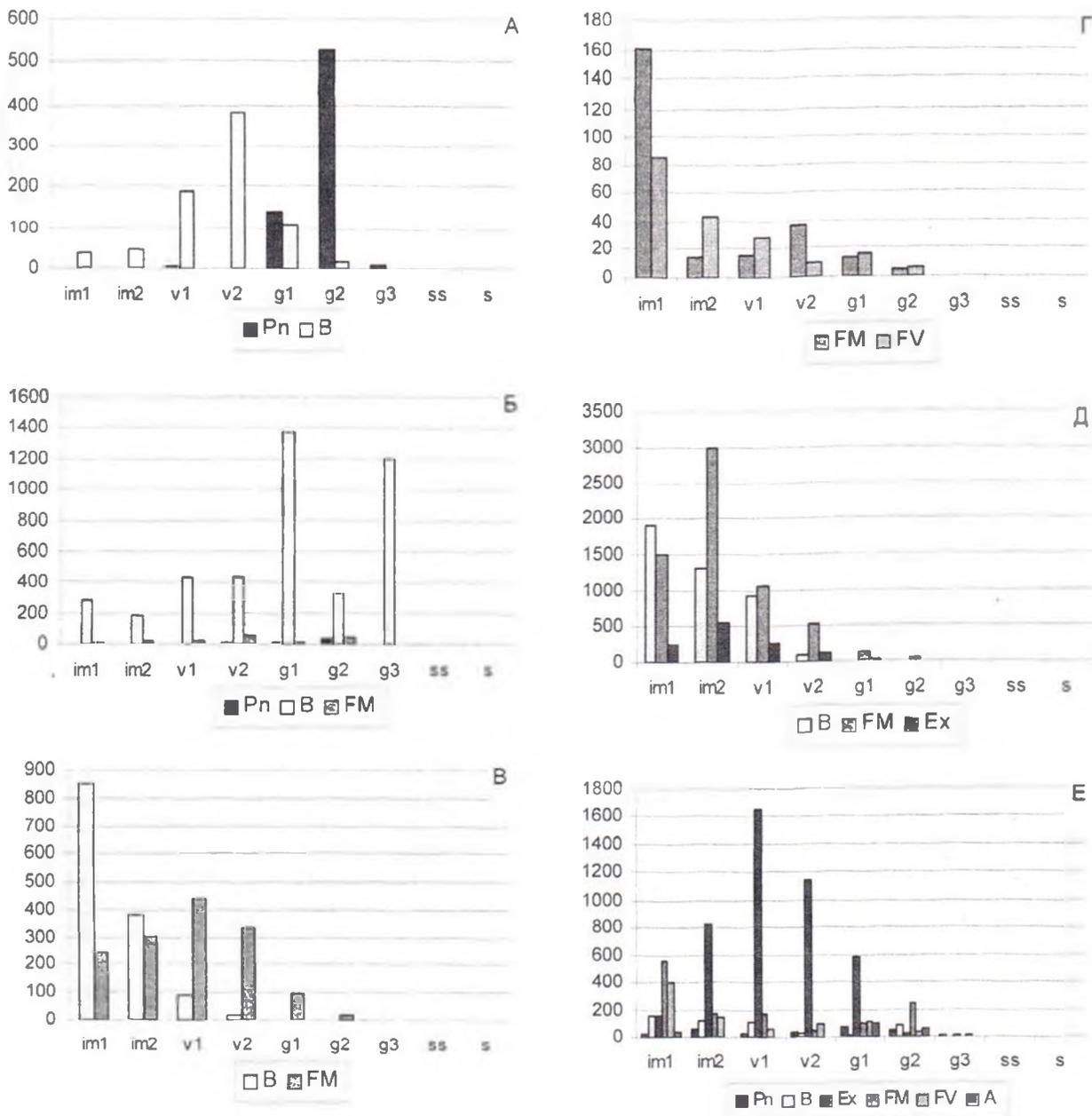


Рис.7.5. Онтогенетические спектры ценопопуляций деревьев

Виды: А – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula pendula*, В – *Tilia cordata*, Г – *Fraxinus excelsior*, Д – *Acer platanoides*, Е – *Quercus robur*. Названия типов сообществ см. в тексте. Ось абсцисс – онтогенетические состояния, ось ординат – число особей на га

### Заключение

Оценка биологического разнообразия растительных сообществ заповедника Воронинский выявило их значительное видовое богатство и наличие разнообразной эколого-ценотической структуры. Однако основной особенностью ра-

стительных сообществ заповедника и растительного покрова в целом является существенное отличие видового состава и структуры сообществ от типичных сообществ лесостепи. Эти отличия проявляются: 1) в отсутствии среди константных видов типичных доминантов лесных, луговых и экотонных сообществ; 2) в сходстве константных видов экологически различных сообществ

склоновых и пойменных лесов, суходольных и пойменных лугов); 3) в составе специфичных видов, к которым относятся обычные растения широколиственных лесов и луговых степей; 4) в наличии среди редких и исчезающих на данной территории видов обычных обитателей луговых степей, таких, как виды родов *Stipa*, *Koeleria* и *Adonis vernalis*, *Echium rubrum*, а также многие другие. Все эти особенности определяются практически непрерывным (на протяжении многих столетий – тысячелетий) использованием территории заповедника, которое привело к стиранию многих видовых и структурных различий сообществ и нивелировало их экотопические отличия.

Предварительный прогноз развития растительных сообществ заповедника показывает, что судьба разных групп видов в них различна. Так, во всех современных лесных сообществах, кроме сильно затопленных черноольшаников, ожидается увеличение числа видов деревьев и кустарников и формирование ими за 100–200 лет полночленных ценопопуляций с устойчивым оборотом поколений. В этих же сообществах увеличится доля неморальных и, особенно после начала формирования окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов, нитрофильных и опушечных видов. На первых же этапах формирования многовидовых древостоев за счет создания сильного затеняющего полога деревьями нового поколения число светолюбивых видов опушечной, мезофитно-луговой, лугово-степной и других экологическо-ценотических групп начнет сильно сокращаться.

Тот же процесс усиления роли теневой флоры в растительности заповедника будет происходить и на нелесных территориях при условии полного прекращения сенокосения и выпаса. В таком случае через 100–200 лет при сохраняющемся абсолютно заповедном режиме в растительном покрове заповедника останется не более 1/3 от существующих сосудистых растений.

В связи с этим необходимо принимать следующие меры:

1 – увеличить площадь заповедника за счет сохранившихся фрагментов луговых степей путем организации лугово-степных заказников и разработать для них режим сенокосения, благоприятствующий восстановлению локальных популяций типичных и редких видов;

2 – проводить постоянную пропаганду природоохранных мероприятий с местным населением с целью:

а – прекращения практики выжигания ветоши на участках луговых степей;

б – прекращения распашки остатков луговых степей на границах полей и лесов и задушения 30–50-метровой полосы вдоль леса, особенно на эрозионно опасных участках; на этих полосах необходимо производить рекультивацию семенами местных популяций степных растений;

в – организации общественных работ по закреплению оврагов и посадке ягодных и декоративных кустарников и лекарственных трав, по рекультивации типичных и редких степных растений семенами из местных популяций.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованные заповедники расположены в подзонах хвойно-широколиственных (леспаркхоз Горки и Приокско-Террасный заповедник), широколиственных (заповедник Калужские засеки и Брянский лес) лесов и в лесостепи (Воронинский заповедник). При этом основные климатические параметры (среднегодовые температуры и осадки) в большинстве из них отличаются весьма несущественно. Исключение составляет заповедник Воронинский, где годовая сумма осадков на 100–150 мм меньше, чем в остальных заповедниках.

Такое сходство основных климатических параметров, видимо, определяет возможность совместного существования зональных эдификаторов: ели европейской и широколиственных видов деревьев в большинстве исследованных заповедников. Так, устойчивое существование ели отмечено в большем или меньшем числе типов растительных сообществ во всех заповедниках, кроме Воронинского. Устойчивое существование широколиственных видов деревьев то в большем, то в меньшем составе отмечено для всех заповедников. Таким образом, в лесном покрове большинства исследованных заповедников (кроме Воронинского) есть условия для постоянного присутствия как неморальных видов – свиты широколиственных видов-эдификаторов, так и бореальных видов – свиты темнохвойного эдификатора – ели европейской.

Анализ истории природопользования в пяти заповедниках центра европейской России показал, что существующие в настоящее время растительные сообщества и лесной покров в целом в своем составе и структуре отражают особенности хозяйственных преобразований рассматриваемых территорий в течение по крайней мере двух тысячелетий. Особо следует подчеркнуть, что значительная часть площадей всех рассматриваемых заповедников неоднократно прошла через безлесную фазу (распашки или пожаров). Для многих, в

настоящее время лесных участков заповедников последняя нелесная фаза предшествовала развитию современного поколения деревьев.

По признаку наличия в пределах заповедника больших по протяженности участков леса, в которых популяции деревьев-эдификаторов развиваются спонтанно в течение жизни двух и более поколений наиболее долго живущих деревьев, заповедники разделены на две неравные (части) группы. Первую составляет один заповедник – Калужские засеки, где такие участки довольно хорошо выражены в пределах бывшей засечной черты Российской империи. Во вторую группу входят все остальные заповедники. В некоторых (Приокско-Террасный заповедник и Брянский лес) среди относительно крупных лесных массивов имеются лишь небольшие фрагменты лесов, в которых начался распад первого поколения деревьев, выросших (или посаженных) около 100–150 лет назад. Остальные заповедники (Горки и Воронинский) таких участков практически не имеют.

