

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Успешные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 p.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I z – 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ РОССИИ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Ответственные редакторы Смирнова О.В., Шапошников Е.С.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ. Смирнова О.В., Шапошников Е.С.	11
ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ И МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ.	14
1.1. Концепция иерархического континуума как основа для анализа сукцессионных процессов и разработки методов сохранения биоразнообразия. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.	14
1.1.1. Истоки и современный этап развития концепции иерархического континуума.....	14
1.1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий.....	17
1.3. Мозаики автотрофов (фитогенные популяционные мозаики).....	18
1.1.4. Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики).....	20
1.1.5. Заключение.....	25
1.2. Методические подходы и методы оценки изменения биоразнообразия в ходе сукцессий. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.	26
1.2.1. Реконструкция биогеоценотического покрова доагрикультурного облика.....	26
1.2.2. Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время.....	27
1.2.3. Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотона и экологическим амплитудам растений.....	27
1.2.4. Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности.....	28
1.2.5. Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов.....	30
1.3. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове. Пономаренко Е.В.	34
1.3.1. Комплексы морфологических признаков, формируемых некоторыми локальными факторами почвообразования и видами природопользования.....	35
1.3.2. Критерии сукцессивности в почвенном покрове.....	52
1.3.3. Определение направлений сукцессионных изменений почвенного покрова.....	54
1.3.4. Заключение.....	56
ГЛАВА 2. ЗАПОВЕДНИК «КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ». Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.Ю.	58
2.1. Краткая характеристика природных условий.....	58
2.2. Типы хозяйственного использования лесных земель заповедника.....	59
2.3. Методика исследований.....	62
2.4. Основные биотопы заповедника и его охранной зоны.....	64
2.5. Ординация групп сообществ по степени нарушенности онтогенетической структуры популяций.....	69
2.6. Комплексная оценка сукцессионного состояния групп сообществ.....	75
2.7. Заключение.....	90
Приложение к главе 2. Видовой состав эколого-ценотических групп в исследованных битопах.....	91
Resume.....	105
Глава 3. ПРИРОДНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ ЗАПОВЕДНИК-ЛЕСПАРКХОЗ «ГОРКИ». Корогков В.Н.	106
3.1. Краткая характеристика природных условий.....	106

3.2. История хозяйственного использования территории.....	107
3.3. Таксационная характеристика лесов с разной историей природопользования (с использованием совмещенной автоматизированной поисковой системы). Коротков В.Н., Паленова М.М., Полядок Р.В.	112
3.4. Оценка сукцессионного состояния лесов с с разной историей хозяйственного использования.....	118
3.4.1. Флористический состав лесов.....	118
3.4.2. Оценка экологических условий по экологическим шкалам.....	118
3.4.3. Флористическая классификация лесной растительности.....	119
3.4.4. Оценка признаков сукцессионного состояния лесных биотопов.....	125
3.5. Современное состояние и прогноз развития островных лесных массивов на основе полу-вишневичного анализа. Коротков В.Н., Евстигнеев О.И.	131
3.6. Эксперименты по восстановлению разновозрастных поддоминантных лесов.....	142
3.7. Рекомендации по восстановлению лесных массивов.....	146
Resume.....	149
ГЛАВА 4. ЗАПОВЕДНИК “БРЯНСКИЙ ЛЕС”.....	151
4.1. Объект и методика исследования. Евстигнеев О.И.	151
4.2. История природопользования на территории Неруссо-Деснянского Полесья. Белиева Т.В.	152
4.2.1. Археологическое прошлое региона и перечень исторических источников.....	152
4.2.2. Неруссо-Деснянское Полесье в XVIII - XIX веках.....	154
4.3. Классификация лесной растительности заповедника “Брянский лес”. Морозова О.В.	161
4.3.1. Класс бореальных лесов <i>Vaccinio-Piceetea</i>	161
4.3.2. Неморальные леса класса <i>Quercus-Fagetum</i>	163
4.3.3. Заболоченные леса класса <i>Alnetum glutinosae</i>	166
4.4. Ландшафтная структура и современная растительность Неруссо-Деснянского Полесья. Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П.	168
4.4.1. Долининный комплекс.....	169
4.4.2. Полесский комплекс.....	172
4.4.3. Предполесский комплекс.....	174
4.4.4. Заключение.....	174
4.5. Механизмы и направления демулационных смен лесной растительности Неруссо-Деснянского Полесья.....	190
4.5.1. Демулационные смены лесной растительности задровых местностей. Евстигнеев О.И., Белиева Т.В., Романовский А.М., Косенко С.М., Коротков В.Н.	190
4.5.2. Демулационные смены лесной растительности моренно-задровых местностей. Евстигнеев О.И., Романовский А.М.	197
4.6. Сукцессионные процессы в растительном покрове малых рек. Евстигнеев О.И., Беляков К.В.	200
4.7. Экологический анализ флоры пойменных местностей Неруссо-Деснянского Полесья на примере поймы реки Неруссы. Браславская Т.Ю.	218
4.7.1. Общая характеристика поймы и классификация территориальных выделов.....	219
4.7.2. Методика сбора и обработки материала.....	221
4.7.3. Экологические группы видов в пойме.....	222
4.7.4. Типология, синтаксономическая характеристика и иерархия парциальных флор поймы.....	229
4.8. Заключение. Евстигнеев О.И.	234
Resume.....	234
Глава 5. ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК.....	236
5.1. Краткая характеристика природных условий и методика исследований. Смирнова О.В.	236
5.2. История природопользования на территории Приокско-Террасного государственного заповедника.....	237
5.2.1. Анализ археологических данных и архивных документов. Офман Г.Ю.	237
5.2.2. Реконструкция истории природопользования и динамики экосистем по почвенно-	

морфологическим признакам (метод «Археологии экосистем»). Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю., Беляева Г.В.	244
5.3. Экологический и демографический анализ растительных сообществ заповедника. Смирнова О.В., Понадюк Р.В.	254
5.4. Экологическая и сукцессионная дифференциация лесной растительности (на примере бассейна реки Таденки) Заугольнова Л.Б.	264
5.5. Биоэкологическая и демографическая характеристика территориальных контуров растительности. Смирнова О.В., Понадюк Р.В., Ханниа Л.Г., Бобровский М.В., Глухова Е.М.	271
5.6. Заключение. Смирнова О.В.	294
Resume	294
ГЛАВА 6. ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК	296
6.1 Характеристика региона и природные условия территории заповедника. Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	296
6.2 Использование земель и воздействие на природу Центрально-Лесного заповедника (конец 16 - начало 20 вв.). Каримов А.Э., Носова М.Б.	299
6.3 Структурное, видовое и типологическое разнообразие лесных сообществ ЦЛГЗ	311
6.3.1. Условия формирования флоры и растительности ЦЛГЗ Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	311
6.3.2. Типологическая структура и флористическое разнообразие сообществ Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	314
6.3.3 Синтаксономический анализ растительности еловых лесов ЦЛГЗ Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Морозова О.В.	317
6.4 Типы и формы динамики лесов заповедного массива	323
6.4.1 Типизация форм динамики и принципы организации исследования сукцессионных процессов в лесах заповедника Пугачевский А.В., Шапошников Е.С.	323
6.4.2 Возрастная динамика древостоев и развитие лесных сообществ Пугачевский А.В., Шапошников Е.С.	325
6.4.3 Циклическая динамика сообществ еловых лесов в связи с единичными и групповыми вывалами Бобров А.А., Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Трофимов С.Я., Чередищченко О.В.	333
6.4.4 Посткатастрофическая естественная динамика компонентов экосистем еловых лесов заповедника	354
а) Массовое усыхание древостоев ели Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	354
б) Процессы заболачивания еловых лесов Бобров А.А., Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Меньших Т.Б., Стародубцева О.А., Трофимов С.Я.	361
в) Демутационные процессы в нарушенных сплошными ветровалами еловых лесах Карпачевский Л.О., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	380
д) Пирогенные сукцессии в еловых лесах Гончарук Н.Ю., Казакевич А.А., Трофимов С.Я., Шапошников Е.С.	387
6.4.5 Формы антропогенной динамики южнотасжских лесных сообществ Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Карпачевский Л.О., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С., Трофимов С.Я., Тюлин С.Я.	396

6.5. Заключение. Карначевский Л.О., Шапошников Е.С.	417
Resume	418
ГЛАВА 7. ЗАПОВЕДНЫЙ ЛЕСНОЙ УЧАСТОК «САБАРСКИЙ». Понадзок Р.В., Прудников Е.А., Морозов А.Ю., Смирнова О.В., Самохина Т.Ю., Агафонова А.А., Красильников Е.А.	420
7.1. Природные условия.....	420
7.2. История освоения лесов региона.....	420
7.3. Объекты и методы исследований.....	424
7.4. Флористическое разнообразие территории.....	429
7.5. Структурное и демографическое разнообразие популяций древесных эдификаторов.....	445
7.6. Восстановительные тенденции в сообществах с разным уровнем антропогенного преобразования.....	458
7.7. Заключение.....	467
Resume.....	468
ГЛАВА 8. ЗАПОВЕДНИК «БАСЕГИ». Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Захарова Н.В.	469
8.1. Географическое положение заповедника “Басеги”, природные условия и естественная растительность.....	469
8.2. История хозяйственного освоения и использования лесов заповедника “Басеги” и его окрестностей.....	473
8.3. Методика и объем работ.....	478
8.4. Малонарушенные елово-пихтовые леса заповедника.....	480
8.5. Влияние лесохозяйственной деятельности на смену пород и структуру древесного яруса лесов.....	483
8.6. Долгосрочные изменения флористического разнообразия на вырубках и их связь с различными элементами лесозаготовительных технологий.....	488
8.7. Заключение.....	494
Resume.....	496
Глава 9. ЗАПОВЕДНИК “КОСТОМУКШСКИЙ”	498
9.1. Краткая характеристика природных условий. Коротков В.И.....	498
9.2. Материалы и методика. Коротков В.И., Поганова Н.А.....	500
9.3. Флористическая классификация лесной растительности Костомукшского заповедника. Морозова О.В.	500
9.4. Влияние пожаров на лесные сообщества. Коротков В.И., Поганова Н.А.....	504
9.5. Послепожарные сукцессии растительности. Евстигнеев О.И., Коротков В.И.....	507
9.6. Послепожарные демутации населения почвенных беспозвоночных. Поганова Н.А.....	519
9.7. Заключение. Коротков В.И., Евстигнеев О.И.	527
Resume.....	529
ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Шапошников Е.С.	531
ЛИТЕРАТУРА	532

CONTENTS

Introduction. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov	11
Chapter 1. General regularities of forest ecosystems structure and dynamics and methods of their investigations	
1.1 Conception of the hierarchical continuum as a basis for analyzing of succession processes and working out of biodiversity conservation methods. O.V.Smirnova, L.B.Zaugolnova, R.V.Popadyuk	14
1.1.1 Sources and present stage of development of hierarchical continuum conception.....	14
1.1.2 Organization biogeocoenotic cover on the population level.....	17
1.1.3 Aftotrophic mosaics (phytogenic population mosaics).....	18
1.1.4 Geterotrophic mosaics (zoogenic and mycogenic populations mosaics).....	20
1.1.5 Conclusion.....	25
1.2 Methodical approaches and methods of biodiversity changes evaluation during succession. O.V.Smirnova, L.B.Zaugolnova, R.V.Popadyuk	26
1.2.1 Reconstruction of biogeocoenotic cover of preagriculture appearance.....	26
1.2.2 Historical analysis of vegetation in connection with the anthropogenic activity in the historical time	27
1.2.3 Evaluation of ecological potential of the habitats according to ecotope properties and ecological amplitudes of plants	27
1.2.4 Evaluation of structural and typological diversity of present vegetation.....	28
1.2.5 Evaluation of succession trends and biodiversity losses on the basis of the comparision between actual and reconstructed state of forests.....	30
1.3 Methodological approaches to the analysis of the succession process in soil cover. E.V.Ponomarenko	34
1.3.1 Complexes of the morphological features formed by certain local soil forming factors and types of land using.....	35
1.3.2 Criteria of succession in soil cover.....	52
1.3.3 Definition of the succession direction in soil cover.....	54
1.3.4 Conclusion.....	56
Chapter 2. "Kaluzhskije Zaseki" Nature Reserve. R.V.Popadyuk, O.V.Smirnova, L.B.Zaugolnova, L.G.Khanina, M.V.Bobrovsky, T.Y.Yanitskaya	58
2.1 Brief characteristics of the nature conditions.....	58
2.2 Types of land using of forested lands in the Nature Reserve.....	59
2.3 Methods of investigations.....	62
2.4 Main biotopes of Nature Reserve and its buffer zone.....	64
2.5 Ordination of the communities groups according to the level of disturbance of population structure	69
2.6 The complex evaluation of the succession state of communities groups.....	75
2.7 Conclusion.....	90
Appendix to Chapter 2. Species composition of the ecological-coenotic groups in biotopes under survey.....	91
Resume.....	105
Chapter 3. Nature and Historical Forest Park "Gorky". V.N.Korotkov	106
3.1 Brief characteristics of nature conditions.....	106
3.2 History of land using in the territory.....	107
3.3 Taxation characteristics of the forests with the different type of land using (by the automatic matching search system) V.N.Korotkov, M.M.Palenoova, R.V.Popadyuk.....	112
3.4 Evaluation of the succession status of the forests with the different type of land using.....	118
3.4.1 Floristic composition of forests.....	118

3.4.2	Evaluation of ecotope conditions according to ecological scales.....	118
3.4.3	Floristic classification of forest vegetation.....	119
3.4.4	Evaluation of the features of the succession status of the forest biotopes.....	125
3.5	Present status and development prognosis for isolated forested areas on the basis of the population analysis. V.N.Korotkov, O.I.Yevstigneev.....	131
3.6	Experiments on the restoration of uneven age polydominant forests	142
3.7	Recommendations on forest areas restoration.....	146
	Resume	149
	Chapter 4. "Bryansky Les" Nature Reserve	151
4.1	Objects and methods of investigations. O.I.YEVSTIGNEEV.....	151
4.2	History of land using on the territory of the Nerusso-Dresnyansk Polesye. T.V.Belyaeva.....	152
4.2.1	Archaeological past of the region and the list of the historical sources.....	152
4.2.2	Nerusso-Dresnyansk Polesye in XVIII-XIX centuries.....	154
4.3	Forest vegetation classification of the "Bryansky Les" Nature Reserve	161
4.3.1	Boreal forests of class <i>Vaccinio-Piceetea</i>	161
4.3.2	Nemoral forests of class <i>Quercu-Fagetea</i>	163
4.3.3	Damp forests of the class <i>Alnetea-Glutinosae</i>	166
4.4	Landscape structure and present vegetation of Nerusso-Dresnyansk Polesye. O.I.Yevstigneev, Y.P.Fedotov.....	168
4.4.1	The valley complex.....	169
4.4.2	The "polesye" complex.....	172
4.4.3	The "prepolesye" complex.....	174
4.4.4	Conclusion.....	174
4.5	Mechanisms and directions of demutation changes in the forest vegetation of Nerusso-Dresnyansk Polesye.....	190
4.5.1	Demutation changes of forest vegetation of the zandr landscape. O.I.Yevstigneev, T.V.Belyaeva, A.M.Romanovsky, S.M.Kosenko, V.N.Korotkov.....	190
4.5.2	Demutation changes of forest vegetation on the moraine-zandr landscape. O.I.Yevstigneev, A. M. Romanovsky.....	197
4.6	Succession process in the vegetation cover of small rivers. O.I.Yevstigneev, K.V.Bjelyakov.....	200
4.7	Ecological analysis of valley flora of Nerusso-Dresnyansk Polesye based on Nerussa valley. T.Y.Braslavskaya.....	218
4.7.1	General characteristic of the valley and classification of territorial units.....	219
4.7.2	Methods of sampling and processing of the primary materials.....	221
4.7.3	Ecological groups of species in the valley.....	222
4.7.4	Typology, syntaxonomy and hierarchy of the valley parcel floras.....	229
4.8	Conclusion. O.I.Yevstigneev.....	234
	Resume.....	234
	Chapter 5. "Prioksko-Terrasny" Nature Reserve	236
5.1	Brief characteristic of the nature conditions and methods of investigations. O.V.Smirnova.....	236
5.2	History of land using on the territory of "Prioksko-Terrasnyj" Nature Reserve	237
5.2.1	Analysis of the archaeological data and archive documents. G.Y.Offman.....	237
5.2.2	Reconstruction of the types of land using and ecosystems dynamics based on soil-morphological properties (method of ecosystem archaeology). E.V.Ponomarenko, S.V.Ponomarenko, G.Y.Offman, T.V.Belyaeva.....	244
5.3	Ecological and demographic analyzing of plant communities in the Nature Reserve. O.V.Smirnova, R.V.Popadyuk.....	254

5.4	Ecological and succession differentiation of forest vegetation (based on the study of Tadenka river basin). L.B.Zaugolnova.....	264
5.5	Bioecological and demographic characteristics of the territorial contours of vegetation. O.V.Smirnova, R.V.Popadyuk, L.G.Khanina, M.V.Bobrovsky, E.M.Glukhova.....	271
5.6	Conclusion. O.V.Smirnova.....	294
	Resume.....	294
Chapter 6. Tsentral'no-Lesnoy Biosphere Nature Reserve.....		296
6.1	Characteristic of the region and nature conditions of the Nature Reserve territory. T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	296
6.2	Land using and its influence on the nature of the Tsentral'no-Lesnoy Nature Reserve (the end of XVI – the beginning of XX centuries). A.E.Karimov, M.B.Nosova.....	299
6.3	Structural, typological and species diversity of forest communities of Tsentral'no-Lesnoy Nature Reserve.....	311
6.3.1	Conditions of flora and vegetation development in Tsentral'no-Lesnoy Nature Reserve T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	311
6.3.2	Typological structure and floristic diversity of forest communities. E.N.Kurayeva, T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	314
6.3.3	Syntaxonomy analysis of spruce forests vegetation of Tsentral'no-Lesnoj Nature Reserve. E.N.Kurayeva, T.Y.Minayeva, O.V.Morozova.....	323
6.4	Types and forms of forest dynamics in protected forests.....	323
6.4.1	Typology of the vegetation dynamic forms and principles of investigations of succession processes in the protected forests. A.V.Pugatchevsky, E.S.Shaposhnikov.....	325
6.4.2	Forest dynamics caused by stand age and development of forest communities. A.V.Pugatchevsky, E.S.Shaposhnikov.....	325
6.4.3	Forest communities cyclic dynamics in the connection with the single and group windfalls. A.A.Bobrov, N.Y.Goncharouk, V.I.Zheltukhina, E.D.Korobov, T.Y.Minayeva, S.Y.Trofimov, O.V.Cherednitchenko.....	333
6.4.4	Postcatastrophical natural dynamic of the protected spruce forests ecosystems.....	354
	a) Drying of the extensive spruce stands. T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	354
	b) Bogging up of spruce forests processes. A.A.Bobrov, N.Y.Goncharouk, V.I.Zheltukhina, E.D.Korobov, T.B.Myenshikh, T.Y.Minayeva, O.A.Starodubtseva, S.Y.Trofimov.....	361
	c) Regeneration processes in the spruce forests disturbed by extensive windfalls. L.O.Karpatchevsky, E.N.Kurayeva, T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	380
	d) Pyrogenic successions in the spruce forests. N.Y.Goncharouk, A.A.Kozakycvitch, S.Y.Trofimov, E.S.Shaposhnikov.....	387
6.4.5	Anthropogenic dynamics forms of southern taiga spruce forests. N.Y.Goncharouk, V.I.Zheltukhina, L.O.Karpatchevsky, E.D.Korobov, T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov, S.Y.Trofimov, S.Y.Tulin.....	396
6.5	Conclusion. L.O.Karpatchevsky, E.S.Shaposhnikov.....	417
	Resume.....	418
Chapter 7. "Sabarskij" protected forest. R.V.Popadyuk, E.A.Prudnikov, A.Y.Morozov, O.V.Smirnova, T.Y.Samokhina, A.A.Agafonova, E.A.Krasilnikov.....		420
7.1	Nature conditions.....	420
7.2	History of forest using in the area.....	420
7.3	Objects and methods of investigations.....	424
7.4	Floristic diversity of the area.....	429
7.5	Structural and demographic diversity of forest edificators' populations.....	445

7.6	Regeneration tendencies in the communities with different level of anthropogenic transformation.....	458
7.7	Conclusion.....	467
	Resume.....	468
Chapter 8.	“Basegi” Nature Reserve. A.Y.Yaroshenko, A.S.Morozov, N.V.Zakharova.....	469
8.1	Geographical position of “Basegi” Nature Reserve, nature conditions and natural vegetation.....	469
8.2	History of land cultivation and forest using.....	473
8.3	Methods and materials.....	478
8.4	Virgin spruce and fir protected forests.....	480
8.5	Influence of forest using on tree species composition and structure of tree layer.....	483
8.6	Connection of long term changes of floristic diversity on the cuttings with different timber production technologies.....	494
8.7	Conclusion.....	496
	Resume.....	496
Chapter 9.	“Kostomukhshsky” Nature Reserve	498
9.1	Brief characteristic of nature conditions. V.N.Korotkov.....	498
9.2	Materials and methods. V.N.Korotkov, N.A.Potapova.....	500
9.3	Floristic classification of forest vegetation in Kostomukhshsky Nature Reserve O.V.Morozova	500
9.4	The influence of fires on the forest communities. V.N.Korotkov, N.A.Potapova.....	504
9.5	Postfire vegetation successions. O.I.Yevstigneev, V.N.Korotkov.....	507
9.6	Postfire demutation in the soil invertebrates populations. N.A.Potapova.....	519
9.7	Conclusion. V.N.Korotkov, O.I.Yevstigneev.....	527
	Resume.....	529
	Conclusion. E.S.Shaposhnikov.....	531
	References.....	532

Введение.

В современном мире индустриальный 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 другими традиционными для человека ценностями. 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 (Whittaker, 1972; Zonneveld, 1988; Franklin, 1993). В настоящее время уже накоплен достаточный опыт для следующего шага: изучения разнообразия территориальных комплексов разного масштаба. Пока наибольшее количество работ посвящено локальным проблемам, но есть попытки интеграции конкретных участков в системы взаимосвязанных ландшафтов регионального масштаба (Landscape..., 1992; Everett, Lehmkuhl, 1996). 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.

На современном этапе изучения биоразнообразия используются две основные концепции: (1) мозаично-циклической организации устойчиво существующих природных экосистем (The mosaic-cycle..., 1991), (2) иерархической организации природных комплексов разного пространственно-временного масштаба (Allen, Starr, 1982). Эти концепции возникли на основе изучения природы малонарушенных территорий, развивающихся в спонтанном режиме. Сопряженное изучение динамики популяций организмов разных систематических групп, ритмов и масштабов природных нарушений, уровней неоднородности местообитаний позволяет разрабатывать способы реконструкции устойчивой структуры природных комплексов разного масштаба.

При реконструкции первичного облика ландшафтов и потенциального биоразнообразия обширных территорий, преобразованных человеком, значительно возрастает значимость заповедников. Именно в заповедниках существуют идеальные условия для сравнения процессов спонтанной динамики сообществ и их комплексов с процессами демутиаций (восстановительных сукцессий после тех или иных антропогенных воздействий). Это, с одной стороны, дает возможность оценить роль и место заповедников в поддержании биологического разнообразия в самом широком смысле: от сохранения генофонда видов до поддержания синтаксономического разнообразия территорий. С другой стороны, позволяет выработать стратегию и тактику природопользования и ориентации его на сохранение максимально высокого уровня биоразнообразия при условии экономически целесообразной эксплуатации ресурсов различных регионов.

Вместе с тем, многие заповедники в Европейской России, в Европе в целом были созданы на преобразованных человеком землях, и часть заповедных экосистем далека от своего потенциального состояния. Для оценки степени трансформированности ландшафтов заповедников и понимания современных динамических процессов спонтанного развития необходимо, чтобы программа исследований в заповедниках включала в себя работы по: (1) историко-археологическому описанию территории, (2) ареалогическому анализу основных видов, (3) изучению экологических амплитуд потенциальных ценозообразователей, (4) выявлению потенциальных свойств экотопов и режимов природных нарушений, (5) популяционно-биологическому анализу эдификаторных и редких видов. Этот комплекс исследований важно дополнить сравнительным изучением спонтанной динамики лесных экосистем как в заповедниках, так и на территориях, где происходит современная трансформация природных ландшафтов.

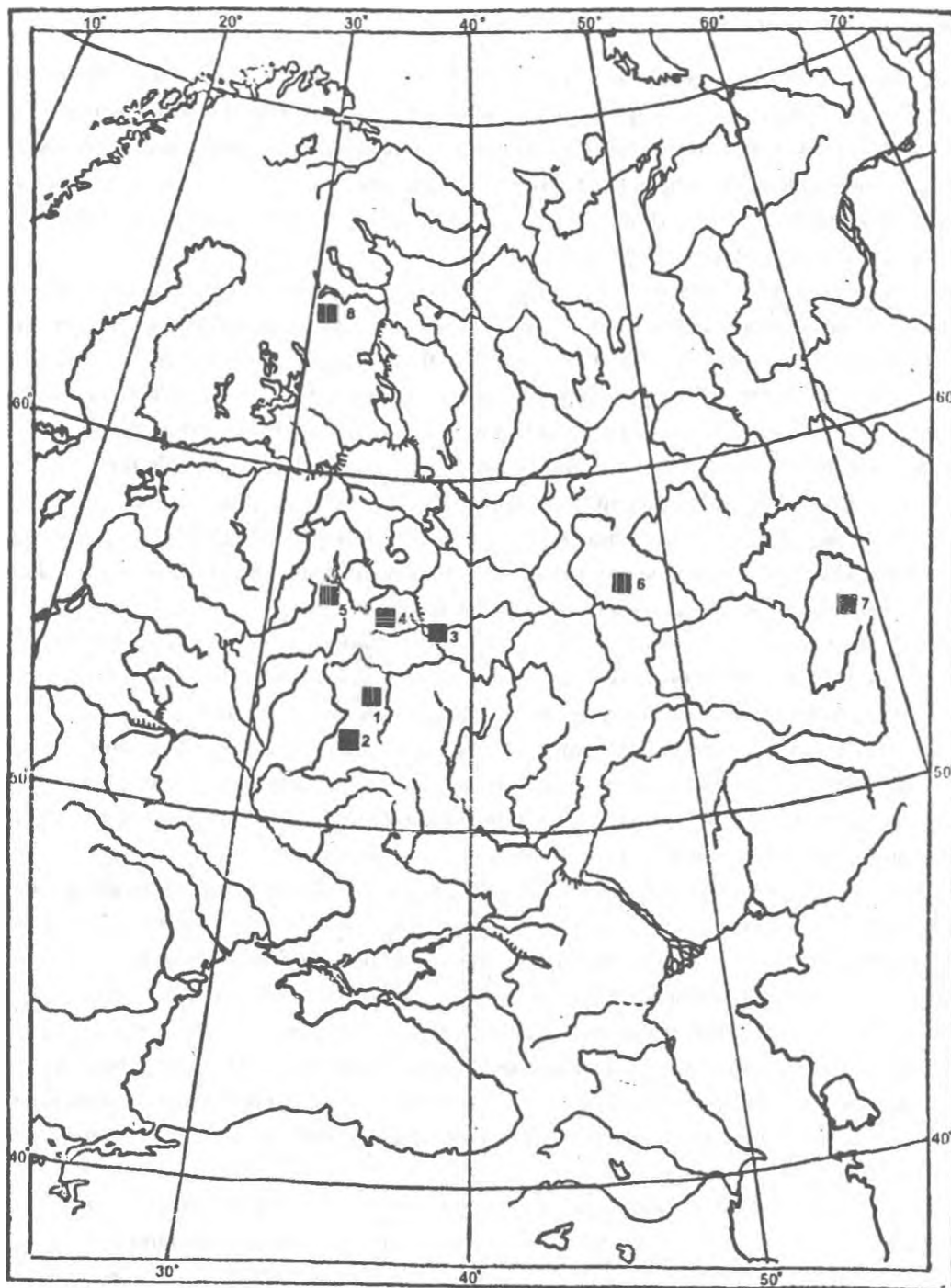


Рис. 1.1. Схема размещения объектов

1 - Природный заповедник «Калужские засеки»; 2 - Природный заповедник «Брянский лес»; 3 - Природно-исторический заповедник-леспаркхоз «Горки»; 4 - Природный заповедник «Приокско-Тerrasный»; 5 - Природный заповедник «Центрально-Лесной»; 6 - Природный заповедник «Басеги»; 7 - заказник «Сабарский»; 8 - Природный заповедник «Костомукшский».

Fig. 1.1 The distribution of the objects

1 - Nature Reserve "Kaluzhskije Zaseki"; 2 - Nature Reserve "Bryanskij les"; 3 - National Historical and Natural Park "Gorky"; 4 - Nature Reserve "Prioksko-Terrasnyj"; 5 - Nature Reserve "Central Forest"; 6 - Nature Reserve "Basegi"; 7 - Zakaznik "Sabarskij"; 8 - Nature Reserve "Kostomukshskij"

Каждый из перечисленных блоков исследований дает возможность выявить один или несколько аспектов преобразований природы, которые отражают: степень, масштаб, интенсивность и форму преобразования исходных природных комплексов. Лишь в совокупности такие данные характеризуют возможности восстановления и поддержания устойчивых природных объектов разного масштаба: от популяций и биоценозов до региональных биот. В этом контексте роль заповедников как эталонов спонтанного развития и процессов восстановительной динамики особенно велика.

Познание закономерностей сукцессионной динамики лесной растительности заповедников важно в чисто прикладном отношении:

- для научного обоснования мероприятий по сохранению биологического разнообразия при ведении лесного хозяйства и других форм природопользования на лесных территориях;
- для получения информации о возможных последствиях применения альтернативных стратегий ведения лесного хозяйства с применением несплошных рубок главного пользования;
- разработки научных основ формирования региональных и федеральной систем особо охраняемых природных территорий, их зонирования и принципов ведения хозяйственной деятельности;
- нормирования допустимых антропогенных нагрузок на лесные экосистемы;
- разработки и идентификации математических моделей функционирования и динамики лесных экосистем при различных сценариях внешнего, в том числе антропогенного, воздействия;
- выяснения возможности позитивного или негативного влияния биотических компонентов заповедных экосистем на окружающие территории в результате развития сукцессионных процессов и сопряженных с ним колебаний численности животного населения.

В данной работе представлены результаты исследований сукцессионной динамики лесного покрова в заповедниках «Калужские засеки», «Брянский лес», «Приокско-Террасный», «Центрально-Лесной», «Басеги», «Костомукшский», заказнике «Сабарский» и Природно-историческом заповеднике-лесопарке «Горки», представляющих обширный регион Европейской России (Рис. 1.1). Все эти работы объединяет методологическая близость изучения лесов с позиций концепций мозаичности и иерархичности биосистем разного ранга. Различия же проявляются во множестве субъективных и объективных причин. Каждый исследовательский объект имеет свою историю антропогенного освоения, отражает специфику природно-климатических условий, был заповедан в разное время. К этим объективным причинам добавляется различный уровень изученности объектов как коллективами заповедников, так и в ходе экспедиционных работ различными научными учреждениями. К сожалению не удалось нарисовать равноценную во всех деталях картину состояния природных комплексов всех заповедников, но цель работы будем считать достигнутой, если изложенные принципы анализа состояния лесного покрова и сохранности биоразнообразия станут понятны и доступны для проведения на других объектах ныне расширяющейся сети охраняемых территорий.

В данной работе представлены результаты исследований, выполненных в том числе в рамках Государственной программы «Экологическая безопасность России» в 1993-1995 г. г.

Публикация данной книги оказалась возможной благодаря финансовой поддержке АБ «ИНКОМБАНК».

Глава 1. Общие закономерности структуры и динамики лесных экосистем и методы их изучения

1.1. Концепция иерархического континуума как основа для анализа сукцессионных процессов и разработки методов сохранения биоразнообразия

1.1.1. Истоки и современный этап развития концепции иерархического континуума

В настоящее время теоретической основой изучения биогеоценотического покрова можно считать концепцию иерархического континуума (Allen, Starr, 1982; O'Neil et al., 1986; Acker, 1990; Austin, Gaywood, 1994). Становление этой концепции происходило благодаря взаимному обмену идеями в таких разделах как ботаническая география, ландшафтоведение, фитоценология, почвоведение, биогеоценология, популяционная экология растений и животных (The mosaic-cycle..., 1991; Collins et al., 1993; Andel, 1994; Василевич, 1983; Смирнова, 1987; Восточноевропейские..., 1994; Заугольнова, 1994; Заугольнова и др., 1995). Истоки формирования концепции иерархического континуума становятся понятными при рассмотрении истории представлений о структуре и динамике биогеоценотического покрова и, в первую очередь, его относительно стабильной основы - растительного покрова. Можно выделить следующие этапы развития этих представлений:

1 этап: растительный (и биогеоценотический) покров рассматривается как множество дискретных единиц - фитоценозов (биогеоценозов).

Формирование представлений о структуре и динамике биогеоценозов и их комплексов напрямую связано с развитием фитоценологии и лесоведения (Морозов, 1970; Сукачев, 1975; Дылис, 1978). На начальном этапе развития фито- и биогеоценологии в биологии господствовала парадигма организмизма (Миркин, 1985). Под влиянием этой парадигмы возникли представления о дискретности фито- и биогеоценозов, о наличии хорошо выраженных границ между ними, о совпадении биотических и абиотических границ и о достаточно жестко детерминированных связях в сообществах, обусловленных средообразующей функцией эдификатора. Наиболее четко концепция организации растительного покрова как системы дискретных единиц была разработана на примерах растительности лесных территорий умеренного пояса Евразии (см. Александрова, 1969; Ниценко, 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. Динамические представления в этой системе взглядов носили в достаточной степени формальный характер, в первую очередь в связи с отсутствием представлений о популяционных механизмах смен в сообществах.

2 этап: растительный покров рассматривается как топографический континуум распределений обилий видов по градиентам экологических факторов.

На этом этапе основные исследования были посвящены выяснению закономерностей организации растительного покрова, хотя некоторые авторы подчеркивали значимость полученных выводов для животного населения и для биогеоценотического покрова в целом (см. Уиттекер, 1980; Бигон 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; 1990). Однако, накопление сведений о составе, структуре и границах растительных сообществ, с одной стороны, крупные успехи экологии растений, развитие методов градиентного анализа и широкое распространение статистических методов, с другой стороны, привели к представлению о том, что коренным свойством растительности является ее континуальность.

На первых этапах формирования концепции иерархического континуума (Allen, Starr, 1982; O'Neill et al., 1986; Acker, 1990) представления о непрерывности растительного покрова основывались на экологической индивидуальности видов (концепция Раменского-Глизона, см. Миркин, Розенберг, 1983). 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 ординации условно выделяемых скоплений видов (растительных сообществ) по градиентам факторов среды (Whittaker, 1967; Austin, Gaywood, 1994). Эти представления в настоящее время дополнены концепцией «ядро-саттелиты» (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, 1983; Миркин, 1989; Korotkov et al., 1991).

3 этап: растительный (и биогеоценотический) покров представляет собой хронологический и хронологический континуум популяционных мозаик.

Концепция иерархии популяционных узоров вобрала в себя практически все представления популяционной биологии и ключевые моменты фитоценологии (Whittaker, 1953; Whittaker, Levin, 1977; Forest Succession, 1981). Основа этих представлений - наличие в растительном покрове разноразмерных элементов, повторяющихся в пространстве и включенных друг в друга, что 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 некоторых элементарных единиц растительности, поддерживающих такую иерархию (Василевич, 1983; van der Maarel et al., 1993; Смирнова и др., 1993). Популяционная биология послужила связующим звеном между представлениями биогеоценологии и фитоценологии о структуре сообществ, и синэкологии - об их функционировании (Смирнова, 1987; Ценопопуляции растений, 1988). Развитие демографических подходов в популяционной биологии растений перенесло акцент с экологической специфичности видов на биологические особенности пространственно-временной организации их популяций. При этом подчеркивалось, что положение каждого вида в сообществе определяется не только его экологической толерантностью, но и типом популяционного поведения, что нашло отражение в концепции биологической индивидуальности видов (Раменский, 1935) и типов стратегий (Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Ценопопуляции растений, 1988; Заугольнова, 1994). Одновременно, в популяционной биологии животных разрабатывались и продолжают разрабатываться представления о популяции как территориально целостной структурно-функциональной единице вида (Шварц, 1960, 1967; Наумов, 1970; Шилов, 1988).

Разносторонние исследования в популяционной биологии видов разных трофических групп и поиск минимальных популяционных единиц, в которых возможен устойчивый оборот поколений в конкретных экотопических условиях (Жизнеспособность популяций, 1989; 1992; Смирнова и др., 1988; 1989; 1990; 1993; Заугольнова и др., 1992), обеспечили необходимый для решения биогеоценотических задач уровень интеграции основных представлений популяционной биологии в целом. Ведущим в популяционной биологии постепенно становится представление о том, что каждая элементарная популяционная единица представляет собой поток поколений в конкретном пространстве.

С этой точки зрения биогеоценотический 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) временем жизни одного поколения (T); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений (S); 3) специфическим уровнем плотности (N). В демографии растений эти единицы получили название элементарных демографических единиц (ЭДЕ), в популяционной экологии животных подобные единицы были названы минимальными жизнеспособными популяциями (МЖП) (Жизнеспособность популяций, 1989; Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993).

Представление об организующей роли потоков поколений в биогеоценотическом покрове подчеркивает единство структурно-функциональной организации систем ценотического уровня и подталкивает исследователей к более тесному сближению понятий “биогеоценоз” и “экосистема” (Реймерс, 1990).

Пространственная реализация потоков поколений приводит к формированию видоспецифичных популяционных узоров. Хорологическая и хронологическая континуальность биогеоценотического покрова связана с совмещением популяционных узоров разных видов, имеющих разные времена циклов оборота поколений и разные минимальные площади устойчивого самоподдержания популяций. Из-за различий этих параметров на конкретном участке территории формируется разномасштабная мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и создающая неоднородность биогенной среды.

Существенным достижением популяционной биологии (помимо представлений об ЭДЕ и МЖП), дающим возможность в какой-то степени разрешить дилемму дискретности и континуальности живого покрова, является представление о разной ценотической (точнее, о разной ценозообразующей) роли популяций разных видов. Вначале эти представления возникли в фитоценологии и развиваются в этой науке до сих пор. Это представления о ведущих видах: об эдификаторах (Braun-Blanquet, Pavillard, 1926; Сукачев, 1936), о виолентах (Раменский, 1935), о средопреобразователях (Мирошниченко, 1975), о ключевых видах (key species) (The mosaic-cycle..., 1991). Затем эти же представления возникли в популяционной биологии в виде учения о стратегии жизни видов (Работнов, 1975; Grime, 1979; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989). Обобщение этих представлений позволяет дать следующее определение ведущих видов. Средопреобразователь, эдификатор, К-стратег, key species - это вид (или группа видов), имеющий наиболее крупные и длительно существующие популяционные мозаики, включающие в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества и производящие наибольшие преобразования в экотопе в результате своей жизнедеятельности.

4 этап: биогеоценотический покров - это множество сочетаний популяционных мозаик видов, объединенных популяционными потоками средопреобразователей (ключевых видов).

Параллельно с развитием представлений о значимости популяционных узоров в организации биогеоценотического покрова формировались представления о мозаичности природных экосистем, возникающей как в процессе жизнедеятельности организмов разных трофических групп, так и вследствие особенностей экотопов, катастрофических природных и антропогенных воздействий. Наиболее концентрированным выражением роли мозаик в организации биогеоценотического покрова является мозаично-циклическая концепция организации экосистем, рассматриваемых в данном контексте как синоним биогеоценозов (The mosaic-cycle..., 1991). Суть ее заключается в следующем: устойчивое существование сообществ достигается за счет сопряженного развития биоценотических мозаик, имеющих разное пространственное и временное выражение. Оформление этих представлений - очередной этап развития концепции иерархического континуума.

В мозаично-циклической концепции организации экосистем популяционные представления в явном виде не присутствуют и в этом отношении она находится ближе всего к концепции парцеллярной организации биогеоценотического покрова (Сукачев, 1964; Дылис, 1978), правда менее разработанной. Однако, даже вне

популяционной парадигмы, концепция мозаично-циклической организации экосистем и особенно концепция *gap-mosaics*, послужившая для нее основой, широко применяются в мировой литературе при решении не только теоретических, но и прикладных задач использования природных ресурсов (Everett, Lehmkuhl, 1996).

Дальнейшее развитие концепции мозаично-циклической организации экосистем возможно путем введения в нее представлений популяционной биологии для познания механизмов взаимосвязи мозаик и их смен во времени и пространстве. Эти представления только начинают формироваться (Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, Заугольнова, 1997).

С этих позиций биогеоценотический покров можно рассматривать как множество условно выделяемых единиц - биогеоценозов, представляющих собой совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средообразователей (ключевых видов - *key-species*). Континуальность биогеоценотического покрова связана с разноразмерностью популяционных мозаик, а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биогеоценозов) обусловлена тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие экологические и пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики средообразователей. В связи с тем, что в разных вариантах биогеоценотического покрова мозаики ключевых видов образуют растения, животные, грибы или представители других царств, невозможно выяснить механизмы устойчивого существования биогеоценозов и причин происходящих в них смен без анализа популяционной организации основных средообразователей (Смирнова и др., 1993). Размеры элементарных популяционных единиц средообразователей разных трофических групп могут отличаться на порядок (и более) величин. В связи с этим, в биогеоценотическом покрове целесообразно выделять ряды ценотических единиц, обусловленные иерархией мозаик ключевых видов.

Отсутствие представлений о собственных временах и площадях выявления популяционных мозаик ключевых видов было причиной широко распространенных ранее заключений о сокращении видового разнообразия в климаксовых сообществах. Так, на примере лесных территорий многие экологи (см. Уиттекер, 1980) отмечали, что по мере прохождения сукцессии видовое разнообразие растений (или растений и животных) сначала увеличивается, а затем падает. Анализ этих материалов показывает, что падение видового разнообразия, регистрируемое авторами, обычно совпадает с максимальным развитием взрослых растений первого поколения позднесукцессионных или климаксовых древесных видов (обычно теневыносливых или образующих сомкнутый затеняющий полог). Однако этот начальный 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).

Таким образом, насыщение мозаично-циклической концепции организации экосистем популяционными представлениями приводит к осознанию механизмов сукцессионных процессов в биогеоценотическом покрове. Однако дальнейшие шаги в этом направлении сдерживаются в связи с отсутствием детальных исследований популяционных мозаик средообразователей и выяснения особенностей их взаимодействия, а также их соотношений с экотопогенными мозаиками разного масштаба.

Концепцию мозаично-циклической организации экосистем можно рассматривать как теоретическую основу решения проблем сохранения таксономического и структурного биоразнообразия. Исходя из этой концепции, можно заключить, что 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.

1.1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий

Современное разнообразие биогеоценозов, их пространственная мозаика и направления смен, в значительной степени определяется длительной историей использования, существенно изменившей облик

природных ландшафтов за последние тысячелетия (Lepart, Debusshe, 1992; Восточноевропейские..., 1994). Одни средообразователи были полностью уничтожены, и подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию их популяционных мозаик, частично встроились в антропогенно регулируемые сообщества. Другие средообразователи существуют в настоящее время или благодаря только антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций.

Сильно трансформированное состояние многих современных ландшафтов и образующих их биогеоценозов скрывает многие черты ненарушенных лесов, а потому существует необходимость реконструировать их исходный облик. Глубина ретроспективы должна быть такова, чтобы понять, какие естественные мозаики средообразователей вмещали популяционные мозаики подчиненных видов, поддерживаемые сейчас только антропогенно. В качестве примера успешно выполненной реконструкции можно привести степные биогеоценозы, для которых показана связь популяционных мозаик многих растений с популяционными мозаиками диких копытных и роющих позвоночных (Гиляров, 1951; Абатуров, 1979, 1986). Это положение в полной мере относится и к восточноевропейским лесным ландшафтам, где большая часть светлолюбивых видов существует в настоящее время в антропогенно поддерживаемых сообществах (Восточноевропейские..., 1994; Popaduyk et al., 1995; Smirnova et al., 1995; Смирнова и др., 1997).

Возможность реконструкции исходного облика лесных ландшафтов определяется степенью изученности популяционных мозаик основных средообразователей. Ниже рассматриваются основные подходы к реконструкции популяционных мозаик средообразователей разных геофических групп и некоторых подчиненных видов лесного покрова.

В связи с большей степенью изученности мозаик автотрофов в данном разделе рассмотрены лишь наиболее общие их характеристики и приведены основные сводки по этому вопросу. Более подробно обсуждаются мозаики гетеротрофов, поскольку обобщающих работ по мозаикам гетеротрофов в настоящее время не имеется.

1.1.3. Мозаики автотрофов (фитогенные популяционные мозаики)

Анализируя популяционные мозаики обитателей лесных территорий, многие исследователи рассматривают леса как экосистемы детритного типа, в которых основными средообразователями являются виды деревьев (Одум, 1975; Vogtman, Likens, 1979; The mosaic cycle..., 1991). Однако представления о средообразующей роли популяционных мозаик древесных видов оказываются весьма результативными лишь в тех случаях, когда все нелесные сообщества в пределах лесных зон рассматриваются как автономные образования.

Как уже отмечалось, при разработке концепции мозаично-циклической организации экосистем в качестве основы использовалась "gap mosaics concept" (концепция мозаики окон возобновления). Она возникла при исследовании лесов, не испытывавших воздействий, нарушающих естественную смену поколений древесных видов, т.е. развивающихся в спонтанном режиме (Watt, 1925; Ричардс, 1961; Вальтер, 1968; Дыренков и др., 1970; Aubreville, 1971; Колесников, 1974; Дылис, 1978; Дыренков, 1984; Турков, 1985). Такие леса многими исследователями относятся к климаксовым (девственным, ненарушенным). Подробный обзор "gap mosaics concept" проведен в ряде работ (Tropical Trees..., 1978; The ecology of natural disturbance..., 1985; Коротков, 1991; Восточноевропейские..., 1994). Ниже изложены основные положения этой концепции.

Вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные (климаксовые) леса представляют множество несинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры. Эти элементы выделяются по скоплениям согласованно развивающихся особей (популяционным локусам) древесных видов. Популяционные локусы формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения древесных видов животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов (gaps, «окон») в сплошном пологом леса.

Ведущее значение в поддержании мозаичности естественных лесов имеет онтогенез древесных видов-

эдификаторов, включающий стадии молодости, зрелости, старения и смерти. Размеры прорывов в пологе леса (gaps) определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания, а также популяционную мозаику видов подчиненных синузид автотрофов и в некоторой степени - гетеротрофов. Устойчивое существование лесного массива возможно лишь при наличии элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950) и развитая А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976; 1977; 1988; Gatzuk et al., 1980; Диагнозы и ключи возрастных состояний..., 1987; 1989; Plant population ecology, 1988; Восточноевропейские..., 1994) составила необходимую основу для прогнозирования развития популяционных мозаик растений разной ценотической значимости и, в первую очередь, основных средообразователей - древесных видов. Детальные исследования популяционной биологии древесных видов позволили количественно оценить не только минимальные площади, на которых полностью реализуются потоки поколений, но и размеры площадей популяционных локусов молодых (иммагурных, виргинильных) и взрослых (генеративных) деревьев, характеризующих успешное прохождение той или иной стадии. Так, в восточноевропейских широколиственных лесах (Восточноевропейские..., 1994) ни у одного вида деревьев не возможен переход молодых особей к плодоношению в малых окнах площадью до 200 м², соизмеримых с проекциями крон 1-2 деревьев. Даже наиболее теневыносливые из них (*Fagus sylvatica*, *Acer campestre*), поселяясь в таких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез теневыносливых деревьев (*Fagus sylvatica*, виды рода *Acer*, *Tilia cordata*) возможен в окнах среднего размера (200-600 м²), а светолюбивых (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *Populus tremula*) - только в больших окнах размером не менее 1500-2500 м². Вместе со светолюбивыми видами в больших окнах все онтогенетические этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантны. Большое разнообразие экологических условий в окнах больших размеров определяет возможность одновременного существования и развития видов разной экологии и разных типов стратегий. В окнах более 2500 м² условия лесной среды заметно различаются в разных их частях. Такие окна чаще всего возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий.

Продолжительность периодически повторяющихся циклов развития окон соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее крупного по размерам и самого долговечного средообразователя: дуба черешчатого в восточноевропейских широколиственных лесах (Чистякова, 1986; 1987; 1991; Восточноевропейские..., 1994), ели европейской или сибирской - в восточноевропейских хвойно-широколиственных лесах (см. Главы 4, 7) и др.

Поскольку нормальное развитие и молодых, и старых деревьев происходит только в окнах (gaps), то к важнейшим параметрам, характеризующим структуру и динамику естественных мозаичных лесов, относятся: пространственное распределение окон (gaps), частота их появления (число окон, образующихся в единицу времени), площади и размеры окон, возникающих в результате нарушений, время оборота окон и др.

Более мелким элементом фитогенной мозаики в лесах со спонтанным оборотом поколений древесных видов выступает мозаика ветровально-почвенных комплексов (Whitaker, Lewin, 1977; Hartshorn, 1978; Карпачевский, Строганова, 1981; Скворцова и др., 1983; Brokaw, 1985; 1989; Schaetzl et al., 1989 a,b; Коротков, 1992; Васенов, Таргульян, 1995). В результате падения взрослого или старого дерева, сопровождающегося выворотом корневой системы, возникают несколько новых микроместообитаний (microsites). Обычно это вывальная яма, вывальный бугор и ствол (валежина), иногда как отдельное микроместообитание выделяют место падения кроны.

Микроместообитания, возникающие в результате вывалов крупных деревьев, усиливают дифференциацию почвенного покрова (Скворцова и др., 1983; Восточноевропейские..., 1994; Васенов, Таргульян, 1995 и др.) и определяют возможность успешного сосуществования в сообществах видов разных эколого-ценотических групп: неморальных и нитрофильных в широколиственных лесах (см. Главу 2), бореальных, неморальных, нитрофильных и высокотравных в хвойно-широколиственных лесах (см. Главу 7) и т.п.

Исследования популяционных мозаик как средообразователей (деревьев), так и подчиненных видов (кустарников и трав) привели к представлениям, что разновозрастный многовидовой фитоценоз функционирует как система мозаичных сукцессий разного ранга. Однако следует подчеркнуть, что разнообразие фитогенных мозаик лесных растений разных размеров и длительности жизни объединяется ходом онтогенеза одного или нескольких средообразователей (эдификаторов). Наличие постоянно протекающих смен в спонтанно развивающемся лесном сообществе значительно повышает общее разнообразие видов вследствие увеличения разнообразия микросайтов.

Исследование и реконструкция фитогенных мозаик позволяет более обоснованно подойти к вопросам определения площади выявления фитоценоза и оценки его сукцессионного статуса. В климаксовом состоянии площадь выявления фитоценоза может быть рассчитана, исходя из эндогенно обусловленных размеров популяционных мозаик ключевых видов (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994). Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных климаксовых мозаик. В настоящее время элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы эндогенных мозаик в климаксе, поскольку вырубка, выпас, распашка и пр. занимают пространства, превосходящие по площади крупные популяционные мозаики. Некогорые примеры различий фитогенных и послерубочных мозаик приведены в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994).

Рассмотренные элементы мозаики, возникающие в результате жизни и смерти крупных растений (деревьев и кустарников), т.е. окна разных размеров и возраста, а также элементы ветровально-почвенных комплексов, оказывают существенное влияние на жизнь гетеротрофов (Симкин, 1974; Falinski, 1978; Thompson, Willson, 1978; Levey, 1988; Schaetzl et al., 1989a,b; Schowalter, 1985; 1989). Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон (Sprugel, 1985; Vitousek, Denslow, 1986; Mladenoff, 1987) сказывается на распределении птиц и других животных по мозаикам разного ранга (Фридман, 1995), включая разные структурные элементы кроны дерева (Хлебосолов, 1995), на стратификации животного населения в окнах и в сомкнутом пологом (Даймонд, 1983; Фостер, 1983).

1.1.4. Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики)

Несмотря на крупные достижения "gap mosaics concept", выше рассмотренных представлений о фитогенных мозаиках оказалось недостаточно для реконструкции биогеоценотического покрова лесных территорий в целом. В рамках "gap mosaics concept" гетеротрофы рассматривались как пассивная часть биогеоценоза, использующая фитогенные мозаики, но активно не создающая собственные мозаики, особенно эдификаторного типа. В то же время рассмотрение биогеоценотического покрова как множества популяционных мозаик видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представления о лесах как экосистемах, где эдификационная функция принадлежит исключительно деревьям.

Необходимость пересмотра основных положений становится очевидной, если встают задачи оценки возможностей сохранения биоразнообразия не только собственно лесных сообществ, но лесных ландшафтов в целом (включая нелесные сообщества) как на заповедных, так и хозяйственно используемых территориях. Так, анализ изменения флористического разнообразия лесных заповедников европейской России показал, что введение заповедного режима приводит к повсеместной инвазии лесных видов, а аборигенная светолюбивая флора открытых местообитаний (луговая, опушечная и т.п.), в настоящее время поддерживаемая только антропогенным использованием, исчезает при заповедании (см. Главу 2).

В связи с этим, актуальной является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагрикультурный период. Анализ литературы показывает, что в течение большей части голоцена в европейских лесах умеренного пояса наиболее крупные мозаики создавались (и отчасти могут быть обнаружены в настоящее время) двумя группами животных: крупными копытными (тарпаны, туры, зубры и др.), а также бобрами.

Поскольку в восточноевропейских лесах крупные фитофаги почти полностью уничтожены (Кириков, 1960; 1979; Цалкин, 1961; Алексеева, 1977 и др.) возможна только реконструкция их ареалов (по археологическим и палеозоологическим данным) и популяционных мозаик (по результатам реинтродукции в отдельных заповедниках лесной зоны). В настоящее время наиболее полная информация собрана о зубре (*Bison bonasus L.*). В позднем голоцене ареал зубра охватывал западную, центральную и восточную Европу и Кавказ. На севере восточной Европы ареал его доходил до Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей (Кириков, 1960; Гептнер и др., 1961; Соколов, Темботов, 1993). До XVI-XVIII веков зубры были обычными обитателями лиственных лесов от Прибалтики до Кавказа и во множестве уничтожались во время охот. История уничтожения и реинтродукции этого вида подробно изучена (Рудзский, 1898; Кулагин, 1918; Башкиров, 1940; Заблоцкий, 1948; 1960; Корочкина, 1958; Кириков, 1960; Зубр, 1979; Krasinski, Bunevich, Krasinska, 1994), что делает достаточно обоснованным заключение о повсеместном распространении этого мощного средообразователя в лесах умеренного пояса и о его первостепенном значении в создании крупных мозаик в лесных ландшафтах.

Для создания зоогенных мозаик наиболее значимыми являются следующие поведенческие особенности этих стадных животных: привычки следовать друг за другом, валяться на земле, уплотнять почву в местах отдыха, чесаться об одни и те же деревья, что, в сочетании с большим весом, приводят к заметному изменению почвы и растительности мест обитания. Пространственный консерватизм этих животных (Калугин, 1958; Корочкина, 1973), в частности, постоянство мест отдыха и путей перемещения стад, приводит к набиванию троп, последние соединяют наиболее часто посещаемые места, а также участки, используемые в отдельные сезоны. Хорошо набитые тропы ведут к регулярно посещаемым солонцам. Лес служит зубрам местом пастбы, укрытия и отдыха. После кормежки зубры ложатся или стоят под деревьями, переступая ногами они выбивают почву, образуя "стойла" - места абсолютно лишенные растительности. Летом они устраивают лежки в тени или в хорошо продуваемом возвышенном месте. Для мест обитания зубров весьма характерно наличие участков, где они валяются и утрамбовывают почву. Такие места ("кагалки") обычно располагаются на склонах и лишены растительности. Если места "каталок" располагаются на песчаных субстратах, то довольно быстро начинается эрозия почв (Зубр, 1979; Соколов, Темботов, 1993).

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных частях ареала широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (заповедники: Беловежская пуща, Жоперский, Приокско-террасный, Центральнокавказский), в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах, вследствие уничтожения древесной растительности (Корочкина, 1969, 1971, 1972, 1974; Киселева, 1974) возникают сообщества с доминированием лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогенных полей с луговой флорой составляют от 0,1 до 3-5 га. Использование стоянок в течение одного двух десятков лет приводит к сильному уплотнению почвы и развитию дерновинных злаков. Одновременно повреждение крупных деревьев и использование подростка в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. Появляются крупные прогалины в лесах, которые соединяются широкими тропами к местам водопоя и к кормовым участкам (Буневич, 1977; Буневич, Кочко, 1988).

Таким образом, постоянное присутствие зубров в лесных ландшафтах определяло в доагркультурный период принципиально иную структуру биогеоценотического покрова лесных территорий: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой окон возобновления, ВПК и пр. чередовались с зоогенными полянами и экотонными сообществами. Каналами миграции для светолюбивой флоры и фауны служили тропы этих животных.

Рассматривая восточноевропейскую часть ареала зубра, В Г Гептнер с соавторами (1961) отмечает, что нормальной обстановкой жизни этого зверя до того, как он был вытеснен человеком, были разреженные лиственные леса с полянами и открытыми пространствами, лесостепь и степь с умеренными и водораздельными лесами. В дополнение к этим сведениям, следует подчеркнуть, что все упомянутые ранее

работы свидетельствуют об активной роли зубров и подобных им крупных средопреобразователей (туров, тарпанов) в создании открытых участков в пределах лесного (в широком смысле, включая лесостепь) пояса.

В рационе зубров травяной корм преобладает над древесным (Заблоцкая, 1957; Калугин, 1958; Александров, 1958; Александров, Голгофская, 1965; Корочкина, 1969; 1971; 1972; Жесткова, 1988; Казьмин, Смирнов, 1992). Среди трав в кормовом рационе зубров господствуют луговые виды, а среди них: злаки, сложноцветные и бобовые. Анализ списков кормовых растений зубров из "Беловежской пущи" и Приокско-террасного заповедника (Корочкина, 1969; 1971; Заблоцкая, 1957) и сравнение их с современной флорой луговых сенокосных полей и пастбищ домашних животных выявил их значительное экологическое и эколого-ценотическое сходство (Смирнова и др., 1994; 1997).

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования наименьших популяционных единиц этого вида, сильно варьируют. Так, по данным разных авторов в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок от 500 до 1 000 га, в то же время отдельные особи кочуют на большие расстояния - несколько десятков километров. Предварительные вычисления показывают, что площадь выявления элементарных популяционных единиц этого вида в восточноевропейских лесах и на Кавказе значительно превышает площадь выявления ЭДЕ крупных деревьев и составляет десятки - сотни км² (Зубр, 1979; Корочкина, 1973; 1974; Корочкина, Кочко, 1983; Вейнберг, 1986; Жесткова, 1988).

Места обитания зубров охватывают разные элементы катен: от мест стоянок на хорошо прогреваемых водоразделах и верхних частях склонов до водопойных приречных полей. Кочевки зубров в течение дня по протяженности могут составлять несколько километров. В результате лес пронизывается сетью дорог и полей, которые служат каналами миграции луговой и опушечной флоры и фауны. Сходное распространение и близкие кормовые предпочтения, видимо, были свойственны и другим крупным стадным фитофагам, в первую очередь турам, тарпанам.

Полное истребление зубров и других мощных фитофагов - средопреобразователей привело к очень серьезным биогеоценотическим последствиям в Восточной Европе. К XVI-XIX векам в лесных ландшафтах исчезли крупные зоогенные мозаики; древесная растительность теневого типа начала доминировать в одних местах, а светолюбивая флора и фауна (включая многих беспозвоночных) были вытеснены на другие - антропогенно созданные местообитания: опушки, сенокосы, пастбища, обочины дорог и пр. В результате некогда единый биогеоценотический покров лесных территорий распался на фрагменты (лесные, луговые и пр. сообщества), которые в настоящее время практически всеми исследователями рассматриваются как самостоятельные образования биогеоценотического уровня.

Сохранившиеся в настоящее время в лесах копытные (лоси, косули, олени и пр.), в связи с меньшими размерами и предпочтением древесных кормов, не выступают такими мощными средопреобразователями как зубры и подобные им виды (Пучков, 1991; 1992; 1993), хотя и они вносят в древесный полог определенную мозаичность (Динесман, 1961; Бородин, Потапов, 1986; Гусев, 1983; 1984; 1988).

В современных лесах один из массовых видов копытных - кабан - образует небольшие (размером несколько м²), но многочисленные мозаики: лежки, порои и тропы, которые сильно изменяют видовой состав трав и уменьшают численность почвенных беспозвоночных. Наиболее активно уничтожаются кабанами разные виды дождевых червей (Любченко, 1973; Гусев, 1988).

Анализ литературы, посвященной средопреобразующей деятельности сохранившихся до настоящего времени копытных (Средообразующая деятельность..., 1970; Млекопитающие в наземных..., 1985; Растительоядные животные..., 1986; Экологическая оценка..., 1987; Экология, морфология..., 1989 и др.), позволяет выделить практически непрерывные размерные ряды зоогенных мозаик. Однако, мозаики копытных обитателей современных лесов малы, по сравнению с таковыми у зубров (и подобных им средопреобразователей), и не способны обеспечивать благоприятные условия для произрастания

большинства видов светолюбивой флоры. Отсутствие природных механизмов поддержания светолюбивой флоры в преобразованных лесах (особенно широколиственных) приводит к тому, что многие лесные заповедники, организованные с целью сохранения биоразнообразия, теряют значительную часть флоры быстрее, чем территории с традиционным природопользованием.

Мозаики бобров

Видимо самым мощным средообразователем в европейских и азиатских доисторических лесах был бобр (*Castor fiber L.*). Анализ литературы показывает, что виды этого рода были наиболее мощными средообразователями в умеренных лесах Америки (Naiman et al., 1994) и большей части Евразии. Ареал этого вида в позднем голоцене на севере Восточной Европы доходил до Белого и Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей.

На отдельных участках в лесных областях Восточной Европы бобры сохранялись (Скалон, 1951; Данилов, 1970; Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986) на протяжении последнего тысячелетия, а в середине XX века они были реинтродуцированы на большей части доисторического ареала. Средообразующая деятельность этих животных так велика, что места их массового обитания получили название «бобровый ландшафт». Из всех средообразующих воздействий бобров наибольшее значение имеет мелиоративная активность. Их плотины на ручьях и малых реках существенно преобразуют гидрологический режим территории, где они живут (Данилов, 1970). Жизнедеятельность бобров обуславливает появление и длительное существование, в пределах лесных массивов, низинных болот. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры валят деревья в первую очередь. До 80% бобровых погрызов обычно сосредоточено в 10-метровой полосе от уреза воды. Кроме того, на высокой части берега они формируют прирусловые поляны размером примерно 25х300 м. Здесь растительность остепняется, на ней начинают преобладать лугово-опушечные виды трав (Дворникова, Коробейникова, 1983).

Вследствие избирательной поедаемости кормов изменяется соотношение древесных видов на освоенной бобрами территории (Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Данилов, 1970; Дежкин, 1970; Феклистов, 1984; Каньшиев, 1986, 1987). Довольно часто берега, подрытые ходами бобров, оседают и проваливаются, образуя сплавины, русло реки делится на протоки. Все это отражается на жизни растений и животного населения. Капалы, вырытые бобрами, и их дорожки на воде используются как транспортные магистрали сухопутными, околководными и водными животными. Бобровые пруды во время засухи служат водопоями для птиц и зверей. Поляны с поваленными деревьями и околоводные деревья дают дополнительный корм диким копытным, зайцам, мышевидным грызунам; зимой некоторые млекопитающие концентрируются вокруг бобровых «лесосек».

Созданный деятельностью бобров особый «бобровый ландшафт» (Фадеев, 1981) осваивают птицы, ранее здесь не жившие: чирки, крохали, кряквы. Мелководье и пруды на водоразделах - полезные компоненты ландшафта - обеспечивают отличные условия для нереста рыб и земноводных (Балодис, 1990). Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров используются как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий множеством других животных. Обычные обитатели покинутых бобрами нор, ходов и хаток - землеройка, выхухоль, норка, кутора, гадюка, веретеница, лесной хорек, медянка, болотная черепаха, комары (Барабаш-Никифоров, 1950; Дежкин и др., 1970)

Детально роль бобров в создании мозаик растений разного масштаба и в организации сукцессионных процессов в растительном покрове малых рек рассмотрена в Главе 4.

Мозаики листо- и хвоегрызущих насекомых и грибов

Другой крупной группой видов, ответственной за организацию мозаик в лесах, являются хвое- и листогрызущие насекомые. Так, при массовых вспышках численности зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana L.*) в широколиственных лесах деревья подвергаются столь сильным повреждениям, что это отражается на

изменении абиотического режима и на продукционных процессах. Недаром считается, что очаги вспышек - это особые случаи функционирования биоценозов, имеющие последствия на уровне групп урочищ (или мезогеохор) (Домников, 1979а,б). Консортиями *Quercus robur* в пределах европейской части России является около 100 видов насекомых. Естественно, что растения должны были адаптироваться к ним. Действительно, несмотря на то, что огромная фитомасса листьев (иногда до 100%) съедается насекомыми, оказывается, что действие листогрызов, во-первых, относительно кратковременно, во-вторых, начиная с того момента, когда отторгается 20% зеленой фитомассы и более, деятельность этих листогрызов стимулирует вторичную вегетацию растений, причем прирост биомассы листьев идет пропорционально ее потерям (Домников, 1979б). Так, несмотря на то, что «вредность» листогрызущих насекомых очевидна, их подлинная роль в ценозах еще не оценена.

Таблица 1.1. Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах

Examples of the plant and animal mosaics in the East-European broadleaved forests

варианты мозаик	размеры мозаик	время существования мозаик	изменения экотопа	диагностирующие группы растений
организменный уровень				
кстовины	дц кв.	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-, малолетники
"лежки" кабанов	м кв.	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
элемент ВПК: бугры	м кв.	десятки - сотни лет	вынос иллювиального горизонта, почв улучшение аэрации и влагоемкости	сорные одно-, малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элемент ВПК: ямы	м кв.	десятки - сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	мезогигофитные травы
элемент ВПК: ва-леж	десятки м кв.	сотни лет	появление нового хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев, кустарников трая рудеральной стратегии
стойла зубров	сотни м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
"каталки" зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-, малолетники
популяционный уровень				
окна распада древостоя	сотни - тысячи м кв.	десятки - сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нигофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стоянки стад зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни м кв.	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	сытолюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи - дес. тыс. м кв.	десятки - сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеения, ухудшение аэрации	гиго- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни - тысячи м	десятки - сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы

Зоогенная дефолиация и последующее изменение режима и интенсивности биогеоценологических процессов проявляются в изменении состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова (Злотин 1970а,б; 1986). В результате в окнах, возникающих в результате дефолиации, возрастает видовое разнообразие в основном за счет светлюбивых и нитрофильных видов, изменяется состав содоминантов (Средообразующая деятельность..., 1970).

В связи с большой нарушенностью современных лесов достаточно трудно оценить размеры мозаик листо- и хвоегрызущих насекомых в доисторических лесах. Вероятно, их размеры были сравнимы с

размерами окон, возникающих вследствие естественной смерти старых деревьев. Локальное размножение листогрызущих видов само служило причиной образования окон. В нарушенных лесах с выровненной структурой верхнего полога размеры мозаик, возникающих в результате размножения насекомых, в первую очередь, определяются размерами антропогенно преобразованных участков леса.

Мозаику, подобную рассмотренной ранее, образуют древоразрушающие грибы (Стороженко, 1992). Исследования на Среднем Урале (заказник Сабарский) позволили получить данные о размерах и роли грибных мозаик в спонтанном развитии разновозрастных хвойно-широколиственных лесов. Здесь основными возбудителями корневых гнилей являются опенок осенний (*Armillariella mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm.) и корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми-ксилофагами. В результате, в массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов можно наблюдать достаточно сложную мозаику пятен, сопоставимых по размерам с окнами возобновления, и интерпретируемых как различные стадии развития и угасания очагов возбудителей корневых гнилей (см. Главу 7 настоящего сборника).

Мозаики мелких роющих позвоночных

Среди еще не рассмотренных видов большое значение в образовании мозаик в лесах имеют роющие животные (Абатуров, 1966, 1968, 1973). Выделяются следующие формы воздействия роющих животных на почву: норы разрыхляют почву, улучшают аэрацию, способствуют более глубокому увлажнению, защищают почвенную влагу от непродуктивного испарения, осуществляют вынос на поверхность материалов глубинных горизонтов. Деятельность их в какой-то степени можно сопоставлять с образованием вывалов. В качестве примеров приведем некоторые проявления средообразующей деятельности кротов (*Talpa europea* L.) и барсуков (*Meles meles* L.): изменение микрорельефа, увеличение площади соприкосновения почвы с воздухом, появление обнаженных пятен грунта (Абатуров, 1966, 1968; Пахомов и др., 1987). Несмотря на небольшие размеры пороев, они способствуют приживанию подроста некоторых деревьев, кустарников и проникновению в сомкнутый покров лугово-опушечных видов (Наумов, 1955). Наличие разных микроместообитаний, связанных с жизнедеятельностью этих животных, приводит к развитию на них не только обычных для данного биотопа лесных растений, но и рудеральных и зоохорных видов (Бородин, 1983).

1.1.5. Заключение

Концепция популяционной организации биогеоценотического покрова позволяет заново подойти к решению наиболее существенных теоретических и практических вопросов биогеоценологии (экологии экосистем).

На основании исследований популяционной биологии основных средообразователей (или их биологических аналогов) становится возможным реконструировать исходную (потенциальную) структуру биогеоценотического покрова любых территорий.