Проведенная в работе типизация геоботанических описаний, основанная на сочетании модифицированного доминантного покрова и оценки положения каждого конкретного описания в осях факторов (экологических или иных) с помощью методов косвенной или прямой ординации, позволила выделить сходные группы фитоценозов (и/или фитоценозов) в растительном покрове разных заповедников, дать оценку и составить прогнозы изменения биоразнообразия. Модификация доминантного покрова состоит в замене доминирующего вида доминирующей эколого-ценотической группой.

В лесном покрове рассматриваемых заповедников в целом в зависимости от эколого-ценотической структуры групп фитоценозов или фитоценозов выделены 4 основных группы типов растительных

сообществ. В первой группе господствуют виды неморальной эколого-ценотической группы, во второй – бореальной, в третьей – нитрофильной, в четвертой – боровой. При этом доминантами древесной синузнии выступают как зональные эдификаторы (ель и широколиственные виды), так и пионерные виды (береза, осина, сосна). Кроме того, описаны группы сообществ, в которых содоминируют неморальная и бореальная группы. Для всех исследованных заповедников общими являются группы типов сообществ с господством неморальных и нитрофильных видов. Для трех заповедников (Приокско-Террасный, Брянский лес, Калужские засеки) общей является группа типов сообществ с господством неморальных и бореальных видов и только два – с господством бореальных видов.

Анализ экологических пространств типов фитоценозов, а также подробный экологический анализ модельной фитоценозы малого речного бассейна в Приокско-Террасном заповеднике позволили выявить общий для всех групп типов сообществ экологический ареал и специфические области для конкретных групп типов сообществ. Исследования показали, что в пределах общего экологического ареала могут устойчиво существовать как ель совместно с широколиственными видами, так и подчиненные виды из свиты неморальных и бореальных видов. В связи со сходством климатических параметров и диапазонов экологических пространств во всех исследованных в Нечерноземье заповедников выводы, полученные в ходе анализа растительного покрова модельной катены, можно распространить на остальные заповедники. Таким образом, исследования расположения растительных сообществ в пределах экологического пространства позволяет предположить, что (при условии введения заповедного режима) на большей части современных экотопов в пределах Нечерноземья высока вероятность формирования хвойно-широколиственного субклимакса с содоминированием видов неморальной и бореальной эколого-ценотических групп.

Исследования растительного покрова модельной катены показали, что в современных, довольно сильно преобразованных экотопах часть экологического пространства является специфической для групп типов сообществ с господством видов одной из перечисленных выше эколого-ценотических групп.

Выделенные по особенностям эколого-ценотической структуры группы сообществ в разных заповедниках неоднородны по основным показателям биоразнообразия.

Среди сообществ, в травяном покрове которых доминирует неморальная эколого-ценотическая группа, наибольшее видовое богатство, максимальная видовая насыщенность и наибольшее значение индекса разнообразия Уиттекера характерно для широколиственных лесов двух заповедников. Во-первых, для разновозрастных, существующих на одной и той же территории в течение нескольких поколений, широколиственных лесов засечной черты в пределах заповедника Калужские засеки. В этих сообществах имеется наибольшее среди заповедников Нечерноземья число видов деревьев и кустарников. При этом все виды деревьев, кроме дуба, имеют полночленные ценопопуляции, а лесные массивы имеют четко выраженную оконную мозаику и хорошо развитую ветровально-почвенную структуру. Во-вторых, такие же высокие значения биоразнообразия характерны для практически одновозрастных широколиственных лесов Воронинского заповедника, не обладающих аналогичной структурой в связи с непрерывными выборочными рубками. Эти леса очень сильно преобразованы выпасом и имеют в некоторых местах парковый характер. Высокие показатели биоразнообразия в широколиственных сообществах Воронинского заповедника определяются, таким образом, разнообразными типами антропогенных нарушений.

Существенные различия в показателях биоразнообразия широколиственных лесов сравниваемых заповедников проявляются в отношении наборов константных и специфических видов. Так, в рассматриваемых сообществах заповедника Калужские засеки константными являются типичные виды широколиственных лесов конкурентной и стресс-толерантной стратегий (С- и S-стратегии), а заповедника Воронинский – ассектаторы рудеральной стратегии (R-стратегии). В то же время в широколиственных лесах заповедника Воронинский типичные неморальные виды-доминанты выступают лишь в качестве ассектаторов.

При сходстве большинства показателей биоразнообразия прогнозы его изменения в этих заповедниках различны. Разновозрастные широколиственные леса заповедника Калужские засеки уже достигли устойчивого соотношения между структурным и видовым разнообразием, и не отмечается трендов их изменений. В одновозрастных широколиственных лесах заповедника Воронинский после введения заповедного режима только начинается инвазия широколиственных деревьев, и их сомкнутый полог без окон и ветро-

важно-почвенных комплексов в течение десятилетий будет оказывать мощное преобразующее воздействие на видовой состав подчиненных ярусов, сокращая его видовое разнообразие.

Широколиственные сообщества остальных заповедников отличаются от рассмотренных выше меньшим видовым богатством и меньшими значениями коэффициента Уиттекера. Это связано с тем, что по степени восстановления структурного разнообразия они занимают промежуточное положение между широколиственными лесами заповедников Воронинский и Калужские засеки. По уровню видового богатства и значениям индекса Уиттекера к этим широколиственным лесам приближается группа типов сообществ с господством неморальных видов в травяном покрове и разными доминантами в древесном ярусе. Однако такие показатели биоразнообразия, как эколого-ценотическая структура травяного покрова и видовая насыщенность, оказались стабильными для всей группы типов сообществ с господством неморальной эколого-ценотической группы. Видимо, это наиболее консервативные признаки сообществ, которые довольно долго сохраняются после антропогенного преобразования первичной структуры и смены эдификатора.

Сообщества неморальной группы, в которых в качестве видов-эдификаторов выступают мелколиственные или хвойные деревья, характеризуются пониженным видовым богатством при относительно высокой видовой насыщенности и, соответственно, большей выровненностью (меньшие значения индекса Уиттекера) при сходстве эколого-ценотической структуры с широколиственными лесами. Резкое увеличение видового разнообразия и неоднородности происходит лишь в том случае, когда в производных сообществах неморального типа улучшается режим освещенности, что отмечено в травяных березняках и сосняках, обра-

зовавшихся на месте сообществ неморального типа.

Следующая группа сообществ, которая встречается во всех заповедниках, характеризуется высоким участием неморальных видов и связана с поймами малых рек. В этой группе, так же как и в предыдущей, выделяются черноольховые сообщества Калужских засек, где отмечены наивысшие показатели биоразнообразия, что лишний раз подтверждает его уникальность среди исследованных заповедников. В остальных заповедниках при сходстве эколого-ценотической структуры снижение биоразнообразия связано с разнообразными антропогенными воздействиями.

Из всех измеренных параметров биологического разнообразия видовая насыщенность в лесных сообществах неморального и неморально-бореального типов колеблется в относительно узких пределах; этот параметр существенно снижается в неблагоприятных экологических условиях (переувлажнение и высокая кислотность), а возрастает при увеличении освещенности.