Представление биогеоценотического покрова как разномасштабной, иерархически структурированной мозаики популяционно-видовых сочетаний привело к уточнению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовое сообщество рассматривается как множество мозаик ключевых видов и связанных с ними мозаик подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме. 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. Представления о популяционной организации биогеоценозов и количественная оценка популяционных параметров основных ценообразователей даст возможность реконструировать потенциальную структуру биогеоценотического покрова модельных территорий, количественно оценить степень нарушенности

конкретных сообществ и их комплексов и упорядочить существующие сукцессионные системы.

Понимание климакса как иерархии устойчиво существующих популяционных мозаик дает возможность выявить взаимосвязь между структурным и таксономическим разнообразием: максимальное таксономическое разнообразие проявляется в климаксе за счет структурного разнообразия популяционных мозаик всех членов биогеоценоза и их пространственно-временной гетерогенности. Устойчивое поддержание всего потенциального видового разнообразия той или иной территории возможно только в том случае, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания разного ранга (safe-sites), соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств на данной территории. Популяционная концепция в биогеоценологии может быть использована для разработки систем природопользования, ориентированных на получение продукции при сохранении необходимого уровня биоразнообразия.

1.2. Методические подходы и методы оценки изменения биоразнообразия в ходе сукцессий

Определение возможностей сохранения существующего биоразнообразия в заповедниках основывается на сравнении доагрикультурного разнообразия, которое поддерживалось на данной территории в спонтанном режиме и современного разнообразия, возникшего в результате сложного сочетания природных и антропогенных процессов.

Основные методические подходы к оценке сукцессионного статуса лесов включают в себя следующие позиции:

- Реконструкция биогеоценологического покрова доагрикультурного облика.
- Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время.
- Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотопа и экологическим амплитудам растений.
- Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности.
- Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов.

Перечисленный набор методических подходов характеризует достаточно полный вариант оценки сукцессионных процессов. В статьях настоящего сборника он реализуется с разной полнотой.

1.2.1. Реконструкция биогеоценологического покрова доагрикультурного облика

Восстановление доагрикультурного облика лесного покрова включает как реконструкцию состава биоты того времени, так и выявление структурно-функциональных связей в былых сообществах. Такая реконструкция подразумевает использование палеоботанических и палеозоологических данных о наличии и обилии видов в прошлом (по споропыльцевым диаграммам и макроостаткам организмов). По этим данным восстанавливаются ареалы ныне исчезнувших с данной территории видов. Дополнительные сведения о доагрикультурном распространении растений и животных содержат многочисленные археологические памятники, которые достаточно точно датируют события первых тысячелетий освоения лесных земель Европейской России. Желательно проведение флорогенетического и фауногенетического анализа, с помощью которого устанавливаются группы взаимосвязанных видов (исторические свиты), обитавших в одинаковых эколого-ценотических условиях. Наличие в конкретном месте отдельных представителей таких групп позволяет предположить, что данное местообитание потенциально пригодно для обитания остальных видов данной группы.

Реконструкция собственно структуры биогеоценотического покрова является задачей, которая должна решаться на зональном и региональном уровнях. Она необходима для нахождения “точки отсчета”, представления облика сообщества, климаксового для данной территории, в сравнении с которым возможно оценить произошедшие за длительный срок структурные пертурбации и таксономические потери. До сих пор, к сожалению, практически отсутствуют работы, в которых производилась бы такая реконструкция на достаточно глубокую временную перспективу.

1.2.2. Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время

Данные о разнообразии сообществ и видовом составе лесов в относительно недалеком прошлом можно получить из исторических источников и архивных документов. Достаточно полная информация по характеру использования лесов в центральной России датируется началом XVIII века (Арнольд, 1880; Рудзский, 1899; Фалеев, 1912).

Сведения о прошлом использовании лесов на территориях заповедников можно получить из карт генерального межевания и Экономических примечаний к ним, а также из экономических обзоров и карт губерний, которые хранятся в Российском государственном военно-историческом архиве, Российском государственном архиве древних актов, Российском историческом архиве и многих областных архивах. Здесь же содержатся богатейшие сведения о пространственной структуре и степени антропогенной трансформации растительного покрова по каждому конкретному участку (даче) большинства областей европейской части России. Как своеобразный экологический эксперимент можно рассматривать сопоставление сведений о площади и составе лесов, о пространственном распределении лесных и нелесных угодий в конце XVIII века с аналогичными сведениями для этих же территорий в последующие времена.

1.2.3. Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотопа и экологическим амплитудам растений

Освоение лесных ландшафтов привело к изменению не только состава биоты, но и к преобразованию экотопов (изменению почвенного покрова, режимов увлажнения и др.). В связи с этим важным элементом реконструкции лесного покрова выступает метод оценки экологического потенциала местообитаний. Наиболее легко оценить потенциалы местообитания можно в тех случаях, когда в пределах изучаемой территории в различных экотопах сохранились участки с малонарушенной растительностью и почвами. Экологический анализ видовых списков таких эталонных участков с использованием широко распространенных экологических шкал (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983) выявляет диапазоны основных экологических факторов в этих экотопах. Проводя такой анализ мы предполагаем, что отсутствие некоторых видов, исчезнувших с данной территории, слабо искажает общую экологическую оценку местообитания, полученную по наложению диапазонов толерантности большого числа видов. Подробное описание метода расчета экологических свойств экотопов с использованием экологических шкал приведено в методическом пособии “Информационно-аналитическая система...” (см. Заугольнова и др., 1995). Полученные характеристики эталонных участков экстраполируются на соответствующие им по положению в рельефе и почвообразующим породам участки в пределах изученной территории.

Результаты косвенного экологического анализа с использованием шкал, целесообразно дополнять данными прямого инструментального измерения освещенности, влажности, содержания питательных веществ в почвах и т.п. Для этих целей можно использовать стандартные методики измерений (Программа и методика биогеоценологических исследований, 1966; 1974; Алексеев, 1975;).

Более сложно оценить потенциалы местообитаний на территориях, сильно нарушенных вследствие деградации почв, изменения гидрологического режима и др. Здесь экологическая оценка регистрирует

современное состояние экотопа, но не отражает его прежних свойств (до нарушений), что не позволяет корректно рассчитать состав потенциальной флоры ненарушенных экотопов. В таких случаях целесообразно использовать метод аналогов, исследуя экотопически сходные, но менее нарушенные участки биогеоценологического покрова в регионе, где находится заповедник.

1.2.4. Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности

Оценка структурного разнообразия лесной растительности предполагает выделение иерархии структур. На каждом уровне иерархии структурное разнообразие оценивается по наличию и степени выраженности элементов мозаики.

В качестве эталона для выделения структурных элементов целесообразно рассматривать наименее нарушенные участки растительного покрова. Минимальными структурными элементами здесь выступают микросайты или микроместообитания. В современных разновозрастных лесах основная часть микросайтов связана с жизнью и отмиранием деревьев. Обычно, это подкроновые пространства, вывальные бугры и западины, крупный валеж. Кроме перечисленных микросайтов, в лесах существует мозаика микросайтов зоогенной природы: порои копытных, выбросы кротов и барсуков, норы и пр. Для некоторых регионов характерна экотопическая неоднородность, связанная с крупными валунами, карстовыми воронками, бессточными понижениями. Размер такого рода микросайтов изменяется от нескольких десятков квадратных дециметров до нескольких квадратных метров.

Структурные единицы следующего уровня (мезосайты) имеют размеры, сопоставимые с размерами групп взрослых деревьев и занимают площадь до сотен квадратных метров. Это могут быть окна распада, группы подроста, куртины кустарников или группы молодых генеративных деревьев и т.д. (все они составляют отдельные стадии в динамике *gap-mosaics*). Натурные данные о размерах и продолжительности существования фитогенных мозаик в широколиственных лесах описаны в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994), в хвойно-широколиственных лесах - в разделах 6 и 7, а также в брошюрах "Current state..." (Popadyuk et al., 1995; Smirnova et al., 1995). Структурные неоднородности сходного масштаба возникают и в результате жизнедеятельности многих позвоночных (солонцовые и приводопойные поляны, осветленные участки леса вокруг бобровых поселений и др.) и беспозвоночных животных (очаги размножения листо- и древогрызущих насекомых). В отличие от фитогенных мозаик, поляны и окна, создаваемые фитофагами, имеют более сложную динамику из-за комплексного взаимодействия между растениями, животными и элементами экотопа.

Еще более крупная мозаика существует на уровне лесных сообществ. В малонарушенных лесных ландшафтах площади сообществ могут достигать многих сотен - тысяч гектаров. Это связано с тем, что разновозрастные древостой, существующие длительное время, формируют свою внутриценотическую среду с очень широкими диапазонами изменчивости по всем экологическим факторам. Здесь четко проявляется световая мозаика, мозаика переувлажненных вывальных ям и осушенных вывальных бугров, мозаика из высоко гумусированных прикомлевых участков и минерализованных отсыпок на вывалах, зоогенная и микогенная мозаика. Различия условий микро- и мезоместообитаний для произрастания растений в пределах одного ценоза оказываются настолько большими, что они перекрывают различия между участками разновозрастных лесов на плакорных и склоновых позициях в рельефе, на почвах суглинистого и супесчаного механического состава и т.п. Площади малонарушенных сообществ являются достаточными для поддержания устойчивой структуры популяций даже самых крупных эдификаторов среди растений и животных.

Пространственная неоднородность и временная динамика структур ценотического уровня в современных лесах сильно изменчива из-за принципиальных различий между антропогенными и ненарушенными сообществами. Площади производных лесов разных типов варьируют в широких пределах и зависят от способов хозяйственного использования территории. В некоторых случаях воздействия на лесной покров приводят к появлению мелкоконтурной мозаики одновозрастных

олигодоминантных древостоев, а в других - к формированию не менее обедненных древостоев, но распространенных на больших площадях. И в тех, и в других случаях большинство микро- и мезомозаик редуцируется или исчезает, и производные леса характеризуются сильной выравненностью внутриценотических и микроэкологических условий. При нивелировании микро- и мезоразличий местообитаний ведущим фактором, определяющим разнообразие и обилие видов в производных лесах, выступают ранее несущественные различия экотопов по составу почвообразующих пород, положению в рельефе и т.п.

Следует также отметить, что длительное хозяйственное воздействие на лесные территории привело к появлению набора производных экотопов с характерной для них растительностью, состав и структура которой отражает созданную человеком мозаичность местообитаний.

Оценка типологического разнообразия растительности производится на уровне сообществ - с помощью различных классификаций растительности. Наиболее распространенными классификациями являются доминантная и эколого-флористическая (Александрова, 1969; Миркин, 1989; Коротков и др., 1991). Целесообразность применения той или иной классификации зависит от степени нарушенности растительного покрова и задач исследования. Особо необходимо подчеркнуть значимость различий между ненарушенными и производными сообществами при классифицировании растительности. Так, вследствие микро- и мезомозаичности ненарушенного лесного покрова и плавного "перетекания" его отдельных фрагментов доминирование разных видов не может служить надежным критерием для выделения сообществ. В таких ситуациях удобнее пользоваться критериями эколого-флористической классификации (Миркин, 1989) и ранжировать сообщества синтаксономическими категориями на уровне ассоциации или ее вариантов.

Антропогенно обусловленное доминирование видов в древесном и подчиненных ярусах выступает на первый план в производных сообществах - в связи с редукцией природной микро- и мезомозаичности. Из-за этого доминантная классификация оказывается удобной для сравнения материалов разных исследований в маловидовых разновозрастных лесах. Однако для работы с сукцессионными рядами сообществ она мало пригодна, так как доминанты в них меняются в течение жизни одного поколения деревьев.

При изучении нарушенной растительности целесообразно сначала отдельные физиономически одинаковые участки лесного покрова (часто соответствующие выделам в лесной таксации) именовать по принципам доминантной классификации, а затем, используя полные видовые списки производных сообществ, определять к каким ассоциациям или синтаксонам более высокого ранга в эколого-флористической классификации относятся те или иные сообщества, выделенные по доминантному принципу. Это дает возможность выявить общую сукцессионную направленность изменений сообществ при широком варьировании состава доминантов.

Следующим элементом в иерархии малонарушенного лесного покрова выступает совокупность пространственно сопряженных сообществ в пределах ландшафтных подразделений разного ранга (Анненская и др., 1963; Исаченко, 1976, 1980; Сочава, 1978) Одним из вариантов ландшафтных подразделений локального уровня, охватывающих наибольшее разнообразие экологических условий на территориях заповедников, является речной бассейн высокого порядка. Площадь такого бассейна может составлять несколько квадратных километров. На этой территории могут быть обнаружены все элементы зональной биоты, достаточно полно представлена региональная флора и фауна и могут устойчиво существовать локальные популяции наиболее крупных фитофагов. В том случае, если территория заповедника очень мала и не включает полного набора ландшафтных подразделений, типичных для региона, целесообразно распространить исследования за пределы заповедника и составить представление о всем разнообразии современных сообществ в пределах речного бассейна высокого порядка.

Однако, бывают ситуации, когда для объединения сообществ в группы невозможно использовать

ландшафтный подход ввиду малой площади заповедника, либо крайне сильной деградации экотопов. В таком случае для выяснения сукцессионных трендов можно группировать сообщества в пространственно целостные контуры с одинаковыми сукцессионными трендами в популяциях зональных эдификаторов.

1.2.5. Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов

В настоящее время существует множество методов оценки сукцессионных процессов. Все они в своей основе используют признаки состояния растительных сообществ, а остальные компоненты экосистем рассматриваются как дополнительные характеристики.

Для решения этой задачи необходимо проведение натурных изысканий, включающих в себя учет флоры и геоботаническое описание растительности заповедника (на постоянных и временных пробных площадях, при маршрутных учетах). Учет флоры и описание растительности следует проводить, ориентируясь на результаты оценки структурного и типологического разнообразия современной растительности - инвентаризация производится в связи с выделенными сообществами (биотопами). Достаточным для характеристики сообщества числом описаний можно считать такое, при котором кривая кумуляты числа видов выходит на плато. Достаточное количество описаний не является константной величиной и его нужно определять для каждого конкретного типа сообществ.

Для оценки изменений биоразнообразия в ходе сукцессий разумно использовать представление о потенциальной флоре. Потенциальную флору целесообразно определять для группы ассоциаций или формации в доминантной классификации при изучении нарушенных лесов; или для ассоциации во флористической классификации при исследовании растительности малонарушенных лесов. В обоих случаях пространственным объектом изучения является биотоп. Более крупной единицей должна быть группа биотопов, достаточно полно характеризующая биоразнообразие всего массива заповедника. Сравнение флоры этих элементов растительности заповедника с региональной флорой позволит оценить потери разнообразия. Хорошо, если набор биотопов будет представлять естественный ландшафтный комплекс - в таком случае гармоничная компоновка материала сделает его сравнимым с информацией по другим регионам.

Для оценки потерь биоразнообразия проводится экологическая диагностика сообществ и их групп с помощью балловых экологических шкал. Такая диагностика является достаточно традиционной в отечественной фитоценологии и широко применялись как в луговодстве (Раменский и др., 1956), так и в лесоводстве (Воробьев, 1953). Более поздние варианты экологических шкал (Цыганов, 1983) содержат информацию по большему числу видов флоры исследованных заповедников и большему числу экологических факторов (увлажнению, трофности, обеспеченности азотом, кислотности почв, освещенности и т.п.). Кроме того, шкалы Д.Н.Цыганова являются диапазоными (т.е. оценивают пределы толерантности по каждому фактору) и за счет этого они более удобны для решения означенных задач по сравнению с европейскими аналогами (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977).

После оценки экологических свойств сообществ формируется их расчетная флора, которая рассматривается как потенциальная. В расчетную флору включаются те виды регионального списка, которые по экологическим свойствам соответствуют условиям обитания этих сообществ. Затем список видов расчетной флоры сравнивается с реальной флорой и вычисляется процент потерь флористического разнообразия.

Следует заметить, что расчет потерь потенциальной флоры имеет смысл проводить для территории, включающей достаточно полный набор растительных сообществ, характерных для региона. Площадь такой территории должна составлять, по предварительным оценкам, десятки - сотни тысяч гектар (Юрцев, 1982; Малышев, 1994).

Для выяснения причин и механизмов флористических потерь целесообразно рассмотреть различия сообществ по участию в их составе разных эколого-ценотических групп. В связи с тем, что флора подчиненных ярусов достаточно консервативна, присутствие группы с крайне малым числом видов трав, кустарничков и мхов может свидетельствовать о былом состоянии сообщества - в том случае, если древесные

виды этой группы выпали из сообщества. Поскольку как общий список видов заповедника, так и соотношение эколого-ценотических групп в ненарушенных сообществах имеют региональный характер, вопросы выделения таких групп и их представленность в ненарушенной растительности необходимо решать самостоятельно. В качестве вспомогательных сводок целесообразно использовать работы А.А.Ниценко (1969), Г.М.Зозулина (1970) и др.

Расхождение между реальной и потенциальной флорами в сообществах определяется различиями идущих сукцессий. Наиболее удобна оценка сукцессионных трендов в лесных заповедниках по состоянию древесной синузии, поскольку популяционная жизнь древесных эдификаторов формирует структуру и состав всего сообщества. Если процесс смен поколений в популяциях деревьев протекает непрерывно и в таких количественных соотношениях, которые обеспечивают постоянство видового состава древостоя и подлеска, то это должно выражаться в виде демографически (онтогенетически) сбалансированной структуры популяций.

Полноценность онтогенетического (возрастного) состава всех ценозообразователей - достаточно просто определяемый индикаторный признак ненарушенного (климаксового) ценоза (Whittaker, 1975; Дырников, 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 растений, 1976; 1988). Перечисленные этапы развития маркируют изменения биологического возраста особи. Использование одной и той же классификации онтогенетических состояний для построения онтогенетических спектров дает возможность получить сравнимые результаты и на этой основе сделать 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 (полузрелое) состояние (im);

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

III. Генеративный период:

6) молодое генеративное состояние (g_1);

7) средневозрастное генеративное состояние (g_2);

8) старое генеративное состояние (g_3).

IV. Постгенеративный (сенильный) период:

9) сенильное состояние (s).

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 растений, 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 (1 - 10 м²). Такие площади целесообразно использовать для организации исследований по популяционному и ценотическому 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 локусов видоспецифичны. Количественные базовые спектры для некоторых видов деревьев приведены в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994).

Для определения степени сукцессионного отклонения конкретного сообщества от климаксового состояния по признаку полночленности популяционной структуры древесной синузиды 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) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения);
 - б) вегетативно полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;
 - б) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;
- 3) регрессивное состояние - представлены лишь постгенеративные растения.
- 4) состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы - фрагментарный онтогенетический спектр.

Диагностика состояния популяций, основанная на указанных признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития популяций деревьев. Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических 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 ценозе 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 сопоставить балловые оценки древесных видов по ярусам. Устойчиво существующие виды с нормальными популяциями будут иметь сходные оценки во всех ярусах. В то время как 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 - ST-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 широколиственные леса" (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 данной региональной флоры, которые способны произрастать в данных экотопических условиях.

Итак, оценка сукцессий может проводиться по изменению видового состава, степени доминирования тех или иных видов, структуре сообществ. Обычно эти оценки ведутся по одной из перечисленных групп признаков. В связи с этим перспективными являются разработки комплексных балловых оценок, интегрирующих качественно различные характеристики сообществ. Конкретные разработки балловых оценок сукцессионного статуса растительных сообществ приведены в главах 2 и 5.

Для облегчения работ по сортировке и первичному анализу описаний целесообразно использовать компьютерные программы. Для выполнения исследований по некоторым заповедникам, растительность которых описана в данном сборнике, были использованы существующие и созданы специальные программные продукты (Заугольнова и др., 1995):

1. Базы первичных данных: геоботанические описания и демографические таблицы.
2. Справочные базы данных: диапазонные экологические шкалы Д.Н.Цыганова для 2000 видов по 10 шкалам, списки видов исторических свит Г.М.Зозулина - около 1000 видов, списки видов эколого-ценотических свит А.А.Ниценко - около 400 видов; списки видов растений по типам стратегий - 600 видов.
3. Компьютерная программа для сортировки описаний растительности по степени их флористического сходства (Syntaxon).
4. Компьютерная программа для определения экологических характеристик сообществ и их совокупностей по балловым экологическим шкалам (ECOSCALE).
5. Процедура определения расчетной (потенциальной) флоры групп сообществ разного ранга и ее сравнение с реальной (автор Л.Г.Ханина).
6. Система процедур, позволяющая определять доленое участие вида в группе сообществ и его встречаемость (автор Л.Г.Ханина).
7. Процедура формирования реальной флоры групп сообществ с учетом синузального разделения видов (автор Л.Г.Ханина).

Помимо флористических и фаунистических данных, геоботанических описаний, демографических обследований растительности и др., большое значение для оценки сукцессионных трендов в растительном покрове заповедников имеет анализ количественных таксационных (лесостроительных) данных сопряженных с планами насаждений. Эти материалы, в отличие от данных научных исследований, характеризуют всю территорию заповедника без исключения. В связи с этим, все полевые исследования в лесных заповедниках должны быть максимально точно привязаны к конкретному таксационному выделу или его части на планах лесонасаждений. Еще большую ценность приобретают данные государственной инвентаризации лесов, если они привязаны к той же топографической основе, что и карты разного целевого

назначения: подстилающих пород, ландшафтов, типов леса, растительных ассоциаций и т.п. Удобным инструментом для сравнения таких пространственно распределенных данных являются современные компьютерные ГИС-технологии. Примеры их использования приведены при изложении результатов исследований в некоторых заповедниках (см. главы 3 и 5).

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

1.3. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове

В предыдущих разделах были изложены основные теоретические представления о структуре и динамике растительности и методические подходы к анализу сукцессионных процессов в растительности. Не менее важным компонентом лесных экосистем являются почвы, которые как и растительность не остаются неизменными во времени. Динамичность почвенного покрова столь же имманентный признак как и динамичность биотических систем (Карпачевский, 1981; Александровский, 1983).

В настоящее время разработан комплекс методов, позволяющих по морфологическим почвенным свойствам реконструировать наличие в прошлом тех или иных воздействий на лесные экосистемы и сделать выводы об устойчивости или об изменении облика экосистем во времени, а также о направленности этих изменений (Офман и др., 1995; Пономаренко и др., 1995).

Как показывает анализ исторических документов, археологических данных, опросов старожилов и т.п., большинство заповедных экосистем перед установлением заповедного режима в те или иные периоды испытывало антропогенные воздействия. Если же такие воздействия не имели места или не были зафиксированы документально, то не исключено, что экосистемы изменялись во времени и по каким-то другим причинам. По-видимому, выявление таких изменений в прошлом и их сопоставление с современным состоянием или направлением изменения является одной из основных задач мониторинга охраняемых природных территорий. При всем разнообразии возможных внешних воздействий на лесные экосистемы, можно выделить несколько наиболее обычных и распространенных, приводящих к особенно ярким изменениям в почвенном покрове. Это распахка, выпас (сравливание леса), рубки и пожар. В свою очередь, эти воздействия приводят к целому ряду сопряженных изменений растительности, таких, как послерубочные, послепожарные сукцессии, сукцессии, происходящие при зарастании безлесных угодий и т.п.

Попытки выделить вклад разных воздействий на почвенный покров предпринимались некоторыми исследователями в археологии и археозоологии (Wood, Jonson, 1978; Динесман, 1982 и т.д.). При анализе сукцессионных процессов в лесных экосистемах ранее основное внимание уделялось изменениям, происходящим в почвах под воздействием вывалов (Карпачевский, 1981; Schaetzel, 1989; Васенев, Таргульян, 1995) и кротов (Абатуров, 1982). В данном разделе сделана попытка расширить эти представления и установить соответствие между особенностями почвенной морфологии и основными типами воздействий на лесные экосистемы как на уровне отдельных актов воздействий, так и на уровне основных типов природопользования.

Сначала рассмотрим основные особенности морфологии почв, определяемые спонтанным развитием природных лесных экосистем.

В почвоведении накоплен огромный фактический материал, характеризующий изменения аналитических свойств почв при тех или иных внешних воздействиях (см. Карпачевский, 1977; Розанов, 1992 и др.). Морфологические же характеристики почвенного покрова и их динамика, как правило, рассматриваются генерализовано - на уровне типа профиля или особенностей (цвета, мощности, характера нижней границы) слагающих его горизонтов. Этот подход достаточен для случаев, когда почвенная морфология формируется за счет процессов фронтального течения, и совершенно недостаточен для описания почв, формирующихся при участии педотурбационных процессов. В последнем случае описание почвенного покрова требует привлечения более тонких, "негоризонтных" морфологических характеристик

почвы как совокупности морфонов (Корнблум и др., 1972; Корнблум, 1975). Представление о мозаичности почвенного покрова в пределах относительно небольших участков, соизмеримых с размерами корневых систем деревьев, особенно важно для понимания связей между растительностью и почвой в лесных экосистемах.

Мозаичность почвенного покрова складывается под влиянием локальных факторов почвообразования - таких, как живой или отмерший корень, тот или иной тип хода крота, тот или иной тип вывала, тот или иной тип оборачивания почвы при вспашке и т.п. Под влиянием совокупности этих локальных воздействий со временем в почве формируются соответствующие характерные морфологические образы. Зная эти соответствия, можно решать обратную задачу - реконструировать историю формирования современной почвы на каждом конкретном участке исследованной территории по известному множеству диагностических морфонов. Удачные попытки построения таких реконструкций предпринимались в археологии и археозоологии (Динесман, 1982; Wood, Johnson, 1978 и др.). Ниже мы попытались систематизировать уже известные в литературе и накопленные авторами сведения о диагностических морфологических характеристиках разнообразных локальных воздействий на лесной биогеоценоз.

В отличие от предшествующих работ, посвященных реконструкции почвообразования, наш подход имеет определенную специфику: процесс изменения морфологии почвы, развивающийся под влиянием педотурбационных процессов, можно условно разделить на два периодически чередующихся этапа - этап педотурбации, сопровождающейся переотложением (отсыпкой) почвенной массы и этап постпедотурбационных преобразований. Первый часто более краток по времени, но более быстро (в определенном смысле одноактно) изменяет морфологию охватываемой актом педотурбации массы. Второй приводит, на наш взгляд, к значительно более медленным преобразованиям в период между последовательными актами педотурбации.

Основное внимание в литературе по педотурбации уделяется именно постпедотурбационным преобразованиям, - изменениям, происходящим в субстрате после его отсыпки, поэтому здесь мы попытались проанализировать более подробно вклад собственно педотурбационного этапа в морфологию почвы.

Полевые исследования проводились в европейской части лесной и лесостепной зон в течение 15 лет на территориях с разной степенью антропогенной измененности, в частности, в заповедниках - в Каневском, Бадхызском, Приокско-Террасном заповедниках, в заповедниках "Приволжская лесостепь" и "Калужские засеки", в музее-заповеднике "Бородинское поле" и т.д. На основании накопленного фактического материала разработаны приведенные в данной работе методы реконструкции воздействий на лесные экосистемы в прошлом и критерии для определения направления изменений облика почвы в настоящее время.

1.3.1. Комплексы морфологических признаков, формируемых некоторыми локальными факторами почвообразования и видами природопользования

1.3.1.1. Следы корневых систем древесных растений

1.3.1.1.1. Естественное отмирание корней

Для процессов естественного отмирания дерева характерен отток пластических веществ из корней в побеговую систему. При этом корень уменьшается в объеме постепенно (на протяжении достаточно длительного времени, составляющего иногда до десятка лет) и более или менее равномерно по всему объему. Часть пространства, занимавшегося ранее корнем и расположенная снаружи (к периферии) от корня, освобождается и может быть заполнена тем или иным материалом. На заполнение полости оказывает важное влияние наличие над поверхностью такого мощного рычага, как ствол дерева — раскачиваясь при ветре, он приводит в движение усыхающие опорные корни и, соответственно, деформирует стенки корневой полости. Поэтому результат заполнения (почвенный морфон) имеет значительно более диффузные, нечеткие и неровные границы, чем первоначальные очертания корня. Характер материала, которым заполняется полость, зависит от связности вмещающего корень субстрата. В связных почвах заполнение идет преимущественно

за счет засыпки комочков и крупных частиц почвы сверху — либо непосредственно с поверхности, на которой в большинстве случаев имеется несвязанный в агрегаты материал, либо со стенок вышележащих участков полости. Поскольку корень усыхает достаточно медленно (и в определенной степени сезонно), полости на исходном месте корня освобождаются и заполняются поэтапно, в несколько приемов. Материал, находящийся на поверхности в несвязном или мобильном состоянии, к моменту формирования следующего участка полости часто успевает несколько измениться (за счет перебива дождем, промораживания, поступления на поверхность порций отсыпки другого материала и т.п.). В результате формируется спиралевидная на горизонтальном срезе мезотекстура. В сыпучих песках полость заполняется материалом из примыкающих к ней сверху или сбоку участков вмещающего субстрата, при этом они несколько разуплотняются и заполненные полости заметны как разрыхления неправильной формы, с нечеткими контурами, выполненные однотипным по составу материалом (рис.1.2).

Аналогичная картина возникает при корчевке шпел, но в этом случае всегда остаются в некотором количестве обрывки корней, которые выглядят после переработки как тусклые серые пятна на негумусированном фоне (подробнее см. ниже). В целом, отчетливые следы древесных корней на вертикальной стенке после их естественного отмирания видны только на фоне слоистости вмещающего субстрата (флювиогляциальные и аллювиальные отложения и т.п.).

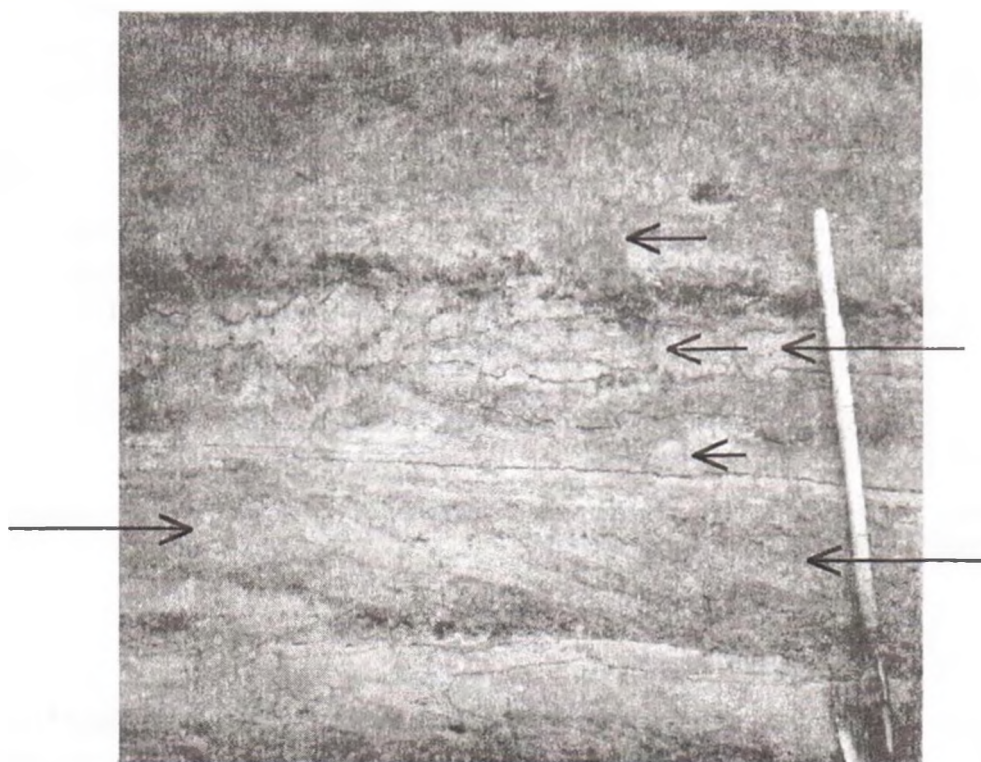


Рис.1.2. Следы отмерших корней в слоистом сыпучем субстрате
Fig.1.2. The remains of the dead roots in the flaky pour substrate

1.3.1.1.2. Отмирание корней после рубки деревьев

В результате рубки в почве остается корень, непосредственно соединенный с поверхностью. Внутренние ткани корня, в отличие от его коры, представляют собой ценный питательный субстрат для целого ряда организмов, которые начинают перерабатывать свежие, сырые органические остатки в те или иные формы органических копролитов сразу после рубки. Длительность этой переработки определяется

характером разлагаемой древесины. Конечные продукты переработки имеют значительно меньший объем, чем объем сырых тканей, и к моменту освобождения пространства внутри коры корня сама она на большем протяжении сохраняется. Поэтому освобождающееся пространство достаточно четко ограничено, отделено от вмещающего субстрата и может быть заполнено исключительно материалом сверху. Четкость ограничения корневого морфона напрямую зависит от соотношения между скоростями переработки тканей древесины и коры. Так, например, у березы кора очень плотная и медленно разлагающаяся, ткани же древесины - мягкие, с высокой исходной влажностью, перерабатываются очень быстро. В результате уже через несколько лет после рубки в почве образуется надежно изолированный чехлом коры канал (полость), заполненный органическими копролитами не более чем на 40%. У дуба ткани древесины из-за наличия дубильных веществ разлагаются очень медленно (на протяжении десятилетий), кроме этого, они исходно содержат меньший процент влаги. Поэтому кора корня разлагается примерно с той же скоростью (а иногда и быстрее), что и внутренние ткани, и в заполняющем материале значительная доля приходится на органические копролиты или другие продукты переработки влажного органогенного материала. Дуб - единственное дерево из распространенных в средней полосе, всегда (вне зависимости от условий на поверхности почвы к моменту рубки) оставляющее в почве после рубки черные, часто с характерным смоляным оттенком, пятна на месте срубленных корней. У сосны, несмотря на медленное разложение корневой древесины, доля органических копролитов в заполнении обычно невелика — по-видимому, из-за преимущественно грибного разложения корневой древесины. После разложения корней сосны в почве остаются полости неправильной формы, заполненные минеральным материалом с поверхности (например, округлые и овальные диффузные пятна со светлым заполнением на более интенсивно окрашенном фоне).

Абсолютное время разложения древесины также важно по следующей причине: рубка в большинстве случаев сопровождается нарушением целостности поверхности - сдирается подстилка, разбивается приповерхностный минеральный слой и т.п. На фоне элиминирования древесного полога это приводит к интенсивному развитию поверхностных процессов (перемыва и поверхностного отбеливания, перевевания песков и т.п.). При этом на поверхности образуется некоторое количество несвязного, подвижного субстрата, который может легко заполнить корневую полость. После рубки поверхность постепенно экранируется за счет накопления подстилки или дернины и смыкания крон, и здесь прекращается (или, по крайней мере, резко замедляется) продуцирование мобильного бесструктурного материала. Поэтому у пород с медленно разлагающейся корневой древесиной к моменту формирования корневой полости ситуация на поверхности резко отличается от той, что имела на момент рубки - теперь над полостью залегает агрегированная масса, несыпучая и с трудом перемещаемая водой. В такой ситуации единственным вариантом заполнения полости является перенос минерального (или органико-минерального) материала в копролитах, причем, поскольку направление переноса идет сверху вниз, привносимый материал всегда в той или иной мере обогащен органическим веществом по сравнению со вмещающей массой. В результате заполнение имеет значительно более темный тон, чем вмещающая масса; на мезоуровне заполнение представляет собой чисто органические копролиты (на начальных этапах заполнения), смесь чисто органических и органоминеральных копролитов (на промежуточных этапах заполнения) или (после заполнения) органоминеральные копролиты. У одной и той же древесной породы процент минерального материала в заполнении корневой полости зависит от времени рубки - при зимних рубках влажность тканей меньше, поэтому они приводят к образованию плотно заполненных органическим материалом морфонов.

Еще одним диагностическим признаком причины отмирания корней является ориентация ходов землероев (кротов или грызунов). Обычно на безлесном месте (например, на лугу, образованном на месте пашни) ход начинается строиться под углом около 45° к поверхности - на вертикальной стенке сечения ходы имеют вид кругов, овалов и линейных фрагментов, не имеющих какой-то преобладающей ориентации

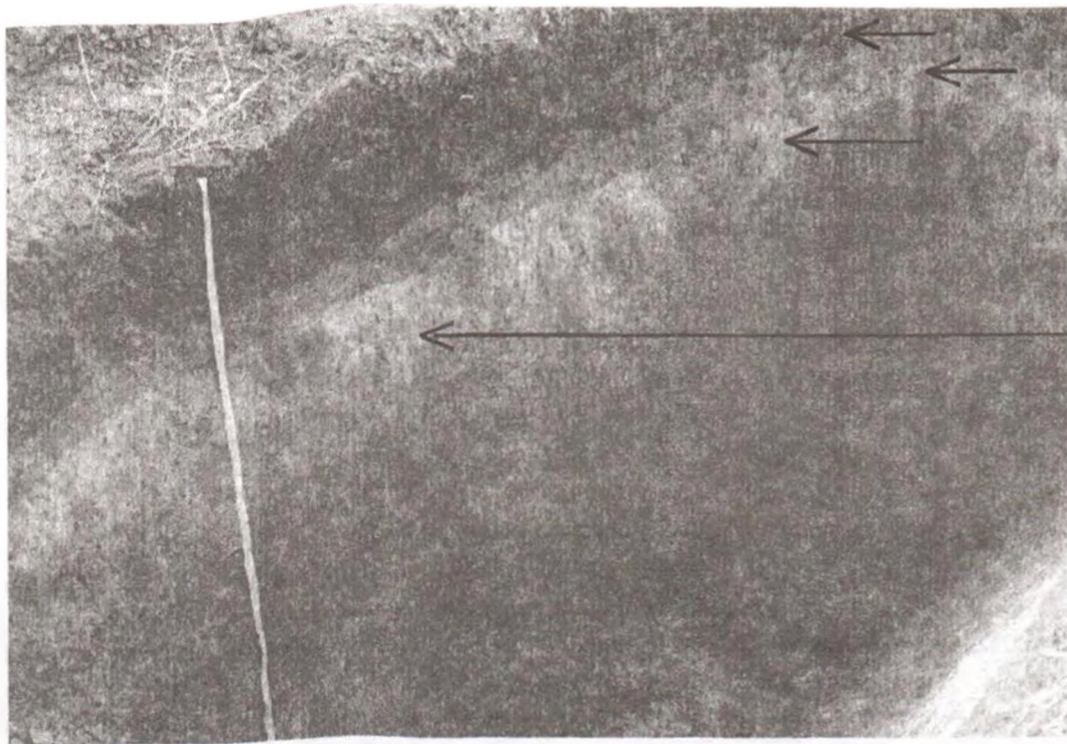
(рис. 1.3). Субвертикальные участки ходов возникают только в том случае, если для строительства хода использовались полости от якорных корней срубленных деревьев. В этом случае на вертикальной стенке видны субвертикально ориентированные линейные морфоны, оканчивающиеся разворотной камерой. При использовании полости в качестве хода она быстро заполняется, и по структуре перестает отличаться от обычных «кротованных» морфонов. Т.о., следы от корней срубленных деревьев выглядят на вертикальной стенке как линейные, округлые или овальные четко ограниченные морфоны, цвет которых, как правило, отличается от цвета вмещающей массы. Это либо морфоны с более темным, гумусированным заполнением (при высокой доле органического материала, или при очень медленном гниении древесины), либо морфоны с преимущественно минеральным заполнением, обычно с большой долей осветленных крупных фракций (рис. 1.3). Последний момент характерен для автоморфных местообитаний, в гидроморфных органические остатки в значительной мере консервируются, а в минеральном заполнении преобладают тонкие фракции, а не остаточные продукты перемыва: на окраску здесь наибольшее влияние оказывают гидроокислы железа и марганца, так что результирующая окраска оказывается бурой, охристой, горчишной или т.п.



Рис. 1.3. Следы ходов землеросв
 Fig. 1.3. The remains of burrower's holes

Аналогичное морфологическое выражение имеют следы от корней сломанных деревьев (бурелома). Отличить бурелом от рубки можно только путем анализа достаточно протяженных траншей (захватывающих положение корневых систем нескольких деревьев), основываясь на допущении, что при буреломе не обламываются одновременно несколько соседних деревьев (разного размера или разных пород) и анализируя характер заполнения полостей. Бурелом, в отличие от рубки, не приводит к интенсификации поверхностных процессов.

При корчевке пней возникает картина, в определенном смысле промежуточная между естественным отмиранием и рубкой. На месте выдернутых опорных корней возникают разрыхления, заполненные вмещавшим корни материалом, однако заполнение происходит быстро, и полость на всем протяжении



Пахотный слой
Arable layer

Рис. 1.4. Комлевые остатки деревьев с быстро разлагающейся древесиной (осина) - результат сплошной рубки
Fig. 1.4. Stump remains of fast decaying wood (Aspen) as a result of the clear-cutting

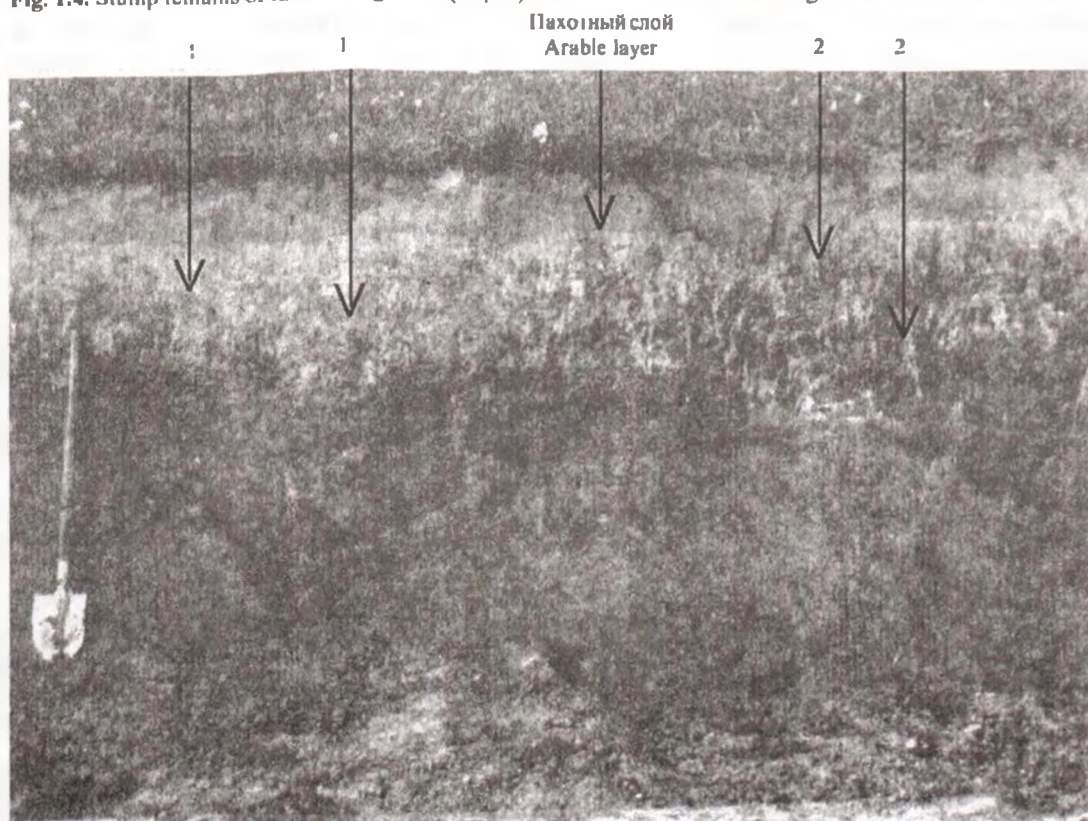


Рис. 1.5. Остатки корней деревьев, перемешанные землероями (1), и свежие корни (2) - результат выборочной рубки
Fig. 1.5. The decayed roots mixed by burrowers with soil and fresh tree roots as a result of the selective cutting

выполнена практически однотипным, не имеющим внутренней упорядоченности (например, спиралевидной структуры), материалом, т.е., протяженность однотипных (и по окраске, и по структуре) фрагментов здесь значительно больше. С другой стороны, при корчевке всегда есть часть корней, которая обрывается и остается в почве. Эти корни преобразуются аналогично срубленным, с той разницей, что здесь отсутствует связь корня (и образующейся корневой полости) с поверхностью, поэтому полость остается заполненной только частично и исключительно продуктами переработки органических остатков. Результат выглядит как сочетание диффузных разрыхлений сублинейной формы, не отличающихся по цвету от вмещающей массы, и примыкающих к ним более четко ограниченных серых морфонов, имеющих линейную или округлую форму.

На протяженных разрезах можно различать следы сплошной и выборочной рубки. В последнем случае корневые остатки, относящиеся к разновременным рубкам, имеют разную сохранность за счет перемешивания землероями после разложения древесины: разную четкость контура и оттенок заполнения, долю минеральной части в заполнении (рис.1.4, 1.5).

1.3.1.1.3. Вывалы

Одним из наиболее распространенных результатов естественного отмирания деревьев в лесной зоне являются вывалы: выпадение дерева, сопровождающееся отторжением участка корнеобитаемого слоя опорными корнями. Вывалы происходят в ветреную погоду, когда ствол дерева выполняет роль рычага, который стремится повернуть участок почвы, удерживающийся опорными корнями. В том случае, если усилие велико, длина рычага невелика, а корневая система мощная и разветвленная, происходит облом дерева (бурелом). Эта ситуация характерна для юга лесостепной зоны и колковых лесов степной зоны: для деревьев с субвертикальной корневой системой, растущих на щебнистых почвах; для одиночных деревьев, выросших на открытом месте. В остальных случаях - если дерево имеет относительно длинный (порядка 20м) ствол и относительно небольшую мощность корнеобитаемого слоя (как правило, до 1,5 м, реже - до 2м) - более характерны вывалы. Это соотношение определяет и возраст, в котором деревья начинают оборачивать почву вывалами: в автоморфных условиях виды деревьев реактивного типа жизненной стратегии достигают такой высоты примерно в 20-25 лет.

В зависимости от характера корневой системы и мощности дерева, опрокидывающего усилия может быть достаточно для того, чтобы 1) оторвать опорные корни вместе с охватываемой ими почвой и повернуть земляной ком назад в сторону, противоположную направлению падения, или 2) только для того, чтобы оторвать часть опорных корней с земляным комом.

Первый вариант вывала будем называть повернутым, второй - непровернутым вывалом (рис 1.6). Повернутые вывалы характерны для пород с субвертикально ориентированной корневой системой, без хорошо выраженных горизонтальных опорных корней (лиственные деревья за исключением дуба). Такие же вывалы возникают, если по каким-то причинам повреждены опорные корни: например, при заболачивании умеренно увлажненных участков, деревья сосны могут выпадать, образуя повернутые вывалы за счет выгнивания корней. Непровернутые вывалы в сухих условиях характерны для ели, в переувлажненных - для ели и березы. В литературе для горных условий была предложена более подробная классификация вывалов по положению вывального кома относительно ямы (Schaeztl, 1989).

Отсыпка материала с вывального кома происходит не хаотически, а по определенным правилам, соответствующим типу вывала и зоне отсыпки, принимающей материал с определенной части вывального кома. Разные зоны отсыпки принимают материал преимущественно с той или иной глубины; отсыпка материала с разных частей вывального кома приводит к формированию специфических для тех или иных зон отсыпки текстур; наконец, в разных зонах отсыпки отсыпавшийся материал подвергается воздействию разных поверхностных процессов. Можно условно разделить вывал на несколько частей, скорость и направление отсыпки с которых неодинакова (рис.1.6). Это передняя плоскость вывала (1), выпуклая часть кома (2), гребень (3), бахрома корней и подстилки (4), крылья вывала (5), якорная часть (6).

Передняя плоскость вывала (1) - это переориентированная дневная поверхность, на которой обычно

залегают слабосвязный материал: ветки, семена, кладки копролитов, подстилка, опад. Этот материал обычно быстро (в течение 1-3 лет) ссыпается вниз с вертикально ориентированной плоскости.

Выпуклая часть кома (2). В большинстве случаев глубина отрыва почвы вывалом неравномерна. Местам более глубокого отрыва соответствует выпуклая часть кома, которая обычно сходит одновременно или крупными порциями в течение 1-2 лет.

Гребень вывала (3) - это верхняя, нестабильная часть вывального кома, материал которой отсыпается в процессе стабилизации рельефа вывала частично в ту же позицию, что и материал передней плоскости вывала, а частично - в ту же позицию, что и материал задней части кома. Таким образом, состав материала гребня определяет характер примесей в нижних частях соответствующих профилей отсыпки. У асимметричных и уплощенных (непроехавших) вывалов верхняя часть гребня - это материал приповерхностных горизонтов, насыщенных органическим веществом. Соответственно, именно он отсыпается вниз, в яму, в первую очередь. После отсыпки минерального материала с задней части кома нижняя часть профиля отсыпки будет обогащена гумусированными включениями - пятнами, прослойками, или (за счет последующего перемешивания кротами) будет иметь равномерно более серый оттенок. У симметричных вывалов первые же порции отсыпки с гребня - это материал более глубоких, чем в первом случае, слоев (подгумусового или подподстилочного горизонта). При отсыпке такого материала вместе с гумусированным материалом передней плоскости вывала будет формироваться растянутый гумусовый профиль с пятнами или прослойками негумусированного материала (типа A_1A_2 , A_1B и т.п.).

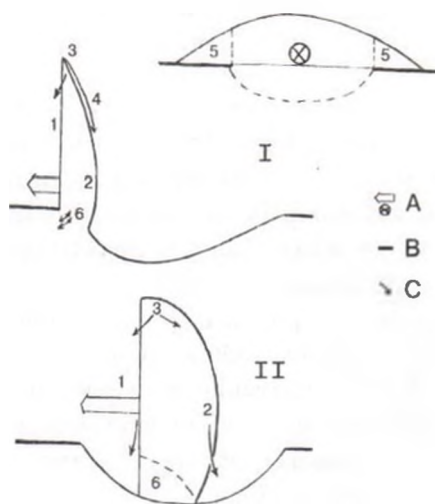


Рис. 1.6. Типы вывалов: I - непровернутый, II - провернутый. Передняя плоскость вывала (1), выпуклая часть кома (2), гребень (3), бахрома корней и подстилки (4), крылья вывала (5), якорная часть (6)
 Fig. 1.6. The types of the windfall complexes: I - simple, II - turned through. Explanations are in the text.

Корневая бахрома (4). В начальный момент падения сила, направленная на отрыв почвы, относительно невелика. Поэтому на участке, с которого начинается падение, приповерхностные субгоризонтальные корни не отрываются, а вытягиваются, часто вместе с кусками зажатой между ними подстилки или гумусового горизонта. При этом в почве остаются округлые полые дырки. Длинные, преимущественно вдольповерхностные корни с кусками подстилки, а иногда и мелкими кустиками трав, свисают с гребня вниз, прикрывая выпуклую часть кома, или висят прямо над ямой, если выпуклая часть отсутствует. Комки подстилки и гумусового горизонта часто отрываются с бахромы уже в процессе падения дерева или в момент удара о землю, после чего начинается отсыпка минерального материала с задней части кома, погребаящая эти комки.

Крылья вывала (5). Крупные субгоризонтальные корни, расположенные перпендикулярно направлению падения вывала, тоже отрывают залегающую на них почву. Как правило, вывал разворачивается именно на этих корнях, поэтому обычно они расположены вплотную к передней плоскости вывала, т.е. спереди и сбоку от основной компактной линии отрыва. Боковыми корнями перемещается приповерхностный материал - подстилка и гумусовый горизонт (или тот, который залегает под подстилкой - палевый, осветленный и т.п.). Этот материал частично отсыпается уже в момент удара дерева о землю, оставшаяся часть обычно ссыпается в первый год. Крылья вывала, как правило, представляют собой зоны отсыпок предшествующих вывалов, использованные корнями данного - более долго живущего - дерева. Т.е., материал крыльев отсыпается, как минимум, по второму разу за время жизни данного поколения деревьев, и поэтому он более рыхлый, бурый (менее контрастно окрашенный) и отсыпается сразу весь или большими порциями. Если отсыпка с предшествующего вывала освоена корнями недавно, и они не успели увеличиться в объеме настолько, чтобы уплотнить отсыпку, сжать межкорневую массу, то периферические корни не отрывают почву, а просто вытягиваются из нее - на крыльях висят лишь клочки подстилки, небольшие фрагменты травяного покрова и др.

Якорная часть (6). У провернутых вывалов не вся оторванная и переориентированная масса материала переотсыпается - некоторая его часть в основании вывального кома после стабилизации рельефа остается на том же месте, куда она была перемещена в результате вывала. Такой оторванный, переориентированный и прижатый к дну ямы в неотсыпанном виде участок вывального кома будем называть якорной частью. Она состоит из материала, залегавшего на глубине 20-30 (40) см, т.е. в дерново-подзолистых почвах это палевый или осветленный материал.

У разных типов вывалов соотношение зон отсыпки различается.

Непровернутые вывалы.

У непровернутых вывалов передняя плоскость вывала расположена вне вывальной ямы. Ком оказывается зависшим, приподнятым над ямой. За счет этого: 1) весь оторванный вывалом материал переотсыпается; 2) вывальный ком плоский, «неприкрытый», поэтому отсыпавшийся материал сильно перемывается и отбеливается на коме и поверхности отсыпки; 3) оторванный по всей площади вывального комплекса материал отсыпается в узко локализованной прикомлевой части, образуя вытянутый бруствер отсыпки, в остальную часть плоской вывальной ямы могут попадать лишь продукты его перемыва; 4) подстилка и комки минерального материала с передней плоскости вывала отсыпаются поверх ненарушенной поверхности почвы, наращивая общую мощность органогенных горизонтов в этом месте. В саму яму попадает материал преимущественно подгумусовых горизонтов, однако для деревьев с субгоризонтальной корневой системой характерно наличие свисающей в яму корневой бахромы с ключьями подстилки, дернины, мха и т.п. Эти комки ссыпаются в первую очередь, они попадают на дно ямы и погребаются последующими отсыпками минерального материала с задней части кома, исходя из залегавшего на большей глубине. В том случае, если отсыпка происходит во время оттепелей, такие комки падают на лед или в стоящую в яме воду, приобретая соответственно линзовидную форму или оплывая и ожелезнясь при потеплении воды. Темноокрашенные пятна линзовидной, округлой или уплощенной формы - характерная маркировка нижней границы вывальных ям у непровернутых вывалов. Степень ожелезненности этих пятен указывает на увлажненность участка в начальный период отсыпки. Отсыпка основной массы материала обычно связана с оползанием при оттепелях или дождях, значительно меньшие порции - с ссыпанием сухого материала и смывом материала с кома. Порция отсыпки, реже несколько порций отсыпки, объединяются общей поверхностью, образуемой в результате дождевого перемыва, замерзания-оттаивания, перестилания опадом с соседних деревьев во время листопада и т.п. При этом формируется характерная полосчатая текстура, в которой полосы с однотипной окраской и сложением соответствуют порциям отсыпки. Размер порций отсыпки в первые годы связан с разветвленностью корневой системы - для деревьев с разветвленной корневой системой характерны небольшие порции отсыпки (расстояние между погребенными поверхностями 0,3 - 1,5 (2) см).

В результате попеременной (стадийной) отсыпки материала из разных по глубине исходного залегания слоев в одну и ту же яму, возникают слои из однородно окрашенного материала или смеси двух (нескольких) разноокрашенных материалов (горизонты отсыпки). За счет такой стадийности отложения образуются переходные горизонты типа A_0A_1 , A_1A_2 , A_1B , A_2B и т.п. Основу агрегатной структуры профилей отсыпки составляют комки, поэтому материал здесь делится либо на достаточно крупные ($> 3-5\text{см}$) неправильно-округлые или призмовидные отдельности, либо на уплощенные (пластинчатые, листоватые) отдельности, если комки отсыпки были достаточно малы для того, чтобы преобразоваться поверхностными процессами. Наличие горизонтальной делимости само по себе и, в частности, погребенных поверхностей на глубине более 40 см является признаком оборачивания почвы вывалами. Альтернативой здесь является горизонтальная делимость геологического происхождения (ассоциированная с полосчатыми геологическими текстурами) и плоскости деления, возникающие за счет промерзания. Последние не инкрустированы поверхностными образованиями. Набор профилей отсыпки, возникающих при отсыпке исходного профиля типа A_0-A_2-B с непервернутого вывала, показаны на рис. 1.7.

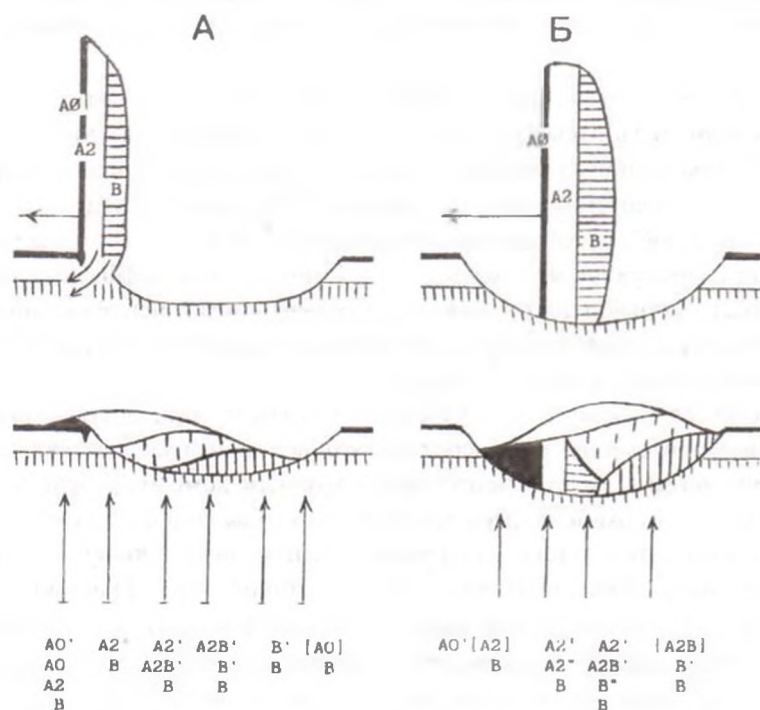


Рис. 1.7. Схема залегания слоев переотсыпаемого материала при разных типах вывалов. А - непровернутый, Б - провернутый вывал.

Fig.1.7. The stratigraphy of respreaded material after different types of the windfalls. A - simple, B - turned through.

Провернутые вывалы.

У провернутых вывалов передняя плоскость кома расположена внутри вывальной ямы. Между передней плоскостью вывала и краем ямы имеется карман («передний клин»), в который ссыпается практически весь материал приповерхностного слоя. Образуется мощный рыхлый горизонт отсыпки, состав которого определяется составом исходных приповерхностных горизонтов. По заполнению переднего клина можно реконструировать световую обстановку, сложившуюся к моменту выпадения дерева.

Теневая рыхлосвязанная, сыпучая подстилка отсыпается мелкими порциями - образующийся горизонт отсыпки сложен небольшими комками или имеет тонкую слоистость. Формируется более или менее однородный черный или бурый (преимущественно органогенный) материал заполнения переднего клина или, по крайней мере, его нижней части (в случае, если количество ссыпавшейся подстилки было невелико), иногда с тонкими ожелезненными или осветленными прослоями, соответствующими стадийным дневным поверхностям отсыпки. Если подстилки было немного, то верхняя часть переднего клина заполняется преимущественно минеральным материалом, сходящим с гребня вывала.

В условиях хорошей освещенности на поверхности почвы формируется дернина. При этом с передней плоскости вывала сходят крупные куски дернины неправильной формы, поэтому в заполнении переднего клина образуются грубые щелевидные поры упаковки. Для таких условий характерно отсутствие выраженной полосчатости (округлая форма пятен неправильной формы), наличие щелевидных пор, органо-минеральный состав заполнения переднего клина вывала.

В том случае, если выпадению дерева предшествовал пожар, в переднем клине может практически отсутствовать подстилка, но присутствуют угли или зола, причем сохранность углей говорит о времени, прошедшем между пожаром и выпадением дерева. Сохранение отдельных углей свидетельствует о том, что вывал произошел вскоре после пожара, наличие деструктурированной углистой массы - о большом временном перерыве между пожаром и вывалом.

Задняя часть кома провернутых вывалов исходно выпуклая, она несколько нависает, прикрывая нижнюю часть кома и поверхность отсыпки. Поэтому здесь не происходит ни сильного отбеливания поверхностей отсыпки, ни выраженного перестилания порций отсыпки листопадными прослоями. Нижняя и центральная части кома не переотсыпаются, а остаются стоять переориентированными, плотными, с зажатými остатками гнилых корней, имеющих вид черных пятен с четкими границами в отличие от корней, переотсыпавшихся вместе с минеральной массой, которые имеют вид диффузных грязно-серых пятен уплощенной формы. Окраска горизонтов отсыпки (переориентации) в центральной части вывального комплекса соответствует цвету исходных переориентированных слоев, при этом границы между контрастно окрашенными слоями имеют субвертикальную ориентацию.

Образование полосчатых текстур - в частности, переходных горизонтов отсыпки, - характерно только для периферических зон отсыпки - зоны переднего клина и задней части вывальной ямы. У деревьев с симметричной корневой системой (и, соответственно, округлым комом) гребень частично оползает в бока, при этом ненарушенная поверхность здесь прикрывается отсыпкой с крыльев вывала - образуются фрагменты погребенного гумусированного материала или, при последующем замешивании отсыпки, растянутый гумусовый профиль с более плотной и гумусированной нижней частью.

После окончания отсыпки провернутый вывал выглядит как округлое повышение в рельефе; в зависимости от степени провернутости вывала имеется понижение в зоне переднего клина или, кроме этого, еще в периферической зоне отсыпки (между задней плоскостью вывала и краем ямы).

Набор профилей отсыпки, возникающих при отсыпке исходного профиля типа A_1-A_2-B с провернутого вывала, показаны на рисунке 1.6.

Таким образом, за счет отсыпки материала с вывального кома образуются специфические механические смеси - профили отсыпки, отличающиеся от профилей, образующихся за счет других воздействий (вспашка, кротование и т.п.) по следующим признакам:

- по протяженности участка почвенного покрова с однородным набором профилеобразующих горизонтов: для вывалов в разных сечениях характерна протяженность профилей отсыпки от 10-15 до 150-200 см;
- по форме границ однородного участка: а) боковые границы между разноокрашенными фрагментами субвертикальны или имеют линзовидную форму; б) нижняя граница обычно достаточно четкая и имеет признаки сезонных изменений: ожелезненность, наличие органогенных прослоев - листопадных или образующихся после таяния снега, перемытые дождем отбеленные частицы, солифлюированный материал и т.п.);

– по особенностям чередования профилей отсыпки: характерно чередование профилей с разной глубиной переходных горизонтов; с разной выраженностью горизонтов с контрастной окраской и т.п.;

– по наличию делимости на уплощенные отдельности с гранями, инкрустированными поверхностными образованиями (погребенными поверхностями) на глубине >40см.

Общая особенность профилей отсыпки - наличие «плавающих» в массе горизонта пятен-комков округлой или линзовидной формы, не являющихся корневыми остатками (исчезающих при повторной зачистке стенки). Это могут быть комки гумусированного, или ожелезненного материала, или просто отличающегося по окраске или гранулометрическому составу материала из слоя, лежащего ниже или выше чем слой, из которого отсыпана основная масса материала. Этот признак характерен для непровернутых вывалов.

У проехавших вывалов профили, состоящие из слоев, имеющих субгоризонтальное простирание, наблюдаются только в сечениях, проходящих через периферическую зону отсыпки. В остальных сечениях прослой, составляющие профиль отсыпки, залегают в виде чаш, котлов и т.п., соответствующих обычным представлениям об образе вывала в почве. Основные признаки провернутого вывала в почве: 1) наличие переднего клина, 2) чашевидное залегание слоев, 3) субвертикальные границы между соседними морфонами (морфологически однородными элементами почвенного строения) с контрастной окраской (переориентированной и не переотсыпанной массой).

У непроехавших вывалов во всех зонах отсыпки профили состоят из слоев, имеющих субгоризонтальное простирание. Поэтому происхождение профилей за счет отсыпки диагностируется по общим признакам, приведенным выше.

Постпедотурбационные изменения вывальных смесей подробно описаны в литературе (Скворцова, Уланова, 1977; Карпачевский, 1977; Карпачевский, 1981; Скворцова, Уланова, Басевич, 1983; Васнев, Таргульян, 1995 и др.).

1.3.1.1.4. Стравливание лесной растительности скотом

Выпас в лесу приводит к тому, что подрост и подлесок быстро вытаптываются, а взрослые деревья сохраняются. При продолжительном выпасе взрослые деревья также начинают выпадать, их вывалы (появляющиеся на них проростки) затаптываются, и возобновление деревьев на выгоне полностью прекращается. Постепенно, по мере выпадения крупных деревьев, все большая площадь оборачивается вывалами. В результате в почве накапливаются следы (образы) изолированных вывалов без вложенных корней более молодых деревьев (рис. 1.8). Поскольку при выпасе повреждаются опорные корни, здесь образуются провернутые вывалы с заполнением переднего клина «световой» подстилкой. Они часто затаптываются скотом, при этом последовательность отложения материала, характерная для провернутых вывалов, несколько нарушается - отсыпка гомогенизируется по цвету и структуре.

Другим характерным признаком выпаса является формирование гумусового горизонта с характерной волнообразной нижней границей и мощностью, отражающей глубину погружения копыт (затаптывания органических остатков вглубь субстрата) - для лесных автоморфных почв эта глубина составляет около 10-12см. В составе общей массы гумусированного слоя присутствуют беспорядочно замешанные, уплотненные неразложившиеся органические остатки. Однако, из-за небольшой характерной глубины этот признак быстро теряется при распашке, залужении и т.п.

Во всех случаях, когда в почве остаются те или иные псевдоморфоны по корневым системам, существует возможность реконструкции приблизительного возраста деревьев на момент их отмирания, т.к. диаметр корневой системы и, соответственно, размеры вывалов являются функцией возраста дерева. Возраст деревьев, определенный таким образом, сам по себе является важным диагностическим признаком, позволяющим уточнить структуру древостоя (соотношение между деревьями разного возраста или разных возрастных состояний) и динамику отмирания деревьев (одновременное или постепенное).

Поверхность
почвы
Surface of the soil
Пахотный слой
Arable layer



Рис. 1.8. Результат стравливания древесной растительности скотом: следы от срубленных корней между вывалами отсутствуют

Fig. 1.8. The pasture digression of the forest indicated by the absence of the root remains between the windfall uproot soil mixtures

1.3.1.2. Пожары

Лесные пожары характерны для территорий с напочвенным типом накопления органических остатков (торф, мор-гумус или мощная подстилка). При умеренной дренированности территории такие формы гумусонакопления являются естественными лишь в том случае, если в данном регионе отсутствуют дождевые черви.

Напочвенный характер гумусонакопления (или накопление по каким-то причинам мощной непереработанной подстилки на поверхности мор- или мулль-гумусового горизонта) создает возможность быстрого распространения пожара по поверхности и является фактором, обуславливающим высокую пожароопасность. В свою очередь, наличие следов пожара на фоне современного муллевого гумусирования может говорить об изменении типа гумусонакопления.

Общим результатом пожара является выгорание мор-гумусового горизонта и подстилки, приводящее к образованию углей и золы и к оголению минеральной поверхности. Оголение поверхности слабосвязного минерального материала приводит к его поверхностному перемыву и латеральному переносу в понижения при дождях. При этом в понижениях образуются погребенные прослойки углей или не полностью выгоревшей подстилки (торфа), сохраняющиеся в почве до оборачивания участка вывалом. Материал, который кроет погребенную поверхность или погребенный гумусовый горизонт, обычно имеет более светлый тон и одновременно сероватый оттенок, чем материал, подстилающий погребенную поверхность. Это может быть обусловлено его поверхностным перемывом совместно с угольками или и обогащением приповерхностного слоя нерастворимой фракцией золы.

Большая площадь открытой минеральной поверхности приводит на песчаных почвах к распространению на местах пожаров специфических групп насекомых (роющих ос и т.п.), строящих и в вывальном коме (до отсыпки), и в отсыпавшемся субстрате короткие субвертикальные норы, оканчивающиеся округлыми камерами с глинистой выстилкой стенок. Такой характер ходов способствует их быстрому, легкому заполнению мобильным материалом с поверхности. После зарастания, задерновывания поверхности (или формирования моховой подстилки и т.п.) минеральный субстрат становится менее доступным и распространенность этих групп насекомых вновь уменьшается. В отличие от ходов червей и т.п. постоянных обитателей почвы, заполнения камер насекомых однотипны по цвету и характеру материала, так как они практически одновозрастны и расположены с большим разбросом по глубине. Этот процесс приводит к формированию характерной «гороховой» текстуры - более или менее равномерно распределенных по вертикальной стенке (в слое 40-50 см) округлых пятен диаметром 1-1,5 см, среди которых обязательно присутствуют более светлые, чем вмещающая масса (заполненные остаточными продуктами поверхностного перемива).

Другим важным признаком является отсыпка углей в передний клин у провернутых вывалов или участие углей в периферийных порциях отсыпки у непровернутых вывалов.

У деревьев с субгоризонтально ориентированными опорными корнями при пожаре происходит повреждение корневой системы, приводящее к массовому, практически одновременному (по отношению к скорости отсыпки) выпадению деревьев, сопровождающемуся вывалами. Для них характерны непровернутые вывалы, при которых весь материал вывального кома переотсыпается, соответственно, поверхности порций отсыпки с таких вывалов оказываются перемиганы. Перемиг поверхности сочетается с отсыпкой углей, кусков обугленной подстилки или торфа, при этом порции отсыпки обогащаются темноокрашенными продуктами. В целом, после пожара почва в местах отсыпки оказывается более темноокрашенной, «смуглой». Выпавшие после пожара деревья могут играть роль топлива для следующего пожара, при этом обгорают корни уже выпавших деревьев, и в яму отсыпается комки материала вместе с многочисленными углями от корней.

Для профилей отсыпки с вывалов ели характерно наличие нескольких углистых поверхностей, сдвинутых в одну сторону друг относительно друга («этажерка»), разделенных 3-5сантиметровыми минеральными прослоями. В порослевых осинниках после пожаров образуются проехавшие вывалы, запахивающие в передний клин большое количество достаточно крупных угольков от веточного опада, характерного для таких древостоев.

В древостоях, сложенных породами с субвертикально-ориентированными опорными корнями, отпада деревьев с образованием массовых вывалов не происходит. Продукты сгорания после низовых пожаров в таких сообществах состоят из относительно небольшого количества углей из отпада, лежавшего на поверхности почвы в момент пожара и золы. Зола состоит из растворимой фракции карбонатов и оксалатов кальция и калия и нерастворимой фракции силикатных фитоцитов. Зола стволовой древесины состоит практически нацело из карбонатов; доля силикатных фитоцитов значительна в листьях и хвое деревьев, и в наземной фитомассе некоторых видов травянистого яруса - в первую очередь, злаков (Парфенова, Ярилова, 1977). Если растворимая фракция золы быстро вымывается в условиях гумидного климата, то нерастворимая фракция золы весьма устойчива (Гольева, 1995).

При регулярных низовых пожарах в сосняках в напочвенном покрове увеличивается доля видов, устойчивых к выжиганию. В том случае, если напочвенный покров представлен злаками, отрастающими после пожаров - например, вейником, молинией, тростником и т.п. (см. главу 5 в этом сборнике), то после каждого пожара за счет выгорания их наземной части продуцируется определенное количество силикатных фитоцитов, имеющих светлую окраску и относящихся по гранулометрическому составу, главным образом, к пылеватой фракции. В отсутствие землероев эти продукты накапливаются в приповерхностном слое, приводя к образованию «пирогенного горизонта A_2 », обычно небольшой мощности (не более 5-7 см). До замешивания землероями зольное происхождение таких пылеватых горизонтов достаточно очевидно, в первую очередь - для почв, развитых на крупно- и среднезернистых кварцевых песках, в составе которых пылеватая фракция исходно отсутствует. Однако большинство

зольных прослоев вскоре после пожаров замешивается с материалом нижележащего слоя за счет кабаньих пороев и т.п. В этих случаях пирогенное происхождение горизонта может быть установлено путем проведения фитоолитного анализа. В литературе описан такой путь образования подзолов для разреженных тропических лиственных лесов со злаковым покровом (бамбук) (Riqueg, 1960).

Важным макроморфологическим признаком пирогенного формирования (за время жизни деревьев первого яруса) таких "карликовых подзолов" является пространственное распределение осветленного пылеватого (или насыщенного пылеватой фракцией) слоя. Характерна его хорошая выраженность между деревьями и отсутствие под комлями старых деревьев. Такую ситуацию можно наблюдать в старовозрастных сосняках и дубравах. У сосны в приствольной части за время жизни накапливаются мощные приствольные повышения из частично переработанного опада (хвои). При пожаре эти скопления выгорают в первую очередь, оставляя кольцевые скопления золы, имеющей желтоватый или оранжевый оттенок. На болотах иногда можно видеть несколько таких зольных уровней, разделенных прослоями торфа, накопившимися за время между пожарами. Круговые скопления окрашенной золы образуются также при выгорании хвойных куполов лесных муравейников.

После пожара на поверхности зольного прослоя (или сложной послепожарной смеси) начинает накапливаться подстилка, или торф, или модер-гумусовый горизонт, и формируется профиль типа A_1-A_2 . Ниже лежащий слой (В-горизонт) в таких почвах - это слой, который залегал на поверхности перед пожаром (или серией пожаров), и его характеристики отражают состояние поверхности накануне пожара, предысторию экосистемы: это может быть темноокрашенный слой с углями от предыдущего верхового пожара, коричневатобурый уровень прокаленной при предыдущем пожаре органико-минеральной смеси и т.п.

По наличию или отсутствию углей в подкомлевой позиции дерева можно установить, предшествовал ли пожар поселению данного поколения деревьев. Так, наблюдались случаи, когда, при отсутствии крупных, визуально различимых фракций углей в положении между старовозрастными деревьями, угли были найдены под комлями деревьев наиболее старого поколения, что говорит о поселении этого поколения деревьев по гарю. В позициях же между деревьями угли при интенсивном оборачивании за 150-200 лет успевают перетереться в мелкие, трудно различимые комочки или игольчатые фрагменты. Сам характер углей в подкомлевой позиции (размер, окатанность) говорит о времени, прошедшем между пожаром и поселением дерева (а также в некоторой степени о событиях, способствующих видоизменению первоначальной формы углей). В сосняках к моменту выпадения дерева угли, образовавшиеся во время «прижизненных» пожаров за счет сгорания лежавшей на поверхности древесины, успевают большей частью преобразоваться в углистую массу - деформироваться, обесструктурироваться и т.п.

Наконец, мощность мор-гумусового горизонта сама по себе является важным диагностическим признаком пожаров. В лесах на песчаных и щебнистых почвах часто встречаются контуры почв, лишенные мор-гумусового горизонта или имеющих маломощный органический слой. Эти контуры могут примыкать к контурам с существенно отличающейся мощностью мор-гумусового горизонта. Однако мощность органических горизонтов увеличивается на протяжении всей жизни поколения деревьев, и естественная скорость гумусонакопления в таких условиях контролируется в первую очередь уровнем поступления опада на поверхность. Поэтому их отсутствие или резкие различия в мощности между контурами при выровненных значениях в пределах одного контура в длительно существующем лесном массиве не может быть объяснено естественной минерализацией гумуса и говорит о прошедшем пожаре.

О частоте пожаров можно судить и по породному составу лесов. Для возобновления на песчаных и щебнистых почвах видов с горизонтально ориентированной корневой системой - в первую очередь, ели, необходима достаточная мощность напочвенного органического слоя, в котором и развивается их корневая система (фактически, именно он и является потенциально корнеобитаемым слоем для таких деревьев). При пожарах происходит выгорание напочвенного органического слоя, сменяющееся после пожара новым

циклом опадо- и гумусонакопления. Соотношение между скоростью гумусонакопления и частотой пожаров определяет возможность существования ели в данном массиве. Так, если для накопления мор-гумусового горизонта мощностью 20 см требуется около 70 лет, то более частые пожары приведут к выпадению ели из состава древостоя. Для хорошо дренированных участков эта критическая частота меньше, чем для слабо дренированных.

1.3.1.3. Распашка

Условия, возникающие на пашне, имеют ряд общих черт, не зависящих от зональных особенностей почвообразования, которые позволяют говорить об общих особенностях пахотных почв и не рассматривать зональную (или фациальную) специфику, которая выражается в разной реакции субстрата на однотипные акты воздействия в разных климатических условиях.

Общие особенности почвообразования при распашке.

При вспашке происходит отчуждение материала обрабатывающим орудием на определенную глубину; его перенос (детали которого зависят от способа обработки - это может быть только латеральный перенос при обработке ралом или бороной, или также вертикальный при обработке плугом с оборотом пласта и т.п.); дезагрегация и, в результате, формирование агрегатов вспашки, размер которых определяется типом почвообрабатывающего орудия. Контуром такого оборачивания является граница поля. Человек использует разные системы обработки; параметры оборачивания при этом также различны, тем не менее пашня всегда имеет некоторые общие черты. Это:

Разрушение материала одновременно на большой площади (синхронность оборачивания в противоположность асинхронности при естественном оборачивании). Формирующиеся за счет распашки «агрегаты распашки» - комки того или иного диаметра (от 1-2 см до 1-2 десятков см) - неводопрочны, значительная часть материала пахотного слоя находится в дезагрегированном состоянии. Это приводит к большой мобильности материала - легкости его взмучивания в суспензии под воздействием осадков и высокой миграционной способности.

Разрушение материала происходит на открытой поверхности, не экранированной ни древесным или травяным пологом, ни подстилкой, так что атмосферные осадки попадают непосредственно на дезагрегированный субстрат. Эти два обстоятельства создают исключительно благоприятные условия для развития поверхностных процессов, в частности, перебива материала пахотного слоя: взмучивания материала пахотного слоя во время дождей, его переноса в латеральном и вертикальном (вглубь субстрата) направлении, гравитационной сепарации и поверхностного отбеливания материала (Пономаренко и др., 1993а, б). Продукты перебива двигаются вниз, сначала в пределах пахотного слоя, а затем глубже в подпахотный слой, если там имеются каналы миграции, сформированные почвенными землероями, трещины или т.п. При этом крупные осветленные продукты перебива оседают, главным образом, на поверхности или в пахотном слое, а тонкие илистые окрашенные частицы продвигаются ниже.

Характерным для пашни является нарушение динамического равновесия между выносом с поверхности тонких продуктов перебива (илистые фракции) и их возвращением на поверхность при следующих оборачиваниях, типичного для естественных экосистем. В естественных экосистемах в открытом и дезагрегированном состоянии одновременно находится небольшая доля поверхности. Образование таких оголенных мест связано с деятельностью землероев, вывалами деревьев, иногда - с пожарами. В каждом таком локусе в течение некоторого времени, проходящего до задерновывания поверхности, могут протекать процессы, аналогичные процессам на пашне: поверхностный перебив, сепарация фракций, исходно консолидированных в субстрате, и их гравитационная сортировка. Однако время протекания этих процессов в естественных экосистемах обычно существенно меньше времени использования участка под пашню; размер одновременно нарушаемых локусов несопоставимо меньше размера полей; мощность почвенного слоя, нарушаемого естественным оборачиванием, варьирует как в зависимости от вида оборачивания, так и в разных актах оборачивания. Поскольку естественное оборачивание протекает в

почве асинхронно, его результаты формируют в почве мозаичную картину, в которой процессы потери илистых частиц за счет их вымывания из слоя разрушения с осадками компенсируются возвратом за счет восходящего перемещения почвенной массы в копролитах червей, выбросов землероев, последующих вывалов деревьев и т.п.

На пашне отсутствует большинство естественных оборачивателей почвы (в частности, позвоночные землерои - такие, как крот в лесной зоне, суслики, сурки или слепыши в степной зоне и т.п.) (Соколов, 1990; Топачевский, 1969). Из-за меньшего количества органических остатков, поступающих в почву, и более глубокого промерзания почвы на пашне, по сравнению с другими видами угодий, падает количество беспозвоночных землероев (в первую очередь, червей) и, соответственно, интенсивность оборачивания ими почвы и приноса материала из подпахотных слоев в пахотный. В результате на пашне происходит преимущественно однонаправленный процесс выноса ила из пахотного слоя и его накопления в подпахотных слоях или (при латеральном переносе) в понижениях в отличие от мозаичных, асинхронных картин, типичных для процессов зоогенного и фитогенного оборачивания в естественных экосистемах.

Результатом длительной распашки является формирование слоя с четкой, выровненной нижней границей (пахотного горизонта), как правило, отличающегося от нижележащего слоя по одному или нескольким из следующих важнейших показателей: структуре, гранулометрическому составу, содержанию гумуса, содержанию легкорастворимых солей (рис. 1.9).



Рис. 1.9. Следы вспашки в лесной почве

а - современный гумусовый горизонт, б - следы пахотного слоя, использовавшегося с внесением навоза («постоянная пашня»), с - следы пахотного слоя, использовавшегося без внесения навоза («перелог»)

Fig. 1.9. The remains of the tillage in the forest soil

a - the present humus layer, b - the former arable layer after using manure management (permanent field), c - the former arable layer after not using manure management (shifting field)

Зональные особенности трансформации почвенного покрова при распашке.

Рассмотрим кратко, как комплекс процессов, сопряженных с распашкой, протекает в почвах сельскохозяйственно используемых зон России в условиях перелюга, т.е. использования земель под пашню без внесения удобрений.

Лесная зона.

В условиях лесной зоны распаханная поверхность подвергается воздействию преимущественно морозящих дождей, часто на протяжении весьма длительного времени (значительной части вегетационного сезона). Это приводит к развитию процесса поверхностного отбеливания - сепарации материала пахотного слоя на крупные фракции, обедненные элементами минерального питания, и тонкие, обогащенные такими элементами, с последующим выносом тонких фракций за пределы пахотного слоя: в подпахотные горизонты или латерально- в понижения на поверхности. Это приводит к потере пахотным слоем основного источника элементов минерального питания растений, буферности по отношению к колебаниям влажности и температуры (пылеватый по гранулометрическому составу пахотный слой быстро и глубоко пересыхает), потере агрономически ценной структуры (агрегаты, сложенные пылеватой массой, без участия илестых частиц, неводопрочны и легко теряют форму). Процесс обезыливания протекает достаточно быстро: в среднем, уже через 20-30 лет пахотный слой среднесуглинистых по гранулометрическому составу почв теряет способность к расширенному воспроизводству посеяного материала, в результате чего пашня должна быть заброшена для восстановления плодородия. При этом изменяется облик почвы: на повышениях и в транзитных позициях в почве на месте пахотного слоя формируется осветленный, облегченный по гранулометрическому составу горизонт с ровной нижней границей, под которым залегает более интенсивно окрашенный, обогащенный илестыми частицами слой (в условиях сильно расчлененного рельефа оба горизонта выражены слабее). В том случае, если в почву вносится навоз (и в ней есть дождевые черви) светлая окраска минеральной основы пахотного слоя маскируется серыми гумусовыми пленками. Как только навоз перестают вносить, пахотный горизонт начинает светлеть.

Процессом, обратным к выносу тонких фракций из пахотного слоя, является зоо- и фитопедотурбация: субвертикальный перенос почвенной массы, приводящий к возврату, привносу илестых фракций в корнеобитаемую сферу. Признанные в средней полосе лесной зоны сроки отдыха почвы в залежи (под лесом) составляют 20-60 лет, т.е. за это время можно рассчитывать, что большая часть илестых частиц, вынесенных из пахотного слоя в подпахотный, будет возвращена назад. Фактически это время зависит от характера корневых систем поселившихся на залежи деревьев, от скорости заселения залежи землероями и т.д. и, конечно, от расчлененности местности. На расчлененном по рельефу поле часть ила будет вынесена с повышенных участков поля в пониженные безвозвратно. В ходе замешивания старопахотного горизонта формируется целый ряд почвенных разностей, характеризующихся разным количественным соотношением между осветленными, контрастноокрашенными и палевыми фрагментами профиля (морфонами), разной формой остаточных осветленных морфонов, разной глубиной нижней границы их распространения. Таксономически почвы такого демутационного послепашотного ряда относятся к дерново-подзолистым, палево-подзолистым, светло-серым лесным почвам.

В лесных почвах северных областей и заболоченных территорий, не имевших гумусового горизонта до распашки (органические остатки накапливаются в этих условиях преимущественно на поверхности в виде подстилки или торфа), при распашке изменяется характер гумусонакопления с поверхностного на внутрипочвенное. За счет запахивания органических остатков и их внутрипочвенной гумификации формируется пахотный горизонт, после заброса пашни в залежь диагностирующийся как дерновый. Таким образом, при окультуривании происходит смена подзолистых, глее-подзолистых, болотно-подзолистых, болотных почв на дерново-подзолистые. После заброса пашни происходит уменьшение стока с участка и его повторное заболачивание, в результате которого послепашотный запас гумуса постепенно расходуется на оглеение - формируются демутационные варианты глеевых почв.

Лесостепь / Луговая степь.

Для этой зоны характерно выпадение осадков как в форме ливней, так и в форме морозящих дождей. При морозящих дождях происходит поверхностная сепарация материала пахотного слоя, сопровождающаяся быстрым переносом илестых частиц в понижения и накоплению на поверхности

повышенных и транзитных участков пашни вторичных продуктов перемива - отбеленного песка и пыли. В отсутствие мезофауны, перфорирующей поверхность почвы норами (в первую очередь, червей) осветленный материал при следующих дождях начинает двигаться не вглубь почвы, а по поверхности в понижения. Осветленный материал накапливается в понижениях сначала на поверхности, а затем принахивается в пахотный слой или стряхивается в подпахотный (если в понижении есть беспозвоночные землерои). Если это задернованные (неприпахиваемые) позиции, то осветленный нанос на задернованную поверхность частично замешивается почвенными землероями, обживается корнями растений, герья специфическую текстуру наноса и нарастая, таким образом, осветленную верхнюю часть в почвенном профиле. В результате в понижениях формируются осветленные почвенные разности - серые лесные почвы, оподзоленные черноземы и солоды.

При наличии беспозвоночных землероев продуцированные на поверхности продукты перемива первоначально разделяются в пространстве за счет латерального переноса также, как и в описанном выше варианте (тонкие фракции мигрируют в понижения, осветленные крупные фракции остаются на повышениях или в транзитных позициях). Однако длительного перемещения крупных фракций по поверхности в понижения не происходит, так как за счет зоопедотурбации они замешиваются в общую массу полностью (при этом следы сепарации не запечатлеваются в профиле), либо частично (при этом осветленные продукты перемива накапливаются в подпахотном слое в виде светлой кремнеземистой присыпки на гранях структурных отдельностей или могут образовывать уровни накопления осветленного материала, соответствующие положению камер червей и т.п.). При этом в профиле почв на повышениях возникают признаки оподзоленности, пахотный горизонт почв бессточных понижений утяжеляется по гранулометрическому составу.

При ливнях на пашне происходит перенос частиц без поверхностной сепарации, а часто и без их разрушения - в виде комочков и т.п. Масса одноразово переносимого таким образом материала значительно выше, чем при морозящих дождях, за счет этого происходит водная эрозия поверхности пашни. В зависимости от крутизны склона она может приводить к плоскостному смыву пахотного слоя (при этом постепенно смывается имевшийся изначально гумусированный слой и за счет подпахивания негумусированных подпахотных слоев постепенно пахотный слой становится низкогумусным) или к струйной эрозии - врезке и росту оврагов. Это процесс является основной причиной, вызывающей необходимость заброса пашни.

В отсутствие интенсивной эрозии в этих климатических условиях происходит наиболее медленное падение содержания гумуса при распашке - уровень гумуса поддерживается достаточно высоким за счет гумификации пожнивных остатков. Соответственно, эти почвы могут сохранять плодородие при безнавозной распашке в течение более продолжительного времени.

1.3.2. Критерии сукцессивности в почвенном покрове

Из сказанного выше понятно, что большинство наших лесных массивов и, соответствующих им лесных почв - это объекты с нелесной (или не полностью, не всегда лесной) историей. Это относится в полной мере и к нашим лучшим лесам, в том числе к охраняемым природным территориям - заповедникам, заказникам, национальным паркам. Например, Воронежская нагорная дубрава выросла на месте гигантского средневекового могильника, который в свою очередь был устроен на заброшенной (выпаханной, смытой) пашне, которая возникла на степной территории. В Центрально-лесном биосферном заповеднике в начале 19 века располагался крупный пахотный массив, частично заросший, частично засаженный елью после отмены перелого. Участок «Сурские вершины» заповедника «Приволжская лесостепь» и многие участки Приокско-Террасного заповедника представляют собой посадки сосны менее чем 200-летней давности по переважаемым пескам и гаям.

В этом контексте каждый участок территории, сколь бы «биологически разнообразным», естественным и ненарушенным он ни казался, имеет определенную историю использования, которой он и

обязан своим обликом и длительностью своего существования. И, соответственно, подбор такого режима использования, который мог бы поддерживать тот или иной облик сообщества, должен опираться на анализ характера использования участка. Совершенно не обязательно, что современный тип использования совпадает с тем, который сформировал облик данной экосистемы - очень часто те параметры экосистемы, из-за которых она переводится в ранг охраняемых, формируются на предыдущем шаге (предыдущим актом в сценарии использования). И для того, чтобы прояснить этот вопрос, необходимо приложить усилия к выяснению истории использования данной территории хотя бы в недавнем прошлом.

Возможны три варианта заключений о сукцессионном состоянии почвенного покрова: 1) почвенный покров стабилен (что бывает крайне редко), 2) почвенный покров перестраивается, 3) почвенный покров сейчас не перестраивается, но есть признаки крупных изменений в прошлом. Эти заключения можно сделать на основании набора признаков, приведенных ниже (пункты 1.2.3.1 - 1.2.3.4).

1.3.2.1. Сходство подкомлевого профиля у разных возрастных групп деревьев

В развитии почвенного покрова можно выделить три многократно чередующиеся во времени и пространстве фазы. 1) фазу быстрой структурной перестройки признаков при акте оборачивания (изменение агрегатного состояния при копрогенезе, морфонной организации - при кротовании, типа профиля - при вывалах и т.п.); 2) фазу преобразования продуктов оборачивания (промораживание, перемыв, усадка, заселение корнями и т.п.) и 3) фазу консервации сложившегося габитуса, на которой изменений практически не происходит или они настолько медленные, что не успевают привести к яркому морфологическому результату до наступления следующей фазы. Последняя фаза в лесном биогеоценозе соответствует периоду, в котором почвенный локус находится под комлем (и в прикомлевой позиции) живущего дерева. На протяжении жизни дерева участок почвы под его комлем сохраняет примерно тот облик, который почва имела на момент его поселения, в то время как окружающие участки могут весьма существенно изменяться в результате вывалов, обломов или рубки ранее отмерших деревьев. В том случае, если за время жизни наиболее старых деревьев в данном массиве не происходило направленных изменений облика почвы, характер профиля должен быть одинаковым в подкомлевой позиции у разных поколений деревьев. Различия в окраске и т.п. в этих позициях указывают на трансформацию почвенного покрова, направленную на формирование профиля того типа, который имеется под комлем наиболее молодых деревьев. При этом надо иметь в виду, что почвенный покров в каждой из этих позиций представлен не одним типом профиля, а комбинацией нескольких элементарных типов профилей, связанных, в частности, с тем, что в отдельном разрезе мы попадаем на одно из различающихся по морфологии сечений одного и того же типа вывала. В качестве примеров можно указать вариант поселения деревьев по перелому, когда осветленный пылеватый горизонт мощностью 15-30см имеется в подкомлевых позициях деревьев первого яруса и отсутствует или имеет более тусклую окраску и сильно варьирующую нижнюю границу между ними; и вариант учащения низовых пожаров после поселения деревьев с вертикально-ориентированными корневыми системами, когда осветленный пылеватый горизонт небольшой мощности отсутствует под комлями старых деревьев и хорошо выражен между ними.

1.3.2.2. Соответствие типа современных вывалов мощности гумусового горизонта

За время жизни дерева в подкороновом пространстве накапливается опад и (или) продукты его переработки - подстилка и гумусовый горизонт одного из трех типов: мулль (переработка опада червями в органоминеральные копролиты), модер (переработка сапротрофами в органические копролиты), мор (микробная переработка). При непровернутых вывалах гумусированный материал стряхивается на поверхность ненарушенной почвы, увеличивая мощность гумусового горизонта в месте отсыпки. При провернутых вывалах гумусированный материал стряхивается преимущественно в щель между передней плоскостью вывала и краем ямы, приводя к существенному заглублению гумусового горизонта. Предельную мощность гумусированной толщи в этом случае определяет глубина вывальных ям.

Для того чтобы определить, насколько мощность сформированного гумусового горизонта соответствует глубине современных вывалов, надо описать типы вывалов, встречающиеся в описываемом

контуре, замерить глубину переднего клина и вывальной ямы в целом, определить глубину распространения опорных корней и особенности (форму) корневой системы, измерить мощность гумусового горизонта (и подстилки) в нескольких позициях: под комлем разных поколений деревьев, растущих в описываемом контуре, и в нескольких (3-5) точках между ними - на участках, где нет ни деревьев, ни свежих вывалов. Если разные поколения не выделяются, стоит замерить мощность гумусированной толщи по трансекте - достаточно длинной для того, чтобы пересечь 2-3 вывала (минимум 5-6 м). Кроме этого, следует описать, где в пределах вывального комплекса локализуются проростки деревьев, если они есть (гребень неотсыпавшегося вывала, задняя часть ямы после окончания отсыпки, передний клин после отсыпки, позиция между вывалами - возобновление по подстилке, отпаду или т.п.).

В горных условиях характерны «высочившие» вывалы, у которых передняя плоскость: а) придвинута к заднему краю вывальной ямы, б) задняя часть вывального кома придвинута к переднему краю вывальной ямы, в) все тело вывала находится за пределами ямы. При таких вывалах большая часть материала отсыпается за пределы ямы, на ненарушенную поверхность почвы, погребая на большую глубину подстилку или гумусовый горизонт. Следы любого (антропогенного) воздействия в этом случае сохраняются в почве очень долго, и на протяженных разрезах можно отыскать морфоны, сформированные весьма давно и погребенные под отсыпками позднейших вывалов. В этом случае «состав» слоя оборачивания все время обновляется за счет перемещения масс по склону даже при стабильности глубины оборачивания (т.е., мощности этого слоя). Поэтому предельные случаи развития почвенного покрова (по крайней мере, предельные глубины гумусирования) здесь не определены, и при анализе следует ориентироваться, напротив, на поиск следов тех или иных воздействий в прошлом и на соответствие типа и глубины современных вывалов вывалам, имевшимся на предыдущих циклах оборачивания, и запечатленным в почве. Отсутствие кардинальных изменений в световой обстановке (связанных обычно с рубкой) можно оценить по характеру заполнения переднего клина вывалов предыдущего поколения.

1.3.2.3. Отсутствие геологических текстур и границ между горизонтами или морфонами в слое опорных корней

При вывалах материал слоя опорных корней не отсыпается, поэтому наличие унаследованных от породы текстур (обычно это разнообразная слоистость - аллювиальная, флювиогляциальная, эоловая, пролювиальная и т.п.) говорит либо о том, что поселению деревьев предшествовало формирование снежных наносов (это относится к аллювиальным, эоловым и пролювиальным наносам, образующимся и в наше время); либо о смыве почвы перед поселением деревьев (например, в результате распашки) и, соответственно, понижении уровня поверхности; либо об изменении типа корневой системы из-за смены видового состава или гидрологической обстановки (осушение заболоченного участка).

1.3.2.4. Отсутствие субгоризонтальных опорных корней вне гумусового горизонта

Деревья оборачивают вывалами тот слой почвы, в котором расположены их субгоризонтальные опорные корни. При этом накопившиеся на поверхности и в приповерхностном слое продукты переработки опада перераспределяются в оборачиваемом слое. Предельным вариантом развития в этом направлении является гумусирование всего слоя обитания субгоризонтальных опорных корней. Это свидетельствует о стабильном состоянии почвенного покрова.

1.3.3. Определение направлений сукцессионных изменений почвенного покрова

Принцип остаточных форм.

Почва образуется в результате разнообразных актов оборачивания и представляет собой совокупность наложенных друг на друга контуров, возникающих в результате этих оборачиваний. Их количество ограничено для определенных типов экосистем, что позволяет их относительно легко распознать. Образующиеся при их наложении формы подчиняются следующему правилу: контур последнего по времени оборачивания оставляет в почве выпуклую форму (круглые или овальные пятна

при кротовании, чашевидные заполнения при вывалах и т.п.) Чем старше форма, тем сильнее изрезан ее контур - в нем появляется все большее количество вогнутых фрагментов на местах наложения новых нарушений на старый контур оборачивания. Сравнивая материал, заполняющий более молодые и более старые элементы оборачивания, можно установить, 1) происходит ли перестройка почвенного профиля; 2) от какого типа профиля началась перестройка почвенного покрова и 3) на формирование какого типа профиля она направлена. Этот принцип удобен для оценки луговых почв, где не применимы критерии приведенные выше для лесных почв.

Реконструкция прошедших сукцессий

Если по описанным показателям почвенный покров оказывается в настоящее время стабильным, то возникает вопрос, не изменялся ли он в прошлом. Можно привести несколько простейших распространенных признаков таких изменений.

Если ниже слоя современного оборачивания наблюдаются следы вывалов (чашевидные формы) или опорных корней срубленных деревьев (линейные формы в продольном, круглые и овальные - в поперечном сечении), или следы капсул древесных корнеслов, то можно говорить о смене характера растительности в прошлом. Это может быть смена леса на луг, или смена деревьев с разным типом корневой системы - в частности, смена лиственных пород на хвойные. Это характерно и для зарастания или искусственного засаживания открытого угодья - пашни или луга - в сухих (степных) условиях, когда первое поколение деревьев по пашне имеет очень глубокую корневую систему, а последующие - вдольповерхностную.

Если ниже слоя современного оборачивания есть вертикальная оструктуренность, кутаны (глинистые или пылеватые натски) по граням отдельностей, обилие трубчатых пор от отмерших корней травянистых растений, заполненные почвой крупные (более 5-7 см в диаметре) ходы землероев - то можно утверждать, что данной лесной экосистеме некогда предшествовала степная (или остепненный луг).

Для определения причин прошедших сукцессий, и особенно их давности, требуются более тонкие почвенные и архивные исследования. Предельная глубина ретроспективы при почвенных методах реконструкции ограничена временем полного оборачивания почвы. Скорость стирания признаков, соответствующих предшествующим этапам почвообразования, соответствует интенсивности оборачивания почвы в данном цикле (в лесных экосистемах - вывалами или землероями). За время распада одного поколения деревьев большая часть поверхности затрагивается вывалами, в том числе некоторые участки оборачиваются два или даже три раза, но полного стирания признаков при этом не происходит - фрагменты, позволяющие реконструировать предшествующую историю, сохраняются на протяжении жизни примерно трех поколений деревьев.

В абсолютном времени скорость оборачивания оказывается максимальной при регулярных выборочных рубках пород, дающих травматическую (но не пневую) поросль, за счет проходов землероев (кротов) вдоль корней срубленных деревьев (практически полное оборачивание почвы, формирование бурого недифференцированного профиля за 100-150 лет). Наиболее длительно живущие виды деревьев, соответственно, наиболее долго консервируют палеопризнаки - за время их жизни происходит только оборачивание участков между стоящими деревьями - вывалами деревьев второго яруса (подгонных пород и т.п.) или землероями. Минимальная скорость оборачивания в удачных посадках долгоживущих пород, когда самоизреживания культур не происходит. Например, расстояние между дубами в таких посадках в возрасте более 100 лет может составлять около одного метра (ПТЗ, квартал 41а).

К кардинальному стиранию признаков приводит и изменение уровня поверхности за счет перевывания песков при рубках или черевыпасе, волной эрозии при распахке и т.п., но скорости и масштабы стирания при этих процессах определяются только для конкретных условий.

Для увеличения глубины ретроспективы можно использовать почвы на датированных археологических объектах, погребенные в определенное время под искусственными насыпями или культурным слоем. Так, например, изучение почв, погребенных под ванами средневековых городищ (9-

12 веков н.э.) в Шемышейском районе Пензенской области, одном из самых лесистых районов этого региона, занятом сейчас сосново-широколиственными лесами, показало, что в период средневековья здесь существовали обширные остепненные, безлесные пространства с характерной степной фауной крупных землероев. Это показывает, что здесь смена растительных формаций по антропогенным причинам происходила относительно недавно (значительно ближе к нам, чем это предполагается, исходя из климатических соображений). А значит, и время, необходимое для формирования характерного для данной формации спектра видов, может оказываться небольшим (в данном примере не более 600 лет, так как по архивным данным в конце 18 века лес здесь уже существовал).

1.3.4. Заключение

Во всех обследованных нами заповедниках лесной зоны почвенный покров оказался быстро демутирующим, причем везде наблюдаются одни и те же два демутиационных ряда почв (направленных в конечном счете на формирование высокогумусированного, однородноокрашенного корнеобитаемого слоя).

В автоморфных условиях это изменения от контрастно-окрашенных почв с профильным строением, имеющих осветленный горизонт (типа дерново-подзолистых или светло-серым лесных), к мозаичным контрастно-окрашенным почвам, в которых выраженность горизонтов по простиранию не превышает 1-1.5 м (т.е. максимальную протяженность наиболее масштабного в данном типе биогеоценоза акта оборачивания, в лесу - протяженность зоны отсыпки с вывала); затем к палевым почвам с более однородной окраской (неоднородность выражается в неодинаковой гумусированности разных участков корнеобитаемого слоя) и, наконец, к бурым (муль- или модер-гумусовым, в зависимости от состава мезофауны) почвам с выровненной насыщенностью корнеобитаемого слоя переработанными органическими остатками. В гидроморфных условиях изменения происходят в целом в том же направлении. Почвы проходят через те же этапы выравнивания окраски. Но на этапе мозаичных почв здесь формируются морфоны большей протяженности, т.к. на переувлажненных почвах преимущественно происходят перевернутые вывалы (не отсыпающие почву небольшими порциями, а переориентирующие существовавшие под комлем горизонты или морфоны в перпендикулярном направлении. при этом сохраняются большие куски однородноокрашенного материала) и, кроме этого, здесь отсутствуют кроты, разбивающие профили отсыпки на более мелкие элементы - морфоны. Отличается и мощность формируемого профиля (здесь она существенно меньше, т.к. опорные корни локализуются в приповерхностном слое), и характер гумусонакопления (мор- и модер-мор-гумус). Важно, что в гидроморфных почвах этап антропогенного воздействия часто (в большинстве случаев) сопряжен с уменьшением увлажненности участка. В частности, за счет улучшения дренированности при распахке и т.п. Поэтому при повторном зарастании лесом такого переувлажненного участка корни деревьев (по крайней мере, деревьев второго поколения по безлесному участку) захватывают слой, меньший по мощности, чем мощность профиля, сформированного на этапе антропогенного воздействия. Другими словами, глубина оборачивания в этом случае уменьшается. В результате под слоем оборачивания неограниченно долго сохраняются антропогенные признаки, соответствующие предшествующим этапам использования участка.

По этому признаку практически у всех виденных нами автоморфных лесных почв нижняя часть профиля не соответствует современным вывалам: глубина оборачивания почвы современными вывалами (которая определяется характером корневой системы деревьев) достигает 1,5 - 2-х метров, соответственно, при длительном существовании почвы под лесом в пределах этого слоя почва должна иметь выровненные признаки (должны отсутствовать морфоны и горизонты разного цвета и т.п.). Фактически же, в пределах этого слоя (часто уже начиная с глубины 50-70 см) во многих случаях можно видеть даже геологическую текстуру, т.е., ни разу не перемешанную проходом землероя, вывалом или корнем породу, что довольно странно, учитывая несколько тысячелетий лесного прошлого наших ландшафтов (без активной хозяйственной деятельности человека). Объяснение этого феномена для районов со слаборасчлененным моренным рельефом могло бы быть связано с тем, что раньше наш ландшафт был несравненно более влажным, т.е. произошла

«автоморфизация» почвенного покрова за счет увеличения открытости ландшафта при сведении лесов (и, может быть, не в последнюю очередь за счет истребления бобров). При этом улучшилась дренированность, ускорился сток и, соответственно, углубились корневые системы деревьев (это если не говорить о возможной смене пород). Это предположение подтверждается, в частности, тем обстоятельством, что на автоморфных участках заповедников лесной (и лесостепной) зон после заповедания происходит гидроморфизация: прогрессирующее по мере прохождения глубоких вывалов задержание выпадающих осадков и талых вод в вывальных воронках и, как следствие, увеличение заболоченности. Аналогичный процесс наблюдается на заповеданных участках водораздельной степи (участок «Попереченская степь» заповедника «Приволжская лесостепь»): заболачивание за счет застоя атмосферных осадков на поверхности дернины. В этом случае улавливающий микрорельеф создается густой сетью муравьиных кочек.

Скорость демутиации почвенного покрова охраняемых природных территорий совершенно определенно выше, чем на интенсивно эксплуатируемых территориях. Это заметно при сравнении подкомлевых участков двух последовательных поколений на этих двух типах объектов: если в заповедном лесу каждое следующее поколение деревьев продвигает почвенный покров в среднем на один шаг в описанном ряду, то в интенсивно эксплуатируемом лесу для аналогичных изменений необходимо непропорционально большее количество поколений, т.к. здесь элиминировано оборачивание вывалами, наиболее быстро перестраивающее облик почвенного покрова (появление и, что особенно важно, приживание - развитие корневой системы и т.п. - подрост в первом случае связано с вывалами, во втором - с рубками, при том, что вывал стирает, а рубка пород, дающих пневую поросль, в значительной мере консервирует сложившийся облик профиля в подкомлевом участке, а не способствует его перестройке).

«Эталонные» лесные почвы, удовлетворяющие перечисленным критериям неизменяемости почвенного покрова, были найдены в лесном массиве, который сейчас получил статус заповедника «Калужские засеки». При попытке выяснить историю этого участка оказалось, что он является частью лесов Засечной Черты Московского государства, которые имели оборонное значение в связи с защитой государства от кочевников в 15-18 вв. и находились поэтому в строгом заповедном режиме весь этот период времени (а многие участки и позже). Почва имела муллевый гумусовый горизонт 50-70-сантиметровой мощности, в котором были локализованы все опорные корни растущих деревьев. Под гумусовым горизонтом отсутствовала оструктуренность и гумусированность материала. Вывалами современных деревьев, соответственно, оборачивается только гумусированный материал. Позже аналогичные почвы были найдены и в других участках Засечной Черты. Во всех остальных обследованных массивах аналогичные почвы имеют локальное распространение (на участках от нескольких десятков до нескольких сотен метров) в различных геоморфологических позициях: форма контуров, в которых они обнаруживаются, непостоянна и имеет характер остаточной формы в пределах распаханного с окружающих ее сторон массива.

Приведенные выше результаты показывают, что разработан (существует) комплекс методов, позволяющий по морфологическим почвенным свойствам реконструировать наличие в прошлом тех или иных воздействий на лесные экосистемы и делать выводы об устойчивости или об изменении облика экосистем во времени, а также о направленности этих изменений. Диагностические признаки, используемые для реконструкций, достаточно просты, поэтому могут быть с успехом освоены представителями смежных с почвоведением наук. Это позволяет дополнять и уточнять выводы о происхождении экосистем, делаемые на основании анализа мозаичности растительности.

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошников - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основанополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразии» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редколлегия

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 c.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes “Ecological Security of Russia” and “Biological Diversity” and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г, Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г, agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of АБ “INKOMBANK”

Editors:

O.V.Smimova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 2. Заповедник “Калужские засеки”

2.1. Краткая характеристика природных условий

Заповедник организован в 1994 году и расположен в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов (Растительный покров СССР, 1956; Растительность европейской части СССР, 1980; Клеопов, 1990), в северо-западной части Среднерусской возвышенности (35°45' ВД, 53°40' СШ) на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздры).

Территория целиком находится в пределах Русской платформы. Коренные породы представлены меловыми отложениями, в основном это отложения нижнего отдела мела - глины, пески и песчаники, которые перекрывались морями позднеюрского и мелового возраста. Четвертичные отложения, в основном, - морена Днепровского оледенения, сложенная суглинками (северная часть Ягодненского лесничества и северо-восточная часть Ульяновского лесничества) и супесями (остальная территория) с гравием, галькой и валунами. Долина р. Вытебети - это современный и древний аллювий, а также водноледниковые отложения Днепровского оледенения. Мощность четвертичных отложений в основном не превышает 20 м.

Заповедник находится в пределах Среднерусской возвышенности с преобладающими высотами 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.

Территория относится к Московскому артезианскому бассейну. Глубина залегания грунтовых вод меньше 5 м., минерализация - 0,1-1,0 г/л. Воды жесткие, гидрокарбонатно-сульфатные и сульфатно-гидрокарбонатные кальциево-магниевые, формируются при взаимодействии с морскими четвертичными, дочетвертичными и континентальными песчано-глинистыми, а также карбонатными породами.

Среднегодовое количество осадков - 622 мм (колеблется от 450 до 700 мм; минимум - 400, максимум - 750 мм). Максимальное количество осадков выпадает в июле-августе, минимальное - в декабре-январе. Среднегодовая температура +4,4 С. Средняя относительная влажность воздуха - 66-74%. Преобладают западные и юго-западные ветры. Среднегодовое барометрическое давление - 746,5 мм ртутного столба.

В соответствии с почвенно-географическим районированием Нечерноземья (Физико-географическое районирование..., 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. На территории заповедника представлены в основном светлосерые лесные почвы, в долине р.Вытебети - дерново-среднеподзолистые и дерново-слабоподзолистые.

Территория ближайших окрестностей заповедника богата палеолитическими археологическими памятниками. Последние 1000 лет она находилась под воздействием славянской земледельческой культуры (Узянов, 1994).

Основные типы хозяйственного освоения территории славянами: подсечно-огневая, а затем перелоговая система земледелия, расчистки леса для создания бортовых угодий, устройство суходольных и пойменных лугов (Петров, 1968). По мере земледельческого освоения лесов прогрессировало истребление крупных копытных (зубр, тур), резко сократилась численность бобров (Восточноевропейские..., 1994). Длительная эксплуатация исходно лесных ландшафтов принципиально изменила облик зональных широколиственных лесов. Большая часть лесов приобрела островной характер, что резко усилило фрагментацию популяций основных ценозообразователей (в первую очередь широколиственных деревьев). Часть видов деревьев и кустарников, обладающих небольшими радиусами репродуктивной активности, не успевала восстановиться на лишенных

лесной растительности участках за слишком краткие промежутки времени, которые отводились для восстановления плодородия в подсечно-огневом и перелоговом цикле ротации угодий. С другой стороны, в сохранившихся крупных лесных массивах лесные поляны с лугово-опушечной и лугово-степной растительностью зарастали лесом после истребления крупных диких копытных. Исчезновение бобровых поселений, которые создавали системы низинных болот с разреженным древесным ярусом вдоль ручьев и речек, привело к тому, что большая часть гигрофильной флоры сохранялась лишь на косимых заливных лугах.

2.2. Типы хозяйственного использования лесных земель заповедника

Результаты антропогенных преобразований демографической структуры популяций деревьев и видового состава лесов в целом четко выявляются, если анализировать конкретные исторические материалы по территориям с разной степенью сохранности лесов. Для центральных областей России имеется уникальная архивная коллекция подробных карт (Масштабы: 1:8400, 1:40000, 1:84000) так называемого Генерального межевания, которое было начато в 70-80 -х годах XVIII в. Главным достоинством этих карт является геометрическая фиксация площадей, занятых пашнями, лугами, лесом, прудами, дорогами и т.п. Все предшествующие карты не давали возможности точно идентифицировать изображенные на них объекты с контурами современных лесов и других угодий. Одновременно с картами составлялись Экономические примечания, регистрирующие владельцев земли, площадь всех видов угодий, особенности растительного покрова, плодородие земель и основные формы хозяйственной деятельности. Богатейшая и разносторонняя характеристика была осуществлена на огромной территории и почти синхронно (за 20-30 лет). По сути, для всех современных заповедников в зоне широколиственных лесов есть информация об исходном состоянии даже самых старовозрастных древостоев. Тем не менее использование архивных материалов сталкивается с рядом проблем: 1) интерпретация исторических сведений в терминах и понятиях современной науки и 2) прослеживание более поздних (вторая половина XIX - начало XX века) изменений в интересующих нас конкретных объектах исследований.

Для облегчения анализа исторических материалов целесообразно вычленивать те воздействия, которые имеют достаточно четкую связь с изменениями в популяциях растений. Прежде всего необходимо учитывать периодичность и характер воздействий, а также размеры участков подверженных изменению. Это необходимо для понимания условий, в которых будут происходить процессы самоподдержания популяций эдификаторных видов под влиянием внешних факторов.

Влияние разных способов хозяйственного преобразования лесов на успех возобновления в популяциях деревьев проиллюстрируем следующим примером. Возраст рубки, определяющий периодичность воздействия на взрослую часть популяций деревьев, не препятствует семенному возобновлению, если время между рубками больше продолжительности прегенеративного периода. Такие ситуации возникают при выращивании строевых лесов с оборотом рубки 100 лет и более. Однако, большой возраст рубки не препятствует репродукции в популяциях лишь в тех случаях, когда площадь сплошных лесосек не будет больше площади эффективного расселения зачатков. Таким образом, лишь благоприятное сочетание обозначенных параметров (возраста рубки и ее площади) может способствовать сохранению нормального онтогенетического спектра в популяциях. Успешное возобновление будет наблюдаться несмотря на значительное сокращение онтогенеза деревьев в популяциях долгоживущих видов. Другие сочетания тех же воздействий вызовут другие реакции и соответственно сформируют другие типы онтогенетических спектров древесных популяций.

Материалы Генерального межевания не дают точных сведений о размерах и формах лесосек, сроках их примыкания (время, в течение которого запрещалось срубать два и более соседствующих участка), но даже по одному только признаку - "дровяной лес" или "строевой лес" - выявляется сразу несколько позиций. Из других документов (архив Лесного департамента) известно, что дровяные леса - это результат сплошной рубки с коротким оборотом и без строгой регламентации сезона заготовки. В дровяных лесах также не регламентировались размер и форма лесосек (это рещалось собственником леса, которым, как правило, было

либо частное лицо, либо община). Строевые леса принадлежали преимущественно казне, находились под более строгим контролем и в них лучше велась документация и учет (почти всегда известен породный состав). Такие леса появились в результате выборочных или сплошных рубок на лесосеках малых размеров. К тому же в строевых лесах заготовки велись преимущественно зимой (не повреждался подрост), а сроки примыкания и возраст рубки были большими (Арнольд, 1880).

Основное ядро заповедника представлено как раз строевыми казенными лесами, входившими в состав Заокской засечной черты, созданной из естественных лесных массивов для сдерживания набегов крымских татар еще в середине XVI в. (Пономаренко и др., 1992). В 1738 г., после потери оборонительного значения, они были переданы Тульским оружейным заводам (Шелгунов, 1857), и ранее существовавший режим строгой охраны (без права рубки, выпаса и даже свободного посещения) был несколько ослаблен. На момент Генерального межевания (1782 г.) казенная Дубенская засека представляла собой целостный лесной массив площадью 9935 десятин (около 10 000 га), в котором покрытой лесом площади было 9424 десятин, а сенокосов и неудобий лишь 506 десятин (РГАДА, ф.1355, оп.1, ед.хр.14/467). Лес описан как строевой из дуба, осины, липы, клена и ели. Крупных лесных полей на карте не отмечено (Рис. 2.1). Сенокосы, очевидно, были сосредоточены по оврагам и долинам малых речек.

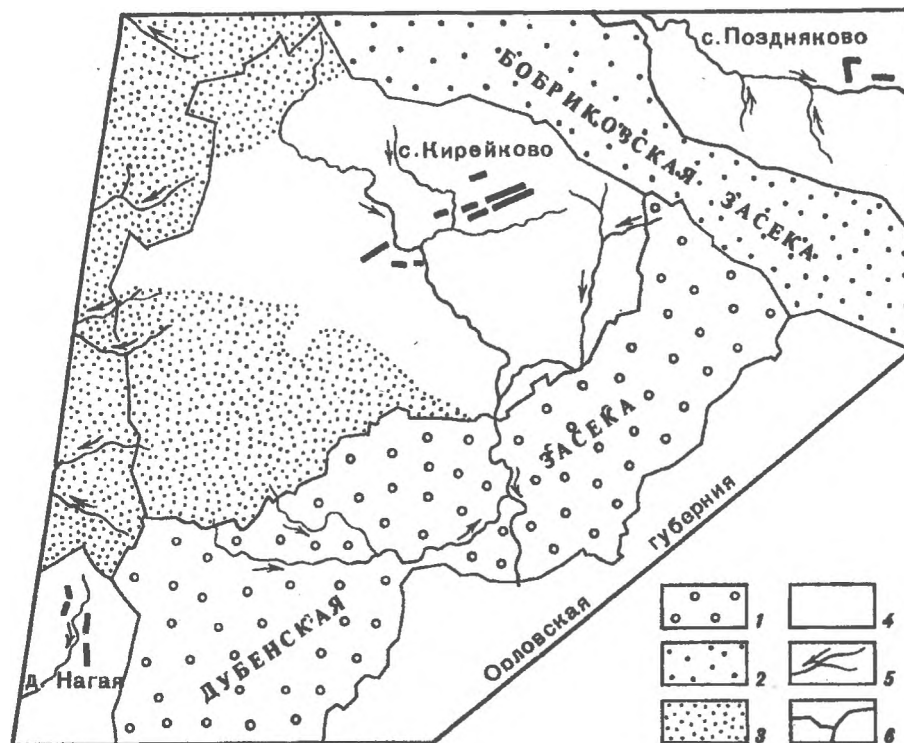


Рис. 2.1. Расположение лесных и безлесных земель в окрестностях Дубенской засеки на 1782 год. 1 - казенные леса, 2 - казенные леса, проданные в частное владение, 3 - частные леса, 4 - безлесные земли, 5 - речки, 6 - границы землевладений. (РГАДА ф. 192, оп.1, ед. хр. 4)

Fig.2.1. Allocation of wood and un-wood lands in the Reserve Kaluzskie zaseki and its neighbourhood in 1782. 1 - state forests, 2 - private, ex-stated forests, 3 - private forests, 4 - un-wood lands, 5 - rivers, 6 - boundaries .

Прокашивание и выпас по овражной сети фиксируют описания других частей Заокских засеки. Согласно материалам фонда Берг-Коллегии (РГАДА, N72/1058), в лесах близкого Дубенской засеке видового состава отмечена систематическая приуроченность сенокосов к овражной сети. В этом же фонде довольно подробно приведены и таксационные характеристики насаждений Малиновой засеки, также принадлежавшей Тульским оружейным заводам (Табл. 2.1).

Из таблицы 2.1 видно, что засечные леса, перейдя в эксплуатационный фонд, уже к концу XVIII в. были пройдены рубками на значительных площадях и участки с крупными деревьями (высотой более 20 м) встречаются редко. Правда, видовой состав сохраняется очень разнообразным, а преобладание дуба - все еще явление обычное.

Таблица 2.1. Основные характеристики некоторых звеньев Малиновой засеки (1792 г.)*

Main features of some parts in the Malinova notch (1792 yr.)

Состав древостоя	Лесная площадь	Сенные покосы	Высота древостоя	Диаметр деревьев	Характер использования
	десятин	десятин	саженей	вершков	
Лп Я Ос Д Ил	584	20	9	8	Порубок мало
Д Лп Ос Ил Б	211	2	8	7	То же
Д Лп Ос Б Кл	213	10	10	7	То же
Д Лп Ос Ил Б Я	579	17	10	6	То же
Лп Ос Д Б Ил	665	90	8	7	Вынас
Лп Ос Д Б Ил	654	18	8	7	То же
Лп Ос Д	116	10	8	7	Порубок много
Д Б Ос Лп Ол Кл Ил	480	12	8	6	То же
Лп Б Ос Д	284	12	8	6	То же

*РГАДА ф Берг-Коллегия N 72/1058. Д - *Quercus robur*, Лп - *Tilia cordata*, Ос - *Populus tremula*, Б - род *Betula*, Ил - род *Ulmus*.

Массив Дубенской засеки (ныне Южный участок заповедника, Ягодненское лесничество) оказался в числе лесов, устроенных в 1845 г. одним из первым российских лесоустройств (РГИА, ф.380, оп.39, ед.хр. 637), которое проводилось лишь в наилучших лесах того времени. На этот момент большая часть кварталов была отнесена к лесам первого и второго возраста. Древостои третьего возраста (самого старого) отмечены для нескольких участков (квартальная сеть и нумерация кварталов почти в неизменном виде сохранились до сих пор). В породном составе преобладают осинники с участием широколиственных деревьев. Отдельные лесосеки на плане не нанесены, что свидетельствует о преимущественно выборочном хозяйстве, ибо по "Лесному Уставу" уже с 1802 г. регламентировался размер лесосек, и в лиственных лесах их ширина не могла превышать 300 м (Рудзский, 1899), т.е. в каждом квартале с молодыми древостоями должно было бы быть обозначено несколько лесосек.

Умеренная, хотя и почти повсеместная, эксплуатация Дубенской засеки в течение XIX в. еще больше усилилась в начале XX в. В результате в современных сообществах преобладают разновозрастные осинники и березняки 50-70-летнего возраста, возникшие после сплошных рубок. Изредка встречаются условно разновозрастные древостои с очень малым количеством старых генеративных и сенильных деревьев дуба более чем 300-летнего возраста. Исключение составляет разновозрастный ценоз в 8-м квартале. Здесь большинство популяций широколиственных деревьев имеют полночленные онтогенетические спектры и преобладают дуб, липа, ясень. Завышенная доля генеративных деревьев березы и осины возникла как следствие выборочной рубки самых старых особей дуба в 30-е годы XX в. Однако, здесь до сих пор сохранилась часть деревьев возрастом около 400 лет.

Итак, из всего массива Дубенской засеки на лесной территории сегодня можно наблюдать только один участок разновозрастных лесов (площадью около 60 га), в некоторой степени отражающий доагрикультурный облик лесных сообществ в зоне широколиственных лесов.

По своей северо-западной окраине Дубенская засека на значительном протяжении граничит с полями и частично с лесами, но уже совершенно иного характера. На Специальном геометрическом плане села Кирейково 1778 г. (РГАДА, ф.1354, оп.153, ед.хр. К-13, п. 668) пашни, примыкающие к засеке, расчленены речкой Дубенской и ручьями-притоками. Ее долина и овраги были покрыты дровяным лесом, который образовывал разветвленную сеть полос шириной 100-200 м. Южнее располагался поперстный бортный лес (частное

владение). Здесь в сплошном массиве имелось небольшое число внутрилесных пашен и сенокосов. Их площадь составляла чуть больше 10% лесного массива (РГАДА, ф.1355, оп.1, ед.хр. 14/467, п.348). Повторное описание этого леса через 50 лет (1830 г.) и составленный для него план в масштабе 1:4000 (в английском дюйме 100 сажень) показывают, что соотношение площадей, занятых лесом и безлесными угодьями, в целом сохранилось. Кроме того, появилась возможность увидеть ряд подробностей (РГАДА, ф.1354, оп.153, ед.хр. О-20, п.669). Поля располагались на плакорях разрозненными участками площадью около 150 десятин каждый. Сенокосы были сосредоточены по долинам рек, а овраги, пересекающие пашню, поросли лесом. Леса относились к категории строевого и дровяного, но на плане они не различаются. До сегодняшних дней обрисованная картина расположения лесных и безлесных пространств не претерпела существенных изменений, разве что большая часть внутрилесных пашен и сенокосов заросла лесом.

По юго-восточной границе Дубенской засеки ситуация в прошлом сильно отличалась от приведенной и остается таковой до сих пор. Уже к концу XVIII в. леса здесь практически отсутствовали не только в массивах на плакорных позициях, но и по оврагам и долинам рек. Очень наглядно о различии ландшафтов по обе стороны засеки свидетельствует распределение площадей по категориям угодий (Табл. 2.2).

Таблица 2.2. Распределение площадей угодий и численность населения по дачам Козельского уезда (конец XVIII в.)

Distribution of lands and size of the population in some parts of Kozelsk district (the end of XVIII c).

Название дач	Человек	Земли									
		Усадебные		Пашни		Сенокос		Лес		Всего	
		дес	саж	дес.	саж.	дес	саж	дес.	саж.	дес.	саж.
Епифанов починок	18	0	1800	41	16	27	12	191	488	259	2316
Государев боргный лес	0	0	0	415	214	24	55	655	1092	1094	1361
Кирейково	1038	273	1092	873	856	133	8	2752	205	4031	2161
Сорокино	329	4	52	1388	0	100	7	1139	1761	2674	1820
Въезжий лес	0	0	0	100	12	127	0	2802	536	3029	548
Итого	1385	321	2267	2817	1098	411	82	7540	7008	11093	3562
Медвецкая	211	12	12	178	2014	4	12	0	0	194	2038
Вейны	3274	418	0	7322	2222	401	1	1413	0	9554	2223
Итого	3485	430	12	7501	7650	405	13	1413	0	9752	1979

Северо-западная сторона (первые пять дач) - это фактически лесная территория, по которой раскиданы села, пашни и луга; юго-восточная (две последние дачи) - огромные открытые пространства с вкраплениями островков леса. Не безынтересно заметить, что данная выборка сделана из статистики земельного фонда дач (владений) одного и того же уезда (Козельского). В Болховском уезде Орловской губернии ситуация с обеспеченностью лесом была и остается еще хуже.

Из краткого обзора исторических документов прослеживается неодинаковость происхождения современных сообществ заповедника и охранной зоны. Здесь имеется: 1) очень небольшой участок разновозрастного леса (квартал 8 Ягодненского л-ва), 2) многократно рубленные участки одновозрастных древостоев в пределах бывших казенных засек и на землях частных владельцев; 3) многократно рубленные леса и периодически расчищаемые (по крайней мере один раз) под поля и сенокосы участки.

2.3. Методика исследований

Оценка сукцессионного состояния лесных массивов заповедника и его охранной зоны проводилась в два этапа.

На первом этапе с помощью картографических, геоботанических и демографических методов был детально исследован участок разновозрастного леса в бывших засеках, где для целей мониторинга была заложена постоянная пробная площадь размером 12 га (8 квартал Ягодненского л-ва). На этой площади был произведен сплошной пересчет деревьев, определены координаты стволов и кроны и учтены онтогенетические состояния, происхождение и жизненность каждой особи, начиная с v_1 онтогенетического состояния. На части пробной площади (размером в 2 га) с помощью возрастного бура было проведено определение календарного возраста всех видов деревьев разных онтогенетических состояний и уровней жизненности. Состояние подроста (j - im особей) определялось на трансектах размером 2x200 м и учетных площадках 10x10 м², заложенных в разных частях пробной площади. Картирование и определение онтогенетических параметров взрослых особей ($v-g$) кустарников осуществлялось на всей пробной площади, картирование размещения трав проводилось выборочно, в связи с мозаикой окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов. Всего для этих целей закартировано 50 площадок 10x10 м. Полученные результаты частично опубликованы (Восточноевропейские..., 1994). Они дали возможность составить представление об облике собственно лесных сообществ в восстановленном растительном покрове среднерусских широколиственных лесов. В дальнейшем мы рассматриваем данные пробной площади в качестве эталона для разработки алгоритмов оценок сукцессионного состояния конкретных сообществ и их комплексов (см. Заугольнова и др., 1995).

На втором этапе с помощью архивных картографических материалов, а также данных последнего лесоустройства Дудоровского леспромхоза (1986 год) и землеустроительных материалов нескольких колхозов были выбраны участки с разной историей природопользования и разным современным состоянием растительных сообществ. В исследование были включены как лесные, так и безлесные территории. В пределах Ягодненского и северной части Ульяновского лесничеств было сделано 400 геоботанических описаний на площадках размером 10x10 м и 20x20 м, а также проведен онтогенетический анализ ценопопуляций на площадках размером от 20x20 м до 50x50 м. Геоботанические описания проводили по методике Браун-Бланке (Александрова, 1969). Была принята следующая шкала ярусности: А ярус - виргинильные, генеративные и сенильные особи деревьев, высотой более 10 м; ярус В - виргинильные и генеративные деревья низкой жизненности, виргинильные и генеративные особи кустарников всех уровней жизненности; ярус С - ювенильные и иматурные особи деревьев и кустарников, кустарнички и травы; ярус D - наземные мхи и лишайники.

Оценка экологических характеристик местообитания проводилась с помощью экологических шкал Л.Г.Раменского и др. (1956) и Д.Н.Цыганова (1983) с применением РС IBM (см. Заугольнова и др., 1995). Для характеристики эколого-ценотической приуроченности видов были использованы разработки Г.М.Зозулина (1970) и А.А.Ниценко (1969) с некоторыми изменениями. Основные методические подходы и методы оценки сукцессионного состояния растительных сообществ и их комплексов изложены в разделе 1.2.

В основу сукцессионной ординации сообществ заповедника "Калужские засеки" положен метод сравнения структуры и динамики существующих сообществ и их комплексов с основными характеристиками ненарушенных сообществ широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (Восточноевропейские..., 1994; Poradyuk et al., 1995; Smirnova et al., 1995). Среди этих характеристик основными являются:

- 1) видовой состав, который в наиболее полной степени соответствует данному экотопу (потенциальная флора),
- 2) полидоминантность древесной синузии,
- 3) доминирующая роль видов с конкурентным типом стратегии; в широколиственных лесах это дуб черешчатый, ясень обыкновенный,
- 4) онтогенетическая полночленность популяций большинства видов древесной и кустарниковой синузии.

Степень нарушенности сообществ или групп сообществ определялась с помощью следующего набора балловых характеристик:

Доля онтогенетически полночленных популяций. Оптимальным считается состояние растительности, когда - 80-100% видов имеют полночленные популяции, а вся оценочная шкала равномерно поделена на 5 градаций уменьшения полночленности. Введение 20% порога неполночленности связано с тем, что элементарные популяционные единицы R-видов проявляют полночленность лишь на больших временных интервалах и в момент наблюдения могут быть временно неполночленными.

Доля R-видов в древесном ярусе. Согласно исследованиям в лесной зоне центральной России доля R-видов в ненарушенных ценозах составляет от 20 до 40 %. При нарушениях доля этих видов меняется неоднозначно. С одной стороны - загущение древесного полога выборочными рубками приводит к уменьшению доли R-видов за счет повышения роли ST- видов. С другой стороны - R-виды начинают господствовать в местах сильных нарушений растительности сплошными рубками или верховыми пожарами.

Степень полидоминантности. Оптимальное число видов содоминантов определяется на уровне ботанико-географических областей и зависит от ареалогических особенностей видов и ландшафтной структуры территории. Для центральной России в мало нарушенных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах в конкретных сообществах содоминантами выступают 5-7 видов. Уменьшение числа содоминирующих видов считается признаком нарушенности лесных ценозов.

Соотношение числа видов разных эколого-ценотических групп в ярусе С. Оптимальным считается максимальная представленность видов разных эколого-ценотических групп, свойственных данному типу местообитаний и флористическому району. Для лесов центральной России такими группами являются: неморальная, бореальная, черноольховая, лугово-опушечная и др. Резкое преобладание видов какой либо одной группы свидетельствует о нарушенности сообщества. Для заповедника "Калужские засеки" было принято, что в ненарушенных сообществах виды неморальной группы составляют около 50% общего списка видов, отклонение от этого значения в ту или иную сторону считалось признаком нарушенного эколого-ценотического состава.

Для более полного выявления флористического разнообразия территории заповедника, в дополнение к геоботаническим описаниям, проводились маршрутные обследования и были составлены списки видов для таких местообитаний, которые обычно не анализируются при изучении динамики растительного покрова. Эти данные позволили получить детальную флористическую характеристику лесных и полевых дорог, просек, территорий населенных пунктов и т.п.

2.4. Основные биотопы заповедника и его охранной зоны

Кроме различий в предшествующем использовании лесной территории, на облике современных лесных и луговых сообществ заповедника сказываются различия субстратного характера. Часть земель заповедника имеет почвы легкого механического состава, а часть - более тяжелые суглинистые и глинистые почвы. Сглаженность форм равнинного рельефа и отсутствие заболоченных участков создают относительно однородные условия увлажнения во всех типах сообществ.

Детальными исследованиями на пробных площадях и маршрутными описаниями было выявлено 16 вариантов групп сообществ (Рис. 2.2.), отличающихся по видовому составу, по положению в рельефе, по подстилающим породам и по характеру использования земель в прошлом.

Участки территории заповедника и охранной зоны, на которых располагаются эти группы сообществ, названы биотопами. На карте-схеме (Рис. 2.2) показана локализация выделенных биотопов на обследованной территории.

Полный перечень названий биотопов приведен ниже (при выделении биотопов особое внимание уделялось не только современному состоянию сообществ, но и режиму использования земель в прошлом).

I тип экотопа - водоразделы на суглинках:

а) длительно лесная территория:

(1) Ягодненское лесничество (J), суглинистые почвы (I), разновозрастный древостой (d), крупный массив широколиственных лесов (Q); полная аббревиатура биотопа (JldQ),

- (2) Ягодненское лесничество, суглинистые почвы, одновозрастный древостой, крупный массив широколиственных лесов (JIQ),
- (3) небольшие массивы (R) широколиственных лесов по оврагам (гQ), окруженные полями (RlrQ),
- (4) небольшие массивы мелколиственных лесов (Bt) по оврагам, окруженные полями (RlrBt),
- б) территория с сельскохозяйственным использованием земель в прошлом:
- (5) небольшие массивы мелколиственных лесов по заброшенным полям (а) примыкающие к крупным массивам широколиственных лесов (RlaBt),
- (6) небольшие островные (i) мелколиственные леса по оврагам среди полей (RliBt),
- (7) внутрилесные луговые поляны (Md) с отдельными деревьями (A) и кустарниками (B) (MdlAB),
- (8) внутрилесные луговые поляны без деревьев и кустарников, выражен только травянистый ярус (C) (MdlC).

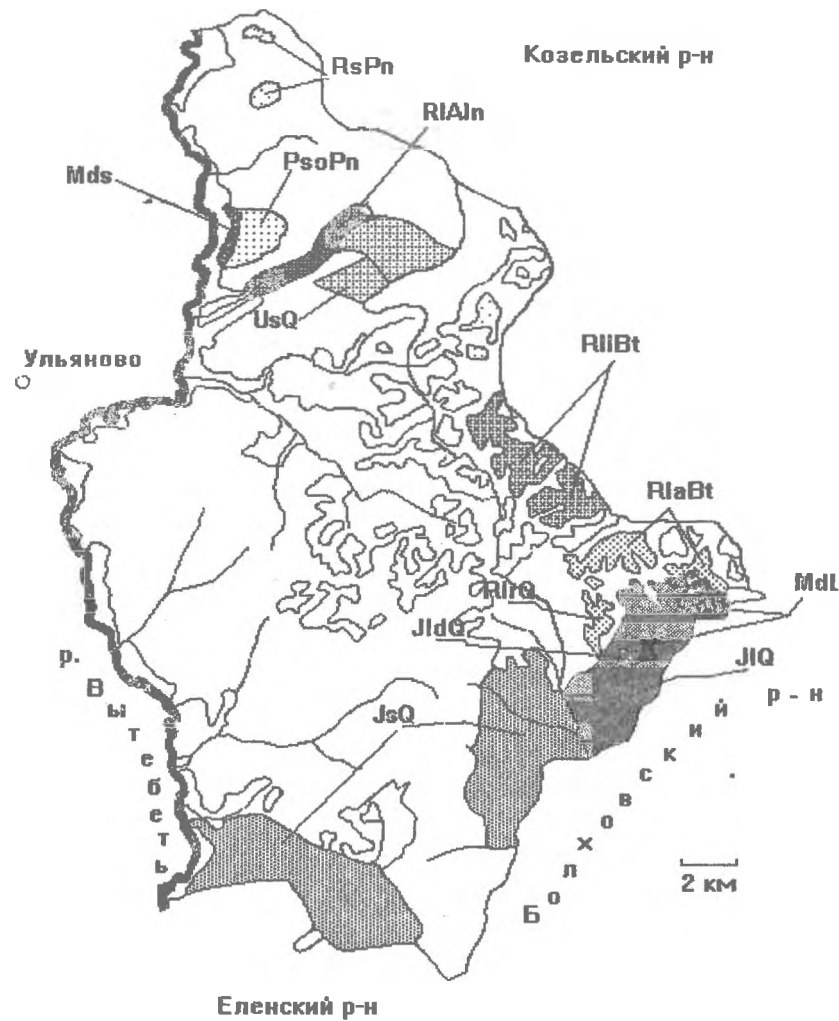


Рис. 2.2. Расположение исследованных биотопов в заповеднике и охранной зоне.
 Fig. 2.2. Allocation of the biotops in the Reserve and its buffer zone.

II тип экотопа - водоразделы на супесях:

- а) длительно лесная территория:

(9) Ягодненское лесничество, супесчаные почвы (s), одновозрастный древостой, крупный массив широколиственных лесов (JsQ),

(10) Ульяновское лесничество (U), супесчаные почвы, одновозрастный древостой, крупный массив широколиственных лесов (UsQ),

б) территория с сельскохозяйственным использованием земель в прошлом:

(11) крупные массивы культур (P) сосны (Pn) на брошенных пашнях (o) (PsoPn),

(12) Ульяновское лесничество, сосновые культуры внутри большого лесного массива (UsPn),

(13) небольшие участки сосновых культур на смытых почвах (RsPn),

(14) суходольные (H) луговые поляны (HMds),

(15) пойменные (F) луговые поляны (Fmds).

III тип экотопа - поймы малых речек-притоков реки Вытебеть:

(16) ольшаники вдоль постоянных водотоков с переувлажненными проточной водой почвами (RIAln).

Биотопы JsQ и UsQ равноценны по положению в рельефе, почвенному покрову, основным факторам среды (Рис. 2.4, 2.5) и предшествующей истории землепользования, но территориально они разобщены (Рис. 2.2) и это различие, в дальнейшем, используется для пространственного анализа состояния растительного покрова.

Часть биотопов расположена в лесах бывших засек (Дубенской - ныне Ягодненское л-во и Грязненской - ныне часть Ульяновского л-ва), т.е. в пределах крупных длительно существующих (не менее 400 лет) лесных массивов. Это биотопы широколиственных лесов (JldQ, JIQ, JsQ и UsQ см. рисунок 2.2), которые занимают большие площади водораздельных возвышенностей. Различия между ними определяются характером подстилающих пород. Биотопы JldQ и JIQ расположены на суглинистых почвах, а биотопы JsQ и UsQ - на более бедных супесчаных почвах. Подробнее значимость экотопических различий в преобразовании первоначально однотипных лесов будет показана ниже.

Занимая большие пространства, каждый биотоп включает в себя сообщества, расположенные на разных элементах мезорельефа, но разница относительных превышений на водораздельных возвышенностях в пределах биотопов невелика (Рис. 2.3а, 2.3б). Большинство склонов пологие и их экотопические различия практически не проявляются. Глубина оврагов и долин ручьев на приводораздельных пространствах не превышает 30 м. При таких перепадах высот крутые склоны имеют малую протяженность (около 50 м) и для сообществ со столь крупными древесными эдификаторами (высота старых деревьев дуба более 30 м) могут рассматриваться как элементы внутриценотической мозаики. Несколько большие перепады высот наблюдаются по долинам малых речек с ольшаниками вдоль пойм, но и здесь склоны преимущественно пологие, а крутые овраги имеют небольшие размеры (Рис. 2.3б).