На основе демографического анализа популяций деревьев можно предложить следующую схему прогноза развития лесного покрова в расемагриваемых заповедниках: 1) формирование зональных широколиственных субклимаксов с полным набором эколого-ценотических групп теневых лесов (Калужские засеки); 2) формирование диаспорического широколиственного субклимакса с неполным набором деревьев-эдификаторов и ограниченным набором трав эколого-ценотических групп теневых лесов (Горки Ленинские, Воронинский заповедник); 3) формирование диаспорического широколиственно-хвойного субклимакса с неполным набором широколиственных деревьев-эдификаторов и относительно полным набором трав эколого-ценотических групп теневых лесов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров А. М.* Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения. М.: Мысль, 1968. 246 с.
- Абатуров А. В., Кочевая О. В., Янгутов А. И.* 150 лет Лосиноостровской лесной даче. Из истории национального парка "Лосиный остров". М.: Аслан, 1997. 228 с.
- Александрова В. Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Алексеев Ю. А.* Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М.: Аргус, 1996. 251 с.
- Анненская Г. Н., Видина А. А., Жучкова В. К., Коноваленко В. Г., Мамай И. И., Поздеева М. И., Смирнова Е. Д., Солнцева Н. А., Цесельчук Ю. Н.* Морфологическая структура географического ландшафта // Ландшафтоведение. 1963. Вып. 2. С. 5-28.
- Арманд Д. Л.* Историческое прошлое современной природы лесостепных и степных районов // Значение идей В. В. Докучаева для борьбы с засухой. М.: АН СССР, 1955. С. 7-38.
- Арнольд Ф. К.* Хозяйство в Русских лесах. СПб., Девриен, 1880. 290 с.
- Арнольд Ф. К.* Русский лес. Т. 2. Ч. 1. СПб.: Изд-во А. Д. Маркса, 1891. 705 с.
- Арнольд Ф. К.* История лесоводства в России, Франции и Германии. СПб.: Изд-во А. Д. Маркса, 1895. 405 с.
- Археологическая карта России: Калужская область. Сост. Ю. А. Краснов. М.: Авто, 1992. 160 с.
- Археологические памятники Тамбовской области. Тамбов: ТГПИ, 1983. 7 с.
- Атлас Тамбовской области. М.: ГУГК, 1981.
- Атлас Серпуховского уезда в 4-х частях, м-б 1:84000. 1784 г. РГАДА. ф. 1356, оп. 1, 2N 02429.
- Балоис М. М.* Лесозоологические аспекты бобрового хозяйства в антропогенном ландшафте // Лесоведение. 1990. № 17 С. 29-37.
- Балявичене Ю.* Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс: Моклас, 1991. 220 с.
- Барабаш-Никифоров И. И.* Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса. Воронеж: ВГУ, 1950. 107 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с. Т. 2. 572 с.
- Буковский К. И.* Книга путешествий. М.: Географгиз, 1967. 308 с.
- Будохов А. Д.* Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. Брянск: Брян. Гос. пед. ун-т, 1996. 104 с.
- Буневич А. Н.* Итоги расселения зубров по территории Беловежской пуши // Заповедники Белоруссии. Минск.: Ураджай, 1991. Вып. 15. С. 98-109.
- Буров В. А.* А погост Жабня пуст... М.: Ин-т археологии РАН, 1994. 140 с.
- Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. М.: Наука, 1983. 248 с.
- Вейнберг П. И.* Влияние зубров на древесную растительность широколиственных лесов Северо-Осетинского заповедника и заказника "Цейский" // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 131-146.
- Верещагин Н. К., Русанов О. С.* Копытные северо-запада СССР. Л.: Наука, 1979. 308 с.
- Видина А. А.* Методические вопросы полевого крупномасштабного ландшафтного картографирования // Ландшафтоведение. М. 1963. С. 102-127.
- Владьшевский Д. В.* Кормодобывающая деятельность лесных птиц и зверей и ее биогеоценологическое значение: Автореф. дисс... докт. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева, 1980. 38 с.
- Воробьев Д. П.* Типы лесов европейской части СССР. Киев: АН УССР, 1953. 450 с.
- Воронин А. А.* Средообразующая деятельность бобров на водоемах Калужской области // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970. С. 84-94.
- Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Чистикова А. А.* Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1987. С. 116-119.

- Восточноевропейские широколиственные леса. О.В.Смирнова – ред. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Врангель В. История лесного законодательства Российской империи. С присоединением очерка истории корабельных лесов России. Спб.: Тип. Фишера, 1841. 153 с.
- Гамель И. Описание Тульского оружейного завода в историческом и техническом отношении. М. 1826. 263 с. Прибавления. 69 с.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: БИН АН СССР, 1989. 63 с.
- География Тамбовской области. Учебное пособие. Тамбов. 1961. 128 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза // Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа, 1961. Т.1.
- Гороягин А.А. Растительность Татарской республики // Географическое описание Татарской республики. Ч.1. Природа края. Казань. 1921. С.143-222.
- Городец В.А. Бронзовый век на территории СССР // Сов. Энцикл. 1-е изд. 1927. Т.7. С.610 - 626.
- Готье Ю.В. Заметки по истории защиты южных границ Московского государства // Исторические известия. 1913. №2. С.47 - 57.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. 1972. Т. IV. С.137-334.
- Гуман В.В. Рубки последнего десятилетия (1914-1924 гг.) и возобновление вырубок и гарей. Л.: Ленинградский сель-хоз. ин-тут, 1926. 57 с.
- Данилова Л.В. Крестьянский опыт природопользования в историческом центре средневековой Руси // Традиционный опыт природопользования в России. Л.В.Данилова, А.К.Соколова – ред. М.: Наука. 1998. С.57-76.
- Дворникова Н.П., Коробейникова В.П. Влияние жизнедеятельности речного бобра на прибрежные фитоценозы Ильменского заповедника // Грызуны. Материалы VI Всесоюзного совещания. 1983. С.486-489.
- Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей, 1989. 105 с.
- Дидух Я.П., Плюта П.Г. Применение фитоиндикации для комплексной характеристики природных режимов различных элементов склонов // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1991. № 2. С.106-113.
- Дидух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморегима и эдафических) // Экология. 1994. №2. С.34-43.
- Дидух Я.П., Плюта П.Г., Каркуцев Г.Н. Опыт фитоиндикации экологических режимов экотопов долины р.Ворсклы // Ботанический журнал. 1991. Т.76. №5. С.699-709.
- Динамическая геоморфология: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1992. 448 с.
- Домников Г.В. Зоогенная дефолиация и вторичная вегетация древостоев в Курских дубравах // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М.: Наука, 1979а. С.105-122.
- Домников Г.В. Распределение очагов массового размножения зеленой дубовой листовертки в дубравах центральной лесостепи // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М.: Наука, 1979б. С.86-105.
- Дудник Н.И. Природные ресурсы и ландшафты Тамбовской области. Тамбов: ТГПИ, 1980. 143 с.
- Дылис Н.В. Основы биоценологии. М.: МГУ, 1978. 172 с.
- Дыренко С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Евгин А.В. Козельск. Средневековая Русь (очерки социально политической истории X-XVII вв.). Тула: Лев Толстой, 1996. 128 с.
- Евстигнеев О.И. Популяционная организация лесных биоценозов в долинах малых рек // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов (Материалы Российской-Украинской научной конференции, посвященной 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, 22-27 мая 1995 г.). Москва: Kmk scientific press, 1995. С.116-118.
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника "Брянский лес") // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т.102. Вып. 6. С.34-41.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., Браславская Т.Ю., Романовский А.М., Рудашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П. Биогеоценологический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, Заповедник Брянский лес, 1999. 176 с.
- Ежегодник лесного департамента за 1909-1914 гг. СПб.: Типо-лит. Якорь, 1911-1916.
- Елина Г.А., Арсланов Х.А., Климанов В.А. Этапы развития растительности голоцена в Южной и Восточной Карелии // Ботанический журнал, 1996. Т.81. №3. С.1-17.
- Еремин А.В. Геология Тамбовской области. Тамбов: ТГУ, 1998. 112 с.
- Желтов Н.М. Леса Тамбовской области. Учебное пособие. Тамбов. 1991. 99 с.
- Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.Сулей – ред. М.: Мир, 1989. 224 с.
- Жуков А.Б. Дубравы УССР и способы их восстановления // Дубравы СССР. Т. 1. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949. С.30-352.
- Заблоцкая Л.В. Питание и естественные корма зубров // Труды Приокско-Террасного гос. заповедника. М. 1957. Вып.17. С.66-143.
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Автореф. дисс. докт. биол. наук в форме научного доклада. Спб.: Спб. ун-т, 1994. 70 с.

- Заугольнова Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) // Ботанический журнал. 1999. Т.84, №8. С.42-56.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии // Лесоведение. 1996. №1. С.76-83.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С.51-59.
- Заугольнова 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. Препринт. Пушино. ОНТИ ПНЦ РАН, 1995. 51 с.
- Заугольнова Л.Б., Быховец С.С., Баринов О.Г., Баринова М.А. Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды // Лесоведение. 1998. №5. С.48-58.
- Злотин Р.И. Влияние зоогенной дефолиации верхнего полога леса на продуктивность древостоя в дубравах // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970а. С.54-57.
- Злотин Р.И. Влияние массовых размножений зеленой дубовой листовертки на продуктивность лесостепных дубрав // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970б. С.44-48.
- Злотин Р.И., Ходашева К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 123 с.
- Зозулин Г.М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-черноземном госзаповеднике. Тр. Центрально-Черноземного госзаповедника. Курск: Курское кн. изд-во, 1955. Вып.3. С.102-234.
- Зозулин Г.М. Анализ лесной растительности степной части бассейна р.Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей. Дисс... докт. биол. наук. Л.: АН СССР Ботан. ин-т им. В.Л.Комарова, 1970а. 287 с.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности // Ботанический журнал. 1970б. Т.55. №1. С.23-33.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Ботанический журнал. 1973. Т.58. №8. С.1081-1092.
- Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов на территории бывшего СССР // АРСТОА. 1992. №1. С.1-85.
- Ильинская С.А., Матвеева А.А., Речан С.П. и др. Типы леса // Леса Западного Подмосковья. М.: Наука, 1982. С.20-150.
- Ильинская С.А., Матвеева А.А., Казанская Т.Н. Типы леса // Леса Южного Подмосковья. М.: Наука, 1985. С.54-205.
- Игнатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Ботанический журнал. 1990. Т.75. №10. С.1380-1388.
- Игнатов В.С., Кирикова Л.А., Агаркова В.Г. Влияние кислотности на характер травяно-кустарничкового покрова в еловом лесу // Экология. 1977. Т.5. С.39-44.
- Исаченко А.Г. Прикладное ландшафтоведение. Ч.1. Л.: ЛГУ, 1976. 152 с.
- Исаченко А.Г. Методы прикладных ландшафтных исследований. Л.: Наука, 1980. 220 с.
- Исаченко А.Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1991. 364 с.
- История и экология города Тамбова. Тамбов: ТГПИ, 1996. 153 с.
- История крестьянства в СССР с древнейших времен до Великой Октябрьской социалистической революции. М.: Наука, 1987. Т.1. 492 с.
- Казьмин В.Д., Смирнов К.А. Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Вып.2. С.26-35.
- Казяев А.И. Смена пород и естественное восстановление леса в условиях заповедности. Приокско-Террасный государственный заповедник. Библиотека. Рукопись. 1969. 237 с.
- Каньшиев В.Я. К экологии речного бобра в условиях лесосушительной мелиорации // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск: ПГУ, 1986. С.92-96.
- Каньшиев В.Я. К экологии речного бобра (*Castor fiber* L.) в условиях лесосушительной мелиорации // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М.: Карел. фил. АН СССР, 1987. Ч.1. 286-287 с.
- Канустинскаяйте Т.К. Естественное возобновление черноольшанников и влияние осушения на их рост в Литовской ССР. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Каунас. 1959. 16 с.
- Карта РСФСР, Тамбовская область. М. 1:25 000. ГУТНК МИНГЕО СССР. М. 1962.
- Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Ботанический журнал. 1988. Т.73. №2. С.186-197.
- Киселева Л.Л. Эколого-флористический анализ экотонных сообществ центральной лесостепи. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: МПГУ, 1994. 16 с.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.
- Колчин Б.А., Куза А.В. Древняя Русь: город, замок, село. М.: Наука, 1985. С.29-38.
- Комаров А.С., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В., Губанов В.С., Фомин В.Г. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биологические науки. 1991. №8. С.45-51.
- Комаров Н.Ф. Этапы и факты эволюции растительного покрова черноземных степей. Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. Т.13. 1951. 326 с.

- Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. №8. С.7-20.
- Коротков В.Н.* Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГПЗЛ "Горки Ленинские" и Каневского заповедника). Дисс. канд. биол. наук. М.: МГУ. 1992. 290 с.
- Коротков К.О., Морозова О.В.* Некоторые лесные сообщества союза *Carpinion betuli* в Подмосковье. М. 1988. 33 с. Деп. в ВИНТИ 04.05.88. № 3395-В88.
- Корочкина Л.И.* Беловежский зубр // Труды зап.-охотн. хоз-ва "Беловежская пуца" 1958. Вып.1. С.7-34.
- Корочкина Л.И.* Древесная растительность в питании зубров "Беловежской пуцы" // Беловежская пуца. Минск. 1969. Вып.3. С.120-126.
- Корочкина Л.И.* Состав лесной травянистой растительности в питании европейских зубров в заповеднике "Беловежская пуца" // Беловежская пуца. Минск. 1972. Вып.6. С.110-124.
- Корочкина Л.И.* Район обитания и стациональное поведение зубров в заповеднике Беловежской пуцы // Беловежская пуца. Минск. 1973. Вып.7. С.148-165.
- Крайнов Д.А.* Древняя история Волго-Окского междуречья. М.: Наука. 1972. 258 с.
- Краснов Ю.А.* Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. М.: Наука. 1971. 168 с.
- Кренке Н.А.* Археологическая карта заповедника "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улсс. 1995. С.90-121.
- Кривошеев Ю.В.* Традиционное природопользование на северо-западе России // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука. 1998. С.110-119.
- Кулагин Н.М.* К истории распространения зубров в России // Изв. Российской акад. наук. 1918. С.1649-1658.
- Кульпин Э.С., Пантин В.И.* Генезис кризисов природы и общества в России. М.: Московский лицей. 1993. Вып.1. 102 с.
- Курнаев С.Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука. 1968. 354 с.
- Курнаев С.Ф.* Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука. 1980. 312 с.
- Курнаев С.Ф.* Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного Центра. М.: Наука. 1982. 118 с.
- Куусела К.* Динамика бореальных хвойных лесов. Хельсинки. 1991.
- Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды. Глазовская М.А. – ред. М.: Наука. 1989. 264 с.
- Ласточкин А.Н.* Геоэкология ландшафта. СПб.: СПбГУ 1995. 265 с.
- Леса Южного Подмосковья. М.: Наука. 1985. 280 с.
- Летопись природы заповедника "Воронинский" 1996 г. Инжавино. 1996. 70 с.
- Летопись природы заповедника "Воронинский" 1997 г. Инжавино. 1997. 87с.
- Лидов В.И.* О полевых исследованиях геоморфологического отряда по Приокско-Террасному участку // Приокско-Террасный государственный заповедник. Библиотека. Рукопись. 1946.
- Любавский М.К.* Обзор истории русской колонизации с древнейших времен и до XX века. М.: МГУ. 1996. 668 с.
- Макарова С.И.* Сравнение моделей описания зависимостей числа видов во флоре от размера площадки // Ботанический журнал. 1983. Т.68. №3. С.376-381.
- Мальшев Л.И.* Биологическое разнообразие в пространственной перспективе // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН. 1992. С.41-52.
- Мальшев Л.И.* Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб.: Наука. 1994. С.34-87.
- Манько Ю.И.* Ель аянская. Л.: Наука. 1987. 289 с.
- Маслов А.А.* Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука. 1990. 160 с.
- Маслов А.А.* Динамический тренд в заповедных лесах центра Русской равнины и анализ причин сукцессионной динамики популяций растений // Экология популяций: структура и динамика. Материалы всерос. совещания. М. 1995. Ч.II. С.643-655.
- Махатков И.Д.* Подвариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т.96. Вып.4. С.79-88.
- Медведева П.Ф., Быховец С.С., Несмелова Е.И., Фадеев Н.Н.* Климатическая характеристика Приокско-Террасного биосферного заповедника // Экологический мониторинг Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пушкино: ОНТИ, 1983. С.36-56.
- Мелехов И.С.* Лесоведение. М.: Лесная промышленность. 1980. 406 с.
- Мерперт Н.Я.* Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука. 1974. 152 с.
- Милов Л.В.* Великорусский пахарь и особенности российского исторического процесса. М.: РОССПЭН, 1998. 573 с.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 1985. 137 с.
- Миркин Б.М.* Что такое растительные сообщества. М.: Наука. 1986. 164 с.
- Миркин Б.М.* Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Ботаника. 1989. Т.9. С.3-126.
- Миркин Б.М.* О растительных континуумах // Журн. общ. биологии. 1990а. Т.51. №3. С.316-326.
- Миркин Б.М.* Плюрализм в фитоценологии: истоки и тактика плюралистической науки // Журн. общ. биологии. 1990б. Т.51. №2. С.261-272.
- Миркин Б.М.* Наука о растительности как междисциплинарный комплекс: структура, современное состо-

- яние и некоторые проблемы // Журн. общ. биологии. 1995. Т.55. №6. С.757-760.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Мирошниченко Ю.М.* Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л.: Наука, 1986. 157 с.
- Михайлов И.С.* Проблемы лесоустройства Нечерноземной зоны. Труды ГИЗР. М. 1977. Вып.16. С.62-71.
- Морозов Г.Ф.* Очерки по лесокультурному делу. М.: Гослестехиздат, 1950. 213с.
- Морозова О.В.* Леса заповедника "Брянский лес" и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск: Заповедник "Брянский лес", 1999. 98 с.
- Мзгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Наумов Н.Н.* Развитие представлений о популяциях в экологии животных // Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970. С.106-146.
- Нешатаев Ю.Н., Дороника Ю.А.* Экологические характеристики видов флоры заповедника "Лес на Ворскле". Методические указания. СПб.: СПбГУ, 1995. 31 с.
- Низовцев В.А.* Ландшафтно-экологическая характеристика района ГИЗЛ "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улсс. 1995. С.17-23.
- Низовцев В.А., Мельник М.В., Лаукарт Л.В., Онищенко М.В., Фурманова Ю.Г., Кренке Н.А., Иванов А.А.* История хозяйственного освоения лесных ландшафтов ГИЗЛ "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улсс. 1995. С.37-43.
- Ниценко А.А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т.54. №7. С.1002-1014.
- Ниценко А.А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Сущность, свойства и методы выявления. Л.: Наука, 1971. 184 с.
- Норин Б.Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры // Ботанический журнал. 1970. Т.55. №2. С.170-183.
- Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т.2. 376 с.
- Определитель сосудистых растений центра европейской России.* М.: Аргус, 1995. 560 с.
- Орлов М.М.* Исторический очерк искусственного лесовозвращения в России. I. С Петра Великого до основания Минист. Госуд. Имущ. в 1838 году // Записки Ново-Александрийского ин-та сельского хозяйства и лесоводства. Варшава: Тип. Ковалев-ского и Варшавского Учебного Округа, 1895 и 1896. Вып.2. Т.9. С.115-212.
- Осинов В.В., Гаврилова Н.К.* Аграрное освоение и динамика лесостепи Нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука, 1983. 104 с.
- Офман Г.Ю., Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В.* Естественно-географические зоны и сельскохозяйственное районирование // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука, 1998. С.18-57.
- Петров В.В.* Новая схема геоботанического районирования Московской области // Вестник МГУ. Сер. биол., почвовед. 1968. №5. С.44-50.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Погребняк П.С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Пономарев Н.В.* Современное состояние государственного, общественного и частного лесного хозяйства в России. СПб.: Тип. В.Киршбаума, 1901. 408 с.
- Попов В.В.* Тульские засеки XVI-XX вв. Лесное хозяйство. // Тр. по лесному опытному делу Тульских засек. М. 1937. Вып.1. С.63-123.
- Попов В.В.* Научные основы выращивания широколиственных насаждений в северной лесостепи. М.: АН СССР, 1960. 318 с.
- Прозоровский А.В.* Изучение биоценологических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Советская ботаника. 1940. №5-6. С.302-316.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Безделова А.П., Хорошев А.В., Виноградова Т.А.* Структура таежной растительности средней тайги // Экология таежных лесов. Сыктывкар.: Коми-филиал РАН, 1998. С.54.
- Пучков П.В.* Некомпенсированные вюрмские вымирания // Вестник зоологии. 1991. №5. С.45-53; 1992. №1. С.58-66; №4. С.73-81; 1993. №1. С.63-71; №4. С.59-67.
- Пушкова Л.Н.* Москворецко-Окская равнина в процессе освоения ее человеком // Уч. зап. МОПИ. Вопросы природных ресурсов. 1968. Т.207. Вып.1. С.58-80.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. 1950. Вып.6. 204 с.
- Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд биол. 1975. Т.80. Вып. 2. С.5-17.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: МГУ, 1978. 383 с.
- Работнов Т.А.* Актуальные вопросы экологии растений // Итоги науки и техники. М.: ВНИИТИ. Ботаника. 1979. Т.3. С.5-70.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: МГУ, 1983. 383 с.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной

- типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. 1935. №4. С.25-41.
- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М.-Л.: АН СССР. 1956. Т. I. 826с. Т. II. 971с.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 638 с.
- Реки Тамбовской области. Каталог. Н.И.Дудник – ред. Тамбов. 1991. 48 с.
- Речан С.П., Малышева Т.В., Абатуров А.В., Меланхлин Н.П. Леса Северного Подмосковья. М.: Наука, 1993. 316 с.
- Рожков Н.А. Сельское хозяйство Московской Руси в XVI в. Б.м., Б.г. 511 с.
- Розенберг Г.С. Теоретический анализ связи между площадью описания и числом встреченных видов // Биологические науки. 1989. №11. С.76-83.
- Рудзкий А. Краткий очерк истории лесоустройства. СПб.: Девриен. 1899. 151 с.
- Савельев А.И. О сторожевых засечных линиях на юге в древней России. СПб. 1876. 6 с.
- Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Ботанический журнал. 1973. Т.58. №5. С.646-655.
- Самохина Т.Ю. Структура и спонтанная динамика хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: МПГУ, 1997. 16 с.
- Сарычева Е.П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского поleshья // Ботанический журнал. 1998. Т.83, №10. С.65-72.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Скалон В.Н. Бобры Северной Азии. М.: МОИП. 1951. 208 с.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Следников А.А. Климат // Природа Тамбовской области. Тамбов. 1955. С.48-75.
- Следников А.А. Ресурсы тепла и влаги Тамбовской области // Географическое краеведение. Тамбов. 1978. Вып.3. С.43-57.
- Следников А.А. Климатические ресурсы Тамбовской области. Тамбов. 1994. 100 с.
- Смирнов П.А. Замечания по проекту научно-исследовательских работ государственных заповедников РСФСР. Приокско-Террасный заповедник. Библиотека. Рукопись. 1965.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
- Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. 1998. Т.118. Вып.2. С.148-165.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботанический журнал. 1988. Т.73. №10. С.1423-1434.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биологические науки. 1989. №11. С.48-58.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журнал общ. биологии. 1993. Т.54. №4. С.438-448.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника "Калужские засеки") // Лесоведение. 1997. №2. С.27-42.
- Сочава В.Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Доклады института географии Сибири и Дальнего Востока. Вып.20. 1968. С.12-22.
- Сочава В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука. 1972. С.3-18.
- Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- Справочник по климату СССР. Вып.8. Часть IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометиздат, 1967.
- Справочник по климату СССР. Вып.8. Дополнение к части IV. Среднее количество осадков с поправкой на смачивание. М. 1978.
- Справочник по климату СССР. Вып.28. Дополнение к части IV. Среднее количество осадков с поправкой на смачивание. Курск. 1979.
- Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника. Минск: Ураджай, 1986. 111 с.
- Статистическое описание Калужской губернии. Т.1. Козельский уезд. Вып.2. Текст. Калуга: Тип. Губ. правл., 1898. 744 с.
- Стороженко В.Г. Комплексы сапрофитных грибов на валеже в еловых древостоях разного происхождения // Лесоведение. 1992. №5. С.64-67.
- Страницы истории Тамбовского края. Воронеж: ВГУ, 1986. 224 с.
- Сукачев В.Н. Растительные сообщества: (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.-Л.: Книга, 1928. 232 с.

- Сукачев В.Н. О лесной биогеоценологии и ее задачах // Ботанический журнал СССР. 1955. Т.40. №3. С.87-98.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975. Т.3. 543 с.
- Сукачев В.Н. Поплавская Г.И. Растительность Крымского заповедника // Крымский заповедник, его природа и значение. М. 1927. 87 с.
- Тамбовская область. Топографическая карта. Масштаб 1 : 200 000. М. 1998.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
- Турков В.Г. Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификаторов климаксовых пихтово-еловых лесов Урала // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск: УрГУ, 1985. С.3-10
- Турский М. Из поездки в некоторые леса средней и южной России. Б.м. 1884. 37 с. (Извлечения из Лесного журнала. №5. №6).
- Тюрюканов А.Н. Федоров В.М. Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосферные раздумья. М.: Наука, 1996. 357 с.
- Удра П.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. 197 с.
- Удра П.Ф. Расселение и миграции древесных растений в умеренном поясе Евразии. Дисс. докт. биол. наук в виде науч. докл. М.: АН СССР. Гл. Ботан сад. 1990. 38 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 196 с.
- Уланова Н.Г. Математические методы в геоботанике. М.: МГУ, 1995. 109 с.
- Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С.3-8.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. №2. С.7-34.
- Фадеев Е.В. Бобр и ландшафт // Природа и сельскохозяйственное районирование СССР. М.: Сельхозгиз. 1981. С.110-113.
- Федотов Ю.П. Болота Неруссо-Деснянского полесья (ландшафты, флора и растительность). Брянск: Заповедник "Брянский лес", 1999. 105 с.
- Федотов Ю.П., Евстигнеев О.П. Сосудистые растения заповедника "Брянский лес" и Неруссо-Деснянского полесья (аннотированный список видов). Брянск: Заповедник "Брянский лес", 1997. 78 с.
- Феклистов П.А. Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне реки Уфюги // Лесной журнал. 1984. №6. С.33-35.
- Физико-географическое районирование Центральных Черноземных областей. Мильков Ф.Н. — ред. Воронеж: ВГУ, 1961. С.208-219.
- Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: МГУ, 1963. 450 с.
- Фридланд В.М. Почвы Приокско-Террасного заповедника // Труды почвенного ин-та им. Докучаева. 1955. Т.45. С.136-190.
- Флора СССР. М.-Л.: АН СССР, 1934-1960. Т.1-XXX.
- Фридман В.С. К вопросу об экологической истории и родственных связях белоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos* Bechst., 1803). М.: КМК Scientific Press LDT, 1995. 52 с.
- Ханина Л.Г. Информационно-аналитическая система для оценки биоразнообразия растительности лесных территорий средней полосы России: Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: Ин-т Лесоведения РАН, 1997. 16 с.
- Ханина Л.Г., Глухова Е. М., Шовкун М.М. Информационная система по сосудистым растениям Центральной России // Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике. Труды междунар. симп. 23-28 мая. СПб. 1999. С.62-63.
- Хлебосолов В.И. Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек // Успехи современной биологии. 1995. Т.115. Вып.1. С.75-87.
- Хмелев К.Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального черноземья. Воронеж: ВГУ, 1985. 168 с.
- Холод С.С. Классификация фитокатен горных склонов // Ботанический журнал. 1991. Т.76. №9. С.1239-1249.
- Цалкин В.И. Материалы и исследования по археологии СССР. М.: АН СССР, 1956. №51. 185 с.
- Цветков М.А. Изменение лесистости европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: АН СССР, 1957. 213 с.
- ЦГАДА, ф.1340, оп.2, д.4264, л.39, об.-41; ф.350, оп.2, д.4882; д.238, л.31, 32.
- ЦГАДА, ф.350, оп.2, д.4114, л.686-694; д.4115, л.101-140; д.4115, л.101-120.
- Ценные объекты живой природы Московской области (охраняемые и нуждающиеся в охране). Пояснительный текст к карте. М.: ГУКГ, 1986. 56 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) М.: Наука, 1976. 216 с.
- Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 134 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Цыганов Д.И. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Чернов Ю.П. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. 1991. Т.11. Вып.4. С.499-507.
- Чумаченко С.И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов // Журн.

- общ. биологии. 1998. Т.59. №4. С.363-376.
- Шварц С.С.* Популяционная структура вида // Зоологический журнал. 1967. Т.66, №10. С.1456-1469.
- Шенников А.И.* Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биологии. 1942. Т. 3, №5-6. С.331-361.
- Шепелева С.А.* Анализ размещения особо охраняемых природных территорий в Тамбовской области // Экология. Липецк. 1998. №1. С.75-78.
- Шилов И.А.* Принципы организации популяций у растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. Чтения памяти В.Н. Сукачева. VI. М.: Наука, 1988. С.5-23.
- Шовкун М.М., Яницкая Т.О.* Аннотированный список флоры сосудистых растений заповедника "Калужские засеки". Тула. 1999.
- Юрцев Б.А.* Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т.87. Вып.4. С.3-22.
- Юрцев Б.А.* О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Материалы III рабочего совещания по сравнительной флористике. Кунгур. 1988. СПб.: Наука. 1994. С.15-33.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь: Пермский ун-т. 1991. 80 с.
- Яковлев А.И.* Засечная черта Московского Государства в XVII веке. М.: Тип. Г.Лиснера и Д.Собко, 1916. 312 с.
- Ястребов А.Б.* Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л.: ЛГУ. 1991. 200 с.
- Acker S.A.* Vegetation as a component of non-nested hierarchy: a conceptual model. // J. Veg. Sci. 1990. V.1. №5. P.683-690.
- Allen T.F.H., Starr T.B.* Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago Press: Univ. Chicago. 1982. 216 p.
- Andel Van, J.* A population ecological approach to evaluate the rate of disturbance of plant communities // Proc. VI Inter. Ecol. Cong. Manchester. 1994. P.30-35.
- Austin M.P., Gaywood M.J.* Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory // J. Veg. Sci. 1994. V.5. №4. P.473-482.
- Austin M.P., Noy-Meir I.* The problem of non-linearity in ordination: experiments with two-gradient models // J. Ecol. V. 59. 1971. P. 763-773.
- Austin M.P., Smith T.M.* A new model for the continuum concept // Vegetatio. 1989. V. 83. №1-2. P. 35-47.
- Beals E.W.* Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. Advances in Ecological Research, 1984. V.14: P.1-55.
- Borman F.H., Likens G.E.* Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N.-Y.: Springer. 1979. 253 p.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien: Springer. 1964. 865 s.
- Braun-Blanquet J., Pavillard J.* Vocabulaire de sociologie vegetale 2 ed. Montpellier. 1925. 22 p.
- Bray J.R., Curtis J.T.* An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs. 1957. V.27. P.325-349.
- Brokaw N.V.L.* Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest // The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando tc.: Acad. press, 1985. P.53-69.
- Brokaw N.V.L., Scheiner S.M.* Species composition in gaps and structure of a tropical forest // Ecology. 1989. V.70, №3. P.538-541.
- Brzeziecki B., Kienast F., Wildi O.* A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland // J. Veg. Sci. 1993. V.4. P.499-508.
- Clements F.E.* Nature and structure of climax // J. Ecol. 1936. V.24. № 2 P.253-284.
- Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W.* The hierarchical continuum concept // J. Veg. Sci. 1993. V.4. №2. P.149-156.
- Connell J.H., Slatyer R.O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Am. Nat. 1977. V.111. №982. P.1119-1144.
- Convention on biological diversity. United National Environment Programme. Nairobi. June 1992.
- Daubenmire R.* Plant communities. N.-Y.: Harper a. Row. 1968. 125p.
- Debussche M., Lepart J.* Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time // Landscape Ecology. 1992. V.6. №3. P.133-145.
- Denslow J.S.* Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1987. V.18. P.431-451.
- Ellenberg H.* Physiologisches und ökologisches Verhalten derselbe Pflanzenarten // Ber. Dt. Bot. Ges. 1953. Bd.65, H.10. S.350-361.
- Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen. 1974. 216 p.
- Ellenberg H.* Vegetation ecology of Central Europe. Cambridge: Univ. Press. 1988. 731 p.
- Etherington J.R.* Environment and plant ecology. L.-N.-Y. and other.: J. Wiley a. Sons. 1974. 347 p.
- Falinski J.B.* Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope // Vegetatio. 1978. V.38. №3. P.175-183.
- Forest Succession: Concept and Application. Berlin. N.-Y.: Springer. 1981. 517 p.
- Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A.* Age stetes of plants various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. V.68. P.675-696.
- Gauch H.G.Jr.* Multivariate analysis in community ecology. N.-Y. 1982a. 298 p.
- Gauch H.G.Jr.* Noise reduction by eigenvector ordinations // Ecology. 1982b. V.63. №6. P.1643-1649.

- Gauch H.G.Jr., Whittaker R.H., Singer S.G.* A comparative study of nonmetric ordinations // *J. Ecol.* 1981. V.69. P.135-152.
- Gauch H.G.Jr., Whittaker R.H., Wentworth T.R.* A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques // *J. Ecol.* 1977. V.65. P.157-174.
- Giesler R., Höglberg M., Höglberg P.* Soil chemistry and plants in fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient // *Ecology*. 1999. V.79. №1. P.119-137.
- Global biodiversity assessment. Heywood V.H. – ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. 1140 p.
- Goudall D.W.* Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay on the use of factor analysis // *Australian Journal of Botany*. 1954. V.1. P.39-63.
- Gould W.A., Walker M.D.* Plant communities and landscape diversity along a Canadian Arctic river // *J. Veg. Sci.* 1999. V.10. №4. P.537-548.
- Greig-Smith P.* Quantitative Plant Ecology. Third edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1983. 359 p.
- Grime J.P.* Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. 1974. V.259. P.26-31.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester, N.-Y.: Wiley, 1979. 222 p.
- Harper J.L.* A Darwinian approach to plant ecology // *J. Ecol.* 1967. V.55. №2. P.247-270.
- Harper J.L.* Population biology of plants. L.-N.-Y.: Acad. Press. 1977. 892 p.
- Hurlbert S.H.* The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. 1971. V.52. P.577-586.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R.* Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen. 1987. 299 p.
- Khanina L.G.* Computer system for assessing losses in potential flora of a forest siter // *European Forest Institute Proceedings*. 1996. №6. P.153-158.
- Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A.* The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moscow. 1991. 346 p.
- Landolt E.* Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veroff. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochschule in Zurich*. 1977. H.64. S.1-208.
- Lepart J., Debusshe M.* Human impact on landscape patterning: Mediterranean examples // *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. A.J.Hansen, F. di Castri – eds. N.-Y.: Springer-Verlag. 1992. P.76-106.
- McCune B., Mefford M.J.* PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 3.20. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA. 1997. 126 p.
- Meents J. K., Rice J., Anderson B.W., Omart R.D.* Nonlinear relationships between birds and vegetation // *Ecology*. 1983. V.64. P.1022-1027.
- Meusel H., Jager E., Rauschert S., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaische flora. Jena: Fischer Verlag. 1965. Bd. 1. 583 s.; 1978. Bd. 2. 421s.
- Milne G.* Some suggested units of classification and mapping particularly for East African Soils // *Soil Resarch*. 1935. V.4. №3. P.183-198.
- Mladenoff D.J.* Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps // *Ecology*. 1987. V.68. P.1171-1180.
- O'Neil R.V., de Angels D.L., Waide J.B., Allen T.F.H.* A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, Ney Jersey: Princeton Univ. Press, 1986. 253 p.
- Oksanen J., Tonteri T.* Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length // *J. Veg. Sci.* 1995. V.6. №6. P.815-824.
- Olff H., Vera F.W.M., Bokdam J., Bakker E.S., Gleichmann J.M., de Maeyer K., Smit R.* Shifting Mosaics in Grazed Woodlands Driven by the Alternation of Plant Facilitation and Competition. // *Plant biol.* 1999. V.1. P.1-11.
- Ordination of plant communities. Handbook of vegetation science. Whittaker R.H. – ed. P.5. The Hague: Junk. 2nd ed. 1978. 737p.
- Palmer A.R., Orloci L.* The potential vegetation of Southern Africa and deviation from this expectation // *Proc. VI Int. Ecol. Cong. Manchester*. 1994. P. 234.
- Parviainen Y., Schuck A., Bucking W.* Forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe // *Conservation of Forests in Central Europe*. Zvolen. 1994. P. 23-30.
- Peet R.K., Christinsen N.L.* Hardwood forest vegetation of the North Carolina piedmont // *Veroeff. Geobot. Inst. Tech. Hochsch. Stift. Ruebel. Zuerich*. 1980. V.69. P.14-39.
- Pollock M.M., Naiman R.J., Hanley T.A.* Plant species richness in riparian wetlands – a test of biodiversity theory // *Ecology*. 1998. V.79. №1. P.94-105.
- Richards P.W.* The tropical rainforest. London: Cambridge Univ. Press, 1952. 317 p.
- Schaetzl R.I.* Tree uprooting: review of terminology process and environmental applications // *Can. Journ. of For. Res.* 1989. V.19. P.1-11.
- Schimel D.S., Braswell B.H.* Continental scale variability in ecosystem process: models, data, and the role of disturbance // *Ecological Monographs*. 1997. V.67. №2. P.251-271.
- Schmithüsen J.* Das Klimaxproblem, vom Standpunkt der Landschaftsforschung aus betrachtet // *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem.* 1950. B.2. S.176-182.
- Schowalter T.D.* Adaptation of insects to disturbance // *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando etc: Acad. press. 1985. P.235-252.
- Schowalter T.D.* Canopy artropod community structure and herbivory in oldgrowth and regenerating forests in western Oregon // *Canad. J. Forest Res.* 1989. V.19. №3. P.318-322.
- Smirnova O.V., Popadyouk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T. Yu., Shaposhnikov E.S., Morosov A.S., Yanitskaja T.O., Kuznetsova T.V., Ripa S.V.,*