Биотопы UsPn, RsPn и PsoPn представляют собой искусственные леса, возникшие после посадки сосны. Все они созданы в разное время на брошенных сельхозземлях и имеют одновозрастные чистые и смешанные древостои с большим участием сосны. Различия между биотопами обусловлены тем, что первые два (UsPn, RsPn) представлены сообществами на месте полей внутри лесного массива, а последний (PsoPn) - включает лесные культуры, созданные на больших безлесных пространствах. Все эти биотопы расположены на супесчаных смытых почвах, наиболее сильно смытые почвы отмечены в биотопе RsPn.

Остальные лесные биотопы (RlrQ, RlrBt, RlaBt, RliBt) занимают небольшие площади. Все они приурочены к неглубоким оврагам внутри распаханых водоразделов с суглинистыми почвами. Расчлененность рельефа (как и в биотопах на территории засечных лесов) невелика и приуроченность лесных сообществ к оврагам имеет не экотопические, а антропогенные причины.

Высокая степень фрагментации лесного покрова не препятствует миграциям лесных видов в связи с небольшими расстояниями между отдельными фрагментами.

Экспансия лесной растительности из этих биотопов повсеместно прослеживается на заброшенных полях.

Луговые биотопы (MdlAB, MdlC, HMds, FMds) расположены либо внутри лесных массивов, либо по их периферии. Основные различия между этими биотопами определяются характером почвенного покрова. Первые два биотопа занимают более богатые местообитания на суглинистых почвах, которые дольше сохраняют плодородие при распашке. Два последних биотопа включают сообщества произрастающие на слабо гумусированных супесчаных почвах.

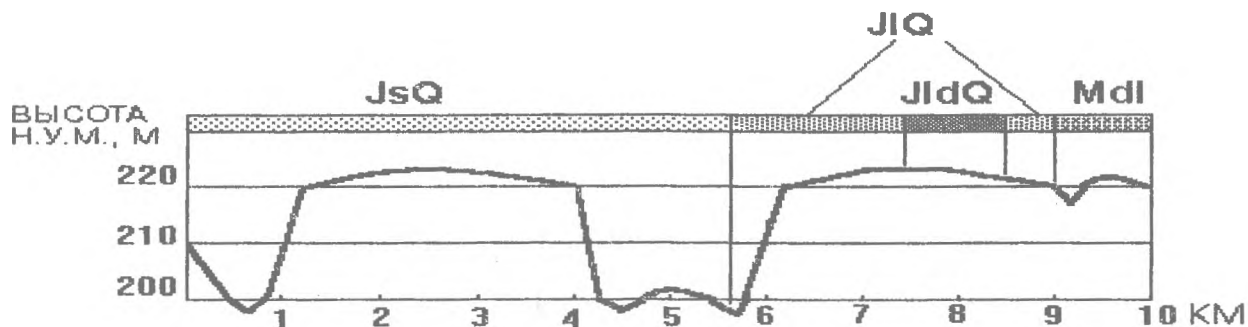


Рис. 2.3а. Рельефный профиль вдоль массива бывшей Дубенской засеки.
Fig.2.3а. Topographical profile along the Dubenskaya forest tract.

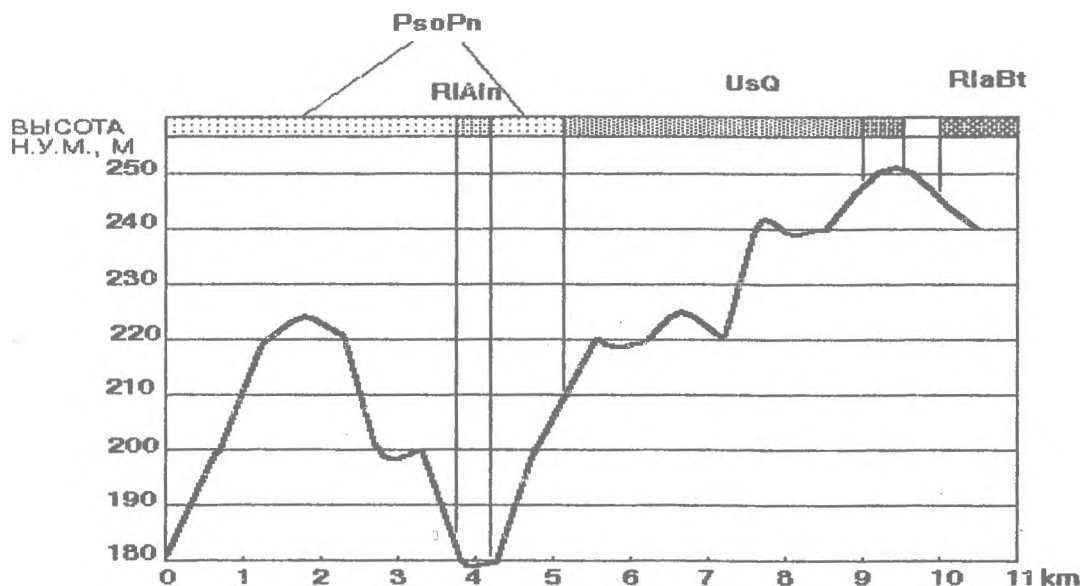


Рис. 2.3 б. Рельефный профиль через долину малой реки (Ульяновское л-во).
Fig. 2.3 b. Topographical profile across the stream (Uljanovsky Forestry District).

В экотопе пойм малых рек нами выделен только один биотоп пойменных черноольшаников (RIAIn). Он занимает небольшие вытянутые вдоль водотоков площади внутри других лесных биотопов. Специфика его самоподдержания определяется прирусловыми процессами. Можно отметить, что на территории заповедника, в связи с предшествующим выпасом, большинство долин ручьев лишены черноольшаников. Их сменили заросли

ивняков или луговые сообщества. Черноольховые сообщества сохранились лишь в местах, где выпас был незначительным.

Выделенные биотопы различаются своим положением не только в топографическом и историческом пространстве, но и в экологическом пространстве основных факторов среды. Балловая оценка экологических свойств биотопов (Рис. 2.4) показывает, что по режиму увлажнения, богатству почв азотом и кислотности почв местообитания как на супесях (номера биотопов 9 -14), так и на суглинках (биотопов 1-8) существенно не отличаются. По всем исследованным факторам они попадают в средние части соответствующих шкал, а диапазоны варьирования этих факторов невелики (Рис.2.5).

По фактору солевого режима почв все биотопы также весьма похожи, но значения балловых оценок колеблются в нижней трети данной шкалы. Наибольший градиент значений экологических факторов отмечается по шкале освещенности-затенения. Наиболее сомкнутые широколиственные сообщества характеризуются, с одной стороны, высокой затененностью, а с другой - низким варьированием данного фактора. Наиболее светлые сообщества сосновых лесов и лугов различаются тем, что коэффициент варьирования балловых оценок высок в луговых и низок в сосновых биотопах. Такое различие обусловлено дифференцированностью травяного яруса лугов, где произрастает много видов теневыносливого мелкотравья. В сосняках такие виды просто отсутствуют.

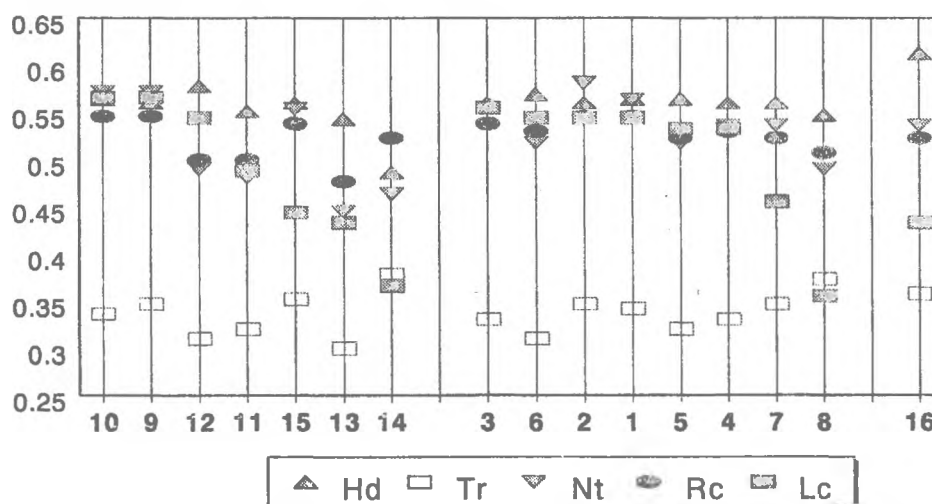


Рис. 2.4. Балловая характеристика биотопов по экологическим факторам, взвешенная на диапазоны шкал.

Шкалы: Hd - увлажнения почв, Tr - солевого режима почв, Nt - богатства почв азотом, Rc - кислотности почв, Lc - освещенности-затенения.

По оси X - биотопы (biotops): 1 - JldQ, 2 - JIQ, 3 - RlrQ, 4 - RlrBt, 5 - RlaBt, 6 - RliBt, 7 - MdlAB, 8 - MdlC, 9 - JsQ, 10 - UsQ, 11 - PsoPn, 12 - UsPn, 13 - RsPn, 14 - HMds, 15 - Fmds, 16 - RIAIn. Названия биотопов в тексте.

Fig.2.4. Ecological parameters of the biotops (Scores are weighted on scales limits).

Scales: Hd - soil humidity, Tr - salt regime of soil, Nt - available nitrogen in soil, Rc - soil acidification, Lc - lightness-shadowness. The names of the biotops see text.

Эколого-ценотический анализ исследованных биотопов показывает (Табл. 2.3; Таблица в Приложении), что в ярусе А абсолютное господство в широколиственных и мелколиственных лесах принадлежит неморальным видам. Бореальные виды в небольшом числе встречаются во всех биотопах, а единственный боровой вид в этом ярусе - сосна обыкновенная - отмечен не только в сосняках, но и в некоторых мелколиственных биотопах.

В ярусе В неморальные виды доминируют практически во всех биотопах, кроме самых бедных сосняков (RsPn) и незаросших лугов. Бореальные виды в этом ярусе распределены по биотопам практически так же, как и в ярусе А. Остальные группы представлены незначительно, исключение составляет биотоп MdlAB, где много видов рода *Salix*, входящих в группу прибрежно-водных растений (Wt в Табл. 2.3). В ярусе С максимальное

число видов (до 100) приходится на лугово-опушечную группу. Наибольшее число лугово-опушечных видов отмечено в луговых биотопах, сосновых культурах по заброшенным полям (PsoPn) и черноольшаниках (RIAln).

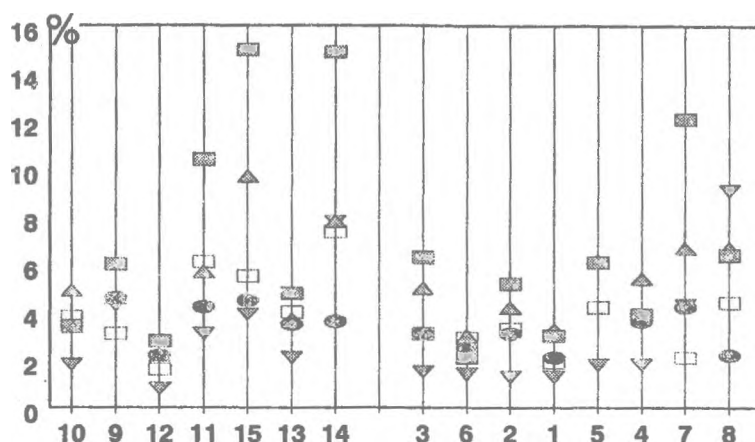


Рис.2.5. Коэффициент вариации балловых оценок экологических факторов (обозначения факторов см. рис 2.4) По оси X - биотопы (biotops): 1 - JldQ, 2 - JIQ, 3 - RlrQ, 4 - RlrBt, 5 - RlaBt, 6 - RliBt, 7 - MdlAB, 8 - MdlC, 9 - JsQ, 10 - UsQ, 11 - PsoPn, 12 - UsPn, 13 - RsPn, 14 - HMds, 15 - FmDs, 16 - RIAIn. Названия биотопов в тексте.

Fig. 2.5. Variation coefficient (%) of score assessment of the ecological factors (Comments see fig.2.4)

Следующая по числу видов - неморальная эколого-ценотическая группа. Виды этой группы господствуют в широколиственных и мелколиственных биотопах.

Минимальное число видов этой группы отмечено в сосняках на сильно смытых почвах (RsPn). Боровые и бореальные виды в заметном количестве встречаются только в сосновых лесах (UsPn, RsPn, PsoPn). Нитрофильные виды достаточно хорошо представлены почти во всех биотопах, кроме наиболее бедных сосняков (UsPn, RsPn).

В целом эколого-ценотический анализ демонстрирует устойчивое положение эколого-ценотических групп видов, маркирующих зональный тип растительности - широколиственные леса, включающие поляны, приречные ольшаники и низинные луга и болота.

2.5. Ординация групп сообществ по степени нарушенности онтогенетической структуры популяций

Оценка нарушенности сообществ предполагает сравнение онтогенетической структуры популяций древесных видов со структурой, которая характерна для популяций в ненарушенных лесах.

В биотопе разновозрастного широколиственного леса (JldQ) популяции большинства видов широколиственных деревьев находятся в сбалансированном состоянии. В целом (если суммировать число деревьев семенного и вегетативного происхождения) популяции имеют полночленные левосторонние онтогенетические спектры (табл.2.4). Популяция дуба несколько отличается от популяций остальных широколиственных деревьев - ее онтогенетический спектр прерывистый из-за отсутствия иматурного подроста. Возобновление светлюбивого дуба черешчатого в настоящее время блокируется избыточно многочисленной популяцией лещины, которая сформировала плотный кустарниковый ярус из вегетативных потомков. Несколько десятилетий назад выборочная рубка привела к искусственному омоложению генеративных и старых особей лещины, а последствия от этого проявляется до сих пор. Увеличение доли лещины в этом сообществе также препятствует возобновлению березы и осины на вновь образующихся вывалах и их популяции имеют регрессивный облик.

В биотопе одновозрастных широколиственных лесов (JIQ) популяция дуба, берез и осины регрессивные. Биотопическую популяцию формируют ценопопуляции несколько различной онтогенетической структуры

(имеющие регрессивные и фрагментарные спектры), что отражено в описаниях отдельных пробных площадей (табл.2.5). Биотопические популяции ясеня и клена остролистного имеют переходную структуру между молодым нормальным и инвазионным типами. Среди ценопопуляций этих же видов отмечен и строго инвазионный тип, когда максимум в спектре приходится на наиболее молодые онтогенетические группы. Биотопическая популяция липы инвазионная, но у этого вида инвазия осуществляется вегетативным путем.

В биотопе небольших широколиственных лесов вдоль оврагов (RlrQ) большинство деревьев имеет вегетативное происхождение. У дуба, ясеня и липы отмечен нормальный тип онтогенетического спектра, однако, отдельные ценопопуляции имеют инвазионный характер (табл.2.6).

Таблица 2.4. Онтогенетическая структура популяций деревьев в биотопе разновозрастного широколиственного леса (JldQ).

Вид	Численность онтогенетических групп, шт./10 га									
	Особь семенного происхождения					Особь вегетативного происхождения				
	Im	V	G ₁	G ₂	G ₃	Im	V	G ₁	G ₂	G ₃
<i>Acer platanoides</i>	12188	15	20	35	75	3354	5	5	60	60
<i>Acer campestre</i>	893	16	15	0	5	11106	364	258	130	55
<i>Betula verrucosa</i>	262	0	0	15	15	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	60203	184	70	85	30	81	23	20	10	5
<i>Malus silvestris</i>	12	19	5	0	10	0	0	0	10	0
<i>Padus racemosa</i>	1341	18	0	0	0	4706	292	0	35	20
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	20	25
<i>Quercus robur</i>	6	41	345	90	115	0	0	0	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	174	24	5	0	5	164	18	15	5	0
<i>Tilia cordata</i>	7402	79	90	10	0	4051	1078	625	220	25
<i>Ulmus scabra</i>	1520	120	15	10	15	5601	475	55	65	55

Ценопопуляции кленов остролистного и полевого - инвазионные, но различаются тем, что у клена остролистного они семенного и вегетативного происхождения, а у клена полевого - исключительно вегетативного происхождения. Ценопопуляции осины и березы имеют фрагментарные спектры и представлены очень небольшим количеством взрослых деревьев.

Для биотопа небольших массивов мелколиственных лесов по заброшенным полям вдоль опушек широколиственных лесов (RlaBt) характерно отсутствие средневозрастных и старых генеративных особей всех широколиственных видов деревьев, поскольку процесс зарастания начался всего 10-20 лет назад. Ценопопуляции дуба, липы, клена остролистного и липы имеют спектры переходного характера между молодым нормальным и инвазионным типами. Восстановление их ценопопуляций идет семенным и вегетативным путем (табл. 2.7). Ценопопуляции ясеня - инвазионная, но численность вновь прижившихся деревьев очень небольшая, что резко отличает этот биотоп от биотопа JIQ, где инвазия ясеня более интенсивная.

В отличие от широколиственных деревьев, в ценопопуляциях березы, осины и ивы козьей отмечены средневозрастные и даже старые генеративные деревья. Из этого следует, что в условиях сильно преобразованного местообитания старение первого поколения деревьев значительно ускоряется. Это явление отмечено для наиболее короткоживущих видов R стратегии, но, видимо, и остальные виды будут стареть здесь быстрее, чем в биотопах на длительно лесной территории (особенности этого явления разобраны в разделе 1.2).

Биотоп крупных массивов культур сосны на брошенных пашнях (PsoPn) отличается от рассмотренных ранее биотопов и происхождением, и экотопической приуроченностью (экотоп водоразделов на супесях). В этом биотопе отмечена инвазия видов широколиственных деревьев в искусственные древостой (культуры) сосны, но степень продвинутости этого процесса несколько различна на разных участках биотопа.

Таблица 2.3. Число видов разных эколого-ценотических групп в исследованных биотопах

Number of species of ecological-coenotic groups in studied biotops

	ЛдQ*	ЛQ	RlrQ	RlrB	RlaB	RliB	JslQ	UsQ	MdlAB	MdlC	HMds	FMds	RlAln	PsoPn	UsPn	RsPn
Ярус А																
Nm**	8	7	11	8	5	5	7	8	6			4	3	1	2	
Br	1	1	3	3	3	3	2	2	1		1	1	2	3	2	1
Pn					1	1	1	1			1		1	1	1	1
Nt			1				1						2			
Wt													1			
Ярус В																
Nm	15	15	14	14	10	9	15	12	11	1	4	6	8	10	9	2
Br	2	2	3	3	3	4	2	2	1		2	1	3	4	2	1
Pn					1						1		1	1		1
Nt	1	1	1	1	1		2	1	1			1	2			
Wt													2			
Md	1		1	1	1	1		1	5	1		1	3	2		1
Ярус С																
Nm	34	31	36	36	34	32	34	44	34	13	12	25	12	26	20	9
Br	6	4	9	7	8	11	3	8	6	4	6	2	7	12	7	10
Pn		1	2	3	2	2		1	7	7	13	3	8	14	2	12
Nt	16	14	20	13	13	10	26	25	25	21	11	23	28	16	5	2
Wt	2	1	3	3	3	1	11	6	10	21	2	6	24	3	1	6
Md	10	13	36	22	16	10	6	18	71	100	93	35	38	73	4	15

Примечания: * - названия биотопов см в тексте. ** - эколого-ценотические группы видов: Nm - неморальная, Br - еловая, Pn - боровая, Nt - черноольховая, Wt - водно-болотная, Md - лугово-опушечная и сорно-рудеральная.

Footnote: * - the names of biotops see the text. ** - ecological-coenotic groups of species: Nm - nemoral species, Br - spruce forest species, Pn - pine forest species, Nt - black alder forest species, Wt - water-swamp species, Md - meadow species, ruderal species, and forest border species.

Таблица 2.5. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа JIQ (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the JIQ biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Семенного происхождения					Сумма шт.	Вегетативного происхождения					Сумма шт.
	Доля особей,%						Доля особей,%					
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
площадка 1												
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	100	4	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	84	0	8	0	8	50	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	92.5	0	0	0	0	50	7.4	0	0	0	0	4
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	50	45	5	0	0	40
площадка 2												
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	100	2	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	97.6	0	2.4	0	0	168	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	42.8	14.2	42.8	0	0	14
<i>Acer platanoides</i>	91.8	0	0	8.1	0	74	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	2
площадка 3												
<i>Quercus robur</i>	0	0	33.3	0	0	1	0	0	0	0	66	2
<i>Fraxinus excelsior</i>	62.	5.4	16.2	4.2	0	23	0	0	4.3	0	0	1
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	56.3	18.1	25.4	0	0	55
<i>Acer platanoides</i>	61.1	0	11.1	5.55	0	14	5.55	0	16.6	0	0	4
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	75	4
площадка 4												
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	85.6	6.8	0	0	0	135	0	1.4	0	3.4	2.9	11
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	83.3	8.3	8.3	0	0	12
<i>Acer platanoides</i>	94.4	0	0	5.55	0	36	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1

Таблица 2.6. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа RlrQ (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the RlrQ biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Семенного происхождения					Сумма шт.	Вегетативного происхождения					Сумма шт.
	Доля особей,%						Доля особей,%					
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
площадка 1												
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	51.5	17.1	17.1	12.5	1.6	64
<i>Acer platanoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	50	50	0	0	2
<i>Acer campestre</i>	0	0	0	0	0	0	57.1	28.5	14.2	0	0	7
<i>Radus racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	35.7	28.5	7.14	28.5	0	14
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	1
<i>Quercus robur</i>	29.4	50	17.6	0	0	33	0	2.94	0	0	0	1
площадка 2												
<i>Tilia cordata</i>	17	2.43	0	0	0	8	58.5	21.9	0	0	0	33

Таблица 2.6 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Acer platanoides</i>	33.3	66.6	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	61.5	23	15.3	0	13
<i>Betula verrucosa</i>	0	40	40	0	0	4	0	0	20	0	0	1
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	1
<i>Quercus robur</i>	0	25	0	0	0	1	0	25	25	25	0	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	0	0	0	0	0	72.7	13.6	9.1	4.5	0	22
площадка 3												
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	48.7	43.5	5.12	2.56	0	39
<i>Acer campestre</i>	0	0	0	0	0	0	63.3	36.6	0	0	0	30
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	50	2
площадка 4												
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	61.3	21.5	3.4	11.3	2.3	88
<i>Acer platanoides</i>	100	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Acer campestre</i>	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	1

Таблица 2.7. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа RlaBt (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the RlaBt biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Онтогенетические спектры древесных видов											сумма особей
	% особей семенного происхождения					сумма особей	% особей вегетативного происхождения					
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
площадка 1												
<i>Quercus robur</i>	0	50	20	0	0	7	0	30	0	0	0	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	50	50	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	17.2	9.01	0	0	0	32	50	23.7	0	0	0	90
<i>Acer platanoides</i>	61.1	27.7	5.55	0	0	17	5.55	0	0	0	0	1
<i>Ulmus scabra</i>	0	100	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	60	0	40	0	5
<i>Betula verrucosa</i>	12.5	37.5	12.5	25	0	7	0	12.5	0	0	0	1
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	1
площадка 2												
<i>Quercus robur</i>	85.7	14.2	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	62.5	37.5	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	35.7	7.1	0	0	0	6	28.5	28.5	0	0	0	8
<i>Acer platanoides</i>	60.8	17.3	0	0	0	18	4.3	17.3	0	0	0	5
<i>Padus racemosa</i>	0	0	0	7.14	0	1	14.2	78.5	0	0	0	13
<i>Ulmus scabra</i>	100	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	33.3	58.3	8.33	0	12
<i>Betula verrucosa</i>	0	5.26	5.26	26.3	0	7	0	36.8	21	5.26	0	12
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	33.3	22.2	5	0	11.1	11.1	22.2	0	4
площадка 3												
<i>Quercus robur</i>	70.7	12.2	0	0	0	34	17	0	0	0	0	7
<i>Tilia cordata</i>	18.7	0	0	0	0	6	78.1	3.1	0	0	0	26
<i>Acer platanoides</i>	50	0	0	0	0	1	0	50	0	0	0	1
<i>Populus tremula</i>	81.8	18.1	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	8.1	21.6	0	0	0	11	54	16.2	0	0	0	26
<i>Salix caprea</i>	55.5	22.2	0	0	0	7	0	11.1	0	11.1	0	2
площадка 4												
<i>Quercus robur</i>	36.3	36.3	9.09	0	0	9	0	0	18.1	0	0	2
<i>Tilia cordata</i>	4.95	3.96	0	0	0	11	49.5	37.6	0.99	0.99	0	90
<i>Acer platanoides</i>	100	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Ulmus scabra</i>	0	0	100	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	3.9	7.8	11.7	0	0	12	3.9	56.8	11.7	3.9	0	39

Все ценопопуляции сосны имеют фрагментарные спектры, а их плотность не во всех исследованных сообществах осталась высокой (табл. 2.8). За прошедшие 40-50 лет биотопические популяции многих внедрившихся широколиственных видов и берез стали нормальными. В них отсутствуют только старые генеративные особи. Часть ценопопуляций ясеня и клена остролистного и осины пока сохраняют инвазионный тип. Восстановление всех видов, за исключением липы, идет семенным путем.

В рассмотренной выборке биотопов встречаются все варианты онтогенетической структуры популяций деревьев, представленных в заповеднике, в связи с этим мы не рассматриваем детально онтогенетическую структуру древесных видов в каждом биотопе.

Для биотопов, которые здесь не обсуждаются, приводится интегральная демографическая оценка популяций деревьев и кустарников в следующем разделе.

Проведенный анализ онтогенетической структуры популяций деревьев показал, что в большинстве биотопов происходит восстановление утраченных позиций широколиственных видов. Наиболее активно идет восстановление семенных поколений дуба, ясеня, клена остролистного в биотопах с доминированием мелколиственных видов и сосны, которые существуют как первое поколение леса на бывших полях. Здесь отсутствуют взрослые особи толерантных видов широколиственных лесов (в первую очередь липа и клены), образующие плотный теневой полог.

Таблица 2.8. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа PsoPn (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the PsoPn biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Онтогенетические спектры древесных видов, %											
	Семенного происхождения					Число дерев.	Вегетативного происхождения					Число дерев.
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
Площадка 1												
<i>Quercus robur</i>	0	0	33.3	66.6	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	42.8	0	14.2	42.8	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	3	0.7	43.5	20.5	5.1	39
<i>Acer platanoides</i>	79.6	8.47	10.1	1.69	0	59	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	1
<i>Pinus sylvestris</i>	0	2.0	33.3	46.6	0	15	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	50	33.3	16.6	0	0	12	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	0	75	18.7	6.3	0	16	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	8.3	91.6	0	0	0	36
площадка 2												
<i>Quercus robur</i>	20	68	8	4	0	25	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	100	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	6.7	0	40	53.3	0	15	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	66.6	33.3	0	0	0	6
<i>Acer platanoides</i>	22.2	77.7	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	3.8	23	65.3	7.7	0	26	0	0	0	0	0	0
площадка 3												
<i>Quercus robur</i>	100	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	0	40	35	25	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	100	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	50	33.3	16.6	0	0	6	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	100	0	0	0	0	303	0	0	0	0	0	0

В связи с этим, во вновь появившихся лесных биотопах можно ожидать быструю смену древесных доминантов R стратегии (сосна, березы, осина, ивы) видами конкурентного (дуб, ясень) и толерантного (клёны, липа) типов. По признаку быстрого восстановления конкурентных видов все биотопы на старопахотных землях четко отличаются от биотопов производных лесов на длительно лесной территории, где конкурентные виды, в первую очередь дуб, восстанавливают утраченные позиции очень медленно. Различия между означенными

биотопами проявляются и в структуре популяций липы. Этот вид очень медленно восстанавливается в послепахотных местообитаниях, в связи с малым радиусом репродуктивной активности и высокой повреждаемостью семян, но быстро занимает доминирующие позиции при восстановлении лесных сообществ на вырубках вследствие высокой способности к вегетативному возобновлению. Несмотря на быстрое внедрение древесных эдификаторов, производные послепахотные широколиственные леса не скоро обретут черты длительно существующих широколиственных сообществ, в первую очередь в связи с медленными темпами инвазии видов трав. Более подробно степень сукцессионной нарушенности биотопов рассмотрена в следующем разделе.

2.6. Комплексная оценка сукцессионного состояния групп сообществ

Разработанная система балловых оценок сукцессионного состояния существующих сообществ дает возможность рассчитать, какие элементы структурного и таксономического разнообразия поддерживались сообществами до начала заповедания и сделать прогнозы о возможности увеличения или уменьшения как структурного, так и таксономического разнообразия. Предполагается, что в каждом биотопе потенциально могут существовать все древесные и травянистые виды, экологические потребности которых реализуются в данном экотопе.

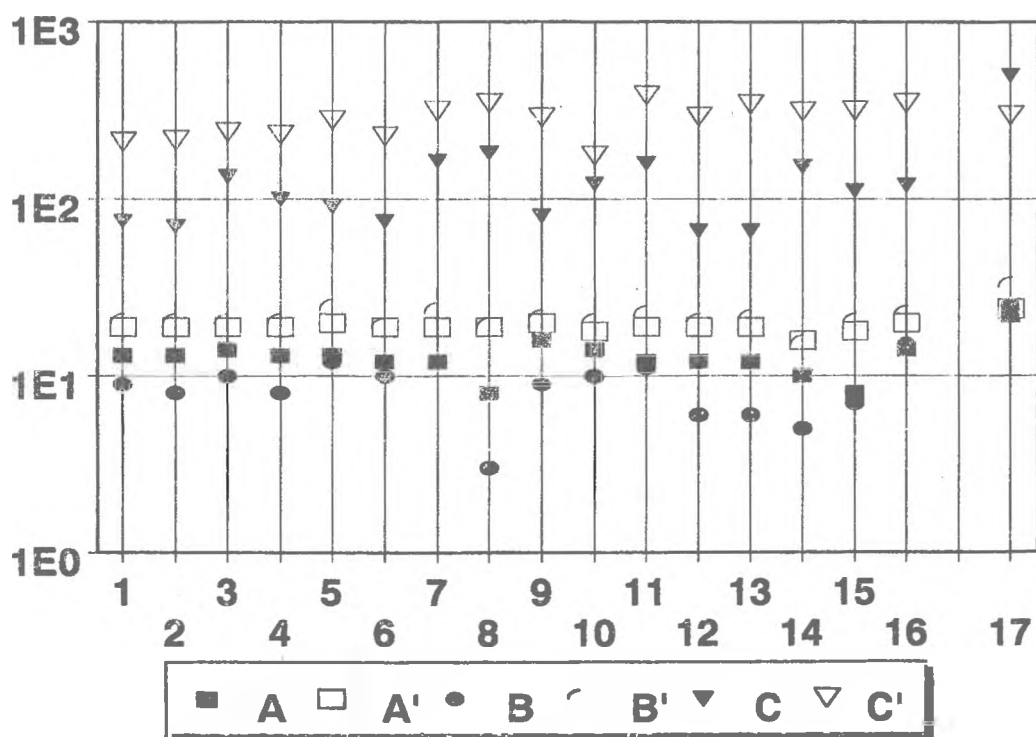


Рис. 2.6. Сравнение реального и расчетного числа видов по биотопам.

Ось X - биотопы. Ось Y - логарифм числа видов в биотопе.

Фактическое число видов в ярусе деревьев - A, расчетное - A'; фактическое число видов в ярусе кустарников - B, расчетное - B'; фактическое число видов в ярусе трав - C, расчетное - C'. Биотопы (biotops): 1 - JldQ, 2 - JIQ, 3 - RlrQ, 4 - RlrBt, 5 - RlaBt, 6 - RliBt, 7 - MdlAB, 8 - MdlC, 9 - JslQ, 10 - UsQ, 11 - PsoPn, 12 - UsPn, 13 - RsPn, 14 - HMds, 15 - FMds, 16 - RIAIn, 17 - все биотопы вместе (all biotops).

Fig. 2.6. Number of species in real and calculated (potential) flora of the biotops.

Axis X - biotops. Axis Y - number of species by logarithm.

Real number of species in tree layer - A, calculated number A'; real number of species in shrub layer - B; calculated number - B'; real number of species in herb layer - C, calculated number - C'.

Как было показано в разделе 1.1., ненарушенный лесной покров доагрикультурного типа представлял собой эндогенно обусловленную мозаику лесных и травяных фрагментов, где спонтанное развитие популяций ключевых видов (растений и животных) поддерживало общее биоразнообразие. В результате длительной истории природопользования некогда единая ткань древесных и травянистых мозаик распалась на две физиономически и флористически четко различимые части. Одна - это древесные (или лесные в узком смысле слова) сообщества, которые изобилуют теневой флорой и способны к самоподдержанию популяций теневыносливых растений без участия человека. Другая часть - это лугово-опушечные сообщества, в которых преобладают виды светолубивой экологии, быстро исчезающие из состава сообществ под пологом древесной растительности. В лесной зоне такие сообщества ныне могут существовать только с помощью человека. Обозначенные различия древесных и луговых сообществ имеют принципиальный характер, и о них всегда необходимо помнить при анализе сукцессий в современном растительном покрове.

Оценка сукцессионных трендов сообществ проводится по следующим признакам: 1) по видовому составу синузий и сообществ в целом, 2) по набору эколого-ценотических групп видов, 3) по числу доминантов в древесном ярусе, 4) по соотношению видов разного типа стратегии в древесной синузии, 5) по онтогенетической структуре популяций деревьев и кустарников.

Оценка видовых потерь проводится путем сравнения расчетного (потенциально возможного) числа видов в биотопах с реальным видовым списком каждого биотопа. Процедура расчета опубликована (см. Заугольнова и др., 1995) и изложена во втором разделе первой главы. Сравнение реального и расчетного числа видов в разных ярусах для исследованных биотопов показаны на рисунке 2.6.

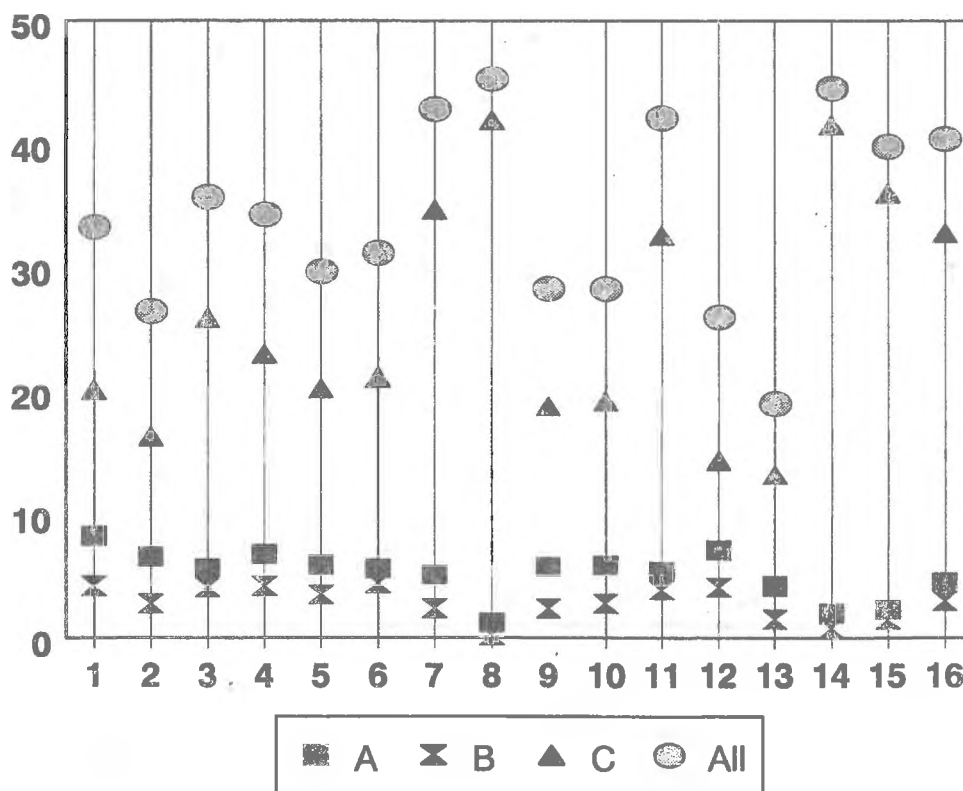


Рис. 2.7. Видовое богатство биотопов (по синузиям и в целом). А - синузия деревьев, В - синузия кустарников, С - синузия трав all – видовое богатство в целом. По оси X - биотопы. По оси Y - число видов на 100 м²
 Fig. 2.7. Species richness of the synusia in the biotops. A - tree synusium, B - shrub synusium, C - herb synusia, all – species richness of biotop. X axis - biotops; Y axis - number of species per 100 m²

Наибольшие различия между расчетной и реальной флорой отмечены для синузии трав во всех биотопах. Максимальные потери имеют биотопы с преобладанием сосновых (UsPn, RsPn) и березовых (RlaBt) древостоев на послепахотных землях. Эти данные показывают, что большие потери в синузиях трав наблюдаются после распашки и повторного залесения как небольших внутрилесных участков, так и больших площадей. В этих же биотопах максимально обеднена и синузия кустарников.

При сходных величинах расчетного числа древесных и кустарниковых видов, в синузии кустарников видовые потери в большинстве биотопов больше, чем в синузии деревьев.

В целом уровень флористических потерь в пределах водораздельных пространств на супесчаных почвах больше, чем на суглинистых (Рис. 2.7).

Видовое богатство в разных биотопах изменяется в достаточно широком диапазоне (от 20 до 45 видов на 100 м²). Низкая видовая насыщенность в одних случаях обусловлена низкой освещенностью нижних ярусов в рубленых лесах (биотопы JldQ, JIQ, RlaBt, RliBt, JslQ, UsQ). В других случаях малое число видов обусловлено бедностью смытых почв (RsPn) или полным уничтожением многих видов предшествующими нарушениями (UsPn, RsoPn, RlaBt, RliBt). Высокая видовая насыщенность характерна для луговых биотопов на относительно богатых почвах (MdlC). Здесь светолюбивая флора не испытывает угнетения со стороны деревьев и кустарников.

Как правило, значительные флористические потери сопровождаются уничтожением микро- и мезомозаичности. Биотопы с небольшим суммарным числом видов имеют и низкую видовую насыщенность, что свидетельствует о структурной однородности конкретных сообществ биотопа. Разновозрастный широколиственный лес (биотоп JldQ), хотя и обладает высокой неоднородностью в древесном и кустарниковом ярусах, но эта неоднородность не создает достаточного диапазона режима освещенности в травяном покрове, что приводит к отсутствию светолюбивых трав на всей площади биотопа.

Посинузиальное сравнение флористических потерь во всех исследованных биотопах позволяет сделать следующее заключение. Синузия деревьев сохранила достаточное флористическое разнообразие в большинстве изученных биотопов. Общие потери синузии деревьев на территории заповедника в целом минимальные по сравнению с другими синузиями. Синузия кустарников пострадала сильнее в конкретных биотопах. Среди исследованных биотопов многие не имеют достаточно полночленной синузии кустарников. Однако в целом на всей территории заповедника и в его охранной зоне сохранился практически весь набор видов кустарников. Синузия трав претерпела очень сильную дифференциацию в разных биотопах: в одних сохранились преимущественно световые виды (луговые, опушечные, сорные и боровые) в других - теневые (неморальные, нитрофильные и бореальные). Однако в настоящее время уровень потерь в синузии трав для всего массива заповедника еще невелик и в относительных величинах сопоставим с уровнем потерь в синузии кустарников (Рис. 2.8).

Наиболее значимым результатом выполненных оценок флористических потерь является количественно документированное сокращение видовой насыщенности на исследованной территории. Из наших оценок следует, что несмотря на обедненность, все еще сохраняется достаточно высокое видовое разнообразие в растительном покрове, но не за счет спонтанной динамики растительности, а благодаря существованию разнообразных биотопов, сформированных предшествующими способами хозяйствования.

Однако, сукцессионные изменения во многих биотопах (светлых лесов, лугов, опушек, дорог и пр.), вызванные заповеданием антропогенно преобразованного покрова, приводят к унификации биотопического разнообразия и в будущем территория, видимо, потеряет специфическую часть флоры, характерную для исчезающих биотопов. Фактически заповедание приводит к исчезновению той части первичной "ткани" лесной растительности, которая оказалась зависимой от человека и уже не способна к самоподдержанию.

Комплексная оценка сукцессионной нарушенности исследованных биотопов в обобщенном виде приведена в таблицах 2.9 и 2.10. Флористические закономерности и оценка нарушенности основных синузий

приведена выше, но кроме флористических признаков нами были рассмотрены и структурно-функциональные признаки.

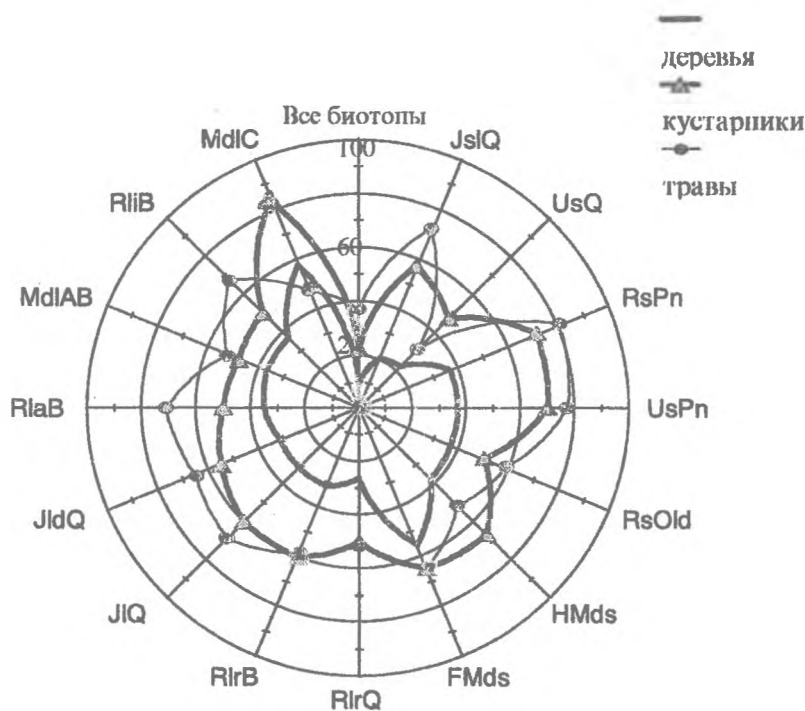


Рис. 2.8. Уровень потерь в каждой синузии по биотопам (0% -потери минимальные).
Fig. 2.8. Percentage of losses in the each synusium of the biotops.

По этим признакам в синузии деревьев исследованные биотопы делятся на две группы (в таблицах 2.9 и 2.10 данные по луговым биотопам в пределах одного экотопа объединены). В биотопах с доминированием широколиственных видов деревьев (JIQ, JldQ, RlrQ, JsQ, UsQ) отмечена максимальная демографическая полночленность и наибольшее число видов содоминантов. Эти же биотопы характеризуются небольшим числом видов реактивного типа стратегии (R-видов) и низкими значениями уровня доминирования наиболее обильного вида. В остальных лесных биотопах (PsoPn, RsPn, RliBt, RlaBt, RlAln) по данным признакам наблюдаются обратные закономерности: число R видов возрастает, а демографическая полночленность падает. Биотопы с преобладанием березы в древостоях несколько отличаются от биотопов с преобладанием сосны (PsoPn, RsPn) и ольхи (RlAln). Так, в биотопе RliBt популяции деревьев по уровню онтогенетической полночленности похожи на популяции в широколиственных лесах, но в каждом конкретном сообществе в древесном ярусе очень мало видов, а в биотопе RlaBt конкретные ценозы, как правило, многовидовые, но популяции деревьев неполночленные.

Онтогенетические спектры популяций в синузии кустарников практически идентичны в большинстве лесных биотопов. Исключение составляют биотопы JIQ, JslQ, RlAln. В первых двух биотопах неполночленность популяций кустарников обусловлена низкой освещенностью под пологом древесного яруса; в биотопе ольшаников - спецификой пойменного режима.

В синузии трав доля неморальных видов наиболее высокая во всех биотопах широколиственных лесов и в биотопе RliBt, который занимает крутые склоны неглубоких оврагов. Хорошая сохранность неморальных видов в березовых лесах биотопа RliBt обусловлена тем, что по склонам оврагов, несмотря на выпас и бессистемные рубки, здесь все же не было распашки. В остальных биотопах, расположенных на еще более сильно преобразованных местообитаниях, число видов неморальной флоры резко сократилось.

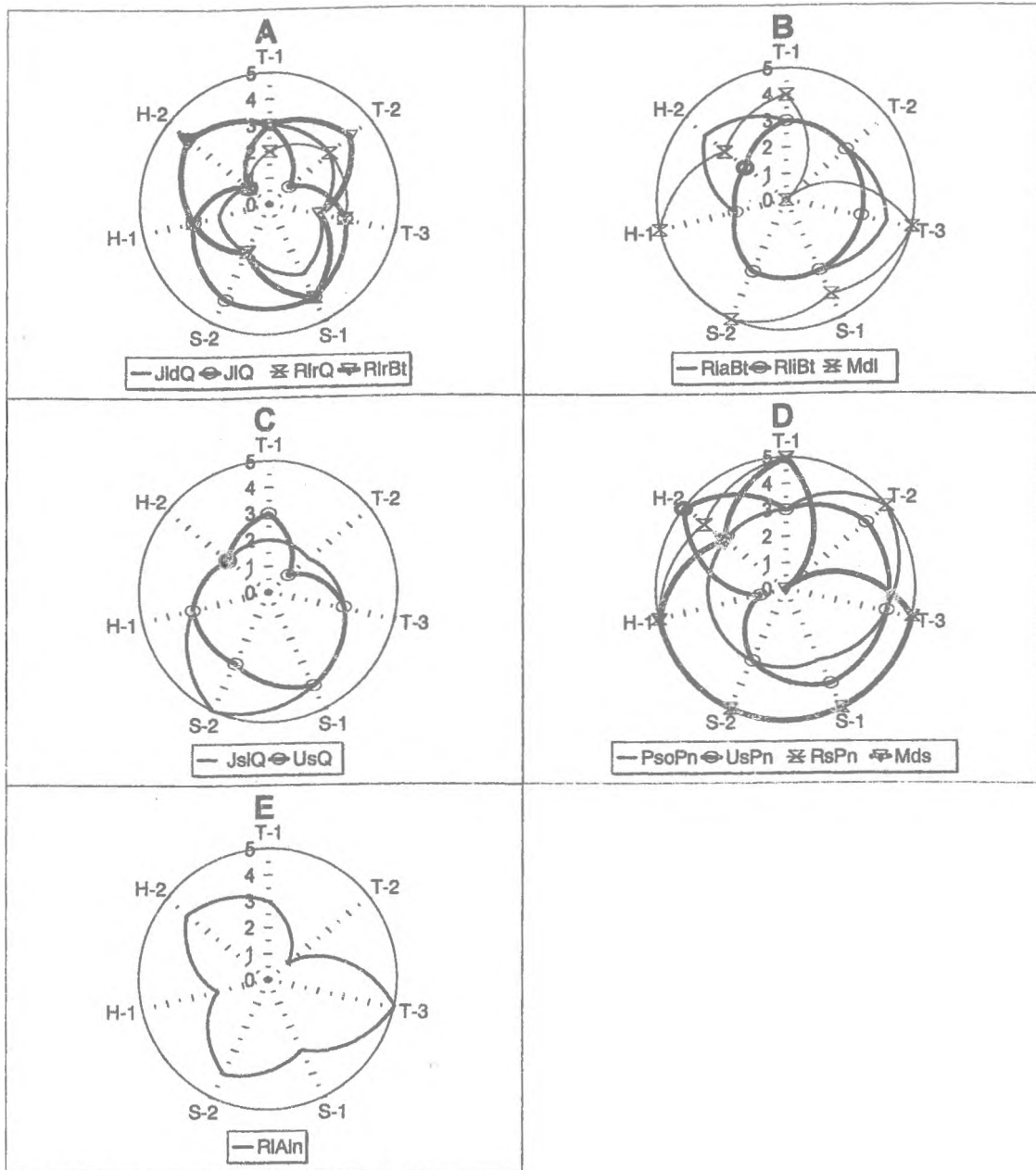


Рис.2.9. Комплексная оценка сукцессионной нарушенности исследованных биотопов. А — биотопы длительно лесной территории на суглинках, В — биотопы на бывших сельскохозяйственных землях на суглинках, С — биотопы длительно лесной территории на супесях, Д — биотопы на бывших сельскохозяйственных землях на супесях, Е — поймы малых рек. Условные обозначения: **древесная синусия:** Т-1 — потери флористического разнообразия, Т-2 — доля R-видов, Т-3 — онтогенетическая полночленность; **синусия кустарников:** S-1 — потери флористического разнообразия, S-2 — онтогенетическая полночленность; **синусия трав:** H-1 — потери флористического разнообразия, H-2 — доля неморальных видов.

Fig.2.9. Multi-parametric assessment of the biotops' succession stages. А — forest biotopes (loam soils), В — biotops on former agriculture lands (loam soils), С — forest biotopes (loamy sand soils), Д — biotops on former agriculture lands (loamy sand soils), Е — flood-plane of small rivers. Axes: **tree synusium:** Т-1 — losses of species, Т-2 — share of R-species, Т-3 — ontogenetic completeness; **shrub synusium:** S-1 — losses of species S-2 — ontogenetic completeness; **herb synusium:** H-1 — losses of species, H-2 — share of nemoral species.

08 Таблица 2.9. Оценка признаков сукцессионного состояния биотопов

Assessment of the indicators associated with succession stages of the biotops.

Признаки	Биотопы													
	JldQ	JlQ	RlrQ	RlrBt	RlaBt	RliBt	Mdl	JslQ	UsQ	PsoPn	UsPn	RsPn	Mds	Rlaln
Синузия деревьев														
Число видов деревьев	13	14	15	13	16	12	12	17	14	12	12	8	10	14
В % от потенциального	72,2	66,6	75	69,6	73	60	50	80,9	66,6	60	60	38,1	52,6	66,7
Доля R-видов	10,2	29,4	11,6	44,4	66,5	65,5	33,3	16,5	20,4	88,6	84	100	80,2	21,9
Онтогенетическая полночленность	69,2	57,1	46,7	69,2	38,5	58,3	50	52,9	50	33,3	33,3	25	10,7	-
Синузия кустарников														
Число видов кустарников	9	7	7	8	12	10	12	7	8	11	6	5	7	14
В % от потенциального	52,9	36,8	36,8	29,6	60	52,6	40	36,8	42,1	52,4	28,5	17,2	24,5	56,7
Онтогенетическая полночленность	66,8	28,5	71,4	75	45,4	60	33,3	14,2	50	54,5	50	20	30,5	21,4
Синузия трав														
Число видов трав	62	83	103	99	117	75	181	105	105	155	64	56	152	101
В % от потенциального	67,8	43,4	43,8	50,3	39	32	37,8	43,2	42,8	44,1	19,4	9,4	28,5	24,9
Число всех видов на 100 м ²	33	25	35	34	29	31	42	28	28	42	26	19	44	40
Число площадок	20	25	31	18	15	14	39	33	58	19	7	11	14	8

Таблица 2.10. Балловая оценка сукцессионного состояния биотопов по отдельным синузиям

Score assessment of the biotops' succession stages for the synusia.

Признак	Биотопы													
	JldQ	JlQ	RlrQ	RlrBt	RlaBt	RliBt	Mdl	JslQ	UsQ	PsoPn	UsPn	RsPn	Mds	Rlaln
Синузия деревьев														
Сохранность флористического разнообразия	3	3	2	3	3	3	4	2	3	3	3	5	5	3
Доля R-видов	3	1	3	4	3	3	-	2	1	5	4	5	-	1
Онтогенетическая полночленность	2	3	3	2	4	3	5	3	3	4	4	5	5	5
Синузия кустарников														
Сохранность флористического разнообразия	3	4	4	4	3	3	4	4	4	3	4	5	5	3
Онтогенетическая полночленность	2	4	2	2	3	3	5	5	3	3	3	5	5	4
Синузия трав														
Сохранность флористического разнообразия	2	3	3	3	2	2	5	3	3	3	1	5	5	2
Доля неморальных видов в ярусе С	1	1	1	4	4	2	3	2	2	3	5	4	3	4

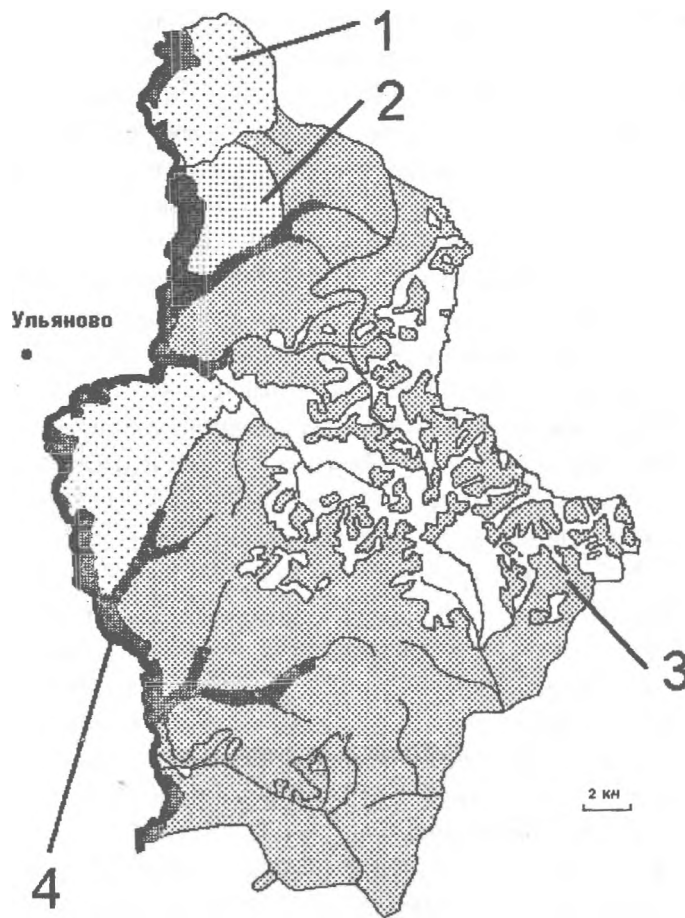


Рис. 2.10. Схема расположения ассоциаций растительности заповедника и охранной зоны: 1 - *Monotropo-Pinetum*, 2 - *Corylo avellanae - Pinetum sylvestris, Querco-Tilietum, Alnion glutinosae*.
 Fig 2.10. Allocation scheme of the vegetation associations in the Reserve and its protected zone.

Сопоставляя весь комплекс признаков, представленный в балловых оценках, можно видеть, что каждая синузия претерпела в разных биотопах разные изменения. Благодаря такому несоответствию реакций сообществ на воздействия оказалось возможным сохранить основное видовое разнообразие и основные структурные варианты растительного покрова зоны широколиственных лесов (Рис. 2.9). Безусловно, в ненарушенном покрове участки, близкие по свойствам к изученным биотопам, могли иметь другие пространственные характеристики, поскольку их динамика обуславливалась другими причинами.

Проведенная комплексная оценка групп лесных и луговых сообществ (на уровне биотопов) показывает взаимосвязь демографических и флористических особенностей с эктопическими различиями и способами преобразования лесов, с восстановительными процессами после прекращения хозяйственного использования земель заповедника. Сопоставление списков видов на уровне двух основных экотопов показывает, что их флоры очень похожи (коэффициент сходства рассчитанный по Серенсену равен 0.713). В одну ассоциацию *Querco-Tilietum cordatae Laivins 1983*, пользуясь критериями флористической классификации, оказалось возможным объединить большинство лесных биотопов (JldQ, JIQ, JslQ, UsQ, RlrQ, RlaBt, RliBt, MdlAB) (см. Рис. 2.10).

В пределах водоразделов на супесчаных почвах различия между биотопами на длительно лесных землях и на старопашотных участках оказались существенно больше, и биотопы с заметным участием сосны в

древесном ярусе (PsoPn, UsPn) пришлось выделить в ассоциацию *Corylo avellanae-Pinetum sylvestris* (Bulokchov, Solometch 1991) Solometch 1995. На этой же территории, но на участках с еще более обедненными (толщина гумусового горизонта не более 5 см) почвами, монодоминантные сосновые сообщества биотопа RsPn отнесены нами к ассоциации *Monotrope-Pinetum Korot.* 1986. Флористическое разделение биотопов в пределах исходно единого экотопа показывает, что антропогенные преобразования могут оказаться более сильным фактором дифференциации растительности, чем субстратные различия почвенного покрова.

Однако, здесь надо отметить, что свойства подстилающих пород также имеют значение. Сообщества биотопов RlaBt, MdlAB также произрастают в сильно преобразованных местообитаниях (брошенные пашни в экотопе с суглинистыми почвами), но, тем не менее, они проявляют высокое флористическое сходство с сообществами биотопов широколиственных лесов на малонарушенных землях.

Особое положение занимает биотоп пойменных ольшаников, который имеет небольшое распространение и четкую рельефную приуроченность. Эти сообщества не удалось отнести ни к одной ассоциации, но по диагностическим видам они ближе всего к союзу *Alnion gluinosae* (Malc.1929) Meijer Drees 1936.

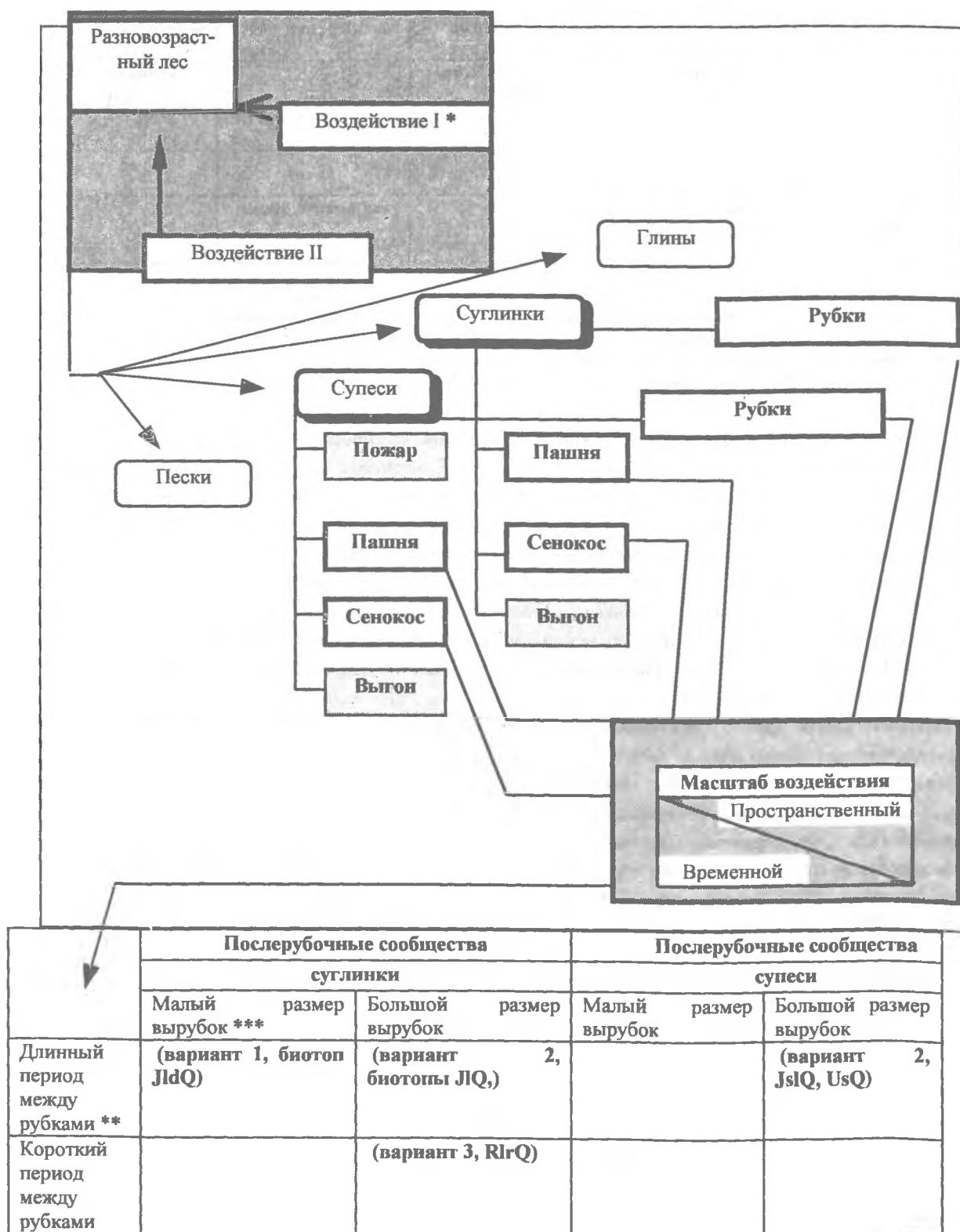
Луговые биотопы, которые в настоящее время используются как сенокосы или пастбища, по формальным критериям флористической классификации надо относить к ассоциациям двух порядков *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928 (MdlC, Fnds) и *Molinietalia* W.Koch 1926 (Hmns), но к настоящему времени более точного синтаксономического адреса для них мы не определили. Похожие луговые сообщества (MdlAB), но не используемые в хозяйстве и интенсивно зарастающие, проявляют тенденцию увеличения сходства с ассоциацией *Quercu-Tilietum cordatae* Laivins 1983. Это дает основания считать, что исследованные луговые сообщества при зарастании трансформируются в биотопы широколиственных лесов. Темпы их преобразований в каждом конкретном случае сейчас трудно оценить, поскольку инвазия древесных, кустарниковых и травянистых видов, характерных для теневых широколиственных лесов, сильно зависит от размеров луговых сообществ и их удаленности от источников семян.

В целом введение заповедного режима, после смены в сообществах заповедника нескольких поколений древесных видов, может привести к формированию устойчивого биоценотического покрова субклимаксового типа с господством широколиственных и черноольховых сообществ, характеризующим современную древесную растительность зонального типа.

Выше уже было сказано о зависимости динамики растительного покрова от длительной истории использования лесов человеком и, безусловно, проявление такой зависимости выражается в огромном спектре производных сообществ. Тем не менее бесконечное разнообразие частных случаев можно свести к сравнительно небольшому числу основных вариантов сообществ, структура и динамика которых зависят от способа, интенсивности и периодичности хозяйственных воздействий. Не менее важными в этом отношении являются и субстратные различия местообитаний. Взаимосвязь перечисленных факторов показана на схеме (Рис. 2.11).

Вариант 1. Участок разновозрастного широколиственного леса (биотоп JldQ) характеризуется полночленностью популяций большинства древесных видов (Рис 2.11, вариант 1). В последние 50-60 лет он претерпел изменения, связанные с небольшими по площади и редкими во времени рубками. Самоподдержание популяций большого числа древесных видов обеспечивается либо семенным (*Quercus robur*), либо вегетативным способом (*Populus tremula*), а во многих случаях (липа, ясень, клен полевой) оба способа размножения обеспечивают многочисленное молодое поколение. Заповедание такого участка не вызовет изменений видового состава древесной синузии, по крайней мере в ближайшее время, тем не менее возможно некоторое перераспределение доли видов в разных ярусах. В древесном (верхнем ярусе) из-за преобладания старых и средневозрастных деревьев березы и осины можно ожидать сокращения доли этих видов в сообществе. В то же время, распад старого поколения березы и осины может улучшить условия возобновления дуба в составе нижних ярусов (травяного и кустарникового).

Рис. 2.11. Схема взаимосвязи разнообразия производных лесов с типами нарушений и разнообразием экотопов
 Fig.2.11. Relationships between secondary forests, human disturbance regimes and environmental diversity (ecotop's features).



Продолжение. Рис 2.11.

	Послепахотные сообщества		Послепахотные сообщества	
	суглинки		супеси	
	Малый размер полей	Большой размер полей	Малый размер полей	Большой размер полей
Длинный период между распахками	(вариант 4, биотоп R1aBt)	(вариант 5, биотоп R1iBt)		(вариант 7, UsPn, PsoPn)
Короткий период между распахками			(вариант 8, RsPn)	
Длинный период между использованием				
Короткий период между использованием	(вариант 6, MdlAB, MdlC)		(вариант 9, Hinds, FMds)	

Примечание. * Воздействие I -- без изменения свойств почв; воздействие II -- с изменением почв.

** Длинный период - время между воздействиями больше половины онтогенеза древесных эдификаторов; короткий период - время между воздействиями меньше половины онтогенеза древесных эдификаторов.

*** Малый размер - размер создаваемой неоднородности меньше площади самых крупных элементов мозаик ненарушенных лесов; большой размер - размер создаваемой неоднородности больше площади самых крупных элементов мозаик ненарушенных лесов

Синузия кустарников в разновозрастном широколиственном сообществе представлена практически всеми видами данного региона: *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum*, *Frangula alnus*, которые в биотопе J1dQ характеризуются высокой константностью. Среди кустарников преобладает *Corylus avellana* (вид конкурентной стратегии), который в настоящий момент существенно ухудшает условия возобновления светолюбивых видов деревьев.

Травянистые синузии - ширококравье и эфемероиды - имеют характерный для широколиственных лесов набор видов. Более половины видового списка составляют виды неморальной эколого-ценотической группы. Среди ширококравья в таких лесах наибольшую константность имеют: *Aegopodium podagraria*, *Dryopteris filix-mas*, *Galeobdolon luteum*, *Urtica dioica*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum eropaeum*, *Glechoma hirsuta*, *Viola mirabilis*, *Stellaria holostea*, *Geum urbanum*, *Milium effusum*, *Carex sylvatica*, *Polygonatum multiflorum*, *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*. Среди эфемероидов преобладают *Allium ursinum*, *Corydalis cava*, *C. marschalliana*, *C. solida*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *G. minima*, *Ficaria verna*.

Следует отметить, что в синузии эфемероидов наблюдается как высокое видовое разнообразие, так и высокие обилие и константность эфемероидов в ранневесеннем аспекте.

Вариант (2). Одновозрастные широколиственные леса в крупных массивах (биотопы: J1Q, JslQ, UsQ) - наиболее широко распространенные по территории заповедника сообщества. Преобладают древостои 40-60 летнего возраста, которые возникли после сплошных рубок старовозрастных древостоев. Изредка в массивах встречаются небольшие по площади остатки перестойных условно разновозрастных насаждений возрастом 100-120 лет. В составе древесной синузии видовое разнообразие сохраняется. В целом остается неизменным и участие видов реактивной стратегии (около 30% R видов от общего числа древесных видов). Больше всего этот вариант отличается от разновозрастного леса по демографической структуре популяций деревьев и степени доминирования видов. В рубленых древостоях основу полога во всех ярусах создают всего лишь 4-5 видов, остальные присутствуют в качестве примеси. Синузия кустарников также сохраняет видовое богатство, но проективное покрытие кустарникового яруса обычно небольшое. Травянистые синузии практически не отличаются от таковых в разновозрастном лесу. Сравнение старовозрастных сообществ, произрастающих на глинистых и супесчаных субстратах, показывает, что их видовой состав слабо реагирует на субстратные различия. Коэффициент сходства Серенсена ($C_s = 2j/(a+b)$) для двух пространственно соприкасающихся участков на почвах суглинистого и супесчаного механического состава составил 0.67, а для двух пространственно удаленных участков на однотипной супесчаной почве - 0.64. Парное сравнение списков

высококонстантных видов (для трех участков общие - 23 вида) показывает более высокое сходство пространственно близких участков. Два соседних биотопа, приуроченных к почвам разного механического состава, имеют в своем составе почти одинаковый набор высококонстантных видов. Общими для них оказались 16 видов. Значительно больше различия между двумя биотопами на почвах одинакового механического состава, но расположенных в разных массивах заповедника. Для этой пары биотопов общими были только 9 высококонстантных видов. Общее же число видов в каждом биотопе варьирует от 100 до 136.

Вариант (3). Небольшие участки (площадь до 10 га) лесов с большим участием широколиственных деревьев (биотоп RlrQ). Эти сообщества возникли после многократных сплошных и выборочных рубок древостоев, которые не успевали дорасти до возраста спелости. Видовой состав древесной синузии несколько беднее, чем в сообществах предыдущих вариантов, но современная демографическая структура популяций деревьев более благоприятна для восстановления полночленных популяций. Отчасти это связано с тем, что большинство сообществ данного биотопа имеет не только малую площадь, но и вытянутую форму, которая обеспечивает более высокую освещенность в нижних ярусах за счет большой протяженности опушек. Как и в предыдущих биотопах восстановление популяций происходит и семенным (дуб, клен, береза), и вегетативным (липа, осина, ива козья) путями. Однако для этого варианта можно отметить, что у дуба наряду с семенным возобновлением наблюдается и вегетативное. Синузия кустарников значительно беднее по сравнению с разновозрастным лесом, но видовой состав сообщества в целом не беднее (всего 96 видов). Синузия широколиственной группы состоит из видов неморальной группы, а также из лугово-опушечных и бореальных видов. При этом высокой константностью характеризуются как неморальные (*Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*), так и лугово-опушечные виды (*Geranium sylvaticum*, *Glechoma hederacea*, *Veronica chamaedrys*, *Hypericum maculatum*). Эфемероиды в весеннем травостое имеют высокую константность, хотя их обилие несколько меньше, чем в старовозрастных лесах. Из видовых потерь можно отметить почти повсеместное исчезновение наиболее требовательных к почвенному богатству видов: *Corydalis cava* и *S. marschaliana*.