- Samochina T. Yu., Romanovskii A. M., Komarov A. S.* Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamic. Pushchino. 1995. 77 p.
- Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovsky A. M.* Ontogeny of tree // Ботанический журнал. 1999. №12. С.8-20.
- Stumpel A.H.P., Kalkhoven J. T.R.* A vegetation map of the Netherlands, based on the relationship between ecotopes and types of potential natural vegetation // Vegetatio. 1978. V.37. P.163-173.
- Ter Braak C.J.F.* Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology. 1986. V.67. P.1167-1179.
- Ter Braak C.J.F., Barendregt L.G.* Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration // Mathematical Biosciences. 1986. V.78. №1. P.57-72.
- Ter Braak C.J.F., Gremmen N.J.M.* Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture // Vegetatio. 1987. V.69. P.79-87.
- Ter Braak C.J.F., Looman C.W.N.* Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model // Vegetatio. 1986. V.65. №1. P.3-11.
- Ter Braak C.J.F., Smilauer P.* CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power (Ithaca, NY USA) 1998. 352 p.
- The ecology of natural disturbance and patch dynamics. S.T.A. Picet, P.S.White - ed. Orlando etc.: Acad press, 1985. 472 p.
- The mosaic-cycle concept of ecosystems. H.Reimert - ed. Ecological studies. Analysis and synthesis. 1991. V.85. 168 p.
- The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science. Pt.3. Dodrecht, Boston, Lancaster. 1985. 666 p.
- Tropical trees as living systems. Cambridge etc: Univ. press, 1978. T.XXVIII. 675 p.
- Tuxen R.* Die heutige potentielle natuerliche vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung // Angew. Pflanzensociologie (Stolzenaw). 1956. B.13. S.4-42.
- Van der Maarel E.* Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability // J. Veg. Sci. 1993. V.4. P.733-736.
- Van der Maarel E.* Biodiversity: from babel to biosphere management. Uppsala. Leiden: Opulus Press, 1997. 60 p.
- Watt A.S.* On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II // J. Ecol. 1925. V.13. №1. P.1-48
- Whittaker R.H.* A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern // Ecol. Monogr. 1953. V.23. №1. P.41-78.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Great Smoky Mountains // Ecol. Monogr. 1956. V.26. P.1-80.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr. 1960. V.30. №3. P.279-338.
- Whittaker R.H.* Gradient analysis of vegetation // Biol. Revs. 1967. V.42. №2. P.207-264.
- Whittaker R.H., Lewin A.S.* The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. 1977. V.12. №2. P.117-139.
- Zobel M.* The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? // TREE. 1997. V.12. №7. P.266-269.

## **ПРИЛОЖЕНИЯ**

### **1. Приокско-Террасный заповедник.**

#### **Распределение фитоценозов с разным составом травяно-кустарничкового яруса**

Типы фитоценозов: 1 – бореально-боровая, 2 – бореально-таежная, 3 – бореально-болотная, 4 – бореально-неморальная, 5 – неморально-боровая, 6 – неморально-нигрозидная, 7 – неморальная, 8 – луговая, 9 – нет данных

### **2. Приокско-Террасный заповедник.**

#### **Распределение видов-доминантов древесного яруса по лесотаксационным выделам**

Виды или их комбинации: 1 – ольха черная, 2 – береза (два вида), 3 – все виды (смешанный древостой), 4 – ель, 5 – сосна, 6 – осина (иногда с участием березы), 7 – дуб и липа, 8 – древесный ярус отсутствует

### **3. Эколого-ценооточеская структура разных типов сообществ в заповедниках**

1 – спектры, 2 – средняя видовая насыщенность. На А, Б, Г, Д: по горизонтали – типы растительности, по вертикали – эколого-ценооточеские группы. На В: по горизонтали – сосняки заповедных местностей с возрастом: 1 – 20–40 лет, 2 – 40–60 лет, 3 – 60–100 лет, 4 – 100–200 лет

### **4. Приокско-Террасный заповедник.**

#### **Распределение широколиственных видов деревьев и ели**

А – в древесном ярусе; Б – в подросте. Виды или их комбинации: 1 – широколиственные виды, 2 – широколиственные виды и ель, 3 – ель, 4 – дуб

### **5. Калужские засеки. Ульяновское лесничество.**

#### **Распределение видов-доминантов древесного яруса по лесотаксационным выделам**

Виды или их комбинации: 1 – сосна, 2 – береза, 3 – широколиственные виды, 4 – осина, 5 – ель, 6 – ольха черная, 7 – древесный полог отсутствует

### **6. Калужские засеки. Ягодненское лесничество.**

#### **Распределение видов-доминантов древесного яруса по лесотаксационным выделам**

Виды или их комбинации: 1 – сосна, 2 – береза, 3 – широколиственные виды, 4 – осина, 5 – ель, 6 – ольха черная, 7 – древесный полог отсутствует

### **7. Воронинский заповедник.**

#### **Схема расположения основных типов растительных сообществ на территории заповедника**

Северная часть – Кирсановский, южная часть – Инжавинский лесной массивы, цифры – номера кварталов. Обозначения типов сообществ: 1 – черноольшаники и низинные болота, 2 – луговые степи, суходольные луга и экотонные сообщества между лесом и луговой степью, 3 – пойменные луга, 4 – широколиственные леса и осинники на склонах, 5 – пойменные широколиственные леса и осинники, 6 – культуры сосны

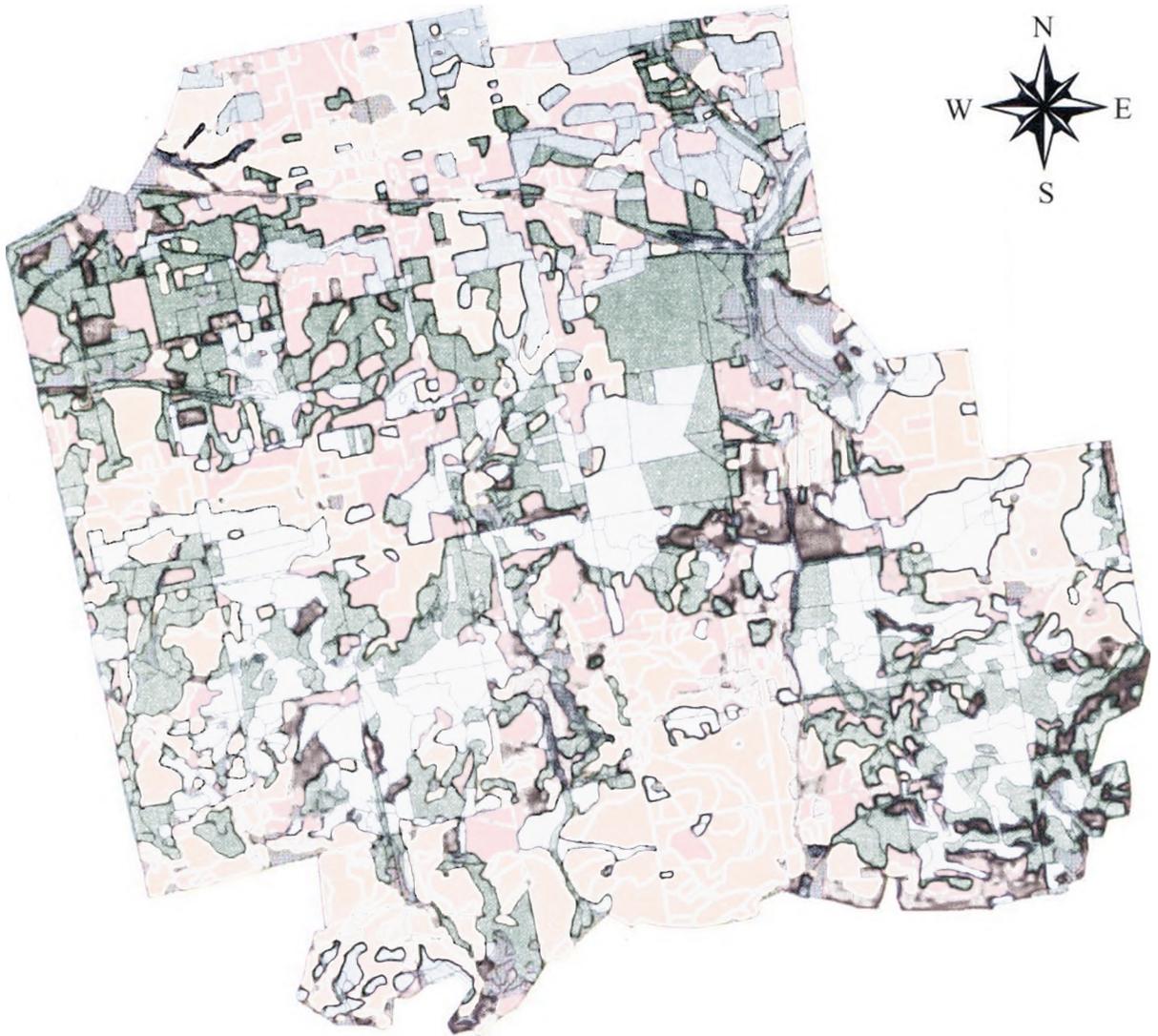
# Приложение 1



Границы лесотаксационных выделов



Приложение 2

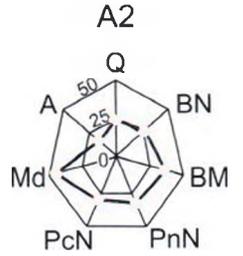
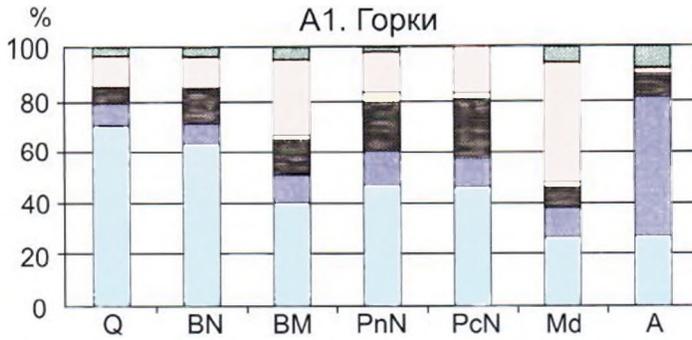