Рассмотренная группа лесных биотопов представляет растительность сравнительно мало нарушенных экотопов. Часть позиций на рисунке 2.11 остались незаполненными, поскольку не вся территория заповедника детально обследована. Однако принципиальная схема взаимосвязей воздействий и структуры сообществ позволяет спланировать дальнейшие работы по выявлению и описанию недостающих биотопов.

Следующая группа вариантов биотопов существенно отличается от уже рассмотренных. Все они возникли на месте сельхозпользований и древесный ярус (если он есть) составляют особи первого поколения. Демографические спектры древесных видов здесь похожи на спектр варианта (3), но с той разницей, что все присутствующие виды практически не имеют порослевых деревьев (рубок пока не было). Субстратные различия (суглинистые и супесчаные почвы), не имеющие существенного значения в местообитаниях без нарушенного почвенного покрова, в данной ситуации заметно сказываются на состоянии всех синузий.

Вариант (4). Небольшие массивы мелколиственных лесов с доминированием березы в большинстве сообществ. Этот биотоп (RlaBt), возникает на бывших пашнях и сенокосах размером до 50 га, соседствующих с лесными сообществами и поэтому редко испытывающих недостаток семян типичных лесных видов. Древесный ярус таких сообществ не всегда сомкнут, но видовые списки деревьев практически полные. Высокую константность имеют дуб и липа. Остальные широколиственные виды (ильм, клены) встречаются значительно реже, а ясень отсутствует полностью, несмотря на относительно богатые условия произрастания. Наиболее константны в видовых списках березы, осина, ива козья (доля видов R стратегии в древесном ярусе достигает 65%). Синузия кустарников представлена всеми обычными видами. Синузия широколиственной группы сохраняется достаточно хорошо. Группа неморальных видов составляет 37,8%. Практически полностью исчезает синузия эфемероидов. В некоторых случаях встречается ветреница или чистяк, но с небольшим обилием. Сокращение неморальной флоры и исчезновение эфемероидов компенсируется появлением многих

лугово-опушечных видов и сорняков. В целом видовой состав сообществ несколько богаче (до 140 видов), чем в разновозрастном лесу.

Вариант (5). Небольшие участки мелколиственных лесов по неглубоким оврагам (биотоп RliBt). Сообщества этого биотопа отличаются от древостоев биотопа RlrQ (вариант 3) значительно худшей сохранностью популяций широколиственных деревьев, но все же в них устойчиво существуют отдельные фрагменты лесной растительности на значительном расстоянии от крупных массивов лесов. Эти сообщества, как и засечные леса, обеспечивают поток семян или вегетативных диаспор во вновь возникающие лесные сообщества (биотоп RlaBt). В них видовой состав древесной и кустарниковой синузии достаточно полный. В отличие от варианта (4) высокую константность имеет лишь осина, несколько реже встречается дуб, береза, ива козья; обычные для разновозрастного леса (биотоп JldQ) широколиственные виды становятся редкими, а ясени нет совсем. Синузия широколиственной походит на таковую в биотопе RlaBt.

Вариант (6). Внутривесные луговые поляны (биотопы MdlAB, MdlC) представляют собой сообщества, которые возникли на месте бывших пашен или сенокосов. Отдельные деревья не образуют полога (даже редкого), хотя здесь встречаются почти все древесные виды. Аналогичная ситуация отмечена в синузии кустарников. Резкое сокращение числа видов неморальной группы с избытком компенсируется луговыми и сорными травами. Общий видовой список насчитывает 282 вида. Характерной особенностью данных биотопов является их высокая "открытость" для инвазии древесных видов. Многие из этих лугов в течение 5-10 лет после прекращения сенокоса или выпаса исчезают полностью, превращаясь в древесные сообщества биотопа RlaBt (некоторые последствия такого превращения будут показаны ниже).

Вариант (7). Крупные массивы лесных культур (биотопы UsPn, PsoPn). Эти вторичные леса по степени преобразованности местообитаний похожи на сообщества биотопа RlaBt (вариант 4), но с более сильным проявлением деградации почв легкого механического состава. За время сельскохозяйственного использования истощение почвенного плодородия достигает такого предела, что большинство широколиственных видов на этих участках не приживается. Исключением является дуб, который отличается наибольшей толерантностью к почвенному богатству и кислотности почв. Из синузии кустарников исчезают бересклеты, но появляются ивы. Группа неморальных видов сокращается до 18-20%. Большую роль в видовом составе получают виды лугово-опушечной группы и в целом видовой список сообществ насчитывает 120-140 видов.

Вариант (8) - небольшие участки сосняков на месте сильно деградированных пашен (биотоп RsPn). Сообщества этого биотопа являются как бы следующим этапом обеднения вторичных лесов предыдущего варианта. В синузии деревьев фактически присутствуют лишь два вида - *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Изредка встречаются ель и осина. Синузия кустарников также отсутствует. Общий видовой список насчитывает всего 50 видов; неморальная группа составляет лишь 13%.

Вариант (9). Также, как и сообщества варианта 6 - это внутривесные луговые поляны, которые возникли на месте бывших пашен или сенокосов (биотопы Hmds, FMds). Отличаются данные биотопы приуроченностью к экотопу с супесчаными почвами. Незначительные различия видовой состава суходольных и пойменных (в поймах малых речек) лугов не дают оснований рассматривать их отдельно. Особенно незначительны различия между ними по условиям инвазии популяций древесных видов. Подобно биотопам MdlAB, MdlC здесь встречаются почти все древесные виды. Исключение составляют наиболее требовательные к богатству почв виды деревьев и кустарников. Обедненный состав видов неморальной группы лишь немного снижает общую видовую насыщенность, поскольку основу флористического разнообразия создают виды лугово-опушечной группы.

Выявленное на территории заповедника и его охранной зоны разнообразие вариантов производных сообществ (Рис. 2.11) невозможно выстроить в сукцессионные ряды в связи с небольшим временем, прошедшим с момента прекращения нарушений. Выделяется широкий спектр вариантов начальных стадий сукцессий, определяемый предшествующими способами использования территории. В то же время достаточно четко

проявляется общая тенденция к формированию широколиственного субклимакса при разном уровне разнообразия теневой флоры.

Собственно лесные биотопы, преобразованные рубками разного типа, формируют теневые широколиственные леса уже в первом послерубочном поколении. Такой тип сукцессионных изменений четко проявляется в первых четырех вариантах биотопов (Рис. 2.11) Несмотря на демографические различия и, соответственно, различную динамичность перестроек в древесном и кустарниковом ярусах, по общему видовому составу они очень похожи между собой и наиболее близки к субклимаксу. Оценка видового состава этих сообществ по шкалам светолюбия Д.Н.Цыганова (1983) показывает, что в них отсутствуют виды полусветовой и световой флоры, присутствие которых некогда поддерживалось крупными копытными на больших полянах.

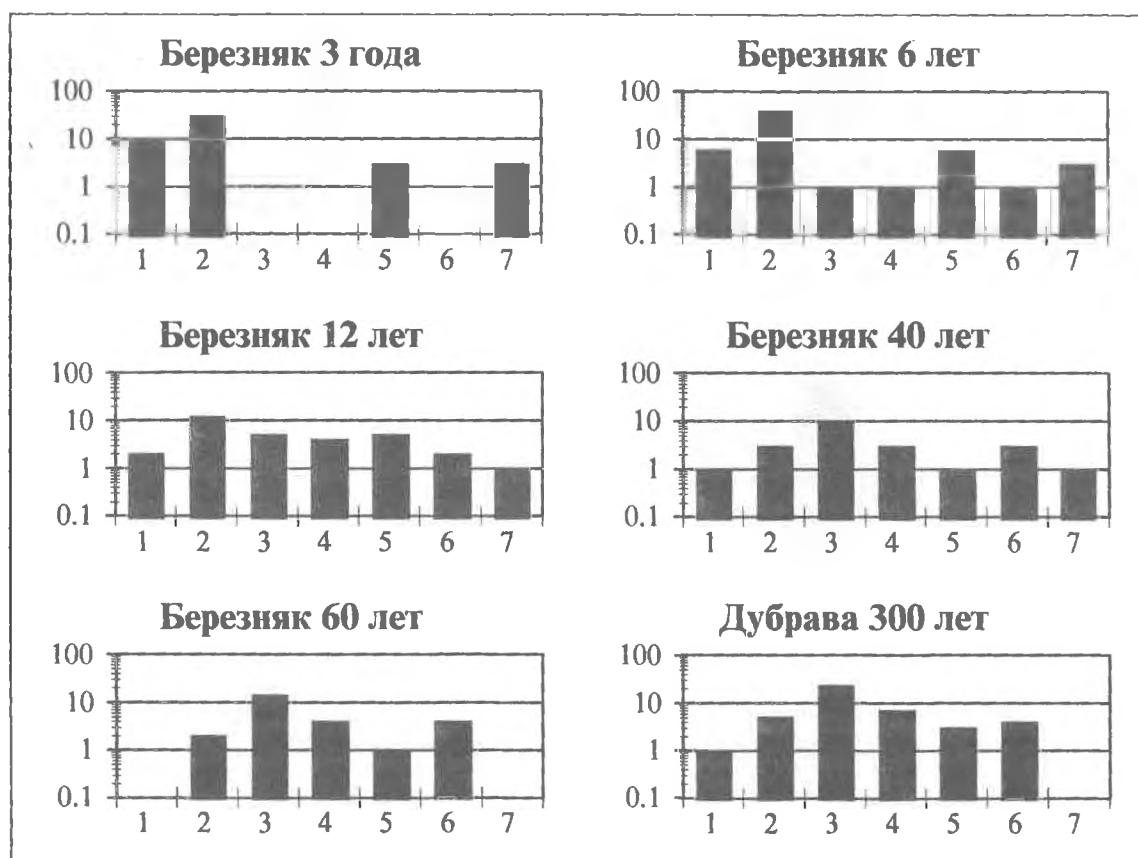


Рис. 2.12. Эколого-ценотическая структура сукцессионного ряда послепашотных сообществ в экотопе с суглинистыми почвами. По оси Y - число видов, по оси X - эколого-ценотические группы: 1 - сорно-рудеральная, 2 - лугово-опушечная, 3 - неморальная, 4 - черноольховая, 5 - водно-болотная, 6 - бореальная, 7 - боровая.

Fig. 2.12. Ecological-coenotic structure of successional serie on the oldfield in sandy-loam ecotop. Y axis - numbers of species, X axis - species groups: 1 - ruderal species, 2 meadow and forest border species, 3 - nemoral species, 4 - black alder forest species, 5 - water-swamp species, 6 - spruce forest species, 7 - pine forest species

Лесные биотопы, уже возникшие (естественным - зарастание антропогенных травяных сообществ или искусственным путем - посадки культур в таких же сообществах) или возникающие в настоящее время на месте травянистых биотопов, значительно более отдалены от субклимакса. Общими для них сукцессионными процессами являются инвазии деревьев, кустарников и неморальных видов трав, сопровождающиеся регрессией светолюбивой флоры. В зависимости от степени преобразованности экотопа и удаленности источников семян

теневых лесных видов, восстановление идет разными темпами и формирование субклимакса широколиственных лесов может произойти в разные времена. Так, варианты (4) и (5) характеризуют биотопы с достаточно далеко зашедшими процессами восстановления теневой флоры во всех синузиях, но виды древесной и кустарниковой синузий еще онтогенетически неполноценны. Варианты (7) и (8) маркируют биотопы еще более далеко отстоящие от субклимакса, хотя и представлены древесными сообществами. На восстановление широколиственных лесов здесь потребуется значительно больше времени и даже второе поколение популяций деревьев вряд ли создаст среду характерную для лесов зонального типа. Варианты (6) и (9) отражают начальные этапы восстановления древесной растительности, когда инвазионные популяции деревьев и кустарников представлены немногочисленными особями, а синузии трав содержат очень малое число видов теневых широколиственных лесов.

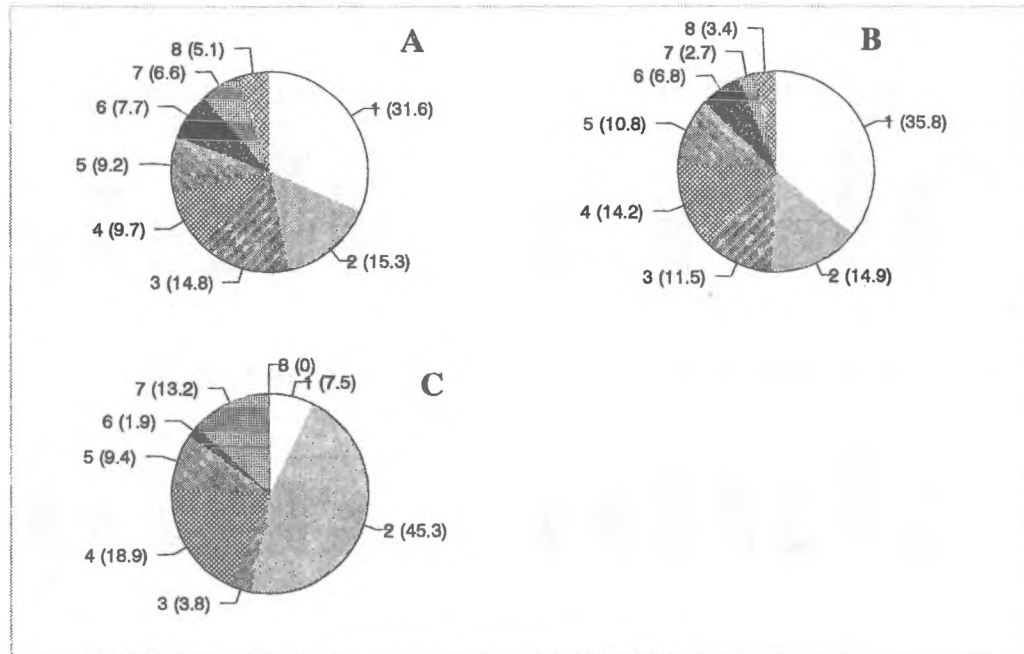


Рис. 2.13. Доля видов разных эколого-ценотических групп в составе разновозрастного леса, антропогенных и зоогенных полей.

А - реконструированный состав зоогенных полей по набору кормовых растений зубров, В - луговые сообщества биотопа MdlAB, С - разновозрастные широколиственные сообщества биотопа JldQ.

В скобках процент видов: 1 - луговой, 2 - неморальной, 3 - сорно-рудеральной, 4 - черноольховой, 5 - опушечной, 6 - водно-болотной, 7 - бореальной, 8 - боровой экологоценотических групп.

Fig 2.13. Portion of ecological-coenotic groups species in species composition of unevenaged broadleaved forest, human-made, and zoogenic glades.

А - hypothetical species composition of zoogenic glades by bison feed species, В - grass communities from MdlAB biotope, С - unevenaged broadleaved forests from JldQ biotope.

Numbers in brackets are per cent of species of total list: 1 - meadow species, 2 - nemoral species, 3 - ruderal species, 4 - black alder forest species, 5 - forest border species, 6 - water-swamp species, 7 - spruce forest species, 8 - pine forest species

Более детально характер происходящих изменений в ходе восстановительной сукцессии можно проиллюстрировать на примере серии сообществ в экотопе с суглинистыми почвами. Изменение соотношения видов разных эколого-ценотических групп показано на Рис.2.12. Здесь рассмотрены послепахотные березняки (сообщества биотопа RlaBt), возникшие в разное время на одинаковом расстоянии (50-100 м) от участка разновозрастного широколиственного леса (биотоп JldQ) в пределах внутрилесной поляны размером 110 га. Так в трехлетних и шестилетних березняках неморальные виды полностью отсутствуют, наибольшая доля в видовом составе приходится на луговые виды. По мере взросления первого поколения R видов (березы, ивы, осина)

луговые и сорные виды теряют господствующее положение и к 40 годам неморальные, бореальные и нитрофильные виды составляют в сумме более 72%. В 60-летних березняках луговые и сорные виды не отмечены. Для сравнения на этом же рисунке приведено соотношение эколого-ценотических групп в сообществах биотопа JldQ, которые можно рассматривать как одну из последних стадий восстановительной сукцессии описанного ряда сообществ. Видно, что общее распределение эколого-ценотических групп достаточно сходно.

Отличия проявляются в том, что в разновозрастном широколиственном лесу, по сравнению со всеми рассмотренными ранее сообществами сукцессионного ряда, больше видов нитрофильной группы и имеются виды луговой группы. Увеличение числа нитрофильных видов связано в вывальной мозаикой и с длительным локальным застаиванием влаги в западинах.

Внедрение луговых видов определяется в первую очередь мозаикой окон распада древесного яруса, создающей хорошо освещенные и дренированные микроместообитания на прикомлевых вывальных буграх.

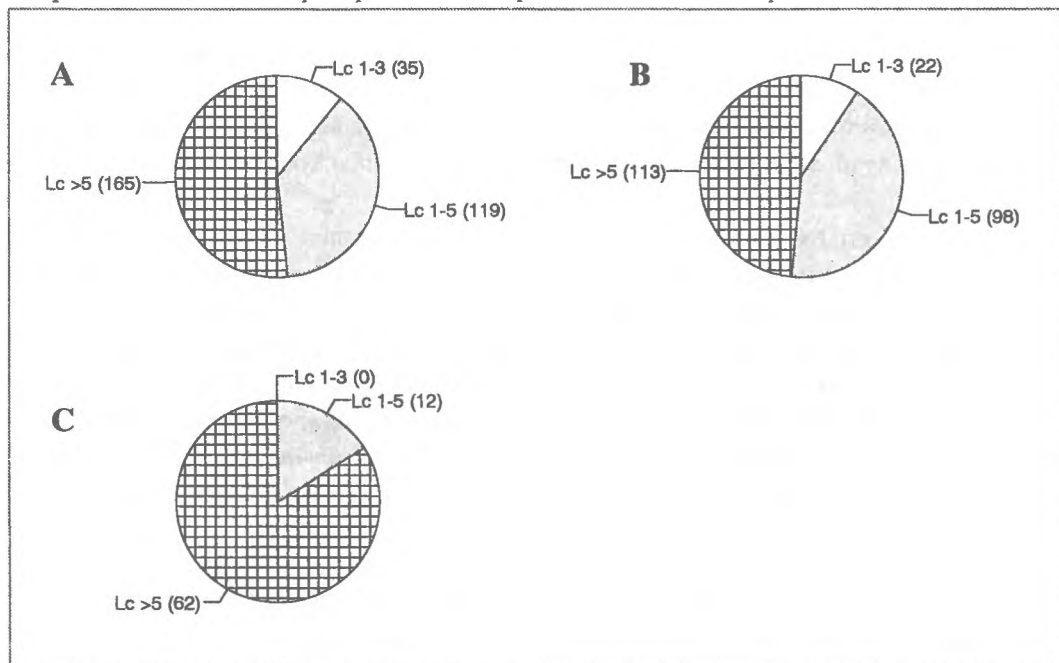


Рис. 2.14. Доля светолюбивых и теневыносливых растений в составе разновозрастного леса, антропогенных и зоогенных полян.

A - реконструированный состав зоогенных полян по набору кормовых растений зубров, B - луговые сообщества биотопа MdlAB, C - разновозрастные широколиственные сообщества биотопа JldQ.

В скобках число видов по группам: Lc 1-3 - очень требовательные к свету, L 1-5 - светолюбивые, Lc >5 - теневыносливые растения.

Fig 2.14. Portion of shade intolerant, and shade tolerant species in species composition of unevenaged broadleaved forest, human-made, and zoogenic glades.

A - hypothetical species composition of zoogenic glades by bison feed species, B - grass communities from MdlAB biotop, C - unevenaged broadleaved forests from JldQ biotop.

Numbers in brackets are number of species by groups: Lc 1-3 - most shade intolerant, Lc 1-5 - shade intolerant, Lc >5 - shade tolerant species.

Анализ биоразнообразия и сукцессионных трендов в разных биотопах заповедника показал, что в настоящее время наибольшее разнообразие эколого-ценотических групп регистрируется в двух контрастных вариантах биотопов: в биотопе разновозрастных широколиственных лесов (JldQ), где высокая степень выраженности микро- и мезомозаики определяет достаточно полный набор эколого-ценотических групп, и в биотопе зарастающих лугов (MdlAB), где процесс инвазии древесных видов уже зашел достаточно далеко, но еще не привел к заметному сокращению светолюбивых видов (Рис 2.13). Однако флористические потери в

биотопе (JldQ) в настоящее время более значительны, чем в биотопе (MdlAB), (см. Табл. 2.8, 2.9), что связано отсутствием в лесном биотопе большой группы светолюбивых видов (Рис 2.14), которое обусловлено не только недостаточными размерами окон в пологе леса, но и, вероятно, отсутствием выпаса диких или домашних животных.

Существующее разнообразие эколого-ценотических групп в разновозрастном широколиственном лесу будет длительно сохраняться, в то время как на зарастающих лугах оно постоянно сокращается. Следует обратить внимание на значительное сходство эколого-ценотической структуры и соотношения светолюбивых и теневыносливых видов во флоре биотопа зарастающих лугов и во флористическом составе кормовых растений зубровых полей заповедника "Беловежская пуща" (по данным Корочкиной, 1969). Эти данные подтверждают неоднократно высказываемые предположения о зоогенной природе луговых сообществ в доагрикультурный период.

2. 7. Заключение.

Проведенное исследование демонстрирует целесообразность комплексного подхода к оценке сукцессионных трендов как конкретных биотопов, так и всего заповедного массива в целом. Разработанный аппарат исследований является перспективным для его использования в лесах охраняемых территорий (включая национальные парки, заказники и пр.) по всей лесной зоне России и сопредельных государств Восточной Европы.

Полученные результаты можно рассматривать как основу для проведения длительных наблюдений за процессами смен, вызванных введением заповедного режима. Целесообразно организовать систему постоянных площадей в пределах выделенных биотопов и использовать эти площади для организации биоценотического и популяционного мониторинга на территории заповедника, концентрируя на них большинство исследований специалистов по разным группам растений, животных, грибов и пр. Такой подход даст возможность уточнить конкретные детали реконструкции биогеоценотического покрова и более аргументированно судить о темпах и направлениях сукцессионных процессов. Одной из наиболее актуальных задач для рассматриваемого заповедника является организация исследования на основе методических подходов, изложенных в главе I (разделе 3).

Учитывая господствующие тенденции сукцессионных процессов в исследованных биотопах: формирование сомкнутых теневых лесов с малым видовым разнообразием, особенно световой флоры, следует обратить внимание на необходимость разработки методов по сохранению разнообразия светолюбивой флоры (и фауны) в пределах еще сохранившихся луговых биотопов в заповеднике или его охранной зоны.

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

- 1) для ценозов с полночленной структурой популяций древесных видов необходимо поддерживать режим абсолютного заповедания;
- 2) для залежных лесных сообществ внутри засечного массива и примыкающих к нему на расстоянии до 100-150 м рекомендовать режим абсолютного заповедания и организовать сеть постоянных площадей для популяционного мониторинга;
- 3) для залежных лесных сообществ, расположенных на удалении более 200 м от стены засечных участков, предложить активный занос семян дуба, ясеня, клена остролистного, липы;
- 4) для производных сообществ, возникших после различных рубок, желательны мероприятия по содействию семенному возобновлению широколиственных видов деревьев;
- 5) для охранной зоны необходимо разработать систему мероприятий по рациональному использованию вторичных лесов и выгонов с целью сохранения видового разнообразия светолюбивой лугово-опушечной флоры.

Приложение к главе 2.

Видовой состав эколого-ценологических групп в исследованных биотопах. Заповедник "Калужские Засеки".

The species of different ecological-coenotic groups in studied biotops

Biotops	JldQ	JlQ	RlrQ	RlrB	RlaB	RliB	MdlAB	MdlC	JslQ	UsQ	RsOld	UsPn	RsPn	HMds	FMds	RIAln
	20	25	31	18	15	14	18	21	33	58	19	7	11	8	6	8
Ярус А																
Неморальные виды																
<i>Acer campestre L. H</i>		2	3						1	2						
<i>Acer platanoides L.</i>	8	6	8	3			4		12	25						
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	2	14	7	1			3		9	22		1				
<i>Malus sylvestris Mill.</i>			3												1	1
<i>Populus tremula L.</i>	5	7	16	14	10	12	1		7	10	3				1	1
<i>Quercus robur L.</i>	11	9	27	10	7	7	4		16	32		1				
<i>Salix caprea L.</i>	9		4	10	7	5				3						1
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	1		2	1	1	2										
<i>Tilia cordata Mill.</i>	8	9	24	10	2	3	3		8	37					1	
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	3	5	4	3			2		2	13					1	
<i>Ulmus laevis Pall.</i>			1													
Бореальные виды																
<i>Betula pendula Roth.</i>	14	9	6	12	10	6	4		5	15	9	5	2	2	2	2
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>			2	3	1	3					6					1
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>			2	1	2	4			7	18	4	1				
Боровые виды																
<i>Pinus sylvestris L.</i>					1	1			1	2	11	7	8	1		3
Черноольховые виды																
<i>Alnus glutinosa (L.) Ч Gaertn.</i>									2							8
<i>Alnus incana (L.) Moench.</i>																1
<i>Padus avium Mill.</i>			2													
<i>Salix fragilis L. B</i>																1
Ярус В																
Неморальные виды																
<i>Acer campestre L.</i>	6	13	8	1			6		17	15						
<i>Acer platanoides L.</i>	11	13	7	9	4		1		14	20	4	5				
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	14	17	1	4	4				12	8		1				
<i>Malus sylvestris Mill.</i>	5	1	3	2			3		1	3	5	2		1	2	3
<i>Populus tremula L.</i>		3	3	3	4	1	4		2	2	4		1		1	3

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Pyrus communis</i> L.		1									2					1
<i>Quercus robur</i> L.	8	4	7	10	8	3	4		3	4	17	6	1	2	2	2
<i>Salix caprea</i> L.	5	4	4	2	5	3	6	1	1							
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	12	6	13	12	11	8	2		5	5	7	6				
<i>Tilia cordata</i> Mill.	17	19	26	15	4	1	6		23	49	4	4		1	1	
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	17	19		4		1	5		26	19		1				
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1								1							1
<i>Corylus avellana</i> L.	19	21	25	18	13	15	12		27	46	11	7		1	1	
<i>Euonymus europaea</i> L.	3	2	1	2					13							1
Неморальные виды																
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	4	1	5	1	1	1			1	3	1					1
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	4	1	4	2	6	5	1		1	7	2	2			1	
<i>Viburnum opulus</i> L.	1		1													1
Бореальные виды																
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			1	1	1	3					5			1		2
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	3	2	2	2	6	8			7	14	8	6	2	1		2
<i>Frangula alnus</i> Mill.	4	1	8	10	7	3	1		1	2	13	2			1	2
<i>Sambucus racemosa</i> L.						2					1					
Боровые виды																
<i>Pinus sylvestris</i> L.											1		8	1		1
<i>Juniperus communis</i> L.					1											
Черноольховые виды																
<i>Padus avium</i> Mill.	12	3	9	3	1		1		5	7					1	2
<i>Ribes nigrum</i> L.									1							2
Водно-болотные виды																
<i>Salix fragilis</i> L.																2
<i>Salix triandra</i> L.																1
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Salix aurita</i> L.							1				1		1			2
<i>Salix cinerea</i> L.	2		1	1	1	1	8				2				2	2
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.							1									
<i>Salix myrtilloides</i> L.							1									1
<i>Salix phylicifolia</i> L.						2	2			1						

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Ярус С																
Неморальные виды																
<i>Acer campestre L.</i>	16	15	11	3	2	1	5		26	23						
<i>Acer platanoides L.</i>	19	21	15	8	5		9	2	26	48	8	1	1	2	1	1
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	16	20	4	6	6	2	6	1	22	32						
<i>Malus sylvestris Mill.</i>	3	1	3	4			5	3	1	5	3	1	1	1		
<i>Populus tremula L.</i>	6	5	12	9	1	10	4	1	3	14	11	1	3		1	1
<i>Pyrus communis L.</i>											1	1		1		
<i>Quercus robur L.</i>	8	2	15	13	6	6	9	4	4	12	15	5	10	2	1	3
<i>Salix caprea L.</i>			1	2	1	5	4	5	1	2	5					
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	6	9	16	7	11	10	3		4	20	9	6	5	1	1	
<i>Tilia cordata Mill.</i>	11	12	27	15	5	4	6	2	9	39	2	3				
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	8	11	3	3			2		24	19						
<i>Corylus avellana L.</i>	11	13	21	15	9	13	6	1	14	22	16	5	5		1	
<i>Euonymus europaea L.</i>	18	22	14	10	1	2	3		28	30						
<i>Euonymus verrucosa Scop.</i>	9	1	12	3	1	5				16	2	3				
<i>Lonicera xylosteum L.</i>	5	7	22	15	14	14	2		1	18	5	7			1	
<i>Rosa majalis Herrm.</i>											3			1		1
<i>Viburnum opulus L.</i>	3	2	14	14	7	12	4		2	9	4	2			1	1
<i>Dentaria bulbifera L.</i>										17						
<i>Dryopteris filix-mas (L.) Schott</i>	13	18	25	10	8	10	7		26	38	2	3			1	1
Неморальные виды																
<i>Epipactis helleborine (L.) Crantz</i>										1						
<i>Equisetum hyemale L.</i>		2		1	1	2			2	3						
<i>Festuca altissima All.</i>										2						
<i>Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.</i>										5						
<i>Galeobdolon luteum Huds.</i>	18	18	29	18	14	14	9		31	58	10	4			1	
<i>Galium odoratum (L.) Scop.</i>	16	12	5	3	1		1		24	27					1	
<i>Geranium robertianum L.</i>	7	4	2	3	1				2	2						
<i>Glechoma hederacea L.</i>	6		20	12	3	5	11	7		21	3	1		1	4	5
<i>Glechoma hirsuta (Endl.) W.K.</i>	10	18							30	16		2				
<i>Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Hart.</i>						1										
<i>Lamium maculatum (L.) L.</i>				1	1		2			9						

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Lathraea squamaria</i> L.							1									
<i>Lathyrus niger</i> (L.) Bernh.			2													
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	6	7	16	5	3	4	4		5	29	2				1	
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.														1		
<i>Lunaria rediviva</i>	1								9							
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. et Germ.										2					1	
<i>Melica nutans</i> L.			9	2	1	9				6	9		2	2	1	
<i>Mercurialis perennis</i> L.	7	11	17	2	3	1	2		25	41						
<i>Milium effusum</i> L.	11	13	12	6	4	1	1	2	27	37		2			1	
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.											1					
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.						1			1	1						
<i>Orchis mascula</i> (L.) L.							1									
<i>Paris quadrifolia</i> L.	4	2	11	6	2	3			2	18	2	1			1	
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt							1			1						
<i>Poa nemoralis</i> L.			15	5	5	7	4	1		4	10	2	2	1	3	7
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	10	11	17	9	4	6	2		20	30	1				2	2
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce						1				2						
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	18	17	26	12	7	3	8		30	51					2	
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	13	7	23	9	6	3	10	1	13	27	1	2			1	5
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2		15	7	3	4	5		1		3				2	3
<i>Stachys sylvatica</i> L.	4	9	6	2			5		16	13					1	
<i>Stellaria holostea</i> L.	17	14	29	16	9	13	8	1	28	46	17	6	1	3	3	1
<i>Stellaria nemorum</i> L.	4	10	7	2	1		1		16	17					1	2
<i>Vicia sylvatica</i> L.	1		1		2	1										
<i>Viola hirta</i> L.											1			1	1	
<i>Viola mirabilis</i> L.	12	15	22	10	3	12	2		15	23						
<i>Betula pendula</i> Roth.			1	3	1	1	6	7		1	4		10			1
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			3								2			1		
Бореальные виды																
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		3			1	8			2	10	2	1	4	1		2
<i>Daphne mezereum</i> L.										1						
<i>Frangula alnus</i> Mill.	4	1	10	10	10	8				7	12	5	4	1		

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Rubus idaeus L.</i>	1	2	1			2	2		4	9	8	5	5	2	2	2
Бореальные виды																
<i>Sambucus racemosa L.</i>						2					2			1		1
<i>Melampyrum pratense L.</i>			1	2	1	1	1	2			1		5			1
<i>Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm.</i>								1								
<i>Orthilia secunda (L.) House</i>	1			1	2	1					8	1	2			
<i>Oxalis acetosella L.</i>			1			2										
<i>Pyrola minor L.</i>							2			1			1			
<i>Pyrola rotundifolia L.</i>	1		4	4	9	3	1				4	2	4			
<i>Rubus saxatilis L.</i>	2	1	6	6	1	6			7	13	12	4				2
<i>Solidago virgaurea L.</i>	1		7	5	5	4	5	6		4	15	3	8	4	2	1
<i>Vaccinium myrtillus L.</i>											1		1			
Боровые виды																
<i>Pinus sylvestris L.</i>							1				1		3	1		1
<i>Juniperus communis L.</i>						1					7					1
<i>Achyrophorus maculatus (L.) Scop.</i>								1								
<i>Antennaria dioica (L.) Gaertn.</i>											1		3			1
<i>Calamagrostis epigeios (L.) Roth</i>		1	4	1			3	3			5		10	6	1	2
<i>Campanula rotundifolia L.</i>											2			2		
<i>Chamerion angustifolium (L.) Holub</i>			1				2				7		3	3		5
<i>Chimaphila umbellata (L.) W. Barton</i>											1		5			
<i>Festuca valesiaca Gaudin</i>								1			4		4	2		1
<i>Helichrysum arenarium (L.) Moench</i>														2		
<i>Helictotrichon pubescens (Huds) Pilg.</i>				1												
<i>Herniaria glabra L.</i>															1	
<i>Hieracium pilosella L.</i>							2	4			3		6	6		1
<i>Koeleria glauca (Spreng.) DC.</i>													10	2		1
<i>Myosotis micrantha Pall. ex Lehm.</i>							1	2			1					

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Pteridium aquilinum (L.) Kuhn</i>										2		2	2			
<i>Sedum acre L.</i>														4		
<i>Sedum telephium L.</i>					1		2				4		1	4	1	
<i>Vaccinium vitis-idaea L.</i>													1			
<i>Veronica officinalis L.</i>				1	1	1	3	1			5		2	1	1	
<i>Viscaria vulgaris Bernh.</i>								1			4		1	4		
Черноольховые виды																
<i>Alnus glutinosa (L.) Gaertn.</i>																1
<i>Alnus incana (L.) Moench.</i>										1						1
<i>Padus avium Mill.</i>	10	6	11	5	1		4		9	14					1	2
<i>Aconitum septentrionale Koelle</i>										1						1
<i>Angelica archangelica L.</i>										1					1	
<i>Athyrium filix-femina (L.) Roth</i>	13	11	16	8	4	10	7		21	19	1					
<i>Caltha palustris L.</i>								2	1							1
<i>Cardamine amara L.</i>	1						4		6	1					1	1
<i>Cardamine impatiens L.</i>			6							2						
<i>Cardamine parviflora L.</i>										1						
<i>Cardamine pratensis L.</i>							1			7						
Черноольховые виды																
<i>Carex cespitosa L.</i>							1	4								
<i>Carex nigra (L.) Reichard</i>								1			3				1	1
<i>Carex remota L.</i>	4	2							1	1						
<i>Chrysosplenium alternifolium L.</i>	3	2		2			1		6	7					2	2
<i>Cirsium oleraceum (L.) Scop.</i>			1				3	1	6	1					1	1
<i>Crepis paludosa (L.) Moench</i>			4	2	1	2	6	1	2	6					1	
<i>Dactylis glomerata L.</i>	1		3	3	1		6	6	2	1	1			5	4	1
<i>Deschampsia caespitosa (L.) Beauv.</i>	1	3	2	2	10	3	6	16	1	5	7	3		1	3	6
<i>Elytrigia repens (L.) Nevski</i>							4	4			4			2		
<i>Epilobium montanum L.</i>	2	1	5	2	3	3			1	1						1
<i>Equisetum sylvaticum L.</i>	6	1	16	3	6	9	12	9	5	18	6	4		1	3	3
<i>Filipendula ulmaria (L.) Maxim.</i>	11	10	15	1	6	4	11	9	16	15	1			1	6	7
<i>Galium rivale (Sibth. et Smith) Griseb.</i>														1		1

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Geum rivale L.</i>			1				10	6	5	7	3	4			5	4
<i>Heracleum sibiricum L.</i>							2	3							4	
<i>Humulus lupulus L.</i>									1							4
<i>Impatiens noli-tangere L.</i>	1		9	2	1		3		1	15					1	4
<i>Lycopus europaeus L.</i>									1							
<i>Lysimachia nummularia L.</i>	5	5	3		3	1	7	9	2	1	1				1	4
<i>Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.</i>	5	6	4				3		12	4						2
<i>Mentha arvensis L.</i>							2	6	3						1	4
<i>Moehringia trinervia (L.) Clairv.</i>		1	1								1	3	1			
<i>Myosotis caespitosa K. F. Schultz</i>							1	5								3
<i>Myosotis palustris (L.) L.</i>							3	4	2							
<i>Myosotis sparsiflora Pohl</i>															1	
<i>Myosoton aquaticum (L.) Moench</i>											1					
<i>Poa palustris L.</i>		2	1					6	1					1	1	3
<i>Poa remota Forsell.</i>											3				1	
<i>Polemonium caeruleum L.</i>															4	
<i>Polygonum bistorta L.</i>			1					1								
<i>Solanum dulcamara L.</i>	1						1		2							3
<i>Taraxacum officinale Wigg.</i>	1			2	1		5	11	1	1	2		2	2		
<i>Thalictrum aquilegifolium L.</i>		1	6	8	2	1		1	1	2	2			1	3	2
<i>Thelypteris palustris Schott</i>			1													
<i>Urtica dioica L.</i>	15	17	9	7	2	2	11	3	25	22	1	1		1	3	7
<i>Valeriana rossica P. Smirn.</i>						2	1				2			1	2	3
<i>Veronica longifolia L.</i>																2
Водно-болотные виды																
<i>Salix triandra L.</i>																1
<i>Agrostis stolonifera L.</i>																1
<i>Alisma plantago-aquatica L.</i>								2	2							2
<i>Carex pseudocyperus L.</i>								2								1
<i>Carex rostrata Stokes</i>								2								
<i>Carex vesicaria L.</i>								4	1	1						
Водно-болотные виды																
<i>Comarum palustre L.</i>																1

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Drosera rotundifolia</i> L.													1			
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.								3								
<i>Equisetum fluviatile</i> L.								2					1			1
<i>Equisetum palustre</i> L.										1			1			
<i>Galium palustre</i> L.	2						3	4	2						1	2
<i>Galium uliginosum</i> L.							1	5							1	3
<i>Geranium palustre</i> L.			2	6	2		2		1		1				4	1
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.								2								
<i>Glyceria plicata</i> (Fries) Fries								2								1
<i>Iris pseudacorus</i> L.																1
<i>Juncus articulatus</i> L.								4								
<i>Juncus conglomeratus</i> L.								2								
<i>Juncus effusus</i> L.		1						4	1	1			1			3
<i>Juncus filiformis</i> L.													1			
<i>Juncus tenuis</i> Willd.								1		1						
<i>Lycopus europaeus</i> L.							2	4	1							5
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	5		2	2	1	1	9	4	3	3	4	4		1	1	8
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert							2		3						1	4
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.													1			
<i>Poa trivialis</i> L.							4	9			5			2		
<i>Polygonum hydropiper</i> L.									1							1
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.																1
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.								1								
<i>Rumex aquaticus</i> L.																4
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.							6	4	2						1	7
<i>Scutellaria galericulata</i> L.							7	5								
<i>Stachys palustris</i> L.							5									3
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.										1						
<i>Typha latifolia</i> L.																1
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne																1
<i>Valeriana officinalis</i> L.			1	1	1											
<i>Veronica beccabunga</i> L.								2	1							1

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Viola palustris</i> L.																1
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Achillea millefolium</i> L.			2	1			6	16			8			8	3	2
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.											1					
<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz.								2								
<i>Alchemilla gracilis</i> Opiz.				1												
<i>Alchemilla subcrenata</i> Buser								2								
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. (Coll.)							10	13								
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	1		1		1					1	6			2	3	2
<i>Androsace filiformis</i> Retz.														1		
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		1	3	5	2		7	3		1	7			3	3	5
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.											1					
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.																2
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.											1			1		
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl											2			2	1	
<i>Artemisia absinthium</i> L.														3		
<i>Artemisia campestris</i> L.														4		
<i>Artemisia vulgaris</i> L.																1
<i>Atriplex patula</i> L.								2								
<i>Bellis perennis</i> L.							1	2								
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.														2		
<i>Bidens tripartita</i> L.																1
<i>Briza media</i> L.			2				3	11			2			1		
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub							1			1				5		3
<i>Campanula glomerata</i> L.											1					
<i>Campanula patula</i> L.		1	2	1	2	1	7	13			2			1	1	
<i>Campanula persicifolia</i> L.											2			1		
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.								2								
<i>Carduus nutans</i> L.								3			1			2		
<i>Carex acuta</i> L.																2
<i>Carex cinerea</i> Poll.																1

Глава II

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Carex contigua</i> Hoppe			2													
<i>Carex echinata</i> Murr.								2					1	2		1
<i>Carex flava</i> L.											2			1	1	1
<i>Carex hirta</i> L.	1				2		4	4	1		3			3	2	2
<i>Carex leporina</i> L.		2	1				1	8			3	3	1	1		1
<i>Carex muricata</i> L.										2						
<i>Carex pallescens</i> L.			2	1	1	1	1	4		1	15		3	2	2	
<i>Carex praecox</i> Schreb.											1			3		
<i>Carex vulpina</i> L.								2								1
<i>Carum carvi</i> L.								5						1		
<i>Centaurea jacea</i> L.							2	16			6			4	1	
<i>Centaurea pseudophrygia</i> C. A. Mey.							2								1	
<i>Cerastium arvense</i> L.							1									
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries							2	8			3			4		
<i>Chamomilla suaveolens</i> (Pursh) Rydb.								2								
<i>Chelidonium majus</i> L.										1	1					1
<i>Chenopodium album</i> L.											1					
<i>Cichorium intybus</i> L.								2						1		
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. S. Str.		2					4	1						1		3
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.											2					1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.		1												1		
<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.											3					
<i>Convolvulus arvensis</i> L.							1							1		
<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br.						1	4	10			2				1	2
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Crepis tectorum</i> L.														1		
<i>Cuscuta europaea</i> L.								2								
<i>Cynoglossum officinale</i> L.														1		
<i>Cynosurus cristatus</i> L.							2	14								
<i>Daucus carota</i> L.														1		
<i>Dianthus deltoides</i> L.								9								
<i>Dianthus fischeri</i> Spreng.								2								

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	1
<i>Echinops sphaerocephalus L.</i>								1								
<i>Epilobium collinum C. C. Gmel</i>				2												
<i>Epilobium palustre L.</i>							1	4								
<i>Epilobium tetragonum L.</i>								4								
<i>Equisetum arvense L.</i>			1	1	2		4	1			1			1	1	
<i>Erigeron acris L.</i>														1		
<i>Erigeron annuus (L.) Pers.</i>								4						1		
<i>Eryngium planum L.</i>														1		
<i>Erysimum cheiranthoides L.</i>								2								
<i>Euphorbia virgata Waldst. et Kit.</i>							4	1								
<i>Euphorbia waldsteinii (Sojak) Czer.</i>														4		
<i>Fallopia convolvulus (L.) A. Love</i>								2			1					
<i>Festuca pratensis Huds.</i>							4	14						1	1	1
<i>Festuca rubra L.</i>			2				6	17		1	9			6	2	1
<i>Filipendula vulgaris Moench</i>											3			2		
<i>Fragaria viridis Duch.</i>				9	4									1		
<i>Galeopsis bifida Boenn.</i>			7	5				2								
<i>Galeopsis ladanum L.</i>			1													
<i>Galeopsis speciosa Mill.</i>								3	1	2			2			
<i>Galeopsis tetrahit L.</i>							3	1			3		1	1	2	2
<i>Galium aparine L.</i>							2	3								2
<i>Galium mollugo L.</i>	2		3	2	2	1	6	13		1	12		2	8	3	2
<i>Geranium bogemicum L.</i>											1					
<i>Geranium pratense L.</i>		2		1			2	1			1					
<i>Gnaphalium sylvaticum L.</i>							1	5								
<i>Gnaphalium uliginosum L.</i>								1								
<i>Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.</i>	1															
<i>Gypsophila muralis L.</i>								2								
<i>Hieracium bauhini Bess.</i>															1	
<i>Hieracium caespitosum Dumort.</i>								2					1			
<i>Hieracium flagellare Schlecht.</i>														1		
<i>Hieracium lactucella Wallr.</i>														1		
<i>Hieracium vulgatum</i>											1			1		

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Impatiens parviflora</i> DC.							2			1						
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.			2	1			6	9			14			5	3	
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	1						2	13		1				1	2	1
<i>Leontodon autumnalis</i> L.							2	11		1				1		
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Leontodon hispidus</i> L.						1	2	10			1			1		
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.														1		1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1		1		1		8	15		1	6			2		
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.							3				2			3	1	
<i>Lotus corniculatus</i> L.								1								
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.							1	2								
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.			1					4			4		3	1		1
<i>Luzula pallescens</i> Sw.							1				1					
<i>Matricaria perforata</i> Merat								1			1			1		1
<i>Medicago falcata</i> L.											1			2		
<i>Medicago lupulina</i> L.														2		
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill								3						3		
<i>Nardus stricta</i> L.							2	4						1	1	
<i>Nonea pulla</i> (L.) DC.														1		
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.											2					
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench.	1										1			1		
<i>Phleum pratense</i> L.			1				5	18			4			3	1	
<i>Picris hieracioides</i> L.			1	1	1											
<i>Plantago lanceolata</i> L.							4	13			1			2		
<i>Plantago major</i> L.							2	8								
<i>Plantago media</i> L.			1				1	9			1					
<i>Poa angustifolia</i> L.			3	1	1			1			1		2	3	1	1
<i>Poa annua</i> L.	1	1						4	1							
<i>Poa chaixii</i> Vill.										1						
<i>Poa pratensis</i> L.			1	1			4	9			6			4	3	1
<i>Polygala vulgaris</i> L.					1		2	5			1			2		
<i>Polygonum aviculare</i> L. s. l.								1								
<i>Potentilla anserina</i> L.							1	2								

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Potentilla argentea</i> L.							2	8						4		1
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raesch.				1			2	5			12		1	2	3	
<i>Potentilla goldbachii</i> Rupr.			1				4	7			2			1	2	
<i>Primula veris</i> L.			1				3	4			4			2	3	
<i>Prunella vulgaris</i> L.		1	1	2		1	11	18			6	3				
<i>Ranunculus acris</i> L.			3	1		2	4	14		1	5			7	3	
<i>Ranunculus auricomus</i> L.			2	1	2			2		1	2			1		
<i>Ranunculus flammula</i> L.								1								
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.			1				1	6			5			4		
<i>Ranunculus repens</i> L.	10	6	2	3	1	1	11	6	5	7	2	1			3	7
<i>Rhinanthus minor</i> L.			1				2	12								
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Bess.							1									
<i>Rumex acetosa</i> L.	1	1		1			3	11			5			5	3	1
<i>Rumex acetosella</i> L.			1				1	9			6		8	5		
<i>Rumex confertus</i> Willd.		1			1			3	3					2	2	2
<i>Rumex crispus</i> L.								1								
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Rumex obtusifolius</i> L.							2	2								1
<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh.						1	6	6						1		
<i>Salvia pratensis</i> L.														2		
<i>Scleranthus perennis</i> L.														3		
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.											1					
<i>Senecio jacobaea</i> L.											1			2		
<i>Serratula tinctoria</i> L.			1													
<i>Silene nutans</i> L.		1		1							1		1	2		
<i>Silene viscosa</i> (L.) Pers.					1											
<i>Sonchus arvensis</i> L.								1								
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill											2					
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl								2								
<i>Stellaria graminea</i> L.			1				6	16			4			5	1	1
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.		1							1			1				1
<i>Succisa pratensis</i> Moench			1													
<i>Tanacetum vulgare</i> L.														3		

Приложение к главе 2. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Thalictrum flavum</i> L.														1		
<i>Thalictrum lucidum</i> L.			1				7	2								
<i>Thalictrum minus</i> L.											1					
<i>Thalictrum simplex</i> L.								1			3			1	2	1
<i>Tragopogon orientalis</i> L.							1									
<i>Trifolium alpestre</i> L.											1			1		
<i>Trifolium aureum</i> Poll.							1	4								
<i>Trifolium hybridum</i> L.							2	5								
<i>Trifolium montanum</i> L.							1	5			3			4		
<i>Trifolium pratense</i> L.							1	10			1			3		
<i>Trifolium repens</i> L.			1				2	3			4			3	1	
<i>Trifolium spadiceum</i> L.							1									
<i>Turritis glabra</i> L.											1			1		
<i>Veronica arvensis</i> L.														2		
<i>Veronica opaca</i> Fries														1		
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.								2								
<i>Vicia angustifolia</i> Reichard								2								
<i>Vicia cracca</i> L.			1			1	4	10			2			2		1
<i>Viola arvensis</i> Murr.							3	2		2				2		
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.											1					
<i>Viola tricolor</i> L.							1	4						1	2	

Resume

The “Kaluzskie zaseki” Reserve is situated at the watershed between Oka and Vytebet’ rivers in the South East of Kaluga region (Central European Russia). The area belongs to the broad-leaved forest zone. Total area of the Reserve is ab. 18500 ha. It was organized in 1992 to protect old broad-leaved forests with numerous large oaks (*Quercus robur*) (250-300 yr.).

Numerous ravines and small rivers are located in the preserved area. Bed rocks are represented by sandy-loams and loamy-sands.

An analysis of historical documents showed that the forest core of the Reserve is presented by former government forests. These forests were included in “Zaokskaya Zasechnaya Cherta” (Across-Oka Notch Line) of Russia in XVI century. Strict protection was relaxed after loss of defense value in XVIII century. Part of government forest was sold to private owners, and then was cut and plowed. Oak, pine and spruce planting as well as grazing and mowing were partially spread in the area during XVIII-XX centuries up to reservation. There are 3 types of stands in the Reserve now: 1) broad-leaved uneven-aged stands with tracks of old oak planting (XVIII-XIX centuries) and rare selective cutting, 2) broad-leaved, pine, spruce and mixed stands of natural as well as artificial origin at areas of different history, 4) woodless areas - dry and wet meadows and large glades.

Estimations of forest succession status in the Reserve were done by 2 steps. At the first, permanent plot of 12 ha in the old-growth uneven-aged stand with tree-fall mosaic was placed. Results of detailed analysis of tree species populations in the permanent plot allow to represent structure of forest stand at the late-succession stage (climax stage). At the second step, we have described 15 biotops differed in bedrock, modern vegetation and land use history. Four hundreds plots were placed randomly among these biotops. Description of vegetation including tree, shrub and herb layers was done. Ecological evaluations of biotops, plant species richness estimations, and comparative study of current and potential plant species biodiversity were developed. Succession trends of plant communities were developed by the following signs: 1) species composition, 2) ecological-coenotic structure of communities, 3) number of dominant species in each layers, 4) number of pioneer and shade-tolerant species, 5) ontogenetic structure of tree and shrub populations.

High total floristic richness of trees, shrubs and herbs was found. This floristic richness exists due presence of different biotops formed by preceded land use. Strong habitat differentiation between light-demanded and shade-tolerant herb species was found. Meadows will be replaced by forests in future unless mowed. Broad-leaved and alder (*Alnus glutinosa*) forests will be formed in the Reserve under strict reservation regime.

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошников - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основанополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразию» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редколлегия

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 c.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г, Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г, agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of АБ "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smimova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 3. ПРИРОДНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ ЗАПОВЕДНИК-ЛЕСПАРКХОЗ "ГОРКИ"

3.1. Краткая характеристика природных условий

Природно-исторический заповедник-леспаркхоз "Горки"¹ (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 пологохолмистый, расчлененный неустой овражно-балочной и речной сетью. Преобладающие высоты составляют 140-170 м н.у.м. Наивысшая точка расположена на высоте 181 м н.у.м.

Почвообразующими породами выступают покровные суглинки, подстилаемые моренными каменистыми суглинками московского возраста. Ниже залегает комплекс четвертичных отложений на коренных юрских глинах и карбонатных известняках (Леса южного Подмосковья, 1985; Низовцев, 1995)

По многолетним данным метеостанции "Горки Ленинские" среднегодовая температура воздуха составляет +3,5°C. Среднемесячная температура самого холодного месяца - января составляет -10,6°C, самого теплого - июля - +18°C. Среднегодовое количество осадков - 528 мм.

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 южного Подмосковья, 1985).

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 и ели (Петров, 1968; Ценные объекты..., 1986)

В настоящей работе рассматривается сукцессионное состояние 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 заповедника "Горки", делающих их удобными модельными объектами:

- 1) на территории заповедника представлены достаточно типичные по породному составу и строению лесные массивы, характерные для средней полосы европейской России;
- 2) сложная история хозяйственного освоения и использования территории начиная с I тысячелетия до н.э.: на территории заповедника сосредоточено свыше 100 археологических и историко-архитектурных объектов (Кренке, 1995); история формирования лесных массивов хорошо документирована, начиная с конца XVIII века;
- 3) на водоразделах экотопические условия практически однородны;
- 4) островной характер лесных массивов (массивы окружены сельскохозяйственными угодьями и населенными пунктами);

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

- 5) 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);
- 6) на территории лесных массивов заповедника проводятся лесохозяйственные мероприятия, направленные на улучшение санитарного состояния и породного состава насаждений (санитарные рубки, рубки ухода, создаются лесные культуры), а также экспериментальные работы по восстановлению полидоминантных широколиственных лесов зонального типа;
- 7) на примере лесных массивов заповедника "Горки" можно проследить влияние различных вариантов хозяйственной деятельности на современное состояние и динамику лесных экосистем, а также провести ретроспективный анализ развития лесных массивов; лесные массивы заповедника могут послужить удобным модельным объектом для анализа демулационных процессов при различной плотности "дождя" диаспор позднесукцессивных видов.

Оценка состояния лесных массивов Природно-исторического 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", М 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 размерами 0.04 га каждая. На всех площадях проводился полный демографический анализ популяций древесных и кустарниковых видов и геоботанические описания.

3.2. История хозяйственного использования территории

Прежде чем перейти к описанию и оценке современного состояния 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 южного Подмосковья, 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 и во второй половине XVIII века по данным Генерального межевания, лесистость территории Никитского уезда (где в настоящее время располагается заповедник "Горки") составляла всего около 20%, доля пашни - 64%, покосов - 11% (от общей площади уезда 151 927 га) (РГАДА, ф. 1355, оп. 1, е.х. 778). 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).

3.2.1. Состояние территории в XVIII-XIX веках

Рассмотрим более подробно состояние территории Природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки" в XVIII-XIX веках (рис. 3.1).

Съяновский лесопарк

По материалам Генерального Межевания Московской губернии Никитского уезда (РГАДА, ф.1355, оп.1, е.х.778; ф.1356, оп.1, е.х.2364, 2366) во второй половине XVIII века территория современного Съяновского лесопарка включала 3 землевладения (рис. 3.2): 1) Пустоши Истоминская и Горелый пень Главной дворцовой канцелярии (№ 88 по Генеральному плану Никитского уезда Московской губернии 1784 г.); 2) Дугина Врага пустошь с пустошью с. Острова Дворцового ведомства (№ 36 по Ген. плану); 3) Съяновы старая и новая деревни Экономического ведомства (№ 86 по Ген. плану). Пустоши Истоминская и Горелый пень, располагавшиеся на месте современных 48, 49, 51, 51, 53, 56 и частично 61 кварталов (рис.3.1), занимали площадь 175 десятин 975 кв. саженей (примерно 191,6 га). Территория была покрыта лесом: "На суходоле лес строевой - еловый, дровяной - березовый, осиновый и липовый" (РГАДА ф.1354, оп.257, е.х. И-4 с.). Вероятно, что в более ранний период территория претерпевала распашку. Об этом свидетельствует обедненный состав эфемероидов и широколиственных.

Дугина Врага пустошь граничила с Истоминской и Горелый Пень пустошами. До настоящего времени сохранилась межа, которая представляет собой ров, а на изгибах межи - ямы. Граница землевладений проходила по границе липового леса в 57, 56, 61 кварталах. Общая площадь данного землевладения составляла 427 десятин 1369 кв.саженей, в том числе пашни 301 дес. 1241 кв. саж., сенокосов 23 дес. 675 кв. саж., лесу 102 дес. 750 кв. саж. (из них всего 3 дес. непашенного леса, остальной лес сформировался после пашни), неудобной земли 1 дес. 1103 кв. саж. Лес строевой: сосновый, дровяной: дубовый, березовый и осиновый (площадь около 118,1 га). Лес занимал два участка: 1) по границе с Истоминской пустошью (в настоящее время от этого леса сохранились лишь часть 53 и 57 кварталов за оврагом, а остальная часть распашана) и 2) у оврага (современный 63 квартал) (РГАДА, ф.1354, оп.257, е.х. Д-1 с.). На остальной площади располагались пашни и сенокосы.

Земли, принадлежащие деревням Ст. и Н. Съяново, во второй половине XVIII века были абсолютно безлесны. В настоящее время на этих землях располагаются березняки и лесные культуры (кварталы 36, 37, 38, 39, 40, 47, частично 61), а также сельхозугодья.

Коробовский лесопарк

На территории современного Коробовского лесопарка располагались следующие землевладения (вторая половина XVIII века, по материалам Генерального межевания Московской губернии Никитского уезда 1784 г.) (РГАДА, ф.1355, оп.1, е.х.778; ф.1356, оп.1, е.х. 2364, 2366): 1) село Табалово и д. Петровская князя А.Ю.Трубецкого (№ 89 по Ген. плану; РГАДА, ф.1354, оп.257, е.х.Т-4 к.); 2) селцо Михайлово ведомства Коллегии Экономии (раньше принадлежало Николаевскому монастырю (№ 41 по Ген. плану; там же, е.х.М-1 к.); 3) селцо Коробово (раньше принадлежало Симонову монастырю (№ 39 по Ген. плану; там же, е.х. К-11 к.); 4) Сошнова пустошь (Суворово) графа А.Г.Орлова (№ 40 по Ген. Плану; там же, е.х. С-1 с.); 5) селцо Пронино (№ 91 по Ген. плану; там же, е.х. П-27 с.); 6) село Дыдыллино с деревней Пуговицына Экономического ведомства (№ 84 по Ген. плану; там же, е.х. Д-3 с.) (рис. 3.2).

Лес, принадлежащий с. Табалово, занимал территорию современных старовозрастных липовых и липово-дубовых насаждений 4, 8, 9, 10, 13, 14 кварталов. Лес, описываемый как строевой: еловый, дровяной: березовый, осиновый, дубовый и липовый, занимал площадь 257 дес. 710 кв. саж. (примерно 281 га).

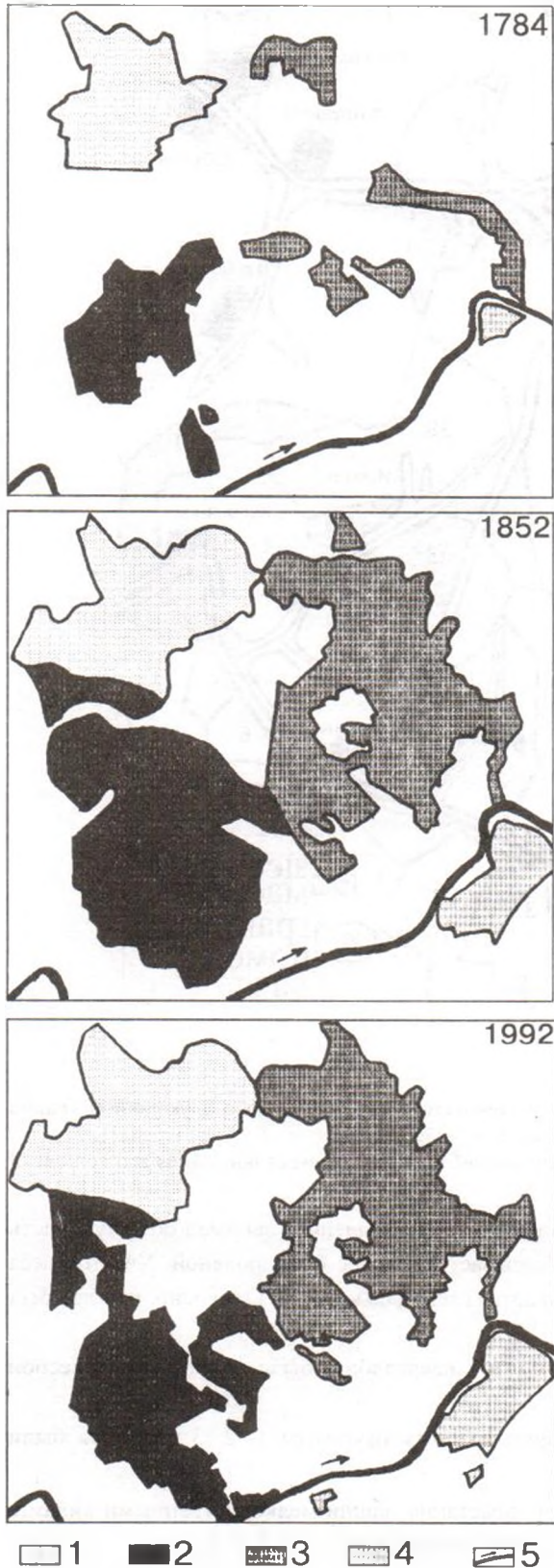


Рис. 3.1. Изменение площади лесных массивов Природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки" в XVIII-XX столетиях. Условные обозначения: 1 - Коробовский лесопарк, 2 - Съяновский лесопарк, 3 - Богдановский лесопарк, 4 - Казанский лесопарк, 5 - река Пахра. Контуры массивов нанесены по архивным картам: 1784 г. - РГАДА, ф. 1356, оп. 1, е.х. 2366; 1852 г. - ЦГВИА, ф. ВУА, д. 21380; 1992 г. - по материалам лесоустройства

Fig. 3.1. Dynamics of amount of woodland of Natural Historical Reserve "Gorki" in XVIII-XX St. Legend: 1 - Korobovsky forest, 2 - S'janovsky forest, 3 - Bogdanovsky forest, 4 - Kazansky forest, 5 - river Pachra. Forest boundaries was drawn according to historical cartographic materials: 1784 y. - RSAAA, fond 1356, list 1, file 2366; 1852 y. - RSMNA, f. VUA, file 21380; 1992 y. - materials of forest investigation.

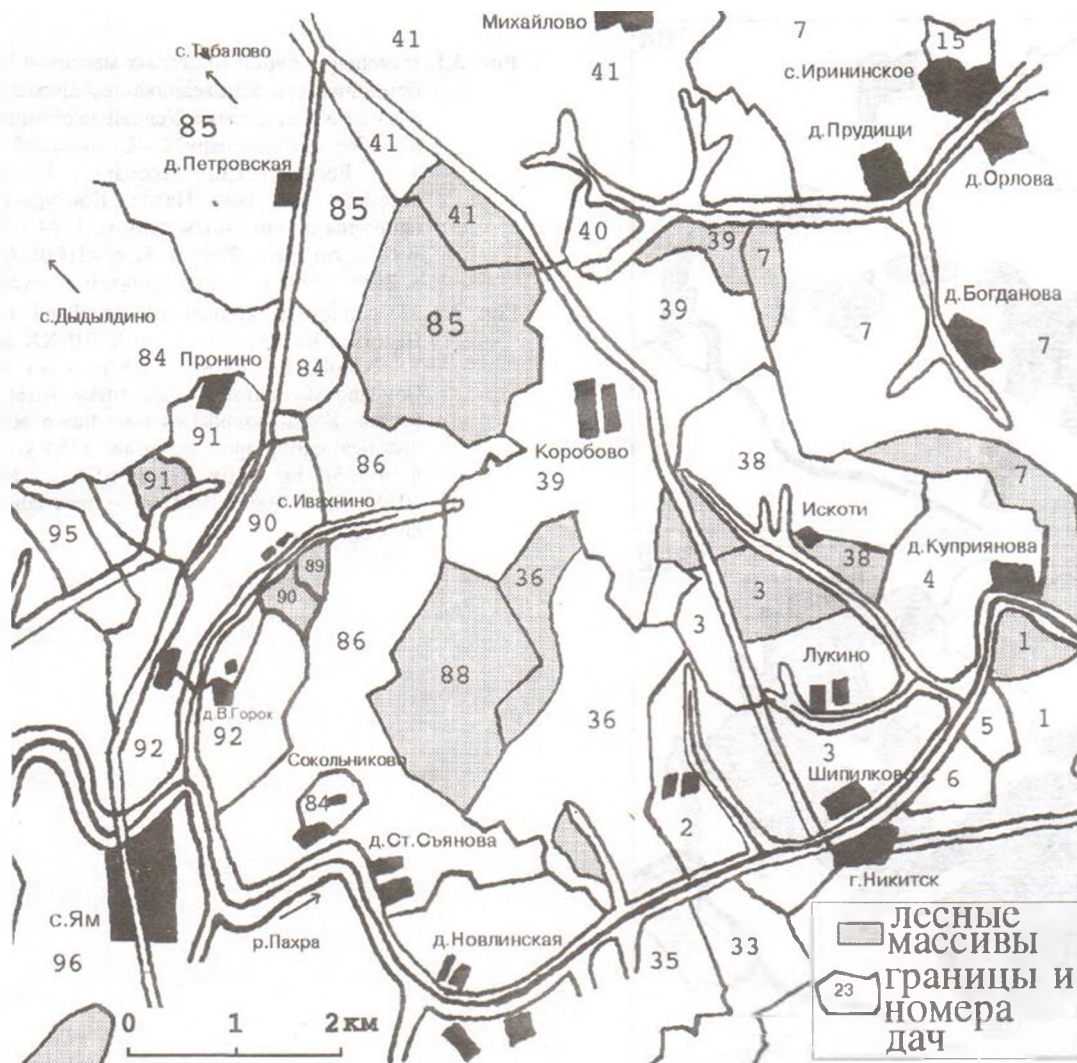


Рис. 3.2. Копия фрагмента Генерального плана Московской губернии Никитского уезда 1784 года с указанием границ землевладений и контуров лесных массивов (РГАДА, ф. 1356, оп. 1, е.х. 2366).

Fig. 3.2. Copy of fragment of The General Map of Moskow district with landowner boundaries and contour of forest lands (RSAAA, fond 1356, list 1, file 2366).

Участок леса сельца Михайлово, примыкающий к предыдущему землевладению, занимал большую часть современного 5 квартала и небольшой фрагмент 6 квартала. Указывается, что лес был дровяной. Участок леса с. Коробово полностью занимал территорию современного 11 квартала площадью 35 га. Отмечено, что лес был строевой: еловый, дровяной: березовый и осиновый.

Сонцова пустошь находилась на территории современных 6 и 7 кварталов и была полностью безлесной (преобладала пашня, меньшую площадь занимали сенокосы).

Земли сельца Пронино и села Дыдылдино, на территории которых находятся 1, 2, 3 квартала были абсолютно безлесны.

К середине XIX века площадь лесов увеличилась за счет зарастания пашни мелколиственными видами. Именно в этот период сформировались леса на территории современных кварталов: 1, 2, 3, 6, 12, 14.

Богдановский лесопарк

Согласно материалам Генерального и Специального межеваний Московской губернии Никитского уезда (РГАДА, ф.1355, оп.1, е.х.773; ф. 1356, оп. 1, е.х. 2364, 2366; ф. 1354, оп. 257, е.х. О-1 к., К-1 с., Л-1 с., К-11 к., И-3 с.) во второй половине XVIII века на территории нынешнего Богдановского лесопарка располагались следующие землевладения: 1) село Остров с селами и деревнями графа А.Г.Орлова (N 7 по Ген. плану); 2) сельцо Искоти (Исходное), а в 1769 году пустошь генерал-майора А.С.Исакова (N 38 по Ген. плану); 3) село Лукино с пустошами девицы Е.А.Хрущевой (N 3 по Ген. плану); 4) сельцо Коробово ведомства Коллегии Экономии (N 39 по Ген. плану); 5) деревня Куприянова того же ведомства (N 4 по Ген. Плану) (рис. 3.2).

Большую часть современной территории кварталов 18, 19, 25, 26 и полностью 20, 21, 22 кварталов занимала пашня с. Острова. Лишь два небольших участка мелкого дровяного леса занимали часть нынешних 18, 19 кварталов и часть 26, 27, 29, 30 кварталов (по границам с другими землевладениями).

Земли сельца Искоти занимали основную часть нынешних 25, 28, 29, 30, 32 кварталов. Остальная территория была распахана. Небольшой участок дровяного леса площадью 27 десятин (около 29,5 га) примыкал к речке Искоти (небольшой фрагмент 30 кв. и основная часть 32 кв.).

Лесные участки землевладения с.Лукино занимали основную часть 31 кв. и маленький участок 28 квартала. "Лес строевой еловый, дровяной березовый, сосновый" занимал площадь 49 дес. 47 кв. саж. (примерно 53,5 га). Остальную часть землевладения составляли пашня, сенные покосы, селения.

Лесные земли с.Коробово занимали на территории современного Богдановского лесопарка 2 участка. Один из них располагался на территории 17 квартала и примыкал к р. Люденке. Другой участок занимал небольшие участки 28 и 31 кварталов. Общая площадь данных участков составляла примерно 55 га.

Земли с.Куприяниха,занимающие небольшие фрагменты 27, 32, 33 кв. были абсолютно безлесны.

К середине XIX века контуры лесных массивов Богдановского лесопарка приблизились к современным (ЦГВИА, ф. ВУА, д. 21380).

Казанский лесопарк (65 и 66 кварталы)

Основную часть нынешнего 65 квартала в 1770 году занимал лес, принадлежащий г.Никитску (ныне - с.Колычево) (N 1 по Ген. плану Московской губернии Никитского уезда (РГАДА,ф.1356, оп.1, е.х.2364, 2366, рис. 3.2). Данный участок леса сформировался на месте каменоломен, где добывался известняк (предположительно в XIV-XV веках). Образовавшийся карстовый рельеф послужил серьезной помехой для расчистки данного участка леса под сельскохозяйственные угодья в последующий период времени.

Другая часть 65 и весь 66 квартал были полностью безлесны. На месте 66 квартала находились две пустоши: 1) Подъячева пустошь (N 5 по Ген. плану) девицы Е.А.Хрущевой; 2) Выротковая пустошь (N 6 по Ген. Плану), принадлежавшая Коллегии Экономии.

На 1764 год Подъячева пустошь занимала 25 дес. 2360 кв. саж., в том числе пашенной земли 17 дес. 965 кв. саж., сенных покосов 3 дес. 1560 кв. саж., под каменными проломами 2 дес. 192 кв. саж., под дорогой 255 кв. саж., под Пахрой 1 дес. 1625 кв. саж.(РГАДА, ф. 1354, оп. 257, е.х. П-2 с.).

Выротковая пустошь (Сав Луково) в 1764 г. имела площадь 47 дес. 2358 кв. саж., в том числе пашенной земли 43 дес. 200 кв. саж., сенных покосов 1 дес. 768 кв. саж., под рвами, где ломают белый камень и половиною Пахры 3 дес. 1390 кв. саж. (РГАДА, ф.1354, оп.257, е.х.В-1 с.).

В первой половине XIX века рассматриваемая территория покрылась лесом, что нашло отражение на топографических картах (ЦГВИА, ф. ВУА, д. 21380).

3.2.2. Состояние территории в XX веке

Исследуемые лесные массивы испытывали несколько приемов сплошной рубки, причем в последний раз сплошные рубки наиболее активно проводились в 20-40 годы текущего столетия.

В послевоенный период в лесных массивах заповедника не проводились сплошные рубки, т.к. по площади преобладали древостои, 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 (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Распределение площадей по преобладающим породам в лесных массивах Природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки"

Square distribution of dominant trees in forests of Natural Historical Reserve "Gorki"

Преобладающая порода	Лесопарки								Итого по всем массивам	
	Сьяновский		Корововский		Богдановский		Казанский			
	га	%	га	%	га	%	га	%	га	%
Береза	342	56,2	321,4	48,5	638,3	74,6	189,3	67,8	1491	62
Осина	23,2	3,8	11,7	1,8	55,8	6,5	6,3	2,3	97	4
Ольха серая	11,7	1,9	0,2	0	23,3	2,7	0,5	0,2	35,7	1,5
Дуб	61,6	10,1	126	19	23,5	2,7	-	-	211,1	8,8
Липа	58,9	9,7	54,2	8,2	3,3 ¹	0,4	3,3 ¹	1,2	119,7	5
Сосна ¹	59,9	9,8	82,7	12,5	46,1	5,4	50,7	18,2	239,4	10
Ель ¹	4	0,7	0,4	0,1	5,2	0,6	15,6	5,6	25,2	1
Лиственница ¹	0,6	0,1	5,6	0,8	0,6	0,1	2,3	0,8	9,1	0,4
Прочие виды ¹	-	-	2,4	0,4	7	0,8	-	-	9,4	0,4
Лесная площадь	561,9	92,3	604,6	91,3	803,1	93,8	268	96,1	2237,6	93
Нелесная площадь	47,1	7,7	57,4	8,7	52,9	6,2	11	3,9	168,4	7
Общая площадь	609	100	662	100	856	100	279	100	2406	100

При этом, часть крупных массивов сформировалась в результате многократных рубок, а часть возникла после зарастания пашен (рис. 3.1). 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 испытывавшие несколько приемов сплошных рубок.

3.3. Таксационная характеристика лесов с разной историей природопользования (с использованием совмещенной автоматизированной поисковой системы)

В лесах, сформировавшихся на длительно лесной территории в результате многократных рубок, по площади преобладают смешанные по составу древостои с доминированием широколиственных пород (рис. 3.3), а площадь одновидовых древостоев незначительна.

¹ - Лесные культуры

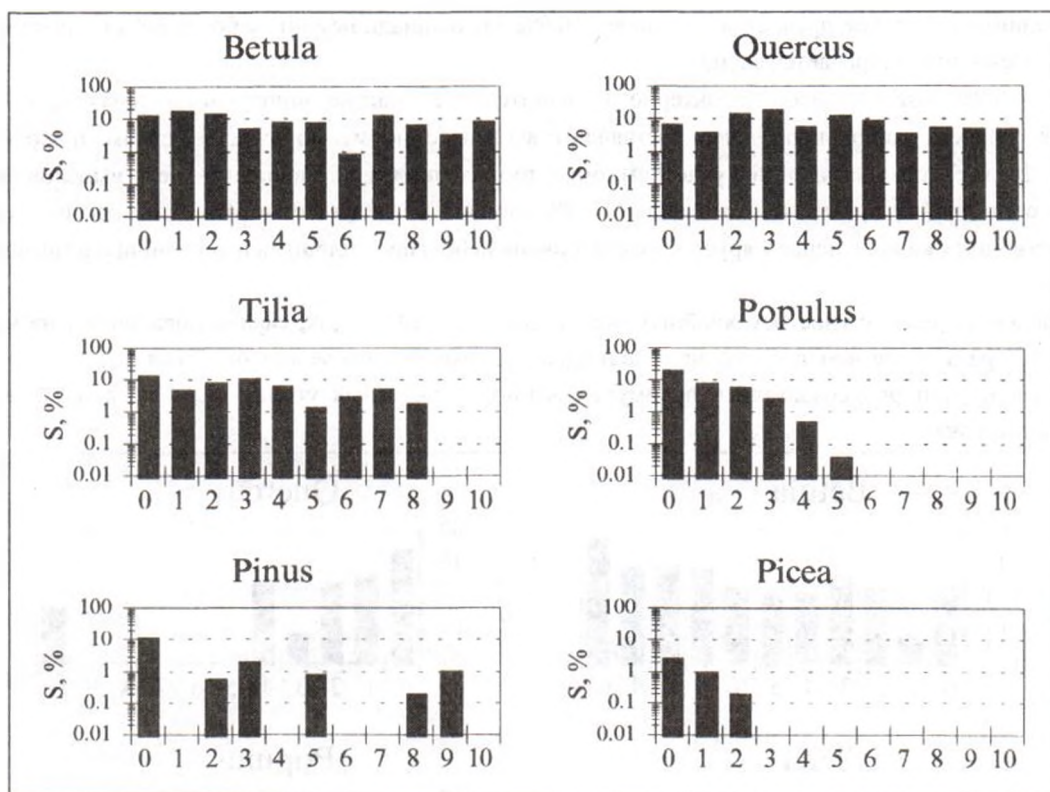


Рис. 3.3. Распределение пород по занимаемой площади и обилию в составе древостоев на длительно лесной территории. По оси x - доля вида в формуле древостоя, по оси y - % от общей площади длительно лесных территорий.

Fig. 3.3. Square and abundance distribution of tree species in timber stand on long forest territory. X-axis - portion of tree species in woody layer. Y-axis - area, %.

Наибольшую площадь занимают древостои с долей участия дуба 2-6 единиц. Весьма заметно участие липы, причем наибольшую площадь занимают древостои с долей липы не более 4 единиц. Низкое количественное участие этого вида вероятно связано с избирательным использованием этой породы для массовой заготовки лыка на протяжении длительного времени в прошлые века, а также с выпасом, угнетающим возобновление этого вида (Курнаев, 1980). В настоящее время этот вид активно восстанавливает свои позиции за счет обильного семенного возобновления. Характерной чертой рубленых лесов является также примесь остролистного клена, полностью отсутствующего в послепашотных древостоях.

В лесах, сформировавшихся после многократных рубок отмечается большое участие березы, однако доля чистых березовых насаждений невелика (8,3% площади), и преобладают лишь выделы с примесью березы в I ярусе до двух единиц. Значительно реже в состав древостоев входят осина и сосна, при этом наибольшее число сочетаний приходится на насаждения с долей участия этих видов 1 - 2 единицы.

Таким образом, для насаждений, сформировавшихся на длительно лесной территории в результате многократных рубок, существовавший в прошлом режим ведения хозяйства привел к максимальному преобладанию двух видов: березы и дуба. Наибольшее разнообразие сочетаний в формуле древостоя приходится именно на эти виды, которые присутствуют с самой разной долей участия. При этом наибольшее число сочетаний приходится на смешанные, а не одновидовые древостои.

В послепашотных лесах более 80% площади занимают березовые насаждения с долей участия этой породы в формуле древостоя 7-10 единиц (рис. 3.4).

Наибольшая площадь (56,5%) приходится на практически чистые березовые древостои с долей участия 10 единиц. Наиболее обычной примесью в березовых лесах является осина. Площадь насаждений с участием осины

менее 2-х единиц в формуле древостоя составляет 50,9%. На площади немногим более 30% в качестве примеси в березовых древостоях встречается сосна.

Для послепахотных лесов характерно незначительное участие широколиственных видов в составе древостоев, причем наибольшую долю составляют выделы с примесью дуба в первом ярусе (не более 1 единицы). Что касается насаждений с участием липы, то по занимаемой площади и числу выделов преобладают древостои с единичной примесью этого вида (11,6% площади). Следует отметить, что выделы с господством широколиственных видов в первом ярусе занимают очень небольшую площадь и все они представлены лесными культурами.

Площадь выделов с участием хвойных пород (сосна и ель) в лесах, сформировавшихся на месте пашни примерно в 2 раза выше чем в лесах, не испытавших распашки. Это может быть связано с тем, что лесные культуры хвойных пород создавались преимущественно на нелесных угодьях или же с их более высоким отпадом на вырубках.

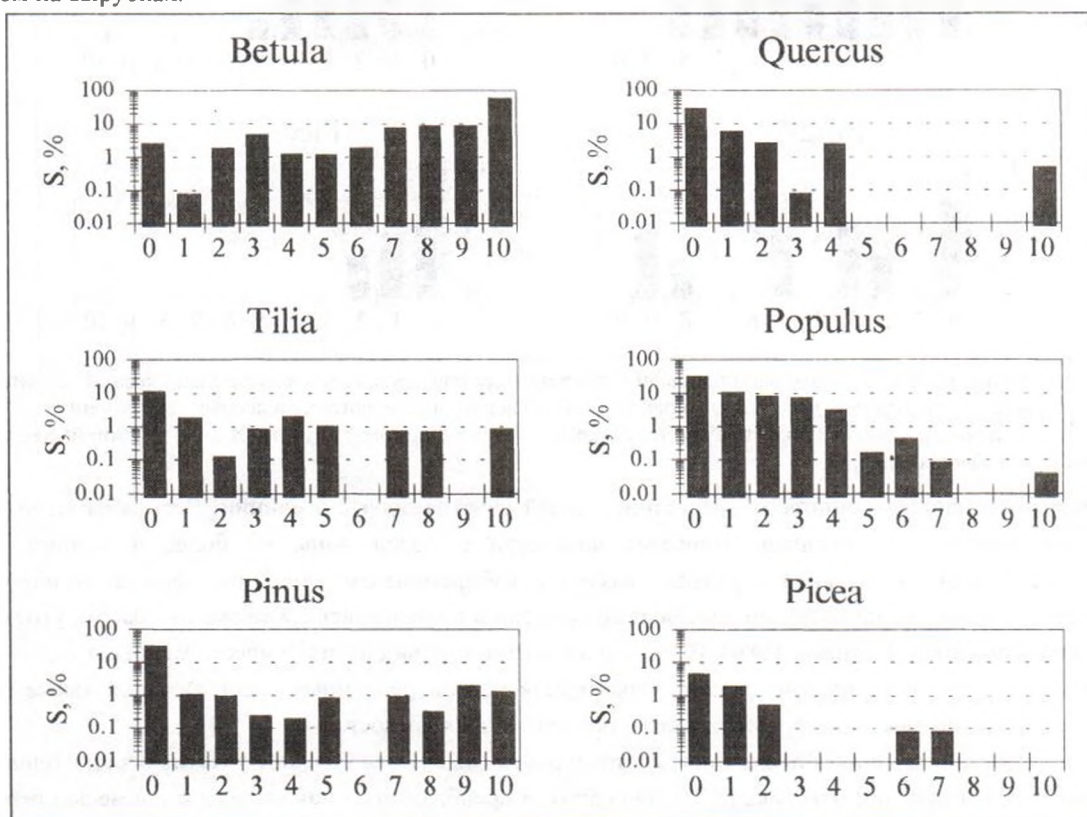


Рис. 3.4. Распределение пород по занимаемой площади и обилию в составе древостоев на послепахотных землях. По оси x - доля вида в формуле древостоя, по оси y - % от общей площади послепахотных лесов

Fig. 3.4. Square and abundance distribution of tree species in timber stand on former agricultural territory. X-axis - portion of tree species in woody layer. Y-axis - area, %.

Анализ пространственного размещения выделов с участием основных широколиственных пород в первом ярусе в связи с историей формирования лесных массивов (рис. 3.5, 3.6, 3.7) подтверждает изложенные выше закономерности и имеет определяющее значение при составлении прогнозов развития лесных массивов в ближайшем будущем.

Анализ таксационных данных показал резкие различия породного состава древостоев, сформировавшихся на территориях с разной историей природопользования. Рассмотрим более подробно влияние исторического фактора на флористическое разнообразие и популяционную структуру лесных ценозов.

Коробовский лесопарк

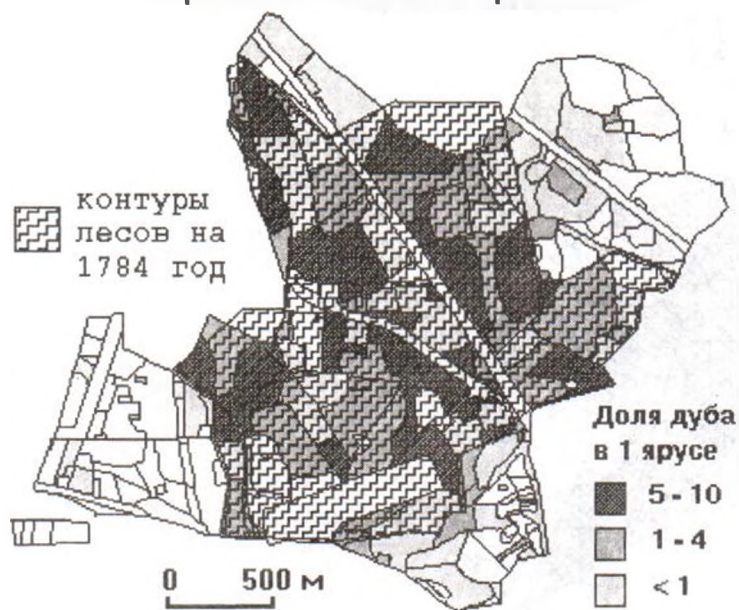


Рис. 3.5. Пространственное размещение выделов с разной долей участия дуба в формуле древостоя 1 яруса в лесном массиве Коробовского лесопарка.

Fig. 3.5. Spatial distribution of forest contour with different abundance of *Quercus robur* in woody layer in Korobovsky forest.

Коробовский лесопарк



Рис. 3.6. Пространственное размещение выделов с разной долей участия липы в формуле древостоя 1 яруса в лесном массиве Коробовского лесопарка.

Fig. 3.6. Spatial distribution of forest contour with different abundance of *Tilia cordata* in woody layer in Korobovsky forest.



Рис. 3.7. Пространственное размещение выделов с разной долей участия дуба в формуле древостоя 1 яруса в лесном массиве Сьяновского лесопарка.

Fig. 3.7. Spatial distribution of forest contour with different abundance of *Quercus robur* in woody layer in S'janovsky forest.



Рис. 3.8. Пространственное размещение выделов с разной долей участия липы в формуле древостоя 1 яруса в лесном массиве Сьяновского лесопарка

Fig. 3.8. Spatial distribution of forest contour with different abundance of *Tilia cordata* in woody layer in S'janovsky forest.

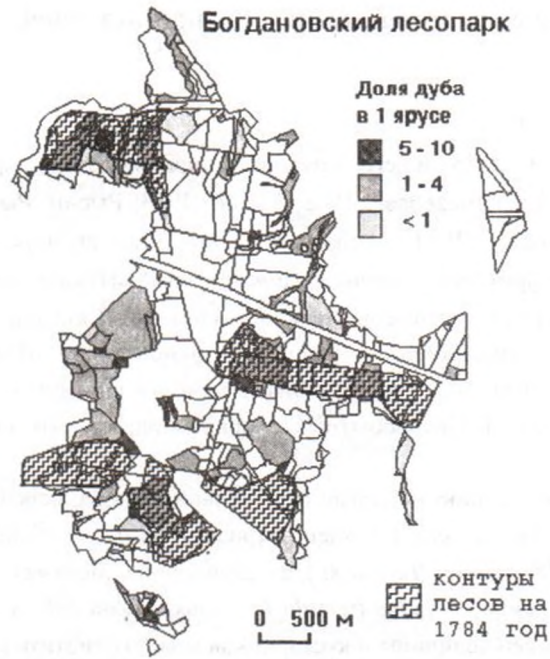


Рис. 3.9. Пространственное размещение выделов с разной долей участия дуба в формуле древостоя 1 яруса в лесном массиве Богдановского лесопарка

Fig. 3.9. Spatial distribution of forest contour with different abundance of *Quercus robur* in woody layer in Bogdanovsky forest.

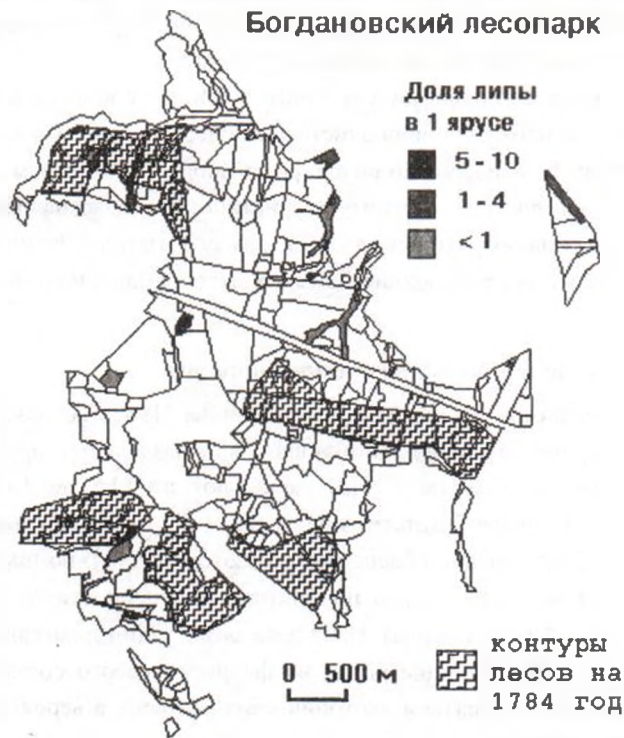


Рис. 3.10. Пространственное размещение выделов с разной долей участия липы в формуле древостоя 1 яруса в лесном массиве Богдановского лесопарка.

Fig. 3.10. Spatial distribution of forest contour with different abundance of *Tilia cordata* in woody layer in Bogdanovsky forest.

3.4. Оценка сукцессионного состояния лесов с разной историей хозяйственного использования

3.4.1. Флористический состав лесов

Северные границы ареалов дуба и его спутников проходят вне пределов Московской области (Вахрамеева, 1974; Заугольнова, 1974; Чеведаев, 1963; Рысин, 1983; Рысин, Рысина, 1990). По свидетельству многих исследователей (Чесноков, 1954; Коткоков, 1961; Карписонова, 1967), плохое состояние широколиственных лесов на территории южного Подмосквья вызвано не природными условиями, а интенсивным воздействием человека в течение длительного времени. В южной части Московской области, на территории Московско-Окской эрозионной равнины отмечаются благоприятные климатические, орографические и почвенные условия для произрастания дуба и его спутников (Коткоков, 1961; Леса южного Подмосквья, 1985). О видовом составе первобытных дубрав можно судить по сохранившимся фрагментам лесов и старых парков.

Господствующие позиции в доагрикультурный период занимали дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа (*Tilia cordata* Mill.), ясень (*Fraxinus excelsior* L.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), ильм (*Ulmus glabra* Huds.), вяз (*Ulmus laevis* L.), ель (*Picea abies* (L.) Karst.), а подчиненное - березы бородавчатая и пушистая (*Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh.), осина (*Populus tremula* L.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), ива козья (*Salix caprea* L.). Из деревьев меньшей величины и кустарников можно отметить яблоню лесную (*Malus sylvestris* (L.) Mill.), грушу обыкновенную (*Pyrus communis* L.), рябину (*Sorbus aucuparia* L.), черемуху (*Padus avium* Miller), лещину (*Corylus avellana* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus* Scop.), жимолость (*Lonicera xylosteum* L.), калину (*Viburnum opulus* L.), крушину ломкую (*Frangula alnus* L.). В травяном покрове доминировали, как и в настоящее время, обычные виды неморального широколиственного травяного покрова (*Aegopodium podagraria* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Mercurialis perrenis* L., *Carex pilosa* Scop. и др.) и эфемероидов (*Corydalis solida* (L.) Clairv., *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Ficaria verna* L. и др.).

Есть все основания полагать, что в доагрикультурный период все водораздельные пространства занимали флористически сходные полидоминантные широколиственные леса с примесью ели. Эти леса могли включать в свои микросукцессионные циклы большое число видов, различающихся по типам стратегий и по экологическим потребностям. Вероятно, что в системе эколого-флористической классификации полидоминантные леса представляли собой единую ассоциацию, относящуюся к союзу *Carpinion betuli*, порядку *Fagetalia sylvatica* класса *Quercus-Fagetea*. По объему эта ассоциация близка к ассоциации *Tilieto-nemoretum okense* в понимании Ю.Д.Клеопова (1990).

3.4.2. Оценка экотопических условий по экологическим шкалам

Оценка экологических режимов по шкалам Д.Н.Цыганова (1983) не показала существенных различий между исследованными участками массивов, занимающих водораздельные пространства (таблица 3.2). Так, средние значения по шкале увлажнения почв (Hd) варьируют от 12,5 до 13,5 баллов (что соответствует влажнолесолуговому режиму), по шкале богатства почвы (Tr) - 5,7 - 7,0 (довольно богатые почвы), по шкале богатства почв азотом (Nt) - 5,2-6,5 (средне обеспеченные азотом почвы), по шкале кислотности (Rc) - 6,4-7,5 (слабокислые почвы). Различия выявились лишь по фактору освещенности (Lc) между полянами (4,0 - 4,3 балла) и лесными сообществами (4,5 - 5,4 балла). Наблюдая столь узкий диапазон по всем основным факторам среды, можно утверждать, что существующие различия флористического состава и структуры современных лесных сообществ не связаны с разнообразием экотопических условий, а вероятнее всего объясняются разной историей хозяйства и особенностями демулационных процессов.

3.4.3. Флористическая классификация лесной растительности

Сходство экологических условий, единство флористического состава, преобладающее участие типично неморальных видов дает основание выделить лишь одну флористическую 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 sylvatica* и классу *Querc-Fagetea*; заметное участие *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Ranunculus cassubicus*, *Veronica chamaedrys* - союзу *Carpinion betuli* (Korotkov, Morozova, Belonovskaja, 1991) (табл. 3.3). Анализ флористического состава дает возможность отнести водораздельные леса к ассоциации *Tilio-Carpinetum Traczyk 1962* и к субассоциации *Tilio-Carpinetum geranietosum Korotkov et Morozova 1988*, описанной для лесов Московской области (Коротков, Морозова, 1988; Коротков, 1992).

Таким образом, все разнообразие лесных ценозов заповедника "Горки", занимающих водораздельные участки, можно представить как демутиационные варианты (субассоциации) одной флористической ассоциации, которые возникли в результате хозяйственной деятельности человека. Четко выделяются следующие демутиационные варианты (таблица 3.3):

- I. Биотопы, сформировавшиеся на длительно лесных территориях в результате многократных рубок:
 - 1) дубравы (широколиственные леса с господством липы или дуба),
 - 2) березняки неморальные (возникли из предыдущего варианта в результате многократных рубок, сопровождавшихся угнетением поросли широколиственных деревьев в результате выпаса);
 - II. Биотопы, сформировавшиеся на месте пашни:
 - 3) березняки разнотравные (возникли в результате зарастания пашни),
 - 4) сложные сосняки (представляют собой культуры разного возраста по нелесным угольям),
 - 5) сложные ельники (исключительно культуры разного возраста).
- Рассмотрим более подробно первые три варианта лесных ценозов.

Таблица 3.2. Результаты обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова с учетом обилия видов

The results of treatment of geobotanical descriptions by Tsyganov' ecological scale with consideration of species abundance

Лесной массив	Биотоп	Статист. показатели	Экологические шкалы				
			<i>Hd</i>	<i>Tr</i>	<i>Nt</i>	<i>Rc</i>	<i>Lc</i>
Коробовский	Широколиственные леса	среднее	13,1	6,2	5,9	7,0	5,0
		min	12,6	5,7	5,5	6,6	4,5
		max	13,5	6,6	6,5	7,4	5,4
	Березняки неморальные	среднее	13,1	6,1	5,8	6,9	5,0
		min	12,7	5,8	5,4	6,5	4,5
		max	13,3	6,6	6,1	7,5	5,2
	Березняки разнотравные	среднее	13,2	6,0	5,6	6,7	4,6
	Ельники неморальные (культуры)	среднее	13,3	5,9	5,9	6,6	4,9
		min	13,2	5,8	5,7	6,4	4,8
		max	13,4	6,0	6,1	6,8	5,1
	Сосняки неморальные (культуры)	среднее	13,2	6,2	6,0	6,6	4,8
		min	13,0	6,0	5,7	6,5	4,4
		max	13,4	6,4	6,2	6,7	4,9
	Лесные поляны	среднее	13,0	6,0	5,5	6,7	4,4

Таблица 3.2. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
		min	12,6	6,0	5,2	6,6	4,1
		max	13,4	6,2	5,7	6,8	4,7
Съянов- ский	Широколиственные леса	среднее	13,0	6,2	5,9	6,9	4,9
		min	12,7	6,0	5,5	6,5	4,5
		max	13,4	6,4	6,5	7,5	5,3
	Березняки неморальные	среднее	13,4	6,0	5,5	6,6	4,5
		min	13,3	5,8	5,4	6,6	4,5
		max	13,5	6,3	5,7	6,7	4,6
	Березняки разнотравные (после пашни)	среднее	13,3	6,1	5,5	6,8	4,5
		min	13,1	5,8	5,4	6,8	4,4
		max	13,6	6,3	5,7	6,9	4,6
	Сосняки немо- ральные (культуры)	среднее	13,3	6,0	5,6	6,8	4,7
		min	13,3	6,0	5,6	6,7	4,6
		max	13,3	6,1	5,7	6,9	4,7
	Лесные поляны	среднее	13,1	6,4	5,7	6,8	4,1
		min	12,1	6,2	5,5	6,5	3,6
		max	14,0	6,9	6,2	7,1	4,3
Богда- новский	Березняки неморальные	среднее	13,2	6,1	5,5	6,9	4,9
		min	13,1	5,9	5,5	6,8	4,7
		max	13,3	6,2	5,7	7,0	5,1
	Березняки разнотравные (после пашни)	среднее	13,0	6,1	5,5	6,5	4,4
		min	12,7	5,9	5,4	6,2	4,3
		max	13,1	6,2	5,9	6,7	4,5
	Ельники неморальные (культуры)	среднее	13,5	5,7	5,8	6,6	4,9
		min	13,3	5,6	4,9	6,5	4,7
		max	13,9	5,8	6,2	6,7	5,1
	Сосняки неморальные (культуры)	среднее	13,1	5,7	5,5	6,3	4,5
		min	12,9	5,6	5,4	6,2	4,5
		max	13,3	5,9	5,5	6,4	4,6
	Поляны и вырубki	среднее	12,8	7,0	5,8	6,9	3,5
		min	12,4	6,7	5,2	6,6	3,2
		max	13,4	7,2	6,6	7,3	4,0
Казанс- кий	Березняки неморальные	среднее	13,3	5,8	5,5	6,7	4,9
		min	12,9	5,6	5,2	6,6	4,7
		max	13,6	5,9	5,8	6,8	5,0
	Березняки разнотравные (после пашни)	среднее	13,1	6,0	5,5	6,6	4,4
		min	12,7	5,7	5,2	6,4	4,1
		max	13,5	6,2	5,8	6,7	4,7
	Сосняки неморальные (культуры)	среднее	13,3	5,8	5,7	6,7	4,8
		min	13,0	5,7	5,3	6,4	4,5
		max	13,5	6,0	6,1	7,0	5,0
	Лесные поляны	среднее	12,2	6,2	5,1	7,1	4,1
		min	12,1	6,0	5,0	7,0	4,0
		max	12,2	6,5	5,3	7,1	4,2

Таблица 3.3. Флористический состав демутационных вариантов лесных биотопов Природно-исторического заповедника "Горки"

Floristic composition of demutation variant of forest biotop of Natural Historical Reserve "Gorki"

Ярус	Виды растений	Диагностические виды синтаксонов ¹	Демутационные варианты						
			на длительно лесной территории после рубок		на территории, претерпевшей в прошлом распахку				
			естественное зарастание			лесные культуры			
1	2	3	широколиственные леса	березняки неморальные	березняки разнотравные	сосняки неморальные	ельники неморальные	8	
C	<i>Carex pilosa</i> Scop.	Cb	V ² .2 ³	IV.2	II.+	II.+			
C	<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	Fa	V.3	IV.2	II.1	II.1		III.2	
B	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Fn	V.2	V.2	IV.1	III.1			
A	<i>Quercus robur</i> L.	QF	IV.2	III.1	I.+	I.+			
C	<i>Stellaria holostea</i> L.	Cb	IV.1	V.1	III.+	I.+		II.+	
C	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Fn	IV.+	IV.1	II.+	II.+		I.+	
C	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	QF	III.1	IV.1	I.+	I.+			
C	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	Fn	III.+	II.+	I.+	I.+		I.+	
C	<i>Mercurialis perennis</i> L.	Fa	III.1	II.+	I.+				
A	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Fn	III.2	I.+					
C	<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub	AP	II.+	I.+					
C	<i>Campanula trachelium</i> L.		II.+	I.+					
C	<i>Milium effusum</i> L.	Fa	II.+	I.+	I.+				
C	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	Fa	II.+	II.+	I.+	I.+			
C	<i>Viola mirabilis</i> L.	Fn	II.+	II.+	I.+	I.+			
C	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	Fa	I.+	I.+					
A	<i>Acer platanoides</i> L.	Fa	I.+						
C	<i>Bromopsis benekenii</i> (Lange) Holub	Fa	I.+		I.+	I.+			
C	<i>Ficaria verna</i> Huds.	AP	I.+						
A	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Fa	I.+						
B	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Fa	I.+						
C	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	Fa	I.+						
A	<i>Betula pendula</i> Roth.		II.+	V.3	V.4	III.1		III.1	
B	<i>Corylus avellana</i> L.	QF	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.	AP	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.	Cb	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.	Cb	II.+	I.+	IV.+	I.+			
D	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.		I.+	I.+	IV.1	III.1		II.+	
C	<i>Succisa pratensis</i> Moench		I.+	I.+	IV.+	I.+		I.+	

¹ - Шифры синтаксонов: QF - класс Querco-Fagetea Fa - порядок Fagetalia, Fn - подпорядок Fagenalia, Cb - союз Carpinion betuli.

² - балл встречаемости: V - 81-100%, IV - 61-80%, III - 41-60%, II - 21-40%, I - 1-20%.

³ - средний балл обилия по шкале Браун-Бланке.

Таблица 3.3. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
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>Euonymus verrucosa</i> Scop.	Fa	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.+
C	<i>Acer platanoides</i> L.	Fa	II.+	II.+	I.+	III.+	II.+
C	<i>Asarum europaeum</i> L.	QF	III.1	IV.1	II.+	I.+	I.+
D	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) Beauv.	Fa	IV.+	IV.1	IV.1	IV.1	III.1
C	<i>Convallaria majalis</i> L.	QF	III.+	IV.+	V.1	IV.+	IV.+
C	<i>Corylus avellana</i> L.	QF	IV.+	IV.+	III.+	III.+	IV.+
C	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Fn	III.+	I.+	I.+	II.+	III.+
B	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Fa	III.+	III.+	IV.1	V.2	III.1
C	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Fa	III.+	IV.1	IV.+	V.1	V.2
C	<i>Melica nutans</i> L.	QF	II.+	III.+	III.+	III.+	I.1
C	<i>Padus avium</i> Mill.	AP	I.+	II.+	III.+	IV.1	I.+
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Fa	II.+	III.+	I.+	II.+	I.+
C	<i>Poa nemoralis</i> L.	QF	II.+	I.+	I.+	I.+	I.+
C	<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	Cb	V.1	V.1	V.1	IV.+	IV.+
B	<i>Acer platanoides</i> L.	Fa	II.+	I.+	I.+	II.+	
C	<i>Actaea spicata</i> L.	Fa		I.+	I.+	II.+	II.+
C	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	Cb	II.+	I.+	I.+	II.+	
C	<i>Daphne mezereum</i> L.	Fa		I.+	I.+	I.+	I.+
B	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	Fa	I.+	I.+	I.+	II.+	
C	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	Fa	II.+	I.+	I.+	I.+	III.+
C	<i>Carex digitata</i> L.	QF		I.+	I.+		I.+
C	<i>Campanula latifolia</i> L.	Fa	I.+		I.+		
C	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Fa	I.+			I.+	
C	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	Fa		I.+	I.+		
C	<i>Viola hirta</i> L.	Cb			I.+	I.+	
B	<i>Padus avium</i> Mill.	AP			I.+	III.1	III.1
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>Elymus caninus</i> (L.) L.		II.+	I.+	II.+	II.+	I.+
C	<i>Epilobium montanum</i> L.		I.+	I.+	I.+	I.+	I.+
C	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.		I.+	I.+	II.+	I.+	I.+
D	<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.		I.+	I.+	I.+	III.+	II.+

Таблица 3.3. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
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>Hypericum maculatum</i> Crantz		I.+	I.+	II.+	I.+	I.+
C	<i>Lysimachia nummularia</i> L.		I.+	II.+	III.1	III.+	III.+
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt		I.+	I.+	II.+	II.+	II.+
C	<i>Malus sylvestris</i> Mill.		I.+	II.+	II.+	I.+	I.+
C	<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.		I.+	I.+	I.+	I.+	I.+
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>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.		I.+	I.+	II.+	I.+	I.+
C	<i>Ranunculus repens</i> L.		II.+	I.+	III.+	III.+	III.+
B	<i>Salix caprea</i> L.		I.+	I.+	II.+	II.+	I.+
C	<i>Solidago virgaurea</i> L.		I.+	I.+	I.+	I.+	I.+
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.+
B	<i>Ulmus glabra</i> Huds.		I.+	I.+	I.+	I.1	I.+
C	<i>Viburnum opulus</i> L.		III.+	IV.+	IV.+	IV.1	III.+
B	<i>Viburnum opulus</i> L.		I.+	I.+	II.+	II.+	I.+
C	<i>Viola canina</i> L.		I.+	I.+	I.+	I.+	I.+
C	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		I.+	I.+	II.+	I.+	
C	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth		I.+	I.+	I.+	I.+	
C	<i>Campanula patula</i> L.			I.+	II.+	I.+	I.+
C	<i>Carex pallescens</i> L.		I.+	I.+	I.+		II.+
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr		I.+		I.+	I.+	I.+
C	<i>Equisetum pratense</i> L.		II.+	II.+	II.+	II.+	
C	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.			I.+	I.+	I.+	I.+
D	<i>Eurhynchium zetterstedtii</i> Storm.		II.+	III.+	IV.+	III.+	
C	<i>Fragaria moschata</i> Duch.		I.+	I.+	II.+	I.+	
C	<i>Galium mollugo</i> L.		I.+	I.+	II.+		I.+
C	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.			I.+	I.+	I.+	II.+
C	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.		II.+	II.+	II.+	I.+	
B	<i>Malus sylvestris</i> Mill.		I.+	I.+	II.+	I.+	
C	<i>Melampyrum nemorosum</i> L.			I.+	I.+	I.+	I.+
D	<i>Plagiohila poreloides</i> (Torrey et Nees) Lindb.			I.+	I.+	I.+	II.+
C	<i>Poa palustris</i> L.		I.+	I.+	I.+	I.+	
B	<i>Populus tremula</i> L.		I.+	I.+	II.+	I.+	
C	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.			I.+	I.+	II.+	I.+
B	<i>Quercus robur</i> L.		I.+	III.1	II.+	III.1	
C	<i>Ranunculus acris</i> L.			I.+	I.+	I.+	I.+
C	<i>Ribes rubrum</i> L.		I.+		I.+	II.+	II.+
C	<i>Salix caprea</i> L.		I.+	I.+	I.+	I.+	
C	<i>Veronica officinalis</i> L.			I.+	I.+	I.+	I.+
B	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench.		I.+		I.+	I.+	
C	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench.		I.+	I.+	I.+		
C	<i>Campanula persicifolia</i> L.				I.+	I.+	I.+
C	<i>Carex sylvatica</i> Huds.		I.+	I.+	II.+		
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.		II.+	I.+	I.+		
C	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.		I.+			I.+	I.+
C	<i>Juniperus communis</i> L.		I.+	I.+	I.+		

Таблица 3.3. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	
C	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.					I.+	I.+	I.+
D	<i>Mnium undulatum</i> Hedw.					I.+	I.+	I.+
C	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.			I.+		I.+	I.+	
C	<i>Rosa majalis</i> Herrm.		I.+	II.+		II.+		
C	<i>Trifolium medium</i> L.		I.+			I.+		I.+
C	<i>Valeriana officinalis</i> L.		I.+			II.+	I.+	
B	<i>Betula pendula</i> Roth.		I.+				II.+	
C	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.					I.+	I.+	
C	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth		I.+	I.+				
C	<i>Carex leporina</i> L.						I.+	I.+
C	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.			I.+		I.+		
C	<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub		I.+			I.+	I.+	
B	<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.					I.+	I.+	
C	<i>Glechoma hederacea</i> L.			I.+			I.+	
C	<i>Lapsana communis</i> L.					I.+	I.+	
C	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.						I.+	I.+
C	<i>Origanum vulgare</i> L.			I.+		I.+		
C	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House						I.+	I.+
C	<i>Picris hieracioides</i> L.		I.+			I.+		
C	<i>Primula veris</i> L.					I.+		I.+
C	<i>Pyrola media</i> Sw.		I.+	I.+				
C	<i>Rubus caesius</i> L.			I.+		I.+		
C	<i>Rumex acetosa</i> L.					I.+	I.+	
C	<i>Scutellaria galericulata</i> L.			I.+		I.+		
C	<i>Sedum telephium</i> L.		I.+			I.+		
B, C	<i>Swida alba</i> (L.) Opiz					I.+	I.+	
C	<i>Vicia cracca</i> L.			I.+		I.+		
C	<i>Vicia sepium</i> L.		I.+	I.+				
C	<i>Viola riviniana</i> Reichenb.						I.+	I.+
C	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.					I.+		
C	<i>Agrostis stolonifera</i> L.					I.+		
C	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth		I.+					
C	<i>Campanula glomerata</i> L.					I.+		
B	<i>Caragana arborescens</i> Lam.						I.+	
C	<i>Centaurea jacea</i> L.					I.+		
C	<i>Centaurea phrygia</i> L.					I.+		
C	<i>Clinopodium vulgare</i> L.					I.+		
C	<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A.Br.						I.+	
C	<i>Festuca rubra</i> L.					I.+		
C	<i>Galium boreale</i> L.					I.+		
C	<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Miller						I.+	
C	<i>Heracleum sibiricum</i> L.					I.+		
C	<i>Hieracium umbellatum</i> L.					I.+		
C	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.					I.+		
C	<i>Laserpitium prutenicum</i> L.					I.+		
C	<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.					I.+		
C	<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench					I.+		
B	<i>Pinus sylvestris</i> L.					I.+		
C	<i>Plantago major</i> L.					I.+		
C	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.					I.+		
C	<i>Poa pratensis</i> L.						I.+	
C	<i>Poa trivialis</i> L.					I.+		
C	<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce					I.+		
C	<i>Pyrus communis</i> L.		I.+					

Таблица 3.3. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
B	<i>Pyrus communis</i> L.				I.+		
B	<i>Rhamnus cathartica</i> L.				I.+		
C	<i>Ribes nigrum</i> L.					I.+	
B, C	<i>Salix cinerea</i> L.				I.+		
C	<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.				I.+		
C	<i>Solanum dulcamara</i> L.					I.+	
C	<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.		I.+				
C	<i>Thalictrum lucidum</i> L.				I.+		
C	<i>Trientalis europea</i> L.					I.+	
C	<i>Tussilago farfara</i> L.				I.+		
A, C	<i>Ulmus glabra</i> Huds.		I.+			I.+	
C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.				I.+		
C	<i>Vicia sylvatica</i> L.		I.+				

3.4.4. Оценка признаков сукцессионного состояния лесных биотопов

Для оценки сукцессионного состояния биотопов были использованы следующие признаки (Заугольнова и др., 1995)¹:

- Степень флористического богатства - отношение числа видов реальной флоры к числу видов потенциальной флоры, выраженное в процентах. В потенциальную флору включались все виды флоры нечерноземной полосы России, экологические амплитуды которых по основным факторам среды соответствовали диапазонам балловых оценок биотопов по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова. Показатель рассчитывался отдельно для каждой синузии.
- Число видов на площадках размером 100 м².
- Доля участия R-видов (эксплерентов) в древесном ярусе - отношение покрытия эксплерентных видов к суммарному покрытию всех видов древесного полога, выраженное в процентах.
- Степень доминирования - отношение покрытия наиболее обильного вида к суммарному покрытию видов данного яруса и данной синузии, выраженное в процентах. Показатель рассчитывался отдельно для каждой синузии.
- Доля демографически полночленных популяций - процент видов с полночленными популяциями от общего числа видов синузии. Показатель рассчитывался для синузий деревьев и кустарников.
- Доля неморальных видов - отношение суммарного покрытия видов неморальной группы (с учетом обилия) к суммарному обилию видов травяного покрова, выраженное в процентах.

Перевод количественных оценок в балльные проводился на основе разработанных шкал (Заугольнова и др., 1995).

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 (рис. 3.5 - 3.6), то есть с участками, ранее не претерпевшими распашку, или с послепахотными землями, давно заросшими лесом (по крайней мере 400-500 лет назад).

Во флористическом отношении для широколиственных лесов характерно абсолютное господство неморальных видов (табл. 3.3, 3.4), причем некоторые из них (*Mercurialis perrenis*, *Anemonoides ranunculoides*,

¹ Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Пушкинского университета Л.Г.Ханиной и Е.М.Глухой за консультации и предоставленную возможность обработки геоботанических описаний с помощью информационно-аналитической системы.

Corydalis solida, *Galium odoratum*) могут служить индикаторами длительно нераспахивавшихся и непаханных лесов. К особо характерным признакам слабо нарушенных широколиственных лесов относится хорошее развитие синузии ранневесенних эфемероидов.

Наиболее сохранившиеся участки широколиственных лесов располагаются на территориях Коробовского и Съяновского лесопарков (рис. 3.5 - 3.8), где они занимают соответственно 27,2% и 19,8% от площади лесных массивов.

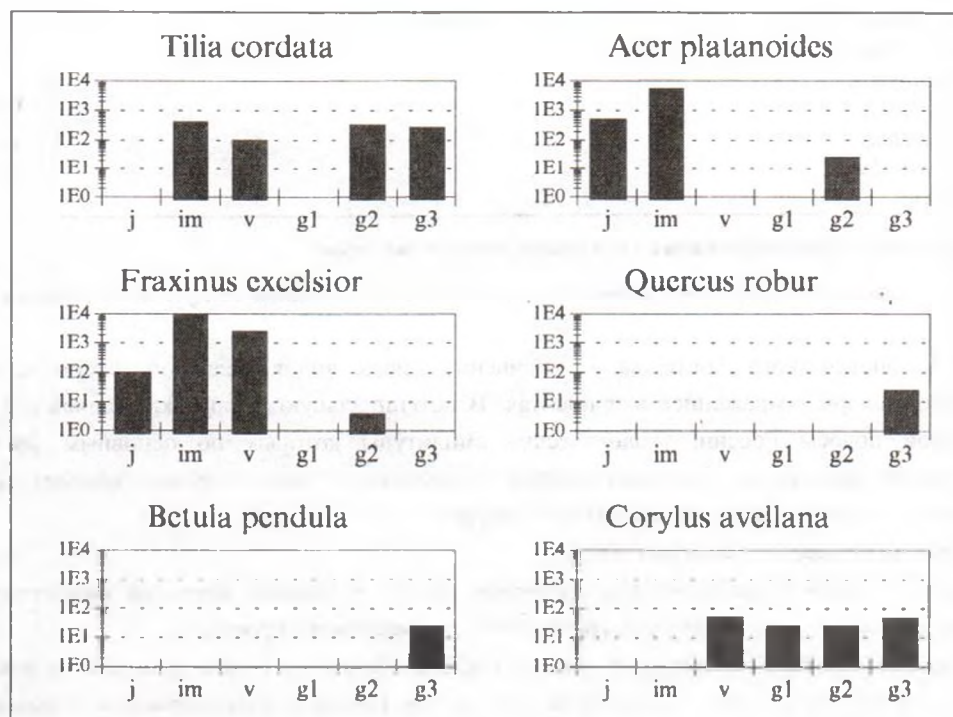


Рис. 3.11. Онтогенетические спектры популяций основных древесных видов наиболее сохранившегося участка широколиственного леса (кв. 13, выд 7). По оси x - онтогенетические состояния, по оси y - логарифм численности на 1 га.

Fig. 3.11. Ontogenic structure of tree population in the best preserved terrain of broad-lived forest (quarter 13, contour 7). X-axis - ontogenetic group, Y-axis - number, steam/ha in logarithmic scale.

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 (квартал 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 первом ярусе, 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 метра. Кроме того, в первом ярусе 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 метров от

генеративных деревьев ясеня, отмечается высокая численность имматурных 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. 3.11).

В травяном покрове господствующее положение занимают типично неморальные виды, встречающиеся в разных соотношениях и сочетаниях, а именно, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *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*, *Stachys 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 флористического богатства (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. 3.4).

Столь резкие различия в сохранности флоры можно объяснить тем, что длительно лесные биотопы Съяновского лесопарка в отдаленном прошлом вероятно прошли через стадию сельскохозяйственного использования. Абсолютное господство в I ярусе 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% (табл. 3.4). В ярусе подроста и подлеска (ярус B) доминируют виды, относящиеся к пациентам (липа, жимолость лесная) и виолентам (лещина обыкновенная), причем каждая из этих групп видов может господствовать. В синузии кустарников степень флористического богатства составляет 50% от потенциально возможного числа видов. Столь слабая сохранность видового состава кустарников связана с недостаточно благоприятной световой обстановкой под пологом широколиственных лесов и отсутствием гээп-мозаики. В синузии трав степень флористического богатства составляет всего 44-46% от потенциально возможного, что также можно объяснить неблагоприятной световой обстановкой под пологом деревьев и кустарников (исчезли светолюбивые опушечные, опушечно-полянны виды), а также отсутствием мозаики ветровально-почвенных комплексов. В травяном покрове (ярус C) в дубравах абсолютное господство принадлежит видам неморальной группы, число и участие видов других эколого-ценотических групп незначительно (табл. 3.4). 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 (табл. 3.3) по сравнению с другими типами сообществ.

В отличие от описанной выше ситуации, на территории заповедника "Горки" преобладают леса резко отличного облика. Это одновозрастные березовые насаждения VI-VIII классов возраста, которые занимают 64% лесопокрытой площади. Формирование таких насаждений было связано с зарастанием пашни, концентрированных вырубков, выпасом, а также многократными рубками березовых молодняков.

Таблица 3.4. Оценка признаков сукцессионного состояния биотопов, сформировавшихся на длительно лесных землях в результате многократных рубок.

Successional state estimation of the biotop, formed on long forest territory as a result of repeated clear-cutting.

Биотопы	Дубравы		Неморальные березняки		
	Коробовский	Сьяновский	Коробовский	Сьяновский	Богдановский
Лесные массивы					
Число описаний	37	16	27	4	8
Общее число видов	89	84	78	69	57
Синузия деревьев					
Доля демографически полночленных популяций, %	33,3	25	30	18,2	10
Доля R-видов в древесном ярусе, %	24,2	28,3	82,5	92,7	73,8
Степень флористического богатства, в %	80	53,3	66,7	68,8	66,7
Число видов во всех описаниях	12	8	10	11	10
Степень доминирования в древесном ярусе, %	46,5	47,5	64,9	43,9	55,3
Среднее (максимальное) число видов в ярусе А на 100 м ²	2 (5)	2,1 (4)	2,1 (4)	2,5 (4)	2,5 (4)
Синузия кустарников					
Степень флористического богатства, %	50	50	41,2	46,7	46,7
Число видов во всех описаниях	8	8	7	7	7
Среднее (максимальное) число видов на 100 м ²	2,8 (7)	2,9 (7)	3 (5)	5,9 (7)	6,8 (7)
Доля демографически полночленных популяций, %	50	50	57,1	71,4	71,4
Степень доминирования в синузии кустарников	82	38,4	84,9	42,5	30,3
Синузия трав					
Степень флористического богатства, %	44,3	46,8	41,3	39,5	34,5
Доля неморальных видов, %	47,8	47,4	48,3	30	44,6
Число видов во всех описаниях	62	65	57	47	40
Среднее (максимальное) число видов на 100 м ²	14,6 (24)	23,4 (33)	15,4 (25)	19,4 (24)	26,3 (31)
Степень доминирования в синузии трав	14,5	38,4	12,4	42,5	11,8

Березняки неморальные

Березовые леса, произрастающие на длительно лесных территориях, отличает значительное участие широколиственных видов, особенно в травяном покрове. Поэтому этот вариант лесных биотопов 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 I ярусе принадлежит эксплерентным (R-) видам (березам повислой и пушистой, осине), причем их доля в древесном ярусе варьирует от 74 до 93% (табл. 3.3, 3.4). По степени флористического богатства неморальные березняки близки к дубравам, однако количественное участие широколиственных видов в древесном ярусе невелико. Часто в I и 2 ярусах 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 флористического богатства в синузии кустарников дубравы и неморальные березняки отличаются слабо (табл. 3.4), 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*, *Galeobdolon luteum*, *Ranunculus cassubicus*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Convallaria majalis*.

Березняки разнотравные

Леса, возникшие в результате естественного зарастания пащны, 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 первом ярусе абсолютное доминирование (96-100%) имеют эксплерентные виды (береза бородавчатая и пушистая с примесью осины), а примесь широколиственных деревьев полностью отсутствует или незначительна (табл. 3.3, 3.5). 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 (табл. 3.5). 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 флористического богатства в синузии трав за счет увеличения доли луговых и лугово-опушечных видов. Однако доля неморальных видов трав заметно снижается (табл. 3.5) по сравнению с длительнолесными биотопами (табл. 3.4). 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*. 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 наиболее обычны *Atrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Eurhynchium hians* (таблица 3.3).

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 многочисленных видов деревьев и кустарников (преимущественно широколиственных) в сосновых культурах дает основание отнести их к сложным борам.

В первом ярусе абсолютное господство принадлежит сосне (*R*-вид) (табл. 3.5). 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 обычны 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 флористического богатства по сравнению с другими лесными биотопами, 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.

Таблица 3.5. Оценка признаков сукцессионного состояния биотопов, сформировавшихся на послепахотных землях

Successional state estimation of the biotop, formed on former agricultural territory

Биотопы	березняки разнотравные				культуры сосны				культуры ели	
	Коробовский	Сьяновский	Богдановский	Казанский	Коробовский	Сьяновский	Богдановский	Казанский	Коробовский	Богдановский
Число описаний	35	5	9	12	6	2	2	14	5	4
Общее число видов	112	70	85	107	66	49	66	87	56	51
Синузия деревьев										
Доля демографически полночленных популяций, %	16,7	33,3	20	25	10	10	0	30,8	0	0
Доля R-видов в древесном ярусе, %	100	95,7	100	96,6	84,8	100	100	82,6	52,3	22,6
Степень флористического богатства, %	80	60	66,7	75	62,5	62,5	68,8	81,3	56,3	48,3
Число видов во всех описаниях	12	9	10	12	10	10	11	13	9	8
Степень доминирования в древесном ярусе, %	66,4	53,1	67,7	69,3	67,3	68,7	56,2	53,9	47,7	77,4
Синузия кустарников										
Степень флористического богатства, %	56,3	50	41,2	77,8	56,3	62,5	56,3	56,3	53,3	51,7
Число видов во всех описаниях	9	8	7	14	9	10	9	9	8	8
% демограф. полночленных популяций	66,7	62,5	42,9	35,7	66,7	70	55,6	77,8	37,5	62,5
Степень доминирования в синузии кустарников, %	36,1	45,2	87,5	32	40,5	28	37,5	29,4	60	55,5
Синузия трав										
Степень флористического богатства, %	55,1	43,3	41,5	45,3	31,1	24,1	28,4	40,1	39,6	19,2
Доля неморальных видов, %	28,8	25,7	21,8	16,9	19,4	24,6	19,1	26,5	29,4	24,1
Число видов во всех описаниях	81	52	63	73	42	27	40	57	38	28
Степень доминирования в синузии трав, %	8,42	45,2	7,55	7,17	10,2	28	10,3	9,32	13	12,9

В синузии трав доминирующие позиции занимают эксплерентные виды (*Impatiens parviflora*, *Ajuga reptans*, *Rubus saxatilis*, *Urtica dioica*), а также *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* (табл. 3.3). Участие неморальных видов в синузии трав составляет всего 19-27%, что значительно меньше чем в длительно лесных биотопах (табл. 3.4, 3.5). Степень флористического богатства также имеет низкие значения, что еще раз свидетельствует об искусственном происхождении современных сосновых насаждений на месте бывших пахотных земель.

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 развит слабо. Демографически полночленные популяции деревьев полностью отсутствуют, а степень флористического богатства древесной синузии имеет самые низкие значения.

В кустарниковой синузии доминирующие позиции 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 степень флористического богатства кустарников (табл. 3.5).

Сомкнутый древесный полог, низкая освещенность, накопление хвойной подстилки приводят к невысокому флористическому разнообразию синузии трав еловых насаждений (табл. 3.3). Участие неморальных видов в травяном покрове невелико и колеблется в пределах 24-29% (табл. 3.5). Однако по числу видов в травяном покрове преобладает неморальная эколого-ценотическая группа, меньше видов бореальной группы. В молодых культурах, а также в насаждениях с участием сосны и мелколиственных в первом ярусе, можно увидеть 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 в качестве доминантов выступают *Oxalis acetosella*, *Geum rivale*, *G. urbanum* и др. виды. Хорошо выражен моховой покров с доминированием *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.

3.5. Современное состояние и прогноз развития островных лесных массивов на основе популяционного анализа

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 была занята лесными землями и не распаивалась (рис. 3.5, 3.6).

Рассмотрение онтогенетического состава популяций древесных и кустарниковых видов в лесах с преобладанием дуба в I ярусе свидетельствует о 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 (табл. 3.4, 3.6). 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 первом ярусе, имеет инвазионно-регрессивный спектр с максимумами на средневозрастных генеративных (послевого происхождения) и иматурных особях, имеющих крайне низкую степень жизнестойкости. При такой онтогенетической структуре популяций в будущем произойдет резкое уменьшение (вплоть до полного исчезновения) участия дуба в первом ярусе за счет естественного отпада, а низкая освещенность под 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, 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 жизнестойкость. 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 первом ярусе в связи с низкой освещенностью под пологом леса оборот поколений сохранился лишь у двух видов: липы и лещины (табл. 3.6). Под липовым пологом наблюдается инвазия теневыносливых видов (остролистного клена, реже ясеня обыкновенного) в связи

с постоянным поступлением семян от сохранившихся в первом ярусе единичных генеративных деревьев этих пород. Остальные виды древесной синузии имеют регрессивный онтогенетический спектр и в будущем можно ожидать полное исчезновение 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 (табл. 3.6).

Таблица 3.6. Усредненные онтогенетические спектры популяций древесных и кустарниковых видов в широколиственных лесах Коробовского лесопарков (экз/га)

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in broad-leaved forests of Korobovsky stock (steam/ha)

Виды	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>	
Дубняки								
<i>Tilia cordata</i>	20	1780	393	33	5	3		2234
<i>Quercus robur</i>	130	690		3	761	145	5	1734
<i>Acer platanoides</i>	10	320	40		3			373
<i>Populus tremula</i>	50	70			33	13		166
<i>Betula pubescens</i>			13	38	38	13		102
<i>Betula pendula</i>					20	20		40
<i>Malus sylvestris</i>		10						10
<i>Corylus avellana</i>	70	580	420	120	430	210	23	1853
<i>Lonicera xylosteum</i>	100	500	540	140	60			1340
<i>Euonymus verrucosa</i>	240	590	340	10				1180
<i>Viburnum opulus</i>	220	310	50					580
<i>Sorbus aucuparia</i>	160	260	40	30	33			523
<i>Frangula alnus</i>		20		10		10	20	60
Липняки								
<i>Tilia cordata</i>	75	3737	376		225	163		4576
<i>Acer platanoides</i>	575	2956	31		6			3568
<i>Fraxinus excelsior</i>	25	721			6			752
<i>Populus tremula</i>	25					25	6	56
<i>Quercus robur</i>					25	25	6	56
<i>Betula pendula</i>						6		6
<i>Corylus avellana</i>		175	200	113	288	188	50	1014
<i>Viburnum opulus</i>	175	125	6					306
<i>Lonicera xylosteum</i>		6	100	25	113			244
<i>Sorbus aucuparia</i>	50	100	13					163
<i>Euonymus verrucosa</i>		75	56					131

В березняках неморальных (возраст 60-80 лет), развивающихся на длительно лесных землях, онтогенетические спектры доминирующих в первом ярусе эксплерентных видов (берез повислой и пушистой) относятся к регрессивному типу с резким преобладанием старых генеративных особей, которые в ближайшее десятилетие будут интенсивно выпадать из древостоя (табл. 3.7). Единственным видом, формирующим полночленный возрастной спектр, является дуб, однако плотность популяций этого вида очень 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 с максимумом на имматурных особях нормальной жизнестойкости (табл. 3.7). Инвазия клена остролистного происходит очень слабо, что связано со слабым заносом семян из участков дубрав, где этот вид сохранился в первом ярусе.

Таблица 3.7. Усредненные онтогенетические спектры в неморальных березняках Коробовского лесопарка (экз/га)

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in nemoral (on long forest territory as a result of repeated clear-cutting) birch forests of Korobovsky stock (steam/ha)

Виды	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>	
<i>Tilia cordata</i>	20	1960	297	25	3			2305
<i>Quercus robur</i>	50	190	60	20	10	30	5	365
<i>Betula pendula</i>				3	108	192	45	348
<i>Acer platanoides</i>	10	120	13					143
<i>Betula pubescens</i>			8	26	43	45		122
<i>Malus sylvestris</i>	10	38	3					51
<i>Populus tremula</i>	10					5		15
<i>Salix caprea</i>				3				3
<i>Corylus avellana</i>	10	460	300	200	345	117	155	1587
<i>Lonicera xylosteum</i>		210	160	50	88	60		568
<i>Sorbus aucuparia</i>	60	345	27	13				445
<i>Viburnum opulus</i>	230	170	10					410
<i>Euonymus verrucosa</i>	20	50		10		2		82
<i>Frangula alnus</i>	25	30			15	2		72

В кустарниковом ярусе абсолютное господство принадлежит лещине, а плотность популяций других видов кустарников невысока. По сравнению с биотопами 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 о возможной смене неморальных березняков на липняки с единичной примесью дуба и остролистного клена.

Усредненные данные по онтогенетическому составу популяций древесных видов в разнотравных березняках Коробовского лесопарка (возраст 60-70 лет), имеющих послепахотное происхождение, представлены в табл. 3.8.

Следует отметить, что здесь практически полностью отсутствуют популяции деревьев, имеющие полночленные онтогенетические спектры. Регрессивные онтогенетические спектры отмечены у березы бородавчатой, занимающей в настоящее время господствующие позиции в I ярусе. 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. Среди 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 (табл. 3.8). 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 возрасти доля неморальных видов.

Таблица 3.8. Усредненные онтогенетические спектры в разнотравных березняках Коробовского лесопарка (экз/га)

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in heteroherbs (former agricultural lands) birch forests of Korobovsky stock (steam/ha)

Виды	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>s</i>	
<i>Tilia cordata</i>	14	449	187	14				664
<i>Populus tremula</i>	314	188				25	5	532
<i>Betula pendula</i>					188	237	13	438
<i>Quercus robur</i>	7	281	34	2		2		326
<i>Betula pubescens</i>		27	46	75	56	66	21	291
<i>Malus sylvestris</i>	14	198	9					221
<i>Salix caprea</i>		18	7	7				32
<i>Picea abies</i>		14						14
<i>Acer platanoides</i>		7						7
<i>Alnus incana</i>			7					7
<i>Sorbus aucuparia</i>	250	1707	347	11				2315
<i>Frangula alnus</i>	157	336	243	229	136	93	78	1272
<i>Viburnum opulus</i>	307	686	164	14	14	7		1192
<i>Lonicera xylosteum</i>	29	343	232	161	146	57		968
<i>Corylus avellana</i>	43	354	225	161	71	25	7	886
<i>Padus avium</i>	143	272	15					430
<i>Rosa majalis</i>		43	86					129
<i>Ribes rubrum</i>	11	14						25
<i>Salix aurita</i>		7	14					21
<i>Euonymus verrucosa</i>				7				7
<i>Juniperus communis</i>		4						4
<i>Salix cinerea</i>		4						4

В послепахотных березняках 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 метров в ярусе подлеска доминирует виргинильный подрост липы, которая угнетает развитие подроста других видов деревьев и кустарников. На расстоянии 40-100 метров подрост липы содоминирует с генеративными особями лещины обыкновенной, что приводит к неблагоприятной световой обстановке под их пологом. На расстоянии 120-250 метров 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 метров 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 послепахотных 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 опушечной и луговой групп, в то время как число видов других групп изменяется незначительно (табл. 3.9). Увеличение числа видов происходит за счет опушечной, луговой и сорной эколого-ценотических групп. Что касается соотношения видов по типам стратегий в ярусах В и С, то по мере удаления от участков дубрав

уменьшается доля виолентов, возрастают доля эксплерентных видов и общее число видов на единицу площади (табл. 3.9). По сравнению с лесами, сформировавшимися в результате рубок доля эксплерентных видов возрастает в 1,7-1,8 раза.

Анализ видового состава травяного покрова в послепахотных березняках Коробовского и Съяновского лесопарков на разном расстоянии от ближайших участков широколиственного леса дал возможность оценить миграционные возможности некоторых неморальных видов. Часть неморальных видов совсем не встречается в послепахотных березняках (*Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Galium odoratum*, *Campanula latifolia*), что по видимому можно объяснить необратимым изменением верхних горизонтов почв при распахке, а также ограниченными возможностями расселения данных видов.

Таблица 3.9. Показатели разнообразия лесных ценозов на разном расстоянии от источника семян (avg - среднее значение, max - максимальное)

Biodiversity index of forest community in different distance from seed source (avg - average, max - maximum)

Показатели	Дубравы		Послепахотные березняки на разном расстоянии от источника семян,					
			м					
			20-50		60-150		160-350	
	avg	max	avg	max	avg	max	avg	max
Число травянистых видов по эколого-ценотическим группам:								
Неморальная	11	16	8.4	11	8	11	7.4	10
Бореальная	0.7	2	1.3	3	1.4	3	2	3
Нитрофильная	2.4	6	3.1	6	4.5	8	5.1	8
Опушечная	2	9	4.1	7	5.7	10	8.4	12
Луговая	0.1	3	1.1	3	2.1	4	3.2	7
Сорная	0.5	2	0.3	1	0.5	1	0.6	2
Прочие виды	0.5	2	1	2	0.9	2	1.1	2
Всего	17	33	19.1	26	23.1	34	27.9	34
Процентное участие видов разных стратегий с учетом обилия								
Ярус А:								
эксплеренты	24.9	69.2	100	100	100	100	100	100
патенты	30.8	100	0	0	0	0	0	0
виоленты	44.3	100	0	0	0	0	0	0
Ярус В:								
эксплеренты	5.9	45.5	9.5	31.3	12.1	30.4	20.1	46.7
патенты	58.6	100	55.5	100	58.8	78.9	59.3	73.7
виоленты	35.5	100	35	100	29.1	53.8	20.5	46.2
Ярус С:								
эксплеренты	10.6	24.1	19.1	26.2	18.4	31	19.3	25.5
патенты	64.2	81.8	57.7	66	66.6	76.6	63	68.8
виоленты	25.3	42.3	23.2	33.3	15	20	17.8	22.5

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 метров от границы непахавшегося 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 метров от межи. Пролесник многолетний спорадически встречается на расстоянии до 30 метров, 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 метров, 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 кострца 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 метров 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.

3.5.2. Съяновский лесопарк

Съяновский 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. 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 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 (табл. 3.10). В травяном покрове абсолютное господство принадлежит видам неморальной группы. В будущем здесь можно ожидать формирование моnodоминантных липовых лесов.

Таблица 3.10. Усредненные онтогенетические спектры популяций древесных и кустарниковых видов в липняках Съяновского лесопарков (экз/га)

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in lime-forests (on long forest territory as a result of repeated clear-cutting) of S'janovsky stock (steam/ha)

Виды	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>	
<i>Tilia cordata</i>	34	4010	78	112	450	50		4734
<i>Quercus robur</i>	144	152		6	16	16		334
<i>Populus tremula</i>	10	208			12	14		244
<i>Betula pubescens</i>				4	30	14	8	56
<i>Acer platanoides</i>	2	24	4					30
<i>Betula pendula</i>					4	2		6
<i>Malus sylvestris</i>		6						6
<i>Lonicera xylosteum</i>	2	12	50	132	116	2		314
<i>Sorbus aucuparia</i>	12	272						284
<i>Viburnum opulus</i>	18	232	4					254
<i>Euonymus verrucosa</i>		22	96	16				134
<i>Frangula alnus</i>		100	2					102
<i>Corylus avellana</i>		4	10	2		6		22
<i>Padus avium</i>		4						4

Неморальные березняки Съяновского лесопарка, развивающиеся на длительно лесных землях по онтогенетической структуре популяций деревьев и кустарников мало чем отличаются от аналогичных биотопов Коробовского лесопарка (табл. 3.11). Широколиственные леса с господством липы представляют собой мощный источник распространения семян липы и других неморальных видов. Анализ нескольких центрбежно расположенных пробных площадей, заложенных в послепашотных березняках, показывает, что наиболее активно инвазия липы происходит на расстоянии 50-100 м от липового ядра (табл. 3.12), 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 (табл. 3.12). В послепашотных березняках хорошо выражена сингузия кустарников, в которой доминируют крушина и жимолость лесная.

Расстояние от источников семян оказывает влияние на видовой состав сингузии 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 Съяновского лесопарка, можно ожидать формирование липовых и липово-дубовых лесов, в которых значительно увеличится доля неморальных видов в составе всех сингузий.

Таблица 3.11. Усредненные онтогенетические спектры популяций древесных и кустарниковых видов в неморальных березняках (60-80 лет) Съяновского лесопарка (экз/га). (Усредненные данные по 3 пробным площадям, ПП 90-4, 90-10, 90-2 (кв.61, 53)).

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in nemoral birch forests (on long forest lands as a result of repeated clear-cutting) of S'janovsky stock (steam/ha)

Вид	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>	
<i>Betula pubescens</i>			29	1	51	295	81	457
<i>Betula pendula</i>					19	224	8	251
<i>Tilia cordata</i>		4779	2491	108	5			7383
<i>Quercus robur</i>	42	187	1	4	7	35	8	283
<i>Acer platanoides</i>	10	65	12					88
<i>Populus tremula</i>		59				11		69
<i>Alnus incana</i>		29	5					35
<i>Malus sylvestris</i>	8	24						32
<i>Salix caprea</i>		16	3					19
<i>Picea abies</i>		5	7	2				14
<i>Sorbus aucuparia</i>	48	1007	180					1235
<i>Padus avium</i>		125	27					152
<i>Lonicera xylosteum</i>		41	56	165	216	299	56	833
<i>Frangula alnus</i>	16	132	287	144	49			613
<i>Viburnum opulus</i>	123	176	36					334
<i>Corylus avellana</i>		17	24	48	45	1		136
<i>Euonymus verrucosa</i>			20		8			28

Таблица 3.12. Онтогенетические спектры популяций древесных и кустарниковых видов в послепахотных березняках (60-70 лет) Съяновского лесопарка (экз/га).