□ Границы лесотаксационных выделов

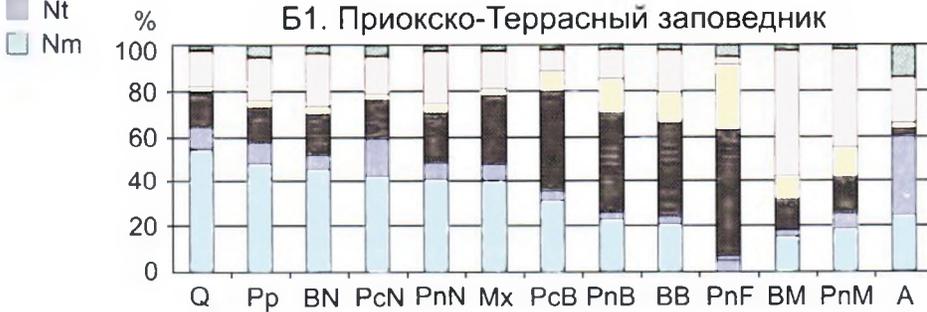


# Приложение 3

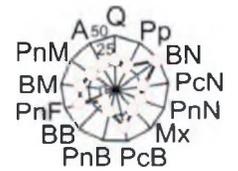
## A1. Горки



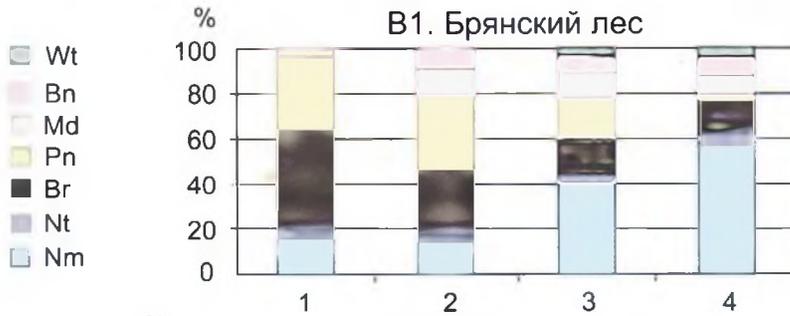
## Б1. Приокско-Террасный заповедник



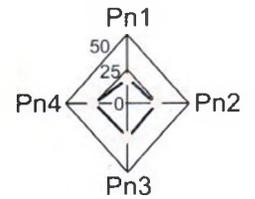
## Б2



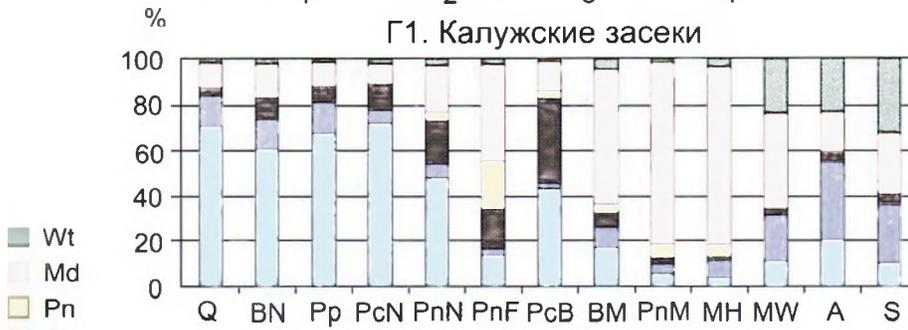
## В1. Брянский лес



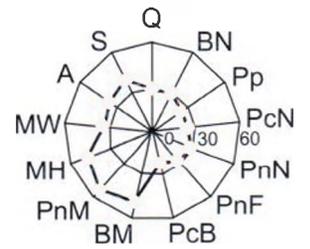
## В2



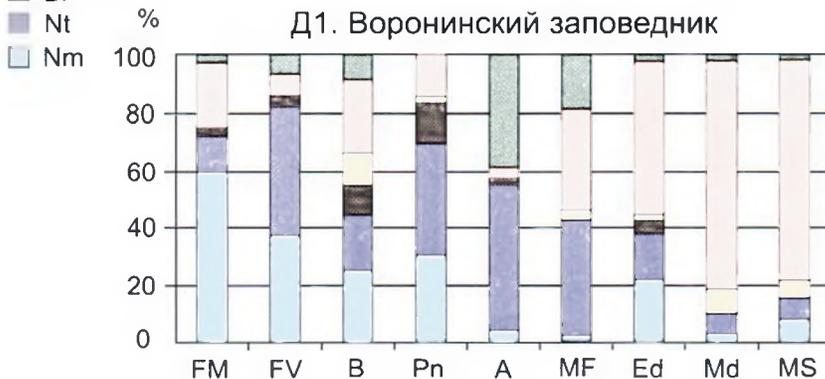
## Г1. Калужские засеки



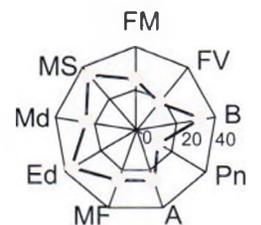
## Г2



## Д1. Воронинский заповедник

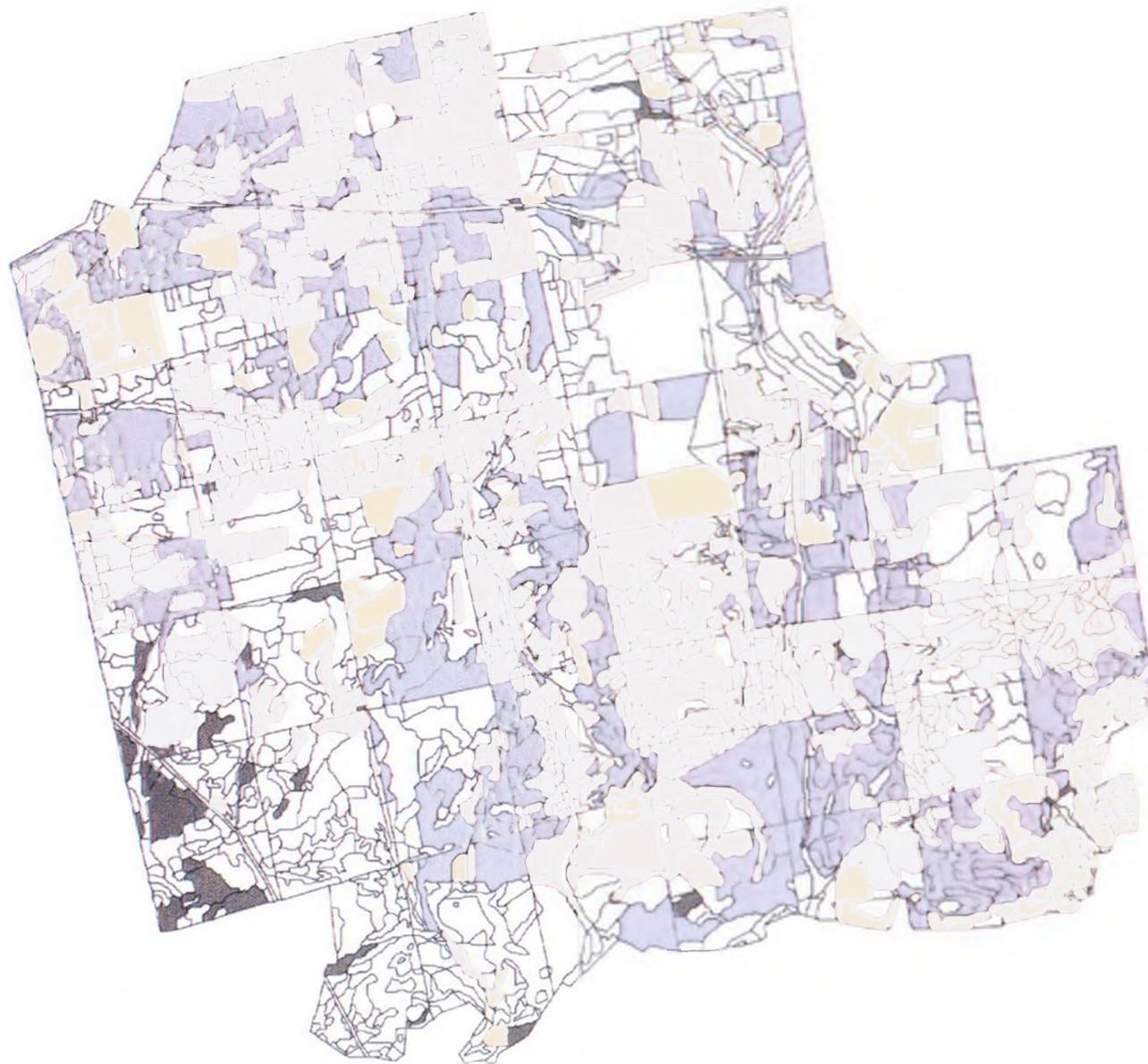


## Д2



Приложение 4А





Приложение 5