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in heteroherbs birch forests (former agricultural lands) S'janovsky stock (steam/ha)

Вид	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>	
Послепахотный березняк на расстоянии 50 м от источника семян. ПП 87-2 (кв. 56, выд. 22)								
<i>Betula pubescens</i>			137	140	56	28		361
<i>Betula pendula</i>			4	12	36	160	8	220
<i>Tilia cordata</i>		4126	1133					5259
<i>Populus tremula</i>		200			28	16		244
<i>Quercus robur</i>	27	147	8	16		4	4	206
<i>Pinus sylvestris</i>					8	24		32
<i>Picea abies</i>		24						24
<i>Ulmus laevis</i>		6						6
<i>Sorbus aucuparia</i>		1680	80					1760
<i>Salix caprea</i>		40	40					80
<i>Malus sylvestris</i>		40						40
<i>Pirus communis</i>		13						13
<i>Frangula alnus</i>		1120	1800	300	300	720	440	4680
<i>Lonicera xylosteum</i>		160	200	240	160			760
<i>Viburnum opulus</i>		600	40					640
<i>Corylus avellana</i>		27	33	73	33			166
<i>Crataegus sanguinea</i>		80	40					120
Послепахотный березняк на расстоянии 700 м от источника семян. ПП 87-1 (кв. 58, выд. 2)								
<i>Betula pendula</i>				20	116	328	20	484
<i>Betula pubescens</i>		50	25	20	28	264	92	479
<i>Quercus robur</i>		450	25					475
<i>Populus tremula</i>		400				16		416
<i>Tilia cordata</i>		200						200
<i>Picea abies</i>			25	78				103
<i>Salix caprea</i>		25						25
<i>Pinus sylvestris</i>						16		16
<i>Malus sylvestris</i>			4					4
<i>Sorbus aucuparia</i>	100	500	350					950
<i>Padus avium</i>		50						50
<i>Frangula alnus</i>	200	2175	2000	1500	825			6500
<i>Lonicera xylosteum</i>		825	700	450	275			2250
<i>Viburnum opulus</i>	625	650	150	275	100			1800
<i>Juniperus communis</i>	50	300						350
<i>Crataegus sanguinea</i>		25	25	25				75

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, 3.10). В связи с этим, в Богдановском лесопарке наблюдается очень незначительное участие липы и других широколиственных видов деревьев (за исключением дуба).

Рассмотрим онтогенетические спектры популяций в березняках неморальных, развивавшихся на длительно лесных землях и испытавших несколько приемов сплошных рубок (табл. 3.13). Березы бородавчатая и пушистая занимают господствующие позиции в верхнем ярусе. Береза бородавчатая, как правило, занимает первый ярус, а береза пушистая преобладает во втором ярусе. Для этих видов характерен неполночленный регрессивный возрастной спектр (табл. 3.13) 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. В возрастных спектрах березы бородавчатой полностью отсутствует молодая фракция. У березы пушистой в небольшом количестве отмечены виргинильные низкой степени жизнестойкости.

Ценопопуляции дуба относятся к инвазионно-регрессивному типу. Среди взрослых особей преобладают старые генеративные деревья порослевого происхождения, находящиеся во втором ярусе (табл. 3.13). Численность взрослых деревьев дуба варьирует в пределах 10-30 экз/га. Часть угнетенных деревьев переходит в сенильное состояние и отмирает. Подрост дуба представлен *j* и *im* особями по высоте не превышающими 0,5-1,5 м. Основную долю подроста составляют особи пониженной жизнестойкости. Численность подроста дуба выше, как правило, на участках с большим участием дуба в верхнем ярусе. Численность дубового подроста зависит также от плотности кустарникового яруса, представленного лещиной и крушиной. На участках с высокой плотностью кустарников смертность подроста дуба более высокая.

Таблица 3.13. Усредненные возрастные спектры популяций древесных и кустарниковых видов в неморальных березняках в 26 квартале Богдановского лесопарка (экз/га). (Средние данные по трем пробным площадям: III 7-5, 7-6, 7-9)

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in nemoral birch forests (on long forest territory as a result of repeated clear-cutting) in 26 quarter of Bogdanovsky stock (steam/ha).

Вид	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>s</i>	
<i>Betula pubescens</i>			84	6	18	201	57	366
<i>Populus tremula</i>		281				31	2	314
<i>Betula pendula</i>					4	221	27	248
<i>Quercus robur</i>	54	306	3		3	16	6	387
<i>Tilia cordata</i>		2	10					11
<i>Picea abies</i>		6						6
<i>Ulmus glabra</i>		3						3
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	613	7					622
<i>Malus sylvestris</i>		53						53
<i>Salix caprea</i>		30						30
<i>Padus avium</i>		18						18
<i>Pyrus communis</i>		3						3
<i>Frangula alnus</i>	3	322	548	800	883	56	16	2628
<i>Corylus avellana</i>	12	457	415	130	167	12	8	1200
<i>Rosa majalis</i>		349	40					389
<i>Viburnum opulus</i>	8	199	47					254
<i>Lonicera xylosteum</i>			15	3	5			23
<i>Salix aurita</i>		11						11
<i>Euonymus verrucosa</i>			3					3

Ценопопуляции осины относятся к тому же типу, что и у дуба (табл. 3.13). В настоящее время активно отмирают старые генеративные и сенильные деревья, пораженные сердцевинной гнилью. Молодое поколение представлено иматурными особями корнеотпрыскового происхождения. Численность осинового подроста прямо пропорциональна участию осины в составе древостоев.

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

Популяции рябины обыкновенной, ивы козьей, яблони лесной, черемухи, ели, вяза гладкого, груши обыкновенной, калины, бересклета бородавчатого, боярышника кроваво-красного инвазионные (табл. 3.13). По численности преобладают рябина, ива козья, черемуха. Значительно уступают им ель, вяз и груша. 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.

Рассмотрим состояние популяций древесных видов в послепахотных березняках 25 квартала Богдановского лесопарка, где занос семян позднесукцесивных видов крайне ограничен большим расстоянием. Проведенные исследования показали (табл. 3.14), что популяции основных доминантов древостоя - берез пушистой и бородавчатой - находятся в регрессивном состоянии. В возрастных спектрах этих видов преобладают средневозрастные и старые генеративные особи. По сравнению с бородавчатой березой, береза пушистая имеет более устойчивые позиции, за счет ее большей теневыносливости. Незначительную примесь составляет осина, популяции которой являются инвазионно-регрессивными.

Таблица 3.14. Усредненные онтогенетические спектры популяций деревьев и кустарников (экз/га) в послепахотных березняках, расположенных в центральной части Богдановского лесопарка (25 квартал, по данным 15 пробных площадей)

Average ontogenetic spectra of tree and scrub species populations in heteroherbs birch forests (on former agricultural lands) in the central part of Bogdanovsky stock (25 quarter) (steam/ha).

Вид	Онтогенетические состояния							Сумма
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>s</i>	
<i>Betula pendula</i>				1	19	332	10	362
<i>Betula pubescens</i>		1	33	55	45	24	2	159
<i>Salix caprea</i>		62	23	1	1			86
<i>Malus sylvestris</i>		54	2	1				57
<i>Alnus incana</i>		42	5	1				48
<i>Quercus robur</i>		26	3	3	1	2		34
<i>Populus tremula</i>		8			18	8		34
<i>Tilia cordata</i>		3	4					7
<i>Picea abies</i>		1	5	1				6
<i>Ulmus glabra</i>			1					1
<i>Pinus sylvestris</i>					1			1
<i>Sorbus aucuparia</i>		1008	246					1254
<i>Frangula alnus</i>	23	254	277	185	231	108	8	1085
<i>Corylus avellana</i>	8	46	54	46	154			308
<i>Viburnum opulus</i>		123	92					215
<i>Lonicera xylostium</i>		8	15	77	85			185
<i>Padus avium</i>		23	15					39
<i>Juniperus communis</i>		23						23
<i>Crataegus sanguinea</i>		8	8					15

В настоящее время под пологом березовых лесов формируется кустарниковый ярус из кустарников (лещины, крушины, рябины и других видов). Наиболее устойчивые позиции имеют полночленные популяции лещины и крушины.

Анализ возобновления древесных видов показывает, что оно недостаточно для формирования устойчивых древостоев. Следует отметить, что в подросте в небольшом количестве встречаются все виды потенциальных ценозообразователей. Наибольшую численность имеет дуб, что связано с сохранением в древостое порослевых угнетенных экземпляров после сплошных рубок. Единичные экземпляры представляют собой источники семян. Численность подроста дуба составляет всего около 30 шт/га, что связано с недостаточно активным плодоношением сохранившихся угнетенных семенников, а также объясняется плохой сохранностью подроста под пологом леса. Одинаково низкую численность (6-7 шт/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 першавого. Следует отметить, что подрост всех потенциальных ценозообразователей, за исключением дуба, имеет высокую жизненность и хорошее состояние.

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 кустарников 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" демутационных 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 с господством липы сердцевидной. В Богдановском лесопарке восстановление популяционных локусов липы задерживается в связи с недостатком семян и с активным формированием сомкнутого яруса 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 демутационных смен в лесах определяется возможностями заноса зачатков и приживания всходов. В ходе демутационных процессов, вместо четких границ между сообществами, имеющих антропогенное происхождение, формируется континуум, связанный с особенностями распространения позднесукцессивных видов. Восстановление климаксовых сообществ кажется проблематичным в связи с недостаточным заносом семян неморальных видов.

Исследования показали, что существующие различия сукцессионного статуса лесов, проявляющиеся в изменении породного состава древостоев, флористического разнообразия лесных ценозов и онтогенетического состава популяций древесных видов, в сходных экологических 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 древостои с обедненным набором неморальных видов. После рубок сохраняются виды деревьев и кустарников, способных к образованию пней поросли, а также в большей степени сохраняется травяной покров с господством неморальных видов трав. Некоторые виды потенциальных ценозообразователей 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, демутационные процессы в лесных массивах заповедника "Горки", протекают на фоне острого дефицита зачатков потенциальных ценозообразователей.

Использование популяционных и флористических методов, наряду с анализом истории хозяйственной деятельности, дало возможность оценить сукцессионное состояние сообществ и лесных массивов, а также - предсказать вероятные направления их смен.

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 позднесукцессионных 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 разновозрастных полидоминантных лесов¹

3.6.1. Предварительные результаты экспериментальных работ в 26 квартале Богдановского лесопарка

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. Задача восстановления естественного хода процессов и сохранения биологического разнообразия в таких случаях не достаточно 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 (разновозрастной 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 естественного возобновления древесных видов, занимавших господствующие позиции в лесах доагрикультурного периода (Леса южного Подмосковья, 1987, Коротков, 1992).

Первые научно-производственные опыты были заложены в 1988 году (рис. 3.12). В результате проведения рубок переформирования были образованы "окна" размерами 0.16 - 0.25 га, в которые проводилась посадка и посев биогруппами основного древесного эдификатора - дуба черешчатого. Для анализа последствий лесохозяйственных мероприятий необходимы сведения о состоянии пробных площадей до их проведения. Краткая характеристика экспериментальных пробных площадей представлена в табл. 3.15. Следует отметить, что ни на одной из пробных площадей не было отмечено удовлетворительного возобновления ценных древесных видов.

Сведения о количестве высаженного посадочного материала, размерах био групп и плотности саженцев и сеянцев в био группах приведены в табл. 3.16. 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./м². Наилучшие показатели были достигнуты при создании культур дуба шпиговкой желудей.

¹ Автор выражает глубокую благодарность директору Природно-исторического заповедника-лесопаркхоза "Горки" Л.А.Агудиной, главному лесничему Е.А.Пильберг, заместителю директора по НИР, к.б.н. Г.А.Федосовой, лесничему Богдановского лесопарка Н.Г.Селиверстову за постоянную поддержку и помощь в работе. Практическая реализация лесохозяйственных мероприятий осуществлялась сотрудниками Богдановского лесопарка под руководством Н.Г.Селиверстова

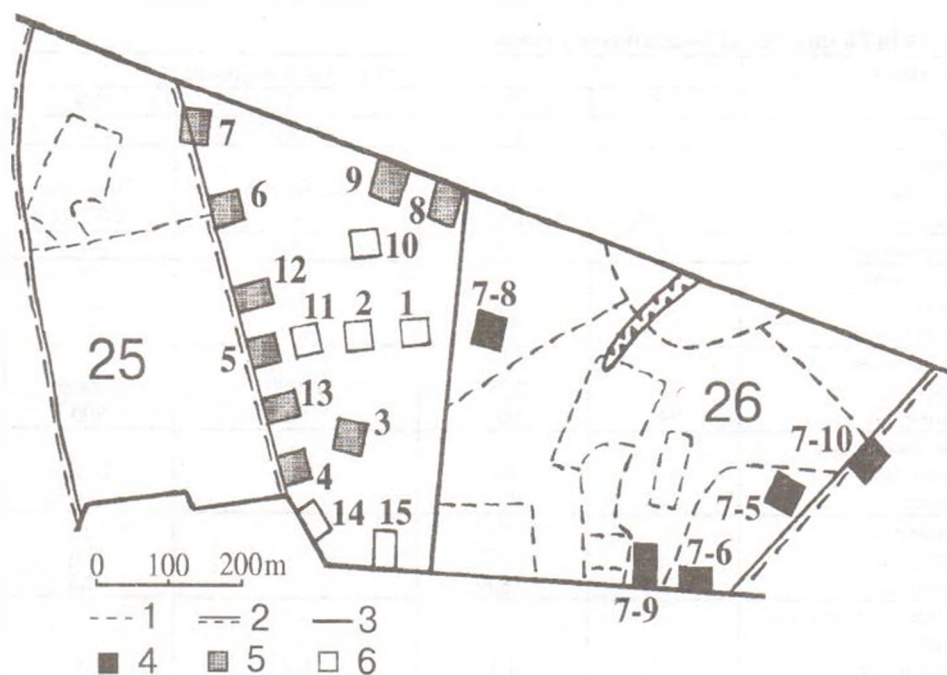


Рис.3.12. Схема размещения экспериментальных пробных площадей в 25-26 кварталах Богдановского лесопарка. Условные обозначения: 1 - границы выделов, 2 - дороги, 3 - границы кварталов, 4 - экспериментальные котловинные рубки 1988 года, 5 - вырубки 1994-95 гг., 6 - вырубки в 1996-1997 гг.

Fig. 3.12. Plan of experimental sample plots in 25-26 quarter of Bogdanovsky stock. Legend: 1 - quarter boundaries, 2 - stratum boundaries, 3 - roads, 4 - experimental gap cutting of 1988 yr., 5 - experimental gap cutting of 1994-95 yr., 6 - gap cutting of 1996-1997 yr.

Таблица 3.15. Таксационная характеристика березовых насаждений в 26 квартала Богдановского лесопарка до проведения экспериментальных котловинных рубок

Estimate characteristics of birch forests (on former agricultural lands) in 26 quarter of Bogdanovsky stock until experimental gap cutting

Показатели	N пробной площади				
	7-5	7-6	7-9	7-8	7-10
Сомкнутость крон яруса А	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9
Формула древостоя	8Б1Д1Ос	8Б1Д1Ос	10Б+Д.Ос	9Б 1Ос	10Б+Ос
Полнота	0,9	0,9	1	0,9	0,8
Запас древесины, кбм/га	295	309	330	212	272
Сомкнутость крон яруса В	0,9	0,9	0,9	0,8	0,8
Численность подроста деревьев, экз/га	1430	575	454	236	1138
Формула подроста	5Д5Ос	5Д3Ос2Ик	4Ик2Бп2Ос2Я6	6Д3Я61Лп	8Ос1Д1Я6
Проективное покрытие яруса С, %	90	90	95	90	90
Число видов:					
Деревьев в ярусе А	4	4	4	3	4
Деревьев в ярусе В	2	4	3	5	2
Кустарников в ярусе В	4	6	2	3	3
Деревьев в ярусе С	3	4	3	5	3
Кустарников в ярусе С	7	5	6	4	7
Трав в ярусе С	26	23	25	32	37

Таблица 3.16. Лесокультурные работы в 26 квартале Богдановского лесопарка

Silvicultural works in 26 quarter of Bogdanovsky stock

Показатели	N пробной площади				
	7-5	7-6	7-8	7-9	7-10
Размер окна, га	0,2	0,12	0,16	0,2	0,15
Дата посадки: желудей	-	30.04.89	23.04.89	30.04.89	-
саженцев	7.05.89	6.05.89	-	4.05.89	10.05.89
Количество биогрупп	3	3	4	11	2
Площадь биогрупп: минимальная, м ²	80	100	40	25	50
максимальная, м ²	200	250	400	115	750
Количество высаженных: желудей, шт.	-	2800	11000	10000	-
саженцев, шт.	942	500	-	800	1100
Количество выживших сеянцев, шт.	-	300	949	1382	-
саженцев, шт.	576	294	-	486	626
Приживаемость, %: желудей	-	10,7	8,6	13,8	-
саженцев	61,1	58,8	-	60,8	56,9
Плотность особей в биогруппах, шт/м ² :					
минимальная	1,3	1,1	0,8	1,4	1,2
максимальная	1,4	1,3	2,8	4,9	1,6

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

На 7 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 год после посева сеянцы имели среднюю высоту 170-270 см (максимальные значения 180-320 см). Годичный прирост сеянцев 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.

Таблица 3.17. Показатели разнообразия в экспериментальных окнах 26 квартала Богдановского лесопарка

Biodiversity index in experimental gaps in 26 quarter of Bogdanovsky stock

Показатели	N пробной площади				
	7-5	7-6	7-9	7-8	7-10
Сомкнутость крон <i>A</i>	0.2	0.1	0.05	0	0
Сомкнутость крон <i>B</i>	0.1	0.3	0.4	0.1	0.1
Проективное покрытие <i>C</i>	100	100	99	100	100
Число видов:					
Деревьев в ярусе <i>A</i>	3	2	3	0	0
Деревьев в ярусе <i>B</i>	4	4	4	3	7
Кустарников в ярусе <i>B</i>	2	2	3	2	3
Деревьев в ярусе <i>C</i>	4	5	3	3	5
Кустарников в ярусе <i>C</i>	4	2	5	3	6
Трав в ярусе <i>C</i>	51	48	49	39	50

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 тоже время сохранялось господствующее положение дуба в подросте. Кустарниковая сингузия изменилась в меньшей степени. Большая часть биогрупп дуба на шестой год после посадки сомкнулась и не требует ухода.

Важным результатом экспериментальных работ явилось увеличение флористического разнообразия, особенно в сингузии трав (табл. 3.17).

3.6.2. Эксперименты по восстановлению лесов в 25 квартале Богдановского лесопарка

В 1994-1996 г. экспериментальные работы были продолжены. В 1993 году в 25 квартале были выбраны 15 пробных площадей размерами 0.15 - 0.16 га (рис. 3.12). Предварительно проведены полные таксационные, геоботанические, популяционные описания, рассчитаны коэффициенты жизненного состояния и поврежденности древостоев, проведена оценка экотопов по экологическим шкалам.

Проведенные исследования показали, что популяции основных доминантов древостоя - берез пушистой и повислой находятся в регрессивном состоянии. В возрастных спектрах этих видов преобладают средневозрастные и старые генеративные особи. По сравнению с повислой березой, береза пушистая имеет более устойчивые позиции, за счет ее большей теневыносливости. Незначительную примесь составляет осина, популяции которой относятся к инвазионно-регрессивным. В настоящее время под пологом березовых лесов формируется кустарниковый ярус из кустарников (лещины, крушины, рябины и других видов). Наиболее устойчивые позиции занимают полночленные популяции лещины и крушины. Анализ возобновления древесных видов показывает, что оно недостаточно для формирования устойчивых древостоев. Следует отметить, что в подросте в небольшом количестве встречаются все виды потенциальных ценозообразователей. Наибольшую численность имеет дуб, что связано с сохранением в древостое порослевых угнетенных экземпляров после сплошных рубок. Единичные экземпляры дуба выступают в качестве источников семян. Численность подрост дуба составляет всего около 30 шт/га, что связано с недостаточно активным плодоношением сохранившихся угнетенных семенников, а также объясняется плохой сохранностью подрост под пологом леса. Одинаково низкую численность (6-7 шт/га) имеют липа и ель, семенники которых очень редко встречаются на территории Богдановского лесопарка. Единично встречен подрост ильма шершавого. Следует отметить, что подрост всех потенциальных ценозообразователей, за исключением дуба, имеет высокую жизненность и хорошее состояние. Оценка экологических условий на основе экологических шкал в березняках показала, что почвы относятся к влажнолуговому типу. Как показывают шкалы, данный тип увлажнения является оптимальным для существования всех древесных видов.

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

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

На первом этапе, в 1994-1995 гг., проведена рубка переформирования на 9 пробных площадях (рис. 3.12). В сформированных окнах весной и осенью 1994-95 гг. 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 и уход за культурами. 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 годы после посадки наблюдался успешный рост культур ели, дуба, липы, остролистного клена, ясеня обыкновенного.

На втором этапе, в 1996-1997 гг. проведены рубки и посадка лесных культур дуба на 6 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.

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.

3.7. Рекомендации по восстановлению лесных массивов

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 широколиственные 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, выражавшееся 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 захламленности, 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 условии 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 энтомовредителей, уменьшению почвенного плодородия, снижению почвозащитных и водоохраных функций.

Теоретической основой восстановления зональных широколиственных лесов может служить мозаично-циклическая концепция экосистем (или *gap*-парадигма) (Коротков, 1991; The mosaic-cycle concept..., 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 нарушенности 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 неполночленности лесных фитоценозов. Это даст возможность оценить степень нарушенности 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 неполночленность 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.

Применительно к лесным массивам природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки" генеральной стратегией ведения лесного хозяйства является восстановление разновозрастных полидоминантных насаждений. С учетом конкретных особенностей каждого из лесопарков тактика проведения лесохозяйственных мероприятий будет несколько различаться.

Съяновский лесопарк

Ядро массива составляют монодоминантные липовые насаждения с ограниченным набором древесных пород. Здесь целесообразно постепенное переформирование липовых насаждений в многовидовые

широколиственные или елово-широколиственные. Для этого необходимо периодическое проведение котловинных рубок для формирования окон площадью не менее 0.25-0.3 га с последующей обязательной посадкой дуба, ясеня, остролистного клена, ильма, ели. Переформирование липовых насаждений целесообразно проводить на ограниченной площади. Средний ежегодный объем таких рубок не должен превышать 0.5-1 % площади липового ядра.

Помимо липняков на территории лесопарка распространены насаждения с преобладанием дуба. Основной задачей лесного хозяйства здесь выступает воспроизводство разновозрастных популяций дуба и сопутствующих пород путем проведения специальных котловинных рубок с последующей посадкой лесных культур.

В березняках, окружающих липовое ядро необходимо основные усилия направить на проведение рубок переформирования этих насаждений в многовидовые елово-широколиственные. Там, где проведение рубок переформирования не представляется возможным, целесообразно проведение рубок ухода за 2-м ярусом и подростом с целью увеличения доли ценных древесных пород (особенно дуба).

В культурах сосны и ели помимо проведения рубок ухода за древостоями в соответствии с их состоянием и возрастом, необходимы также рубки ухода за подростом с целью увеличения доли ценных пород (прежде всего дуба) и формирования в будущем хвойно-широколиственных насаждений.

Коробовский лесопарк

Ядро массива составляют липовые и липово-дубовые насаждения с более разнообразным набором древесных пород. Популяции дуба представлены здесь лишь старыми генеративными деревьями порослевого происхождения. Поэтому, основной упор нужно сделать на воспроизводство разновозрастных популяций дуба путем проведения котловинных рубок с последующим созданием лесных культур этой породы.

В березняках основные усилия необходимо направить на проведение рубок переформирования этих насаждений в многовидовые елово-широколиственные. Целесообразно также проведение рубок ухода за 2-м ярусом и подростом с целью увеличения доли ценных древесных пород (особенно дуба). В ходе рубок ухода за подростом основное внимание должно уделяться вырубке лещины в тех случаях, когда этот кустарник мешает нормальному возобновлению и развитию подростка ценных видов.

В сосновых культурах, распространенных на территории Коробовского лесопарка, основное внимание необходимо уделять уходу за вторым ярусом и подростом в связи с тем, что под пологом этих насаждений успешно возобновляется дуб.

Богдановский лесопарк

Для Богдановского лесопарка характерно сильное преобладание спелых и перестойных березовых и осиновых насаждений с явно недостаточным возобновлением ценных древесных пород. В ряде случаев наблюдается усыхание и распад древостоев. Здесь необходимо переформирование березовых насаждений путем увеличения объема лесокультурных мероприятий в окнах распада древостоев, а также проведение котловинных рубок с последующей посадкой культур. В качестве основных пород для создания культур следует использовать дуб, ясень, ель, ильм, вяз, клен остролистный, липу.

Встречающиеся на территории лесопарка участки чистых дубняков с ограниченным набором древесных видов целесообразно переформировать в многовидовые широколиственные насаждения путем создания культур ясеня, липы, клена и ильма под пологом. В случае сильного развития кустарникового яруса необходимо предварительная вырубка подлеска.

Участки средневозрастных сосновых культур на территории лесопарка, как правило, хорошо обеспечены возобновлением дуба, однако для его успешного развития необходимы специальные рубки ухода за подростом. Необходима также вырубка подлеска из лещины в тех случаях, когда создаются неблагоприятные световые условия для развития подростка дуба.

В ольховых насаждениях, в основном приуроченных к долинам малых рек и оврагам, по-видимому не целесообразно проводить какие-либо лесохозяйственные мероприятия, в крайних случаях вмешательство должно ограничиваться лишь проведением санитарных рубок.

Казанский лесопарк

Для Казанского лесопарка характерно явное преобладание мелколиственных лесов, имеющих островной характер. Основной задачей лесного хозяйства является их постепенный перевод в елово-широколиственные насаждения путем проведения рубок реформирования.

Исключительную ценность представляют собой старовозрастные сосновые культуры в 65 квартале. Здесь возможно естественное формирование широколиственно-еловых насаждений и основные усилия должны быть направлены на поддержание хорошего санитарного состояния насаждений и проведение рубок ухода за вторым ярусом и подростом для увеличения доли ценных пород.

Resume

Current state of forest communities and secondary succession processes were studied in "island" anthropogenic forest tracts of The Natural Historical Reserve "Gorki" (southern part of Moscow region). The history of forest tracts formation is investigated on the basis of archival maps of XXVIII-XIX centuries.

The analysis of the history of economic use enables to divide all variety of current forest communities of the reserve "Gorki" into two groups: 1) forests, formed in result of repeated clear cutting on the lands, not broken by ploughing up at least of the last 200-300 years; 2) forests, arising in result of overgrowing of ploughed fields since middle XIX of a century and then broken by clear cutting a few time.

The forestry characteristic of timber stands with a different last history of economic use is analysed with use of complex forest management information system (DBMS+GIS), created on the basis of the taxation descriptions 1991 year (an attribute database) and the forest plans M1:10000 (geoinformation system).

The geobotanical description and demographic analysis of tree & shrub species populations on the constant and temporary sample quadrats by the sizes from 0.04 up to 1 hectare were used for the analysis of successional status of forest communities.

The estimation of ecological regimes on D.N. Tsyganov's scales (1983) has not shown essential distinctions between investigated forest ecotops

All variety of forest communities of reserve "Gorki", occupying watershed sites, represent demutation variants of one floristic association - *Tilio-Carpinetum geranietosum Korotkov et Morozova 1988*. Following demutation variants are distinguished: 1) on durably forest territories (broad-leaved forests with domination of lime and/or oak; nemoral birch forests); 2) on former plough lands (rich in herbs birch forests - natural overgrowing, nemoral pine & spruce forests - forest culture).

Researches have shown, that the existing distinctions of succession state of forests (tree species composition of forests, floristic diversity, ontogenic structure of tree species population) in similar ecotopic conditions are explained by a different history of economic use of territory.

The strongest changes of species composition occur at formation of forests on ploughed fields. Thus are formed mainly pure birch timber stands with scanty share of nemoral species. In the birch forests renewal typical forest species of trees & shrubs, and also the participation of nemoral species in herbaceous cover depends on distance up to sites of broad-leaved forests, acting by sources of nemoral species seeds.

The trees and shrubs species, capable to vegetative regeneration, are kept after clear cutting in forest communities on the lands, not broken by ploughing up. The herbaceous cover is kept with domination of nemoral species.

The forecasts of development of the "island" forest tracts are made on the basis of the demographic analysis of trees & shrubs species. It is shown, that the direction of forest secondary succession is determined by opportunities of drift of seeds and seedling ecesis in "island" forest tracts, removed from active economic use.

Long economic use of forests has resulted in significant loss taxonomical and structural diversity. In this connection there was the necessity in development of special metods, directed on restoration forest ecosystems.

Preliminary results of experimental work on restoration polydominant age-heterogeneous broad-leaved forests are described. The experiments included creation of gap-mosaic by realization group-selective cutting in a combination to creation of cultures of typical trees species.

The recommendations for restoration antropogenic broken forest ecosystems are offered.

Глава 4. Заповедник "Брянский лес"

4.1. Объект и методика исследования

В качестве модельного объекта для решения поставленных задач выбран лесной покров Неруссо-Деснянского Полесья, в пределах которого расположен заповедник "Брянский лес". Географические координаты района: 52° 15' - 52° 50' северной широты и 33° 25' - 34° 35' восточной долготы. В ботанико-географическом плане район принадлежит зоне широколиственных лесов Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции (Растительность европейской части СССР, 1980). Он расположен в юго-восточной части Брянской области и находится в бассейне среднего течения р. Десны (левый приток Днепра). Район охватывает территорию между реками Десна и ее левыми притоками (Нерусса и Навля), а также простирается к югу от Неруссы до границы с Украиной. На востоке он ограничен отрогами Среднерусской возвышенности. Площадь района 220-250 тыс. га.

Район Брянского Полесья протянулся широкой полосой по левому берегу реки Десны, и в геоморфологическом отношении представляет собой перигляциальную зону Московского оледенения, а на самых высоких отметках - моренную поверхность Днепровского оледенения. Мощность песчаного плаща сильно варьирует - от 50 см до нескольких метров и более. Климат района умеренно континентальный.

Использовались следующие методы исследования.

1. *Геоботанические методы.* В лесных сообществах Неруссо-Деснянского Полесья было сделано 701 геоботаническое описание. При этом закладывались площадки по 100 м². На площадках составлялся полный флористический список, оценивалась ценотическая значимость каждого вида по шкале Браун-Бланке (Методические указания ..., 1989) во всех ярусах леса. Названия сообществ даны по доминантному принципу (Работнов, 1983; Нешатаев, 1987). Используя видовые списки описаний, были оценены основные экологические режимы разных ландшафтов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) с использованием специально разработанной компьютерной программы (Комаров и др., 1991). Для флористического анализа сообществ все сосудистые растения были разделены на 5 эколого-ценотических блоков: бореальный (растения еловых и сосновых лесов), неморальный (растения широколиственных лесов), черноольховый, лугово-опушечный с рудеральными видами и водно-болотный. При разделении видов на блоки мы учитывали местную специфику их ценотической приуроченности и ориентировались на литературу, посвященную флоре в сходных физико-географических условиях (Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983; Определитель растений Мещеры, 1986, 1987). Для оценки флористического сходства лесной растительности использовался коэффициент Жаккара (Нешатаев, 1987): $K = \frac{C}{(A+B-C)} \cdot 100$, где А и В - число видов в первом и втором описаниях соответственно, С - число общих видов для пары описаний. Оценка видового разнообразия сообществ проводилась с использованием индексов разнообразия, выровненности и доминирования (Одум, 1975).

2. *Популяционный анализ древесной и кустарниковой синузий.* Материал по онтогенетическому составу популяций деревьев и кустарников собран на 120 временных пробных площадях размером от 0.25 до 1 га, заложенных во всех ландшафтных подразделениях. Объектом изучения на этих площадях были все виды древесной и кустарниковой синузий.

3. *Картирование растительности.* В работе проводилось выборочное картирование демулационных парцелл. Съёмка осуществлялась маршрутным методом по ходовым линиям на площади 1 га. Расстояние между ходовыми линиями - 15 м. На карту наносили однородные контуры растительности. Для каждого контура составляли списки деревьев, кустарников по ярусам, а также кустарничков и трав. У деревьев и кустарников определяли господствующее онтогенетическое состояние.

4. *Ландшафтные методы.* Исследование ландшафтов Неруссо-Деснянского Полесья проводилось по ранее разработанным методикам (Видина, 1963; Исаченко, 1976, 1980). Для выделения ландшафтных

подразделений использованы данные дешифрирования 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. Скважины и почвенные разрезы были равномерно заложены в разных ландшафтных подразделениях. При составлении ландшафтной карты района использовалась типология ландшафтов, предложенная ранее для Брянской области (Природное районирование ..., 1975). Для оценки сукцессионных смен растительности ландшафтов использовались пространственные ряды сообществ в границах конкретного ландшафта, и эти ряды рассматриваются как временные

5. *Орнитологические методы.* При изучении структуры птичьего населения использовался картографический метод (Williams, 1936; Pinowski, Williamson, 1974).

4.2. История природопользования на территории Неруссо-Деснянского полесья

4.2.1. Археологическое прошлое региона и перечень исторических источников

В самом полном виде на сегодняшний день сведения об археологическом прошлом края содержатся в фундаментальном издании Института археологии РАН "Археологическая карта России. Брянская область" (Археологическая карта России..., 1993), вышедшем в Москве в 1993 году. В этом издании не только перечисляются все известные на сегодняшний день археологические памятники, но и дается их краткое описание со ссылкой на архив Института Археологии.

На территории Брянской области широко представлены поселения человека со времен палеолита (в частности, на Десне находится одна из немногих известных на территории бывшего СССР стоянка среднепалеолитического времени Хотылево-1) и до времени монгольского нашествия (рис. 4.1).

Одна из основных проблем археологии вообще, а археологии каменного века особенно - это трудность обнаружения и малая сохранность стоянок, откуда следует невозможность каких-либо количественных оценок антропогенной нагрузки. Так и в нашем регионе отсутствие стоянок палеолитического времени не говорит об отсутствии человека в палеолите в Неруссо-Деснянском районе, тем более что выше по течению Десны палеолитические стоянки имеют место (уже упомянутое Хотылево 1). Каменный век на нашей территории продолжался, таким образом, от времени 35-70 тыс. лет назад до 7-4 тыс. до н.э. Предполагается, что население пришло в бассейн Десны из Центральной Европы, южных и юго-западных территорий Восточной Европы. Племена каменного века занимались охотой, рыболовством, собирательством, жили как в землянках и полужемлянках, так и в наземных жилищах.

Стоянки (см. рис. 4.1) каменного века - Смилиж, Денисовка, Жерино тяготеют к берегам рек либо другим водным источникам (Жеринские озера).

Начиная с бронзового века в Брянской области появляются первые земледельцы и скотоводы. В бассейне Десны последовательно сменяются Среднеднепровская, Сосницкая, Юхновская, Зарубенецкая, Киевская, Колочинская, Роменская культуры, охватывающие промежуток от 2-3 го тысячелетия до н.э. до 8-9-го веков н.э.

Роменская культура, по мнению археологов, является бесспорно славянской культурой. Основу хозяйства составляло пашенное земледелие, о чем свидетельствуют находки наральников, мотыг, серпов, жерновов, находки ям, в которых хранились остатки зерна.

Роменская культура связывается с племенным союзом северян, живших в рассматриваемом Неруссо-Деснянском районе. Северяне присоединились к Киевской Руси в 984 году в результате похода Святослава. Специфические черты Роменской культуры постепенно исчезают, на смену племенным приходит единая древнерусская культура. Начинают возникать города. В летописях под 1146 г. упомянут Дебрянск (Брянск), под 1185 годом - Трубецк (Трубчевск). Именно к древнерусскому времени относится большинство известных археологам поселений и могильников.

На рис. 4.1 видно, что поселения и городища от времени бронзы до древнерусского времени также тяготеют к берегам рек. Особенно много их на правом берегу Десны. Однако это не дает нам возможности говорить о том, что воздействие человека на природные комплексы песчаного левобережья Десны было небольшим. Во-первых, и на левом берегу имеется ряд поселений (Жерено, Грядки, Гуры, Денисовка и др.). Во-вторых, поскольку в настоящее время левый берег Десны представляет собой сплошной лесной массив, очень возможно, что на левом берегу многие археологические памятники пропущены. И, в третьих, жители правого берега р. Десны вполне могли использовать сопредельные участки левобережья как для охоты, так и для земледелия.

Как считают историки (Археологическая карта России..., 1993), монголо-татарское нашествие надолго затормозило социально-экономическое, политическое и культурное развитие края.

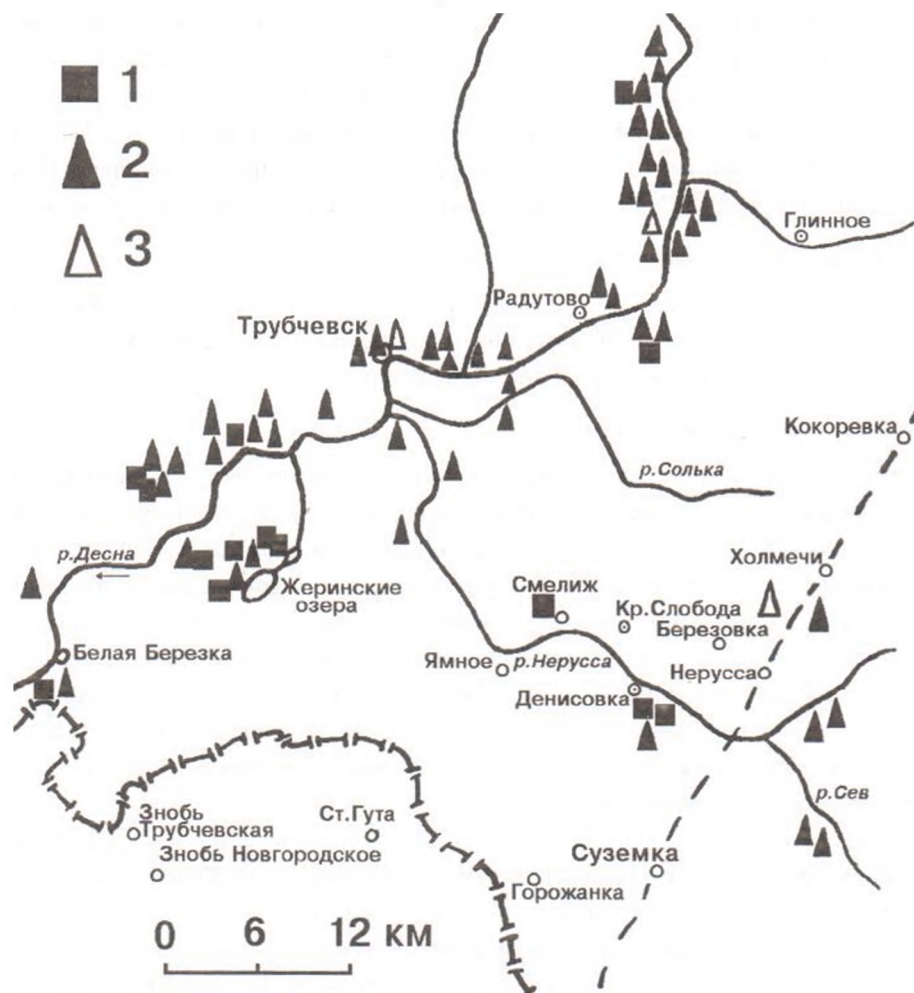


Рис. 4.1. Картограмма размещения археологических памятников на территории Неруссо-Деснянского района и сопредельном участке правобережья р.Десны. Условные обозначения: 1 - стоянки каменного века (7 - 4 тыс. лет назад), 2 - поселения и городища от времени бронзы до древнерусского времени (4 тыс. лет назад - середина XIII века), 3 - укрепленные поселения и городища послемонгольского времени (XV - XVII века).

Fig. 4.1. Map of archaeological monuments on territory of Nerusso-Desnjansk region. Legend: 1 - stations of Stone Ages (7 - 4 thousand years at present); 2 - settlements and towns of Bronze Ages and Antique Russian Ages (4 thousand years at present - middle XIII century); 3 - fortified settlements and towns of Postmongolian Ages (XV - XVII cent.).

После монголо-татарского ига Брянское княжество было захвачено Великим княжеством Литовским, затем - речью Посполитой. В 1500 г. в Брянск вступили войска Ивана III, а правившие в Трубчевске князья

Трубецкие в том же году приняли русское подданство, но в начале XVII века, в Смутное время, часть этих земель снова захватило Польско-Литовское государство. Окончательно край вошел в состав России в 1667 году.

Почти непрерывные войны с середины XIII до начала XVII века привели к тому, что на большинстве городищ и селищ отсутствуют послемонгольские слои, что можно трактовать как временное обезлюдение территории.

К послемонгольскому времени относятся лишь 3 поселения и городища: на правом берегу Десны - городище Арельск (XV - XVI вв., упомянуто в литовской метрике) и Трубчевск - XVI - XVIII вв., на левом берегу Десны - городище Холмечи (укрепление позднего средневековья, так называемый казацкий городок).

Первые сведения о крае уже в составе Русского государства содержатся в переписной оброчной книге от 1710 года, материалы которой, к сожалению, нами пока не проанализированы.

Следующие исторические сведения содержатся в документах Генерального межевания 1781-1816 гг. (Генеральные уездные планы..., Планы дач Генерального межевания..., Экономические примечания Трубчевского уезда Орловской губернии...), Специального межевания 2-й половины XIX - начала XX вв. (Планы дач Специального межевания Трубчевского уезда Орловской губернии...) и в материалах Земского обследования 1886 г. (Сборник статистических сведений по Орловской губернии..., 1887). Отдельные сведения по географии региона можно найти еще в некоторых литературных источниках (Военно-статистическое описание Орловской губернии, 1852; Состояние лесов Орловской губернии, 1847; Материалы к составлению...)

4.2.2. Неруссо-Деснянское Полесье в XVIII - XIX веках

Рассмотрим по порядку изменения в хозяйстве и природопользовании жителей региона, происходившие с конца XVIII до рубежа XIX - XX веков. В отличие от археологических материалов, многие из этих сведений несут не только качественный, но и количественный характер.

4.2.2.1. Формы земельной собственности

К моменту окончательного вхождения в состав России вся территория Неруссо-Деснянского ландшафтного района (мы рассматривали левобережье бывшего Трубчевского уезда) площадью около 140.000 дес. принадлежала дворцовому ведомству, т.е. царской семье. На протяжении XVIII и XIX веков происходило постепенное дробление на отдельные земельные участки (дачи), принадлежащие частным владельцам. Так, к 1781 году в регионе было выделено всего 7 дач, причем из общих 140.000 дес. около 100.000 дес. входило в единую дачу "казенного леса", которая полностью имела название "лес казенный в дачах (ранее) небывалый", отсюда возник сохранившийся до наших дней топоним "лес небывалый". В процессе Генерального и далее Специального межевания количество дач резко увеличивается, единый массив делится на множество мелких участков, принадлежащих крестьянам разных деревень, после крестьянской реформы 1861 года отдельно разделялись крестьянские и помещичьи земли.

Первоначальная схема разбиения региона на дачи приведена на рис. 4.2. К моменту завершения Генерального межевания непосредственно территория современного заповедника входит в 3 дачи: "Ямное село и Буда Погост, что прежде был казенный лес", "Казенный лес, на котором в поселении состоят Буда Чернь и Мальцева гута" (эти дачи принадлежали царской семье) и дача с. Красная Слобода со слободой ст. Смилиж, Будой Чернь и дер. Чухраевкой, принадлежащая графу Н.П.Шереметеву. При Специальном межевании в 1866 и 1874 году на месте двух обширных дач казенного леса были отдельно вымежеваны участки Буды Чернь, Мальцевой гуты, Тарасовой гуты удельного ведомства и множество участков отхожих земель крестьян правобережья Десны, выделенных в прилегающей к Десне части лесного массива.

4.2.2.2. Размещение и численность населения

Относительно размещения населения из самого раннего из известных уездного плана следует, что к 1781 году, т.е. ко времени начала Генерального межевания, на исследуемой территории существовали практически все те же населенные пункты, что и сейчас, за исключением поселков при железнодорожных станциях,

появившихся в начале 20 века, и лесных поселков химвлесхозов, функционировавших с 20-30-х годов нашего века и к сегодняшнему дню почти полностью вымерших. Непосредственно в окрестностях и на территории заповедника существовали с. Ямное, с. Красная Слобода, д. Смелиж, д. Чухраевка, Мальцева гута и Буда Чернь, а также слободы при казенных винокуренных заводах на месте современного кордона Пролетарский - пиво заводы указано, что они "за ветхостью бездействуют", население же слобод при них не упоминают.

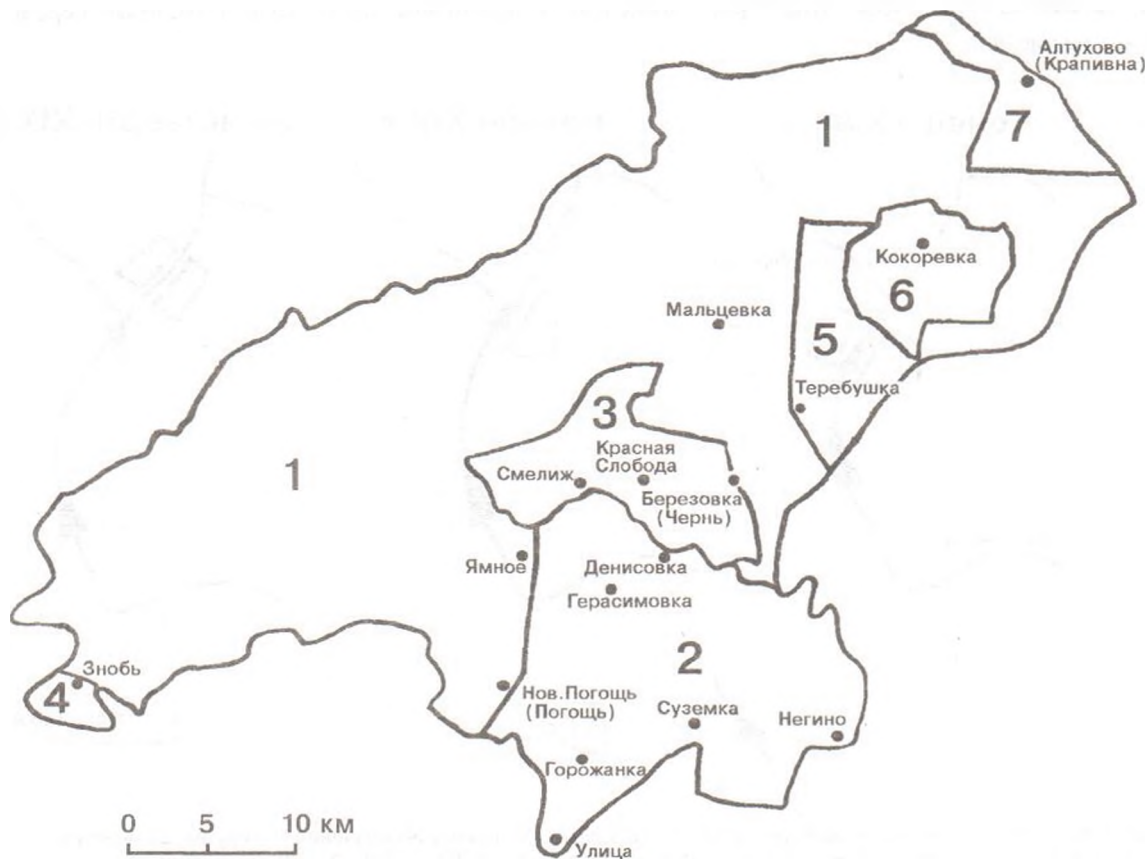


Рис. 4.2. Первоначальная схема разбнения Неруссо-Деснянского региона на дачи при Генеральном межевании в конце XVIII века. На схеме отмечены населенные пункты, существовавшие к началу Генерального межевания. Цифрами обозначены номера дач: 1 - Дача казенного леса, лес в камер-коллежском окладе, деревни в ведомстве Дворцовой Канцелярии; 2 - Дача с. Негино Дворцового ведомства, 3 - Дача с. Красная Слобода графа П.Б.Шереметева, 4 - Дача с. Знобь О.С.Судиенкова, 5 - Дача слободы Теребушки князя В.Б.Голицына; 6 - Дача с. Кокоревка князя В.Б.Голицына, 7 - Дача с. Крапивна Дворцового ведомства.

Fig. 4.2. The primary tenure scheme of Nerusso-Desnjansk region according to Maps of Generalnoje Mezshevanije (Land Owner Dividing of Russian Empire at turn of XVIII century). The villages of the time of Generalnoje Mezshevanije are only marked on the scheme. Numbers indicate land owners: 1 - dacha of State Forest of Kamer-Kollegsky Oklad, villages belong to the department of Palace Office; 2 - dacha of Negino village, property of Palace Department; 3 - dacha of Krasnaja Sloboda village, property of earl P.B. Scheremetev; 4 - dacha of Znob' village, property of O.S.Sudienkov; 5 - dacha of Terebuschka village, property of duke V.B.Golitsin; 6 - dacha of Kokorevka village, property of duke V.B.Golitsin; 7 - dacha of Krapivna village, property of Palace Department.

При взгляде на уездные планы очевидна малая освоенность левого берега Десны по сравнению с правым берегом - при том, что левый берег представляет собой почти сплошной лесной "океан", правый берег Десны в районе Трубчевска густо заселен и почти полностью распахан.

Учитывая совокупность фактов - длительные междоусобные войны в регионе в XIII -XVI веках, забрасывание древнерусских поселений, частые топонимы "буда" и "гута" на левобережье, отметки "малороссияне" в экономических примечаниях, разумно предполагать, что поселения левобережья (Мальцева гута, буда Чернь, д. Смилиж и др.) возникали стихийно из беглых крестьян Украины, укрывавшихся в лесу от Литовских и Польских войск.

Нужно отметить, что некоторые населенные пункты переменили местоположение - это деревни Тарасова Гута, Герасимова гута, а также буда Чернь - последняя меняла положение несколько раз, схема перемещений ее показана на рис. 4.3.

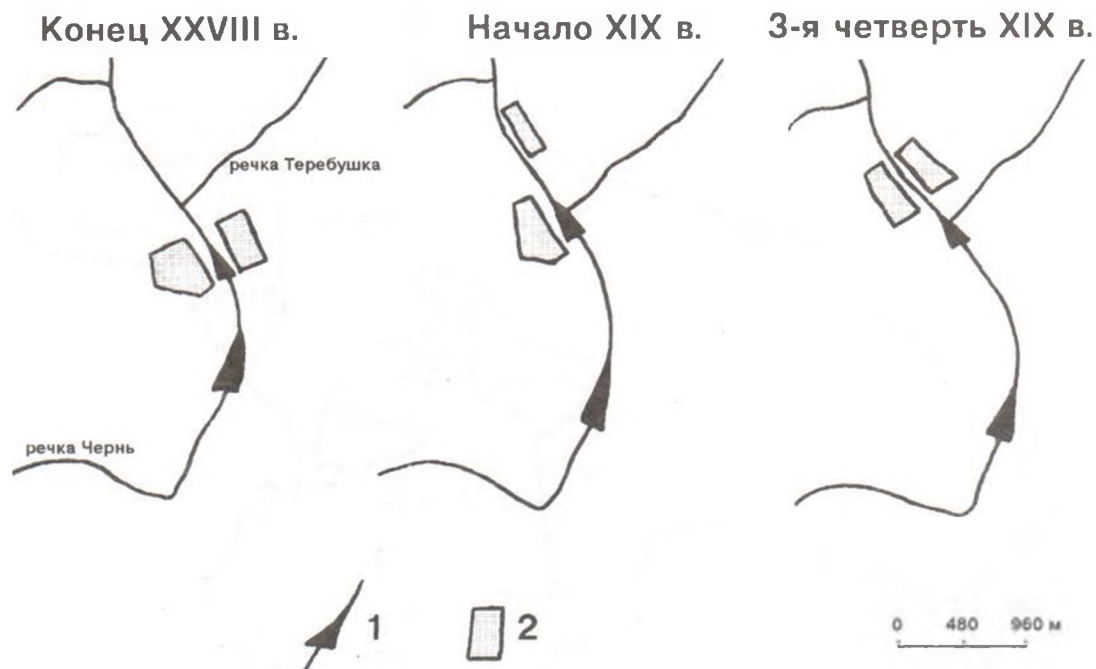


Рис. 4.3. Перемещения деревни Буда Чернь в XVIII - XIX веках. Условные обозначения: 1 - пруды, 2 - деревня.
Fig. 4.3. Translocations of Buda Chern' villiage in XVIII - XIX cent. Legend: 1 - ponds, 2 - villiage.

Численность населения всего района в 1781 году составляла всего 5565 чел., что соответствует плотности населения 5-6 человек на 1 кв. км., южная часть района, т.е. окраина лесного массива, уже к этому времени была наиболее заселенной. Относительно преобладали деревни с населением менее 200 чел. Интересно, что те населенные пункты, которые сегодня не имеют промышленных предприятий и остались деревнями, имеют примерно такую же численность населения, как и в конце XVIII века.

Следующие полные сведения о населении содержатся в переписи 1886 года (8). По всем населенным пунктам численность населения составила 12834 чел., при этом опережающими темпами росли именно маленькие деревни. Почти во всех деревнях проживало более 600, а часто и более 1000 человек.

4.2.2.3. Характер леса в XVIII-XIX веках

Чрезвычайно важными представляются исторические сведения о характере леса. Мы уже упоминали, что во время Генерального межевания местность представляла собой единый лесной массив, общая лесистость составляла около 94%, большая часть леса принадлежала государству и дворцовому ведомству, по существу между этими двумя формами владения не было разницы.

Как уже говорилось, до монгольского периода на территории региона имелись поселения, но в результате многолетних войн территория в течение нескольких столетий оставалась незаселенной. Об этом свидетельствует и отсутствие слова "пустошь" в названиях владений и урочищ, обозначающее заброшенное (пустующее) поселение - за единственным исключением Городецкой пустоши, расположенной в устье Неруссы на правом берегу и упомянутой в плане Специального межевания 1866 года.

Отметим, что лесом были сплошь покрыты и поймы рек, в том числе Неруссы и Десны. На межевых планах значки, обозначающие лес, сочетаются здесь со значками сенокоса, то есть заготовка сена, как и сегодня, была приурочена к поймам, но вполне сочеталась с пойменными лесами.

Наиболее подробные сведения о породном составе леса приводятся в самом раннем сборнике экономических примечаний 1781 года.

Про дачу казенного леса сказано: "Лес строевой дубовый, осиновый, еловый, сосновый, ильмовый и кленовый, березовый вышиной от 7 и до 10 сажен (от 15 и до 21 м), в отрубе от 8 и до 10 вершков (36-45 см), между которым довольно и дровяного, который порознь отделить невозможно, который как для жжения поташа, так и строения годный".

Для дач с. Крапивна (Алтухово), с. Кокоревка и слободы Теребушка отмечается: "Лес растет строевой еловый, сосновый и кленовый, вышиной от 8 и до 10 сажен (17-21 м), а в отрубе от 7 и до 10 вершков (31-45 см), который для жжения поташа способен и к строению годный, между которым довольно и дровяного, который порознь отделить невозможно".

Для дач с. Красная Слобода, с. Негино и с. Знобь приводятся сведения: "лес растет строевой дубовый, березовый, осиновый, еловый, сосновый, вышиной в нем до 8 сажен (17 м), а в отрубе от 7 и до 9 вершков (31-40 см), который для жжения поташа способен и к строению годный, между которым довольно и дровяного, который порознь отделить не можно".

Отметим, что определения "осиновый лес", "еловый лес" и т.д. в экономических примечаниях означают не ельник или осинник в нашем современном понимании, а просто осину, ель или др. породу в составе древостоя.

Даже из этих, в общем, коротких сведений очевидно, что при Генеральном межевании леса имели совсем другой облик, чем современные, и характеризовались:

- 1) значительно меньшим участием сосны - сосна ни разу не упомянута на первом месте в списке пород;
- 2) значительно большим участием ели;
- 3) широким распространением дуба;
- 4) преобладанием лиственных лесов над хвойными,
- 5) наличием лиственных лесов не только в поймах, но и на водоразделах,
- 6) гораздо большим разнообразием леса по породному составу;

В этом же сборнике экономических примечаний 1781 г. приведены сведения и о животном и птичьем населении леса. Для сравнения с современной фауной интересно отметить, что такая птица, как дрофа, упоминается в дачах села Крапивна, с. Кокоревка, слободы Теребушки - это гораздо севернее, чем в настоящее время.

На протяжении XIX века состояние леса непрерывно менялось, сведения о характере и направленности изменений можно найти как в документах Специального межевания, так и в некоторых других источниках.

Прежде всего, выделение крестьянам деревень правобережья Десны отдельных участков в даче Казенного леса в 1866 и 1874 годах свидетельствует об увеличении спроса на территорию со стороны населения, что связано как с возросшей потребностью собственно в лесе (рубки и т.д.), так и появившихся к этому времени сельхозугодьях (чистых сенокосах и пастбищах). При этом общая антропогенная нагрузка на прилегающую к Десне часть лесного массива становилась менее "размазанной" по площади и более приуроченной к конкретным участкам.

В XIX веке расширились пахотные площади, появились такие сельхозугодья, как собственно пастбища и сенокосы, что привело к сокращению общей лесистости, которая по состоянию на конец XVIII века приближалась к 100%. По отдельным дачам цифры сокращения лесистости различны. Пожалуй, наибольшее сокращение произошло на территории, прилегающей к р. Десне - 30% площади отхожих земель превратились в чистые сенокосы, в то время как в конце XVIII века пойма Десны была почти сплошь лесной.

В документах специального межевания нет словесной характеристики лесов, зато на планах дач для описания древостоя используется определенный набор определений и инструментально сняты отдельные выделы. Указывается дубовый, сосновый, лиственный, мешаный лес, лозняк; строевой, дровяной лес и кустарник, иногда с добавлением слов "мелкий" или "крупный" и т.п.

Мы попытались оценить степень участия сосновых и лиственных древостоев по отдельным группам дач Специального межевания.

Для участков отхожих земель, примыкающих к р. Десне, налицо преобладание сосновых лесов. Для дач дер. Буда Чернь, Малыцева Гута, Тарасова Гута, 1-я и 2-я части казенной лесной засеки, то есть для дач, полностью располагающихся на задровых и моренно-задровых пространствах, сосновые леса абсолютно господствуют - их площадь составляет 95% от площади всех лесов.

Для дач с. Ямного с Будой Погощь и дер. Погощь, а также для дач с. Негино, большая часть территории которых располагается в пойме р. Неруссы, видно преобладание лиственных лесов.

Итак, к 60-70-м годам XIX в. на территории района, особенно на водораздельных пространствах, господствовали сосновые леса. Основное количество лиственных лесов располагалось в поймах Неруссы и Десны.

Некоторые сведения о лесах мы нашли в Лесном журнале N 24 за 1847 год. В одной из заметок охарактеризованы в целом леса Трубчевского уезда, как нашего района, так и правобережья Десны, отличающегося как по почвенно-геологическим условиям, так и по истории хозяйственного освоения:

"Господствующую породу в Трубчевском уезде составляет сосна, но всегда более или менее в смешении с лиственными породами, преимущественно же с березой. Ель встречается редко особыми рощами, а более поодиночке в смешении с сосною. Чисто лиственные насаждения составляют 1/20 всего лесного пространства, в них произрастают незначительного возраста дуб, вяз, ильм, клен, береза, ольха, липа, осина, ива, черемуха, рябина и лесная яблоня. Деревья крепких пород вообще же малочисленны и незначительного возраста.

Владельческие же леса в Трубчевском уезде сохраняются помещиками с тщанием и находятся большей частью в хорошем состоянии; в них можно найти строевой лес хвойных пород больших размеров. В некоторых владельческих лесах вводится правильное лесное хозяйство, как, например, в лесах Апраксиных, где произведено уже разделение лесного массива на кварталы просеками. Собственно же казенные леса и лесные нарезки казенных крестьян находятся от прежних нерасчетливых и самовольных порубок, превышавших значительно ежегодный прирост, и от прежних значительных лесных пожаров, в довольно расстроенном состоянии, и много надобно будет времени, чтобы при бдительном, неусыпном присмотре изгладить глубокие следы прежних истреблений.

Господствующий возраст строевых деревьев в лучших помещичьих дачах - от 60 до 100 лет, в казенных - от 40 до 60 лет.

Поделочный же лес, на разные изделия (колесные ободья, спицы, ступицы, на клепку для делания бочек и проч.) по совершенному истреблению в здешнем уезде лиственных крепких пород, промышленники приобретают покупкою из соседственного Брянского уезда."

Краткая характеристика леса содержится и в Военно-статистическом описании Орловской губернии 1852 года:

"Дача под названием Небывалый лес содержит около 100 тыс. дес. ...Лес преимущественно сосновый, еловый, осиновый, но частью дубовый, ольховый и березовый, толщиной: сосновый у корня от 6 до 18 вершков (27-81 см) высотой по сучья до 16 аршин (11 м); еловый: толщиной у корня от 6 до 15 вершков (27-81 см),

осиновый - от 6 до 12 (27-54) вершков, высотой по сучья до 14 аршин (8 м), дубовый, осиновый и березовый: толщиной у корня от 6 до 12 вершков (27-54 см), высотой по сучья до 10 аршин (7 м). Во многих местах внутри сей дачи находятся обширные поляны, которые состоят из выжженного и вырубленного леса, которые входят в исчисленные пространства лесных дач."

Этот материал, как и материалы Специального межевания, подтверждает, что к середине XIX века леса сильно изменились по сравнению с состоянием на конец XVIII века. Суть изменений заключается в резком уменьшении доли твердолиственных пород и абсолютном преобладании сосновых древостоев на большей части территории. Причиной этих изменений, очевидно, явились слишком большие рубки и опустошительные лесные пожары, имевшие место на рубеже XVIII и XIX веков.

По сведениям, приведенным в сборнике земского обследования за 1886 г., можно судить о дальнейшем сокращении лесопокрытых площадей и о дальнейшем ухудшении качества лесов, особенно о сокращении дубовых древостоев.

4.2.2.4. Крестьянское хозяйство в XVIII - XIX веках

Из документов Генерального межевания (конец XVIII века) следует, что именно лесопользование является основой жизни крестьян. Хозяйство в будах и гутах с момента их возникновения носило ярко выраженный товарный характер - производство древесного угля и плавильное дело. В наиболее подробных экономических примечаниях 1781 года упоминается, что крестьяне занимаются жжением поташа, деланием древесного угля, смолы и дегтя, бортничеством, продажей леса в Малороссию для рубки дров, деланием бочек, ведер, колес, саней и прочей "лесной поделки".

Хлебопашеством крестьяне либо вовсе не занимались, либо производили зерна в количестве, недостаточном даже для самообеспечения. Таким образом, лесные промыслы должны были давать крестьянам столько денег, чтобы уплатить оброк и вдобавок купить необходимое количество зерна для собственного потребления.

Лес использовался также как пастбищное угодье, и как сенокос - сенокосы и пастбища как отдельные угодья у крестьян отсутствовали. Документы Специального межевания середины XIX века свидетельствуют о некотором усилении роли земледелия, но по-прежнему о товарном характере земледелия не может быть и речи.

В конце XIX века из промыслов главная роль принадлежала пилке досок и дров, изготовлению и починке деревянной посуды (бочек, калушек), гонке дегтя, выделке обручей, тесанию клепок и выделке колес. Вместе с тем говорится, что почти все промыслы в данный момент (т.е. в 1886 году) находятся в упадке из-за ухудшения качества леса, особенно из-за сокращения дубовых лесов, поэтому многие промыслы стали отхожими. Как и раньше, леса продолжают использоваться как сенокосные и пастбищные угодья.

К сожалению, земское обследование 1886 года не сопровождалось составлением картографических материалов, трудно судить даже о площадях пашни, так как рассматриваются только крестьянские общинные земли. Тем не менее, можно судить, что в целом по району земледелие укрепило свои позиции - рост пахотных площадей превысил рост населения, пахотные угодья тех или иных размеров появились в каждом селении, за исключением Мальцевой Гуты и Чухраевки. В то же время место земледелия в хозяйственном укладе оставалось второстепенным. Так, для населенных пунктов окрестностей заповедника (Смилиж, Чернь, Красная Слобода, Ямное) на душу населения приходилось всего 0,16-0,63 и менее десятин пашни, что гораздо меньше площади, необходимой для самообеспечения зерном.

Для этих деревень почва описана как песчаная, унавоживание полей (кроме конопляников) отсутствует. Практикуется трехполье - озимая рожь-пар, либо сеют исключительно картофель "на год после двух лет пара", то есть севооборот используют крайне примитивный. В описании с. Денисовка и д. Смилиж говорится, что "среди пахотной земли расположены пространства, представляющие собой почти чистый песок". В дер. Чухрай и Мальцевке во время проведения земского обследования земледелие отсутствовало вообще.

Итак, в XVIII и XIX веках среди огромного лесного "океана" размещалось считанное количество пахотных полей. Упоминаний о ведении подсечного земледелия нет, судя по всему, крестьяне старались использовать поля на протяжении более или менее длительных промежутков времени. Существовавшие в XVIII и XIX веках пащни на территории и в окрестностях заповедника показаны на рис. 4.4.

Подведем итоги:

1) Территория заповедника была заселена людьми уже в каменном веке. Племена бронзового, железного веков и древнерусские племена занимались земледелием и скотоводством, однако степень их воздействия на природу и хозяйственные технологии, к сожалению, остаются неизвестными.

2) Во время от монголо-татарского нашествия до начала XVIII века край был ввергнут в постоянные войны, вероятно, имело место обезлюдение территории.

3) В начале XVIII века стихийно на левобережье Десны появляются поселения с хозяйством, изначально ориентированным на лесные промыслы, а не на земледелие и хлебопашество.

4) Эта же тенденция - крестьянское хозяйство, основанное на лесных промыслах, господствует и на протяжении XIX века. Тем не менее к концу XIX века земледелие несколько укрепляет свои позиции. Как отдельные сельскохозяйственные угодья появляются сенокосы и пастбища.

5) Еще в конце XVIII века сосна не являлась господствующей породой ни на водоразделах, ни в пониженных участках. К середине XIX века сосна получает абсолютное первенство на водоразделах, за счет сокращения лиственных лесов.

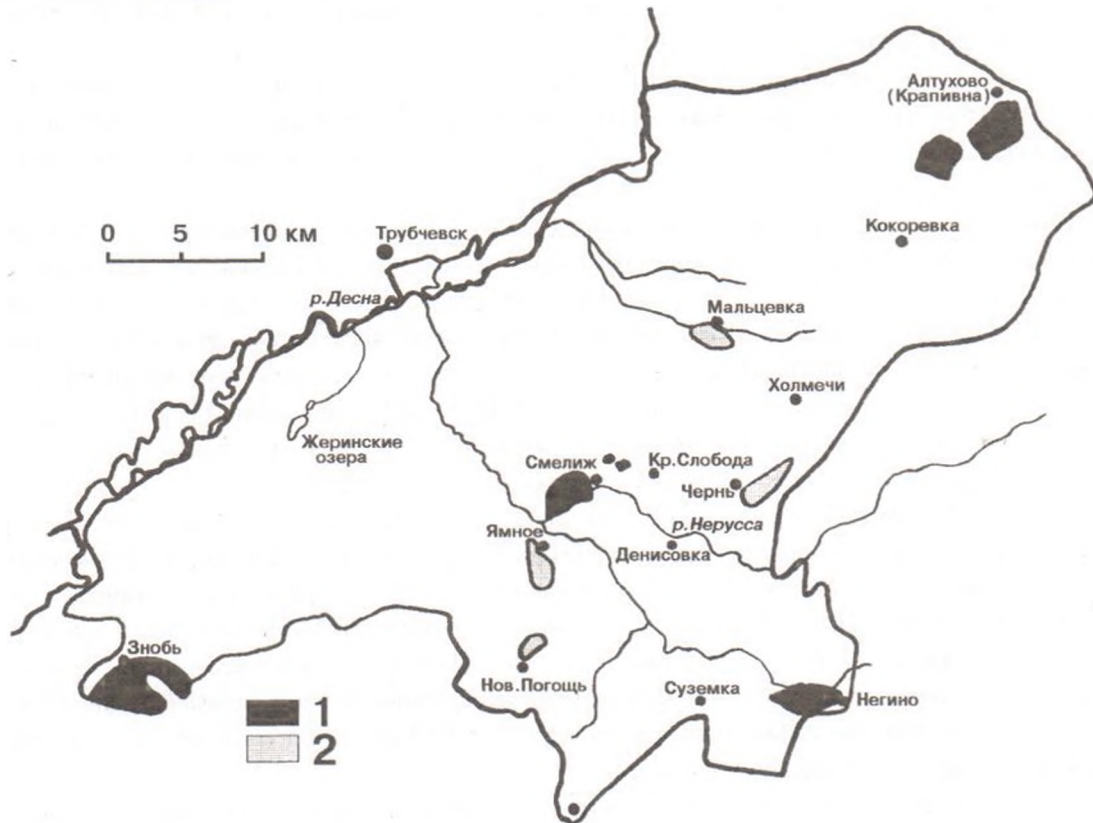


Рис. 4.4. Картограмма размещения пахотных полей на территории Неруссо-Деснянского ландшафтного района в конце XVIII - начале XIX века. Условные обозначения: 1 - пащни, отмеченные на уездных планах и геометрических планах дач, 2 - пащни, отмеченные только на уездном плане.

Fig. 4.4. Map of tillage fields on the territory of Nerusso-Desnjansk region at turn of XVIII - beginning of XIX cent. Legend: 1 - tillage fields that were depicted both on the district maps and on the geometrical plans of owners, 2 - tillage fields of the district maps only.

4.3. Классификация лесной растительности заповедника "Брянский лес"

Исходным материалом для классификации растительности заповедника "Брянский лес" послужили описания, выполненные в 1993-1995 гг. сотрудником заповедника О.И.Евстигнеевым (около 600 описаний) и в 1991 г. О.В.Морозовой (90 описаний). Обработка материала проводилась в соответствии с принципами флористической классификации и с использованием программы TWINSPAN. Все лесные сообщества заповедника относятся к трем классам растительности в системе единиц Браун-Бланке: *Vaccinio-Piceetea*, *Quercu-Fagetea* и *Alnetea glutinosae*.¹

4.3.1. Класс бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea*

На территории заповедника "Брянский лес" к классу хвойных лесов *Vaccinio-Piceetea* относятся сосновые сообщества. Иерархия выделенных единиц выглядит следующим образом:

Класс *Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939*

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia K.-Lund 1967*

Союз *Dicrano-Pinion Libbert 1933*

Ассоциация *Molinio-Pinetum Mat. (1973) 1981*

Ассоциация *Peucedano-Pinetum Mat. (1962) 1973*

субассоциация *veronicetosum incanae Bulokhov 1991*

Ассоциация *Quercu roboris-Pinetum Mat. (1981) 1984*

Ассоциация *Serratulo-Pinetum Mat. (1981) 1984*

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* объединяет олиготрофные лишайниковые и моховые сосняки. Подобные сообщества широко распространены в южном Нечерноземье в долине р. Десны и ее притоков (Булохов, 1991б). Союз *Dicrano-Pinion* включает хвойные сообщества на песках, встречающиеся в восточной и континентальной частях Восточной и Северной Европы. Типичными сообществами союза являются сосняки ассоциации *Peucedano-Pinetum*. В заповеднике "Брянский лес" встречаются сообщества четырех ассоциаций союза, отличающихся по условиям увлажнения и богатства почв: сообщества более увлажненных и бедных почв *Molinio-Pinetum*, бедных и сухих почв - *Peucedano-Pinetum*, более богатых местообитаний - *Quercu-Pinetum* и *Serratulo-Pinetum*.

4.3.1.1. Ассоциация *Molinio-Pinetum*

Ассоциация объединяет сосняки-черничники, орляково-черничные, молиниевые, занимающие ровные или относительно пониженные участки на I-II речной террасе или задровой равнине. По доминантной схеме это ассоциации *Pinetum molinosum*, *Pinetum myrtillo-molinosum*, *Betuletum molinosum*. Почвы дерново-средне- и слабо-подзолистые песчаные или легко-супесчаные, влажные (Булохов, 1991б). Ассоциацию дифференцируют *Molinia caerulea*, *Polytrichum commune* и *Rubus nessensis*.

Характеристика сообществ. Первый ярус составлен чаще всего сосной или сосной с примесью березы пушистой, хотя встречаются небольшие участки с доминированием березы в древостое. Сомкнутость крон в среднем составляет 0.6, высота - до 20-22 м (18 м). Иногда выражен II подъярус из *Quercus robur* высотой до 12-15 м, в первый подъярус дуб в таких сообществах не выходит.

В кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.2) довольно обильны крушина, подрост дуба, постоянно встречается рябина, несколько реже подрост ели. Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 35-40%. Доминируют черника и молиния, постоянно присутствуют *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*. На наиболее влажных участках появляются болотные виды: *Ledum palustre*, *Carex nigra*, *Sphagnum girgensohnii*, в таких местах чаще встречается подрост березы пушистой, а обилие и встречаемость

¹ Полные синтаксономические таблицы будут опубликованы в специальном сборнике.

бореальных лесных видов (*Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*) резко уменьшаются. В этой ассоциации встречен редкий для заповедника вид *Goodyera repens* (11 кв.).

Моховой покров почти сплошной (до 90%, в среднем 70%) и состоит в основном из *Pleurozium schreberi* и *Dicranum rugosum* с небольшой примесью *Polytrichum commune*.

География. Сообщества ассоциации широко распространены в южном Нечерноземье, в Полесье и далее на запад в Польше (Андриенко, 1986; Булохов, 1991б; Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973). Сравнение описанной в заповеднике ассоциации с ассоциациями из других мест показало значительное сходство: коэффициент сходства с учетом видов с III и более высокими классами встречаемости (K_{spc}) с польскими сообществами равен 80.1%, с сообществами из Брянской области - 71%. Больше всего различий с ассоциацией из Украинского Полесья ($K_{spc} = 58\%$): украинские сообщества находятся на южной границе ареала ассоциации, они богаче видами и более разнородные.

4.3.1.2. Ассоциация *Peucedano-Pinetum*

Ассоциация объединяет сосняки зеленомошные с разреженным травяным покровом, формирующиеся на бедных сухих дерново-слабоподзолистых супесчаных и песчаных почвах и занимающие возвышенные участки на речных террасах и зандровой равнине (доминантные ассоциации *Pinetum pleuroziosum*, *Pinetum vaccinoso-pleurosiosum*, *Betuletum callunosum*). Ассоциацию характеризуют *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*, *Peucedanum oreoselinum*, *Koeleria grandis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*, *Geranium sanguineum*, *Silene nutans*. Подобные сообщества заповедника "Брянский лес" относятся к субассоциации *Peucedano-Pinetum veronicetosum incanae*, описанной ранее А.Д. Булоховым (Булохов, 1991б) и широко распространенной в Полесье.

Характеристика сообществ. Древостой образован сосной с примесью березы пушистой, второй подъярус в древостое выражен значительно реже, чем в сообществах ассоциации *Molinio-Pinetum*. Сомкнутость крон - 0.6, бонитет - I. Кустарниковый ярус не обилен, в основном составлен разреженными кустами *Frangula alnus*, подростом *Sorbus aucuparia*, *Betula pubescens*, *Quercus robur*; сомкнутость в среднем составляет 0.1. Травяной покров довольно богат видами (в среднем 21 вид), преобладают *Convallaria majalis*, *Calamagrostis epigeios*, *Pteridium aquilinum*, постоянно встречается *Festuca ovina*, *Peucedanum oreoselinum*, *Polygonatum odoratum*, *Koeleria grandis*, *Melampyrum pratense*. Характерно присутствие кустарничков *Genista tinctoria* и *Chamaecytisus ruthenicus*. Моховой покров не сплошной, хотя на отдельных участках достигает 80%, состоит в основном из *Pleurozium schreberi* и *Dicranum rugosum*.

География. Сосновые леса с *Peucedanum oreoselinum* описаны в Польше (Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973; $K_{spc}=70\%$), Украинском Полесье (Андриенко, 1986), Брянской области (Булохов, 1991б; $K_{spc}=67\%$). Сообщества ассоциации из Брянской области (включая заповедник) отличаются присутствием, а иногда и высоким постоянством, лесостепных видов: *Koeleria grandis*, *Genista tinctoria*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Veronica incana*, *Geranium sanguineum*, *Silene nutans*, что позволяет выделить их в отдельную субассоциацию. В польских сообществах этой ассоциации значительно больше участие ели и ряда видов, характерных для зеленомошных бореальных лесов (*Hylocomium splendens*, *Juniperus communis*, *Orthilia secunda*, *Ptilium crista-castrensis*). В отечественной литературе подобные сообщества относятся к группе подтаежных лесов - сосняков с разреженным моховым покровом травяным и кустарничково-травяным (Растительность Европейской части СССР, 1980). Они распространены в Полесье, Украинском и Белорусском, на левобережье Десны, на левобережных террасах широтно ориентированного отрезка Волги и в бассейне среднего и нижнего течения реки Оки.

4.3.1.3. Ассоциация *Quercus-Pinetum*

Объединяет сообщества дубово-сосновых лесов с более менее хорошо развитым кустарниковым ярусом, разреженным травяным покровом и небольшим покрытием зеленых мхов. Сообщества распространены в

основном на ровных элементах рельефа III надпойменной террасы и моренно-зандровой равнины. Почвы дерново-среднеподзолистые. Больших площадей сообщества этой ассоциации не занимают, в основном представлены небольшими по площади участками, как правило в соседстве с сосняками ассоциации *Molinio-Pinetum* или *Peucedano-Pinetum*.

Характеристика сообществ. Древостой чаще всего состоит из 2 подъярусов, первый образован сосной с примесью березы пушистой, второй - дубом. В первый ярус дуб выходит редко. Сомкнутость крон 1 подъяруса - 0.6, второго - 0.4-0.5. Кустарниковый ярус хорошо развит и составлен в основном *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Acer platanoides*. Травяной покров сильно разрежен из-за затенения древесным и кустарниковым ярусами. Характерно присутствие неморальных видов, хотя их обилие и участие невелико (*Stellaria holostea*, *Carex digitata*, *Aegopodium podagraria*, *Melica nutans*, *Lathyrus vernus*). Вместе с тем присутствуют виды борсальных лесов (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus saxatilis*). Моховой покров, как правило, не развит и представлен единичными куртинами *Pleurozium schreberi*.

На первый взгляд отнесение ассоциации *Quercu-Pinetum* к высшим синтаксонам вызывает определенные сомнения из-за присутствия в ней группы неморальных видов, и предпочтение следует отдать классу *Quercu-Fagetea*. Если же рассмотреть участие аффиных видов классов с учетом обилия, то большим весом будут обладать виды *Vaccinio-Piceetea* (60%), что позволило поместить дубово-сосновые леса в класс *Vaccinio-Piceetea*.

География. Ассоциация *Quercu-Pinetum* занимает переходное к классу широколиственных лесов положение и относится к группе смешанных дубово-сосновых лесов (Matuszkiewicz, 1981, 1984), а по доминантной классификации - к ассоциациям *Pinetum varioherbosum*, *Quercu-Pinetum varioherbosum*, *Quercu-Pinetum stellariosum*. Эти леса распространены достаточно широко в южной части таежной и в широколиственной областях (Растительность Европейской части СССР, 1980). От более западных польских сообществ *Quercu-Pinetum* дубово-сосновые леса заповедника отличаются большим участием неморальных видов.

4.3.1.4. Ассоциация *Serratulo-Pinetum*

В ассоциацию входят флористически богатые, довольно светлые сосново-дубовые и смешанные леса, встречающиеся в заповеднике в пределах III надпойменной террасы. Ассоциацию характеризуют *Potentilla erecta*, *Trifolium montanum*, *Cervaria rivinii*, *Laserpitium prutenicum*, *Orthilia secunda*, *Dracocephalum ruyschiana*. Для этих сообществ характерно высокое постоянство *Serratula tinctoria*, *Peucedanum oreoselinum*, *Clinopodium vulgare*, *Scorzonera humilis*.

География. Ассоциация впервые описана в Польше, однако центр ее ареала находится в более континентальных частях Восточной Европы. Казалось, на территории России *Serratulo-Pinetum* не имела синтаксономического аналога. При сравнении выяснилось, что ассоциация *Pteridio-Pinetum*, описанная в Брянской области и в Украинском Полесье как новая (Андриенко, 1986; Булохов, 1991б), по сути представляет собой ассоциацию *Serratulo-Pinetum*, куда относятся и сообщества сосново-дубовых лесов заповедника "Брянский лес". От более западных сообществ ассоциации брянские леса отличаются присутствием *Cervaria rivinii*, *Laserpitium prutenicum*, *Dracocephalum ruyschiana* и *Genista tinctoria*, выделяющими эти леса в восточноевропейскую расу ассоциации.

4.3.2. Неморальные леса класса *Quercu-Fagetea*

Широколиственные леса заповедника не отличаются очень большим разнообразием. Весь комплекс лесов равнинной и террасной частей заповедника укладывается в рамки одной ассоциации (включая небольшие участки богатых ельников) порядка *Fagetalia sylvaticae*, пойменные широколиственные леса и частично черноольшаники относятся к другому союзу этого же порядка. Сообщества дубрав на выходах меловых пород, редко встречающиеся на территории заповедника и описанные в основном в расположенном рядом с

заповедником заказнике “Княжна”, относятся к порядку термофильных дубрав *Quercetalia pubescentis*. Ниже представлена иерархия широколиственных лесов заповедника и его окрестностей.

Класс *Querc-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939*

Порядок *Fagetalia sylvaticae Pawl. in Pawl., Sokol. et Wallish. 1928*

Союз *Alno-Padion Knapp 1942*

Ассоциация *Ficario-Ulmetum Knapp 1942 em. J. Mat. 1976*

Ассоциация *Circaeo-Alnetum Oberd. 1953*

субассоциация *calthetosum palustris subass. nov.*

Союз *Carpinion betuli Issler 1931 em. Mayer 1937*

Ассоциация *Tilio-Carpinetum Tracz. 1962*

субассоциация *calamagrostietosum*

субассоциация *typicum*

Порядок *Quercetalia pubescentis Br.-Bl. 1931*

Союз *Quercio pubescenti-petraeae Br.-Bl. 1931*

Ассоциация *Potentillo albae-Quercetum Libbert 1933*

4.3.2.1. Ассоциация *Ficario-Ulmetum*

Ассоциация объединяет сообщества пойменных лесов, чаще всего ясеневых с примесью других широколиственных пород, иногда с *Alnus glutinosa*. Распространены в пойме р. Неруссы, на ровных участках центральной поймы и в прирусловой части поймы на песчаном аллювии. Ассоциацию дифференцируют *Swida sanguinea*, *Rubus caesius*, *Scrophularia nodosa*, *Allium ursinum* и *Ficaria verna*. В ассоциацию входят сообщества *Fraxino-Quercetum urticosum*, *Quercetum urticosum*, *Fraxinetum urticosum*, выделенные по доминантному принципу.

Характеристика сообществ. Древостой смешанный, I-II классов бонитета, состоит из ясеня, дуба и осины. Сомкнутость крон составляет 0.6. Обычно древостой двурядный, второй подъярус образован вязом (*Ulmus scabra*) и липой. Изредка присутствует ольха черная. В хорошо развитом кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.3) преобладает *Corylus avellana*, постоянно встречаются *Swida sanguinea*, один из видов, характеризующих ассоциацию, подрост ясеня и черемухи; единичны *Ribes nigrum* и *Ulmus scabra*. В травяном покрове преобладают влаголюбивые виды и виды эвтрофных местообитаний. *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Stachys palustris*. Наряду с этими видами в травяном покрове присутствуют *Aegopodium podagraria*, *Ranunculus repens*, *Matteuccia struthiopteris*, *Equisetum pratense*, *Symphytum officinale*. Весной в пойменных ясеневых лесах обильны *Ficaria verna* и *Allium ursinum*. Практически отсутствует наземный моховой покров, единичными куртинками встречается *Eurhynchium swartzii*, вид, характерный для широколиственных лесов. Зато значительно разнообразие эпифитов: *Pylaisia polyantha*, *Anomodon longifolius*, *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium salebrosum*, *Homalia trichomanoides*, *Leskeella nervosa*.

Синтаксономическое положение пойменных ясеневых-дубовых лесов не вызывает затруднений. Внутри класса широколиственных лесов ассоциация относится к союзу *Alno-Padion* (широколиственные леса сырых местообитаний), на что указывают такие виды, как *Padus avium*, *Impatiens noli-tangere*, *Matteuccia struthiopteris*, *Festuca gigantea*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea lutetiana*, *Ficaria verna*.

География. Наиболее близки к брянским сообществам оказались леса ассоциации *Ficario-Ulmetum* (Matuszkiewicz, 1976), хотя формальное сходство на первый взгляд небольшое: коэффициент сходства с польской ассоциацией равен 50%. Однако структура сообществ и положение брянских ясеневых лесов в ландшафте указывают на принадлежность скорее всего к этой ассоциации. Брянские сообщества более бедны по видовому составу и отличаются присутствием *Glechoma hirsuta* и большим постоянством таких видов, как *Equisetum pratense*, *Ranunculus repens*, *Allium ursinum*, *Symphytum officinale*. Тогда как для польских пойменных ясеневых-вязовых лесов характерно присутствие *Ulmus campestris*, *Acer campestre*, *Galium aparine* и значительное

участие видов более богатых местообитаний: *Anemone nemorosa*, *Geranium robertianum*, *Stachys sylvatica*. Вполне вероятно, что брянские сообщества ассоциации можно будет выделить в отдельную субассоциацию, свойственную более бедным поймам Полесья. Отличать эту субассоциацию могут: *Glechoma hirsuta*, *Equisetum pratense*, *Allium ursinum*, *Ranunculus repens*. Однако окончательно дифференцировать эти сообщества можно будет при добавлении материала из соседних районов.

4.3.2.2. Ассоциация *Circaeo-Alnetum*

В ассоциацию входят черноольховые и ясенево-черноольховые заболоченные леса, распространенные по долинам небольших речек. Помимо значительного обилия видов союза *Alno-Padion* (*Chrysosplenium alternifolium*, *Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*) для них характерно присутствие видов заболоченных черноольшаников класса *Alnetea glutinosae*: *Lycopus europaeus*, *Alnus glutinosa*, *Cardamine amara*.

Характеристика сообществ. Древостой образован ольхой черной, изредка встречается ясень, который вместе с кленом и вязом лучше представлен в кустарниковом ярусе. В травяном покрове преобладают крапива двудомная и недотрога, постоянно присутствуют также *Athyrium filix-femina*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Rubus idaeus*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Phalaroides arundinacea*. Наземные мхи практически отсутствуют.

География. Сообщества ассоциации распространены в северо-восточной Польше (Matuszkiewicz, 1984), описаны в Литве (Страздайте-Балаявичене, 1988). В целом они характерны для Полесского региона и относятся к ассоциации *Alnetum urticosum* в доминантной классификации. Польские сообщества ассоциации отличаются более богатым флористическим составом, постоянным присутствием ясеня в древостое и большим участием видов широколиственных лесов. По присутствию *Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Naumburgia thyrsoflora* и *Phragmites australis* брянские сообщества выделяются в отдельную субассоциацию *Circaeo-Alnetum calthetosum palustris*.

4.3.2.3. Ассоциация *Tilio-Carpinetum*

Ассоциация объединяет комплекс широколиственных сообществ, включая дубравы, леса со смешанным древостоем (дуб, клен, липа, осина), осинники и липняки. Участки еловых и смешанных с елью богатых лесов также относятся к этой ассоциации. Сообщества широколиственных лесов распространены в основном на третьей террасе р. Неруссы и на части территории, относящейся к зандровой и моренно-зандровой равнине. На территории заповедника встречаются сообщества двух субассоциаций.

Субассоциация *Tilio-Carpinetum typicum*

Основной спектр широколиственных лесов относится к этой субассоциации, в доминантной схеме они описаны в рамках ассоциаций *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*, *Tilietum aegopodiosum*, *Quercetum stellariosum*, *Tilieto-Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum mercurialietosum*, *Tilietum stellariosum*, *Quercetum stellariosum* и ряда других.

Характеристика сообществ. Древесный полог образован 2 подъярусами. В первом подъярусе чаще всего преобладает дуб, иногда осина. Чистых дубрав на территории заповедника практически нет. Участки широколиственных лесов как правило небольшие и в древостое постоянна примесь сосны, иногда ели. Второй подъярус образован липой, кленом, первая никогда не выходит в верхний ярус. Липняки, отмечаемые на территории заповедника, практически представляют собой сильно разреженные дубравы со вторым подъярусом из липы. Кустарниковый ярус довольно обилен (сомкнутость 0.3), состоит в среднем из 6 видов, хотя иногда их число достигает 10. Наиболее обильна лещина, постоянно присутствует подрост клена, липы, рябина, реже - ель, бересклет бородавчатый и крушина.

Травяной покров не слишком густой (40%), отличается большим набором в основном неморальных видов. Преобладают *Stellaria holostea*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*. Присутствуют, но не столь обильны *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria*

obscura, *Polygonatum multiflorum*. Весной значительный аспект создает *Anemone ranunculoides*, а на участках ассоциации с преобладанием осины в древостое встречается *Lathraea squamaria*. В сообществах ассоциации отмечен довольно редкий для заповедника вид *Dentaria bulbifera*. Характерно, что виды распределены в травяном покрове более менее равномерно, не образуя синузальной мозаики, часто свойственной сообществам богатых неморальных лесов (Коротков, 1991). Напочвенные мхи практически отсутствуют. Единично встречается *Atrichum undulatum*, у основания стволов - *Plagiothecium denticulatum*. Зато разнообразны эпифиты, большей частью это виды, приуроченные к широколиственным породам деревьев: *Pyralisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *Leskeella nervosa*, *Homalia trichomanoides*, *Brachythecium velutinum*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Расположение ассоциации широколиственных лесов заповедника в иерархии синтаксономических единиц не встречает никаких затруднений. Доминирование *Carex pilosa* и *Stellaria holostea* указывает на принадлежность к союзу *Carpinion betuli*. Флористически брянские широколиственные леса ближе всего к сообществам ассоциации *Tilio-Carpinetum*: коэффициент сходства с сообществами из Подмоскovie равен 52%, а с польскими сообществами ассоциации - 51%. Помимо некоторых хронологических отличий, таких, как отсутствие в Брянской области *Carpinus betulus*, *Hepatica nobilis*, практическое отсутствие *Anemone nemorosa*, брянские сообщества отличаются еще и более бедными и сухими экотопами. В польских лесах значительно больше участие ели, *Asperula odorata*, *Dryopteris filix-mas*, *Sanicula europaea*, *Oxalis acetosella*. Подмосковные леса *Tilio-Carpinetum* отличаются *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus cassubicus*, *Galium intermedium*, *Melampyrum nemorosum*.

Субассоциация *Tilio-Carpinetum calamagrostietosum*

Сообщества этой субассоциации характерны для задровой равнины, они дифференцируются присутствием сосны, *Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum*, *Trientalis europaea* и меньшим участием видов широколиственных лесов.

География. Широколиственные леса с *Carex pilosa* и *Stellaria holostea* широко распространены в восточной Европе (Польша, Белоруссия, Среднерусская и Приволжская возвышенности).

4.3.2.4. Ассоциация *Potentillo albae-Quercetum*

В ассоциацию входят светлые дубовые и сосново-дубовые леса, приуроченные к пологим склонам холмов с выходами меловых отложений. Ассоциацию характеризуют *Potentilla alba*, *Primula veris*, *Lathyrus niger*, *Laserpitium latifolium*, *Carex montana*, *Trifolium alpestre*, *Digitalis grandiflora*.

Характеристика сообществ. Древесный ярус разрежен, преобладает дуб, часто встречается сосна, осина, береза повислая. Кустарниковый ярус не густой, состоит из подроста дуба, клена, липы с примесью лещины, бересклета бородавчатого, крушины. В травяном покрове хорошо представлены опушечные виды (класс *Trifolio-Geranietea*): *Clinopodium vulgare*, *Geranium sanguineum*, *Campanula bononiensis*, *Polygonatum odoratum*, *Trifolium alpestre*, *Laserpitium latifolium*, часто преобладают *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Melica nutans*, *Galium boreale*, *Calamagrostis arundinacea*, *Betonica officinalis*, *Trientalis europaea*.

География. Светлые термофильные дубравы распространены в Польше (Matuszkiewicz, 1984), далее в восточной Европе - в южном Нечерноземье (Булохов, 1991а), где они находятся на северной границе своего ареала. От польских сообществ брянские дубравы отличаются присутствием *Pyrola rotundifolia*, *Laserpitium latifolium*, *Agrimonia pilosa*, *Epipactis hebeborine*, *Campanula bononiensis*.

4.3.3. Заболоченные леса класса *Alnetea glutinosae*

С заболоченными биотопами в заповеднике "Брянский лес" связаны сообщества, в основном, трех классов: низинные черноольховые болота класса *Alnetea glutinosae*, переходные болота классов *Vaccinietea uliginosi* и *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*. К этим классам относится большая часть болот заповедника, хотя не исключены единичные вкрапления верховых болот класса *Oxycocco-Sphagnetetea*.

Ниже рассмотрены только сообщества черноольшаников.

Класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943 em. Müller et Görs 1958

Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937 em. Müller et Görs 1958

Союз *Alnion glutinosae* (Malc. 1929) Meijer-Drees 1936

Ассоциация *Carici elongatae-Alnetum* Koch 1926

Ассоциация *Sphagno squarrosi-Alnetum* Sol.-Gorn. 1975

Класс *Alnetea glutinosae* включает богатыми видами черноольшаники на гидроморфных почвах, часто развивающиеся в поймах рек при условии довольно высокой проточности. Характерными видами класса являются *Salix myrsinifolia*, *Salix pentandra*, *Carex acutiformis*, *Mnium cinclidioides*, *Sphagnum squarrosum*, *Solanum dulcamara* (Kielland-Lund, 1981). К аффинным видам класса можно отнести также виды единственного порядка и центрального союза класса *Alnion glutinosae*: *Calamagrostis canescens*, *Alnus glutinosa*, *Ribes nigrum*, *Salix cinerea*, *Carex elongata*, *Lycopus europaeus*, *Thelypteris palustris*.

4.3.3.1. Ассоциация *Carici elongatae-Alnetum*

Объединяет сообщества пойменных черноольшаников. Они свойственны притеррасным частям и пониженным частям центральной поймы р. Неруссы, а также проточным впадинам небольших водотоков. Распространены на торфянисто-глеевых, торфянистых слабокислых почвах (Булохов, 1991в). По доминантной схеме к *Carici elongatae-Alnetum* относятся сообщества ассоциаций *Alnetum phragmitosum* и *Alnetum variocaricosum*.

Характеристика сообществ. Древесный ярус разрежен, составлен *Alnus glutinosa* с редкой примесью березы пушистой, сомкнутость крон - 0.4. Ольха как правило переплетена хмелем. Кустарниковый ярус развит не очень сильно (сомкнутость 0.2). Его составляют в среднем 3-4 вида, преобладают *Salix cinerea* и *Ribes nigrum*, единично встречаются крушина и черемуха.

Особенный облик сообществ создает густой травяной покров (покрытие - до 70% площади сообществ), в основном это *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Carex elongata*, *Caltha palustris*, *Phragmites australis*, *Lysimachia vulgaris*. Местами доминируют *Carex acuta*, *Carex caespitosa* и *Scirpus sylvaticus*. Практически во всех описаниях сообществ ассоциации встречается *Iris pseudacorus*, создающий весной желтый аспект. Наземных мхов крайне мало, в основном это влаголюбивые и водные виды: *Calliergon giganteum*, *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*, *Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium undulatum*. Только в этих сообществах обнаружен *Pseudobryum cinclidioides*. Синузии эпифитных мхов развиты слабо и сосредоточены у основания стволов деревьев и на упавших ветках (*Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum*).

Фитосоциологическая структура ассоциации довольно проста и включает элементы в основном двух классов: *Alnetea glutinosae* и *Phragmitetea*, преобладание первых не вызывает сомнения. Ассоциацию характеризует довольно большой набор видов: *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Caltha palustris*, *Urtica dioica*, *Humulus lupulus*, *Iris pseudacorus*, *Viola uliginosa*, *Stachys palustris*, *Ribes nigrum*, *Symphytum officinale*, *Padus avium*.

География. Ассоциация имеет крайне широкий ареал. Сравнительный анализ видового состава пойменных черноольшаников и приведенных в литературе материалов (Лайвиньш, 1985) показывает, что брянские черноольшаники относятся к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum* (Kspc = 60%). Однако латвийские черноольшаники представляют собой северный вариант ассоциации и флористически отличаются от более южных брянских сообществ. В них больше *Sphagnum squarrosum*, *S. palustre*, *Calla palustris*, *Calamagrostis canescens*, что свойственно сообществам более бедных местообитаний и с более застойным режимом увлажнения. Для брянских черноольшаников характерно присутствие некоторых видов класса пойменных кустарников *Salicetea purpurea*: *Stachys palustris*, *Humulus lupulus*, *Symphytum officinale*..

4.3.3.2. Ассоциация *Sphagno squarrosi-Alnetum*

К ассоциации *Sphagno squarrosi-Alnetum* относятся сообщества черно-ольшаников, занимающие западины на II-III террасах рек, междуречных пространствах, часто - заболоченные просеки. Почвы торфянисто- и торфяно-глеевые с застойным увлажнением.

Характеристика сообществ. Древостой сильно разрежен, сомкнутость 0,3, образован черной ольхой со значительной примесью березы пушистой. Кустарниковый ярус развит слабо, хотя часто включает до 6-7 видов (*Sorbus aucuparia*, подрост *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea*, изредка *Salix pentandra*).

Травяной покров не столь обилен, как в ассоциации пойменных черноольшаников *Carici elongatae-Alnetum*. Доминируют *Carex vesicaria* и *Carex elongata*, постоянно встречаются виды мезотрофных болот *Naumburgia thyrsoflora*, *Carex canescens*, *Comarum palustre*, часто - *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Phragmites australis*.

Мхи покрывают до 1/3 площади (от 10 до 80%), присутствует в среднем 4 вида (до 8 видов). Доминируют сфагновые мхи: *Sphagnum palustre*, *S. squarrosum*, постоянным компонентом мохового покрова является *Calliergon giganteum*, изредка встречается *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*. В этих сообществах наиболее разнообразно представлены сфагновые мхи (*Sphagnum amblyphyllum*, *S. obtusum*, *S. teres*, *S. fallax*). В синузиях эпифитов довольно много лишайников, а из мхов встречаются обычные лесные виды (*Tetraphis pellucida*, *Orthodicranum montanum*, *Brachythecium salebrosum*).

В фитоценотической структуре ассоциации преобладают виды класса *Alnetea glutinosae*, хотя значительное участие составляют виды *Phragmitetea*. Видов бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* мало. Характеризуют ассоциацию в основном виды мезотрофных болот, присутствующие наряду с видами *Alnetea glutinosae*: *Carex vesicaria*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Carex canescens*, *Carex lasiocarpa*, *Calamagrostis canescens*, а также *Frangula alnus*, *Sphagnum palustre*, *S. squarrosum* и *S. girgensohnii*.

4.4. Ландшафтная структура и современная растительность Неруссо-Деснянского Полесья

Выяснение механизмов и направлений демулационных смен в разных экотопических условиях невозможно без анализа ландшафтной структуры и современной растительности. Решение этого вопроса позволит выделить сообщества со сходными динамическими тенденциями и дать прогнозы развития сообществ при антропогенном влиянии и при заповедании.

Особое внимание при характеристике ландшафтов уделено гидрологическому режиму, литологическому основанию и рельефу. Это связано с тем, что неоднородность территории района по этим абиотическим составляющим определяет расчленение растительного покрова на отдельные фитоценохоры. В качестве элементарной фитоценохоры можно рассматривать фитоценоз, занимающий однотипный экотоп, который характеризуется однородностью литологического состава почвообразующих пород, сходством условий увлажнения и положением в рельефе. Эту элементарную фитоценохору Л. Б. Заугольнова (Восточноевропейские..., 1994) предложила назвать "экотопической фитоценохорой". Можно ожидать, что каждая экотопическая фитоценохоры характеризуются своеобразным составом флоры. Одновременно в современном растительном покрове в пределах однородного экотопа часто формируются растительные сообщества, различающиеся набором доминантов. Это результат хозяйственной деятельности человека. Фитоценохоры в пределах однотипного экотопа выделяются на основе доминантного подхода к классификации растительности (Восточноевропейские..., 1994). Учитывая сказанное, при характеристике современной растительности Неруссо-Деснянского Полесья особое внимание уделялось эколого-ценотическому анализу флоры и ценотическому составу отдельных ландшафтов.

Ландшафты Неруссо-Деснянского Полесья представлены долинными, полесскими и предполесскими природно-территориальными комплексами (ПТК).

4.4.1. Долинный комплекс

В типологической структуре долинного комплекса выделяются пойменные и надпойменно-террасные ландшафты (рис. 4.5, 4.6; табл. 4.1).

4.4.1.1. Пойменный ландшафт

Пойменные ландшафты занимают около 15-20% территории района. В структуре пойменных ландшафтов выделяются 5 групп местностей: супесчаные прирусловые, суглинистые центрально-пойменные, супесчаные гривистые и торфяные пойменно-притеррасные, а также пойменные местности долин малых рек (рис. 4.5, 4.6).

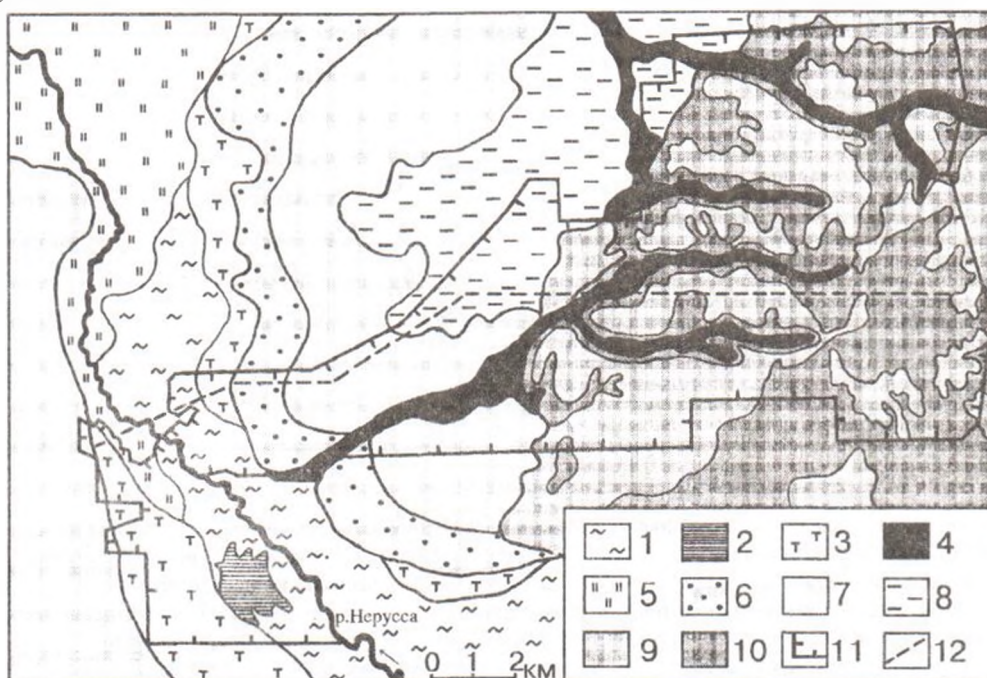


Рис. 4.5. Ландшафтная структура Неруссо-Деснянского Полесья (на примере заповедника "Брянский лес"). Пойменный ландшафт: 1 - супесчаные местности прирусловых валов и суглинистые центрально-пойменные местности с широколиственными лесами; 2 - супесчаные гривистые местности с хвойно-широколиственными лесами и их производными вариантами; 3 - торфяные пойменно-притеррасные местности с черноольховыми лесами; 4 - поймы малых рек с черноольховыми лесами; 5 - иловатая низкая пойма с лугами и высокотравными болотами. Надпойменно-террасный ландшафт: 6 - песчаные местности первой террасы с сосновыми лесами; 7 - песчаные местности второй террасы с сосновыми лесами; 8 - супесчаные местности третьей террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Зандровый ландшафт: 9 - песчаные зандровые местности с сосновыми лесами. Моренно-зандровый ландшафт: 10 - супесчано-суглинистые моренно-зандровые местности с хвойно-широколиственными лесами. 11 - границы заповедника. 12 - геоботанический профиль.

Fig. 4.5. Landscape structure of Nerusso-Desnjansk Polesje ("Bryansky Les" Reserve as an example). Legend: Flood plain landscape: 1 - sandy loam localities of bank and loam localities of central parts of flood plain with broad-leaved forests; 2 - sandy loam mane localities with coniferous-broad-leaved forests or their derivative variants; 3 - peat flood plain-terrace localities with alder (*Alnus glutinosa*) forests; 4 - small river flood plains with alder (*Alnus glutinosa*) forests; 5 - silt lower parts of flood plain with meadows and herb bogs. Upper flood plain-terrace landscape: 6 - sand localities on first terrace with pine forests; 7 - sand localities on second terrace with pine forests; 8 - sandy loam localities on third terrace with oak-pine and broad-lived forests; Zandr lanscape: 9 - sand zandr localities with pine forests; Moraine-zandr landscape: 10 - sandy loam moraine-zandr localities with coniferous-broad-leaved forests. 11 - nature reserve borders, 12 - geobotanical profile.

Супесчаные прирусловые местности подняты в среднем на 2-2,5 метра над меженным уровнем рек и отличаются короткопосмным режимом. Местности покрыты лесными формациями *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*. Экоотоп характеризуется повышенным богатством почв (табл. 4.2). Во флористическом составе сообществ доминируют виды неморальной группы (табл. 4.3, 4.4). В связи с этим, в формации *Querceta* преобладают асс.

Quercetum stellariosum, *Acereto-Quercetum aegopodiosum*, *Fraxineto-Quercetum mercurialiosum*, в формации *Tilieta* - асс. *Querceto-Tilietum aegopodiosum*, *Tremuleto-Tilietum aegopodiosum*, в формации *Tremuleta* - *Tremuletum aegopodiosum*, *Querceto-Tremuletum aegopodiosum*, а в формации *Betuleta* - асс. *Betuletum aegopodiosostellariosum*.

Суглинистые центрально-пойменные местности имеют плоские или полого-волнистые поверхности и подняты до 2 м над меженным уровнем рек (табл. 4.1). ПТК суглинистой поймы представлены среднепойменными урочищами. Экоотоп характеризуется высокими баллами переменной увлажненности, почвенного богатства и увлажненности почв (табл. 4.2). Здесь преобладают лесные формации *Querceta*, *Fraxineta* и *Tremuleta*. Флористический состав этой группы местностей представлен в основном видами черноольховой, неморальной и лугово-опушечной групп (табл. 4.3, 4.4). Среди дубрав доминируют асс. *Fraxineto-Quercetum urticosum* и *Quercetum urticosum*, среди ясеневых лесов - асс. *Fraxinetum urticosum*, а среди осинников - асс. *Tremuletum urticosum*.

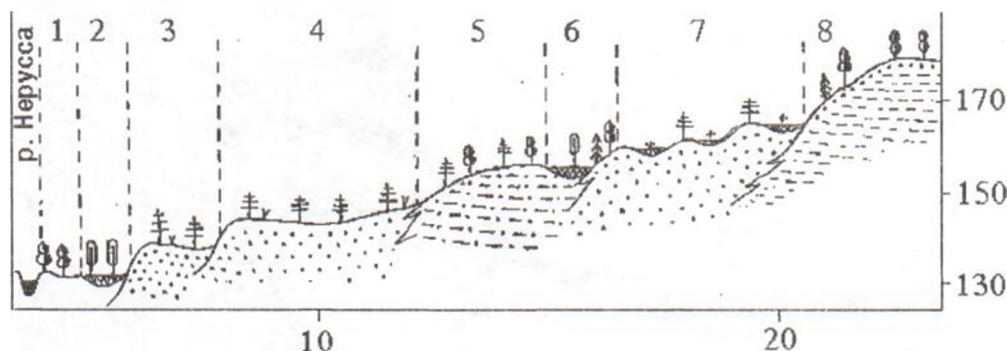


Рис. 4.6. Геоботанический профиль заповедника "Брянский лес". Природно-территориальные комплексы: 1 - супесчаные местности прирусловых валов и суглинистые центрально-пойменные местности с широколиственными лесами; 2 - торфяные пойменно-притеррасные местности с черноольховыми лесами; 3 - песчаные местности первой террасы с сосновыми лесами; 4 - песчаные местности второй террасы с сосновыми лесами; 5 - супесчаные местности третьей террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами; 6 - местности долины малой реки с ольховыми и хвойно-широколиственными лесами; 7 - песчаные зандровые местности с сосновыми лесами; 8 - супесчано-суглинистые моренно-зандровые местности с хвойно-широколиственными лесами. По горизонтали - протяженность геоботанического профиля в км, по вертикали - высота над уровнем моря в м

Fig. 4.6. Geobotanical profile of "Bryansky Les" Reserve. Environmental-territorial complexes: 1 - sandy loam localities of bank and loam localities of central parts of flood plain with broad-leaved forests; 2 - peat flood plain-terrace localities with alder (*Alnus glutinosa*) forests; 3 - sand localities on first terrace with pine forests; 4 - sand localities on second terrace with pine forests; 5 - sandy loam localities on third terrace with oak-pine and broad-lived forests; 6 - small river flood plains with alder (*Alnus glutinosa*) forests and coniferous-broad-leaved forests; 7 - sand zandr localities with pine forests; 8 - sandy loam moraine-zandr localities with coniferous-broad-leaved forests. Horizontal axis - length of geobotanic profile (km); vertical axis - elevation above sea level (m).

Гривистые супесчаные местности в основном представлены в пойме Неруссы. Это серия высоких грив и межгривных понижений (рис. 4.5). Вершины и склоны грив подняты над меженным уровнем на 4-5 м и фактически находятся вне пойменного режима. Они характеризуются умеренным увлажнением и относительно невысоким богатством почв (табл. 4.2). В растительном покрове грив представлены формации *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе преобладают растения бореальной (25%), неморальной (34%) и лугово-опушечной (29%) групп (табл. 4.3, 4.4). Формация сосняков представлена асс. *Querceto-Pinetum varioherbosum*, *Pinetum pteridioso-convallariosum* и *Pinetum stellariosum*. Иногда встречается асс. *Pinetum pleuroziosum*. Среди березняков доминирует асс. *Tremuleto-Betuletum varioherbosum* и *Betuletum varioherbosum*.

Торфяные пойменно-притеррасные местности незначительно подняты над меженным уровнем (табл. 4.1) и характеризуются длительным пойменным режимом. Местности сильно заторфованы. Ширина заболоченных притеррасных понижений в поймах Десны, Неруссы и Навли достигает 1-2 км (рис. 4.5). Экоотоп местности

отличается относительно высоким почвенным богатством и застойным увлажнением (табл. 4.2). Абсолютное господство в лесном покрове этих местностей принадлежит формации *Alneta glutinosae*. Ее флористическое ядро - черноольховая, лугово-опушечная и водно-болотная группы растений (табл. 4.3, 4.4). Среди ольшаников преобладают асс. *Alnetum phragmitosum*, *Alnetum variocaricosum* и *Alnetum urticosum*.

Иловатая низкая пойма (рис. 4.5) поднята над меженным уровнем реки до 1,5 м. Это обуславливает длительный поемный режим. Здесь доминируют травяные болота формации *Phragmiteta australis*, *Glycerieta maxima*, *Cariceta acuta*, а также широко представлены кустарниковые сообщества (*Salix triandra*, *S. cinerea*). Лесные сообщества отсутствуют. Во флористическом составе сообществ низкой иловатой поймы преобладают водно-болотные растения.

Поймы малых рек (Сольки, Коломины, Теребушки, Княжны, Бетчи, Злимли, Дяблика, Скютянки, Колодезя и др.) имеют ширину в пределах 100-300 м. Их протяженность - 10-30 км. Долины малых рек пересекают большую часть ландшафтов. (рис. 4.5). Экологические условия пойм малых рек близки по своим характеристикам к притеррасным понижениям (табл. 4.2). Растительный покров представлен в основном формациями черноольшаников (*Alneta glutinosae*). Во флористическом составе доминируют лугово-опушечные и черноольховые виды, а также в значительном количестве представлены водно-болотные растения (табл. 4.3, 4.4). В формации черноольшаников преобладают *Alnetum phragmitosum*, *Alnetum variocaricosum* и *Alnetum urticosum*. Таким образом, поймы малых рек и притеррасные понижения близки также по ценотической и флористической структуре. О близости флор свидетельствует также расчет парных коэффициентов Жаккара (табл. 4.5).

4.4.1.2. Надпойменно-террасный ландшафт

Надпойменно-террасный ландшафт занимают около 30% территории района (рис. 4.5, 4.6). Долина Десны имеет террасы шириной 10-15 км, а ее притоки (реки Нерусса и Навля) - 2-3 км. В надпойменно-террасном ландшафте выделяется 3 группы местностей - песчаные местности I террасы, песчаные местности II террасы и супесчаные местности III террасы.

Местности первой аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой на 2-5 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощностью более 15 м. (табл. 4.1). Глубина уровня поверхности грунтовых вод (УПГВ) - 1,0-2,5 м. Экологические условия отличаются низким почвенным богатством и повышенной кислотностью (табл. 4.2). Лесная растительность террасы представлены сообществами формаций *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе господствуют бореальные (25%) и лугово-опушечные (36%) виды (табл. 4.3, 4.4). В связи с этим на первой террасе преобладают асс. *Pinetum molinosum*, *Pineto-Quercetum arundinaciosum*, *Betuletum variohebosum* и *Betuletum molinosum*.

Местности второй аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой в среднем на 6-10 м. В геологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 15-20 м (табл. 4.1).

Для террасы характерны пологие плохо дренируемые участки с УПГВ 1-2 м. Экологические условия террасы характеризуются низким почвенным богатством и повышенной кислотностью (табл. 4.2). Лесная растительность представлена формациями *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе этих формаций преобладают бореальные и лугово-опушечные виды (табл. 4.3, 4.4). В составе сосновых лесов господствуют асс. *Pinetum pleuroziosum*, *Pinetum myrtilloso-pleurosiosum*, *Pinetum myrtilloso-molinosum* и *Pinetum molinoso-sphagnosum*, а в составе березняков - асс. *Betuletum molinosum*.

Местности третьей надпойменной террасы среднетертичного возраста подняты над поймой на 10-15 м. Терраса не имеет достаточно четких геоморфологических границ и очерчивается изогипсами 145-155 м. (рис. 4.5; табл. 4.1). Литологический состав террасы имеет супесчаный характер, что отличает ее от позднечетвертичных террас. Преобладают повышенные хорошо дренируемые поверхности с УПГВ более 4 м. На отдельных участках террасы близко залегают суглинистые отложения, которые непосредственно являются почвообразующими породами. Терраса отличается повышенным почвенным богатством (табл. 4.2). В

растительности преобладают формации *Querceta*, *Pineta*, *Tilieta* и *Tremuleta*. Для флористического состава растительности характерны лугово-опушечная (46%) и неморальная (25%) группы видов (табл. 4.3, 4.4). Сообщества дубрав представлены асс. *Quercetum stellariosum*, *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum* и *Pineto-Quercetum stellariosum*. Среди сосняков преобладают ассоциации *Pinetum varioherbosum*, *Querceto-Pinetum stellariosum*. Липняки представлены в основном сообществами *Querceto-Tilietum caricosum pilosae*. Осинники объединяют асс. *Tremuletum caricosum pilosae*, *Tremuletum aegopodiosum* и *Tremuletum stellariosum*.

4.4.2. Полесский комплекс

В типологической структуре Полесского комплекса выделяются зандровые и моренно-зандровые ландшафты. Они расположены в центральной части района и занимают около 40 % территории (рис. 4.5, 4.6).

4.4.2.1. Зандровый ландшафт

Зандровый ландшафт объединяет песчаные волнисто-западинные приводораздельные местности с абсолютными высотами 155-175 м (рис. 4.5; табл. 4.1). Относительные превышения рельефа обычно составляют 1-3 м, реже встречаются гривы с превышением 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. Экотопы зандровых местностей отличаются минимальным почвенным богатством и высокой кислотностью почв (табл. 4.2). Растительный покров образуют формации *Pineta* и *Betuleta*. В их флористическом составе доминируют бореальные виды - 36% (табл. 4.3, 4.4). Сосняки представлены асс. *Pinetum pleurosiosum*, *Pinetum vaccinoso-pleurosiosum*, *Pinetum myrtilloso-pleurosiosum*, *Pinetum molinosum*, *Pinetum molinoso-sphagnosum* и *Pinetum sphagnosum*.

Среди березняков преобладают асс. *Betuletum callunosum*, *Betuletum calamagrostiosum*, *Betuletum varioherbosum*, *Betuletum molinosum* и *Betuletum sphagnosum*.

По литологическому составу, флористической и ценотической структуре зандровые местности сходны с ПТК аллювиальных позднечетвертичных террас. На это указывают также высокие коэффициенты их флористического сходства (табл. 4.5). Однако они отличаются характером рельефа, кислотностью почвы и солевым режимом территории (табл. 4.2).

4.4.2.2. Моренно-зандровый ландшафт

Моренно-зандровый ландшафт представлен супесчаными и суглинистыми местностями (рис. 4.5, табл. 4.1). Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175-190 м. Рельеф местностей повышенный, пологоволнистый и полого-склоновый. Литологический состав ландшафта представлен маломощными песками на моренных суглинках. На водоразделах УПГВ расположен ниже 6-8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием грунтовых вод. Экотопы моренно-зандрового ландшафта характеризуются повышенным богатством и слабокислыми почвами (табл. 4.2). Лесная растительность представлена формациями *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*, *Betuleta* и *Pineta*. Во флористическом составе всех формаций преобладает неморальная группа видов (42%) (табл. 4.3, 4.4). Дубравы представлены асс. *Quercetum stellariosum*, *Pineto-Quercetum stellariosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum-stellariosum*, *Quercetum stellarioso-caricosum pilosae*, *Tilieto-Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum aegopodiosum*, *Quercetum mercurialiosum*, липняки - асс. *Tilietum stellariosum*, *Acereto-Tilietum stellariosum*, *Tremuleto-Tilietum stellariosum*, *Tilietum caricosum pilosae*, *Tremuleto-Tilietum caricosum pilosae* и *Acereto-Tilietum aegopodiosum*, осинники - асс. *Betuleto-Tremuletum stellarioso-caricosum*, *Tremuletum stellariosum*, *Tilieto-Tremuletum stellariosum*, *Tremuletum caricosum*, *Betuleto-Tremuletum aegopodiosum* и *Tremuletum aegopodiosum*, березняки - асс. *Betuletum stellarioso-caricosum pilosae*,

Таблица 4.1. Характеристика основных ландшафтов Неруссо-Деснянского района (по профилю Трубчевск-Локоть)

Basic landscape characteristic of Nerusso-Desnjansk region (by profile Trubchevsk - Lokot')

Характеристики	Пойменный ландшафт					Надпойменно-террасный ландшафт			Моренно-зандровый ландшафт -		Предполесский ландшафт
	Прирус- ловые	Централь-но- поймен-ные	Гривис- тая пойма	Пойменно- притеррас- ные	Долины малых рек	Первая терраса	Вторая терраса	Третья терраса	Зандро- вые	Морено- зандро- вые	
Номера ландшафтных подразделений	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Абсолютные высоты над у.м., м	132-133				133-175	135-140	140-145	145-155	155-175	175-190	185-210
Относительные превышения рельефа, м	2-2,5	1-2	4-5	0,5	0,5	1-3	2-3	1-3	1-5	5-20	10-20
Глубина залегания дочетвертичных пород, м	25-30				1-20	15-20		10-15		1-5	
УПГВ*, м	1-2	0,5-1,5	2,5-3,5	0-0,5	0-0,5	1,0-2,5		более 4	1,0-3,5	1,5-8,0	1,0-8,0
Заболоченность, %	-	5-10	0-5	100	40-60	15-20	15-25	0-5	15-25	0-5	0-5
Преобладающая почвообразующая порода	супеси	суглинки	супеси	торф	пески, су- песи, суг- линки, торф	пески		супеси	пески	супеси и пески на суглин- ках	супеси на карбонатных породах
Формации растительности	<i>Querceta,</i> <i>Tilieta,</i> <i>Betuleta,</i> <i>Tremuleta</i>	<i>Querceta,</i> <i>Fraxineta,</i> <i>Tremuleta</i>	<i>Pineta,</i> <i>Betuleta</i>	<i>Alneta gluti- nosae</i>	<i>Alneta glutinosae</i>	<i>Pineta, Betuleta</i>		<i>Pineta,</i> <i>Querceta,</i> <i>Tremuleta,</i> <i>Tilieta</i>	<i>Pineta,</i> <i>Betuleta</i>	<i>Querceta, Tilieta, Tremuleta,</i> <i>Betuleta, Pineta</i>	

Примечание * УПГВ - уровень поверхности грунтовых вод.

Tilieto-Betuletum aegopodioso-stellariosum, сосновые леса - асс. *Pinetum varioherbosum*, *Pinetum stellariosum*, *Querceto-Pinetum stellariosum*.

По флористической и ценотической структуре моренно-зандровые местности сходны с супесчаной среднечетвертичной террасой. На это указывают также высокие коэффициенты их флористического сходства (табл. 4.5). Однако они отличаются характером почвообразующих пород (табл. 4.1).

4.4.3. Предполесский комплекс

Предполесский комплекс представлен местностями с близким залеганием дочетвертичных карбонатных пород. Они занимают не более 10% территории. Предполесья расположены на восточных окраинах района и их ПТК не представлены в заповеднике. В рельефе это склоновые и полого-выпуклые водораздельные поверхности с абсолютными высотами 185-210 м. Литологической основой местностей являются породы верхнего мела, перекрытые маломощными четвертичными чехлом. УПГВ водоразделов местностей находится на глубине 8 м (табл. 4.1). В подошвах склонов встречаются восходящие родники. Экотопы местностей отличаются почвенным богатством (табл. 4.2). Лесная растительность представлена формациями *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*, *Betuleta* и *Pineta*. Во флористическом составе преобладают лугово-опушечные (56%) и неморальные виды (21%) (табл. 4.3, 4.4). Дубравы представлены асс. *Quercetum varioherbosum*, *Pineto-Quercetum varioherbosum*, *Betuleto-Quercetum varioherbosum*, *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*, липняки - асс. *Tilietum varioherbosum* и *Tilietum aegopodiosum*, осинники - асс. *Tremuletum varioherbosum* и *Tremuletum aegopodiosum*, березняки - асс. *Betuletum varioherbosum* и *Querceto-Betuletum varioherbosum*, сосновые леса - асс. *Pinetum varioherbosum* и *Querceto-Pinetum vaioherbosum*.

4.4.4. Заключение

Таким образом, в ландшафтной структуре Неруссо-Деснянского Полесья выделяется 11 групп местностей (см. табл. 4.1), которые отличаются гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород, а также уникальным флористическим и ценотическим составом. Экологическое и биотическое своеобразие, выделенных групп местностей, отражается на особенностях их демулационных смен. Рассмотрим эти особенности.

Таблица 4.2. Диапазоны экологических факторов в основных ландшафтах Неруссо-Деснянского Полесья (расчеты проведены по шкалам Д. Н. Цыганова, 1983)

Diapasons of ecological factors in landscapes of Nerusso-Desnjansk Polesje (scored by D.N.Tsyganov's (1983) ecological scale)

Номера ландшафтных подразделений даны по табл. 4.1	Баллы экологических режимов по шкалам				
	Переменности увлажнения почв (fH)	Увлажнения почв (Hd)	Богатства почвы азотом (Ni)	Солевого режима почв (Tr)	Кислотности почв (Rc)
1.	5.0-6.2	11.8-13.1	6.3-7.2	6.6-7.8	6.5-7.7
2.	5.2-6.4	12.1-14.6	5.9-7.1	6.4-7.7	6.4-7.9
3.	4.4-5.5	12.2-13.1	4.8-6.3	4.9-6.3	5.9-6.9
4.	4.4-5.8	14.0-16.5	5.4-6.9	5.5-6.9	5.8-7.0
5.	4.6-6.2	14.2-17.9	5.8-7.1	6.0-7.1	6.2-7.4
6.	3.3-4.8	11.8-14.4	4.0-5.1	4.9-5.7	4.9-6.4
7.	4.4-6.0	11.7-13.2	4.7-6.5	5.1-6.5	5.6-6.8
8.	4.4-5.4	11.8-12.7	5.0-6.8	5.2-6.5	6.2-7.1
9.	3.0-4.6	12.0-15.0	3.3-5.2	4.8-5.4	3.7-5.6
10.	4.5-5.7	11.8-12.8	5.6-7.1	5.8-7.4	6.4-7.2
11.	4.7-5.7	11.8-12.7	5.6-6.2	5.4-6.5	6.2-6.9

Таблица 4.3. Флористический состав и встречаемость видов (в баллах) в лесных сообществах Неруссо-Деснянского Полесья

Floristic composition and occurrence of plant frequency (ranged by score *) in forest communities of Nerusso-Desnjansk Polesje

Названия растений**	Ландшафтные подразделения***										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЯРУС А											
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2	1	1	3	1	2	3	2	2	2	1
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	.	1	1	1	.	1	1	1	2	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	.	.	5	1	.	3	5	3	5	2	3
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Acer platanoides</i> L.	3	2	1	1	1	.	.	2	.	3	1
<i>Betula pendula</i> Roth	2	2	2	1	1	1	2	3	2	3	2
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3	3	1	1	1	.	.	1	.	1	.
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	1	.
<i>Populus tremula</i> L.	3	4	2	1	1	1	2	3	1	4	2
<i>Quercus robur</i> L.	4	4	1	1	1	1	1	3	1	4	3
<i>Salix caprea</i> L.	1	1
<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	1	.	1	1	1	1	2	.	3	2
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	1	.	.	1	.	.	1	.	2	1
<i>U. laevis</i> Pall.	.	.	.	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ											
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	.	2	1	4	3	.	.	1	.	1	.
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ											
<i>Salix pentandra</i> L.	.	.	.	1
ЯРУС В											
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	1	1	2	3	2	2	3	2	5	1	2
<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	1	4	3	2	4	5	2	5	2	2
<i>Juniperus communis</i> L.	1	.	.
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	.	1	1	1	1	1	1	3	2	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	.	.	1	1	.	1	1	1	2	1	1
<i>Sambucus racemosa</i> L.	1
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Acer campestre</i> L.	.	1	1	.
<i>A. platanoides</i> L.	5	4	4	1	1	3	2	4	1	5	3
<i>Betula pendula</i> Roth	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1	2
<i>Corylus avellana</i> L.	5	4	4	2	1	3	1	4	1	4	2
<i>Euonymus europaea</i> L.	1	1	1	1	.	1	.
<i>E. verrucosa</i> Scop.	1	1	2	.	.	3	1	2	.	2	2
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3	4	2	1	1	1	.
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	1
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	1	1	1	.	.	1	.	1	1	1	2
<i>Padus avium</i> Mill.	4	5	1	2	1	1	.	1	.	1	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Populus tremula</i> L.	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1
<i>Pyrus communis</i> L.	1	.	.	1	1
<i>Quercus robur</i> L.	1	2	4	2	1	4	5	3	4	2	3
<i>Salix caprea</i> L.	1	.	.	1	1	1	.	1	.	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	.	1	3	1	1	4	4	3	4	2	3
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz.	2	3	1	.	1	1	.
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz.	2	3	1	.	1	1	.
<i>Tilia cordata</i> Mill.	5	2	3	1	2	3	1	4	.	5	3
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	3	3	1	1	1	.	.	1	.	3	1
<i>U. laevis</i> Pall.	1	2	.	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ											
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	1	.	4	3	1	1	1	.	.	1
<i>Ribes nigrum</i> L.	1	1	.	1	1	1	.
<i>Viburnum opulus</i> L.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	1	1
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ											
<i>Salix alba</i> L.	.	.	.	1
<i>S. aurita</i> L.	1	.	1	.	1	.	.
<i>S. lapponum</i> L.	1	.	.
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	1
<i>S. pentandra</i> L.	.	.	.	1	1
<i>S. phylicifolia</i> L.	1
<i>S. triandra</i> L.	.	1	.	.	1	.	.	.	1	.	.
<i>S. viminalis</i> L.	1
<i>S. vinogradovii</i> A. Skvorts.	1
ВОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ											
<i>Salix cinerea</i> L.	.	1	.	3	2	1	1	1	2	.	1
Я Р У С С											
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	1	1	1	.
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	.	1	1	2	2	2	3	1	3	1	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1	1	4	1	1	4	4	3	2	2	3
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	.	.	1	.	.	1	3	1	3	.	.
<i>Carex digitata</i> L.	1	1	4	1	1	2	1	3	1	3	3
<i>C. ericetorum</i> Poll.	1	.	1	.	.
<i>C. globularis</i> L.	.	.	.	(1)	.	.	2	1	2	.	.
<i>C. rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	1
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova	.	.	1	.	.	1	2	2	2	.	1
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	1	1	1	.	1
<i>Circaea alpina</i> L.	1	1	.	1	1	1
<i>Diphysastrum complanatum</i> (L.) Holub	1	.	.
<i>Dryopteris assimilis</i> S. Walker	1	.
<i>D. carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	2	2	3	4	3	3	3	3	2	3	5
<i>D. cristata</i> (L.) A. Gray	.	.	1	1	1	.	.	1	.	1	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Festuca ovina</i> L.	.	.	1	.	.	1	3	1	2	1	1
<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	1	3	3	2	4	4	2	4	2	3
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	2	1	2	1	2	2	.	2	.	2	4
<i>Genista germanica</i> L.	1	.	.	1
<i>G. tinctoria</i> L.	1	1	.	1
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	1	.	1	.	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	1	1	1	1	1
<i>Hyperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.	1	1
<i>Hylotelephium maximum</i> (L.) Holub	1	.	1	.	.	1
<i>H. triphyllum</i> (Haw.) Holub	.	1	1	.	.	.	1	1	.	.	1
<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz	1	1	.	.	1
<i>Ledum palustre</i> L.	.	1	.	.	1	.	2	.	3	1	.
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1	1	3	1	1	3	4	2	3	1	3
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	1	.	1	1	1	.	1
<i>L. clavatum</i> L.	.	.	.	1	.	1	.	.	1	.	.
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	3	2	5	2	1	4	2	4	3	5	4
<i>Melampyrum pratense</i> L.	.	.	2	1	1	3	4	2	4	1	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	1	1	3	1	1	3	4	2	4	1	1
<i>Nardus stricta</i> L.	1	1	1	.	.
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	.	.	1	.	.	2	1	2	1	1	3
<i>Oxalis acetosella</i> L.	1	.
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench	1	1	1	2	.	1	3	2	1	1	2
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	.	2	1	1	1	2	1	3	1	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	.	.	1	1	1	1	2	1	3	.	1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	1	.	4	1	1	2	2	2	3	2	2
<i>Pyrola media</i> Sw.	2
<i>P. minor</i> L.	1	1	1	1
<i>P. rotundifolia</i> L.	1	.	1	.	.	3
<i>Rubus caesius</i> L.	3	3	1	1	.	2	.	.	1	1	.
<i>R. idaeus</i> L.	1	2	4	3	3	2	1	1	1	2	4
<i>R. nessesensis</i> W. Hall	1	.	1	1	1	1	3	1	2	1	2
<i>R. saxatilis</i> L.	2	2	4	1	1	4	2	5	1	4	5
<i>Sambucus racemosa</i> L.	1
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1	.	3	1	1	4	2	2	2	2	3
<i>Trientalis europaea</i> L.	.	.	4	1	2	3	4	3	4	2	4
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	.	.	2	2	1	4	5	2	5	1	1
<i>V. uliginosum</i> L.	1	.	.	1	.	.	1	.	2	.	.
<i>V. vitis-idaea</i> L.	.	.	3	1	1	2	5	2	5	1	1
<i>Veronica officinalis</i> L.	.	.	1	.	.	3	1	2	1	1	2
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Acer campestre</i> L.	.	1
<i>A. platanoides</i> L.	5	4	5	2	2	4	2	4	1	5	5
<i>A. tataricum</i> L.	1	.	.
<i>Actaea spicata</i> L.	1	.	2	1	1	2

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	5	4	2	1	2	1	.	3	.	5	4
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	1	1	1	.	1	.	.	1	.	1	1
<i>Allium ursinum</i> L.	2	2
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	1	.
<i>A. ranunculoides</i> (L.) Holub	1	.	2	1
<i>Asarum europaeum</i> L.	4	2	1	.	1	.	1	3	.	5	2
<i>Berberis vulgaris</i> L.	1
<i>Betula pendula</i> Roth	.	.	.	1	1	1	.	1	1	1	1
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	1	.
<i>B. matricariifolium</i> A. Br. ex Koch	1
<i>B. multifidum</i> (S. G. Gmel.) Rupr.	1	.	.
<i>B. virginianum</i> (L.) Sw.	1	.
<i>Campanula latifolia</i> L.	1	1
<i>C. trachelium</i> L.	1	1
<i>Bromopsis benekenii</i> (Lange) Holub	1
<i>Carex brizoides</i> L.	1	1
<i>C. montana</i> L.	2
<i>C. pilosa</i> Scop.	3	1	2	1	1	1	.	3	.	5	1
<i>C. tomentosa</i> L.	1	.	.
<i>Chorophyllum bulbosum</i> L.	.	.	.	1	1	1
<i>Circaea lutetiana</i> L.	1	1	.
<i>Convallaria majalis</i> L.	4	3	5	1	1	4	3	5	2	5	5
<i>Corydalis bulbosa</i> (L.) DC.	1	.	1	.
<i>C. cava</i> (L.) Schweigg. & Koerte	1	.
<i>Corylus avellana</i> L.	4	2	5	2	1	3	1	4	1	4	4
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	1
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	1	.
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	2	2	1	1	1	.	.	1	.	1	2
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	1	1	.	1	1	1
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	.	1	1	.	1	3
<i>Equisetum hyemale</i> L.	1	1	1
<i>E. pratense</i> Ehrh.	2	3	1	1	1	.	.	1	.	1	1
<i>Euonymus europaea</i> L.	1	1	.	.	1	1	.
<i>E. verrucosa</i> Scop.	3	1	4	1	1	3	1	4	.	5	4
<i>Festuca altissima</i> All.	1	.	.	1	.	.	.
<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	1	1	.	1	1	2	3
<i>Ficaria verna</i> Huds.	1	.	1	.
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	4	4	3	1	1	1	.	1	.	2	.
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.	1	.
<i>G. minima</i> (L.) Ker-Gawl.	1	.
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	1	2	.
<i>Galium intermedium</i> Schult.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	1	1
<i>G. odoratum</i> (L.) Scop.	3	1	1	.	1	.	1	1	.	4	2
<i>G. rubioides</i> L.	1	1	.	.	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Geranium robertianum</i> L.	2	2	2	1	1	1	2
<i>G. sylvaticum</i> L.	1	.	.	2	.	.	1
<i>Glechoma hederacea</i> L.	5	4	1	1	1	1	.	2	.	4	1
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	1	2	.	.	1	.	.	1	.	1	.
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	3
<i>L. prutenicum</i> L.	.	.	1	1	.	.	1
<i>Lathraea squamaria</i> L.	1	1	1	.
<i>Lathyrus niger</i> (L.) Bernh.	2
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	4	2	3	.	1	1	1	3	.	4	4
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	1	.
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	1
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Wilmott	1
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	1	1	.	.	1	1	1	1	1	2	3
<i>Melica nutans</i> L.	2	1	5	1	1	3	1	4	1	2	4
<i>Mercurialis perennis</i> L.	2	2	2	1	1	.	.	2	.	3	1
<i>Milium effusum</i> L.	3	2	2	1	1	2	1	1	.	3	2
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	.	1	.	1	.	.	.	1	.	.	1
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	2	2	2	1	1	2	.	1	1	2	4
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	1	.	1	1
<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter	1
<i>Padus avium</i> Mill.	4	3	2	1	2	1	.	1	.	2	2
<i>Paris quadrifolia</i> L.	2	2	1	1	1	1	.	1	.	2	2
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	1	.	1	1	.	1	1
<i>P. chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	1	.	.	1	1	1	1
<i>Poa nemoralis</i> L.	1	1	1	.	1	2	.	1	1	1	1
<i>P. subcaerulea</i> Smith	1	.	.
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	5	3	2	.	1	1	.	3	.	5	1
<i>Populus tremula</i> L.	3	2	2	1	1	4	3	3	2	4	3
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	1	.	.	.
<i>P. obscura</i> Dumort.	5	3	1	1	1	1	.	2	.	4	2
<i>Pyrus communis</i> L.	1	.	.	1	1	1
<i>Quercus robur</i> L.	1	2	3	1	2	5	5	3	4	3	5
<i>Ribes spicatum</i> Robson	.	1	1	.	1	1	1
<i>Salix caprea</i> L.	.	.	.	1	1	.	1	.	1	1	1
<i>Sanicula europaea</i> L.	1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2	3	2	.	1	1	.	1	.	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1	1	4	1	1	4	5	3	4	2	3
<i>Stachys sylvatica</i> L.	2	2	1	1	2	.	.	1	.	1	1
<i>Stellaria holostea</i> L.	3	1	2	.	1	1	1	4	1	5	2
<i>S. nemorum</i> L.	.	1	.	.	2	1	.
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	2	3	1	1	.	1	.
<i>Tilia cordata</i> Mill.	3	1	2	1	1	2	1	3	.	4	3
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	3	3	1	1	1	.	.	1	.	2	1
<i>U. laevis</i> Pall.	2	1	.	1	1	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	1	.	1	.	1	2	1	3	.	1	5
<i>Viola mirabilis</i> L.	2	1	1	1	1	.	.	4	.	3	2
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ											
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	1	.	2	2	1	.
<i>Angelica sylvestris</i> L.	.	.	1	1	2	2	1	2	1	1	2
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	1	2	1	3	2	.	.	1	.	1	1
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	.	.	.	1	1	2	.	1	.	.	.
<i>Cardamine amara</i> L.	1	.	.	1	2	1	.
<i>C. impatiens</i> L.	.	1	1	1	1
<i>Carduus crispus</i> L.	1
<i>Carex cinerea</i> Poll.	.	.	.	1	2	.	1	1	1	.	1
<i>C. echinata</i> Murr.	1	.	.
<i>C. elongata</i> L.	1	2	.	4	3	.	1	1	.	.	.
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	1
<i>C. omskiana</i> Meinsh.	.	.	.	1	.	.	1	.	2	.	.
<i>C. remota</i> L.	1
<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey.	.	1	.	1
<i>Chelidonium majus</i> L.	1	1	1	.	1	2	.	1	.	1	1
<i>Chenopodium album</i> L.	1	.	.	1	.	.	.
<i>C. polyspermum</i> L.	1
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	.	1	.	1	1
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	.	.	.	1	2	1	1
<i>C. oleraceum</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	2
<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	1	1
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	1	.
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	1
<i>Cucubalus baccifer</i> L.	2
<i>Cuscuta europaea</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	1	1	1	1	2	2	1	1	.	1	2
<i>Epilobium ciliatum</i> Rafin.	1	.	.	1	2	.	.	1	.	.	1
<i>E. hirsutum</i> L.	1
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	1	1	.	2	1	.	1	1	1	1	1
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	1	4	1	4	2	1	.
<i>Galium aparine</i> L.	1	1	.	1	1	1	1
<i>G. palustre</i> L.	1	2	.	4	4	.	.	1	.	.	.
<i>Geum rivale</i> L.	.	1	.	1	2	1	1
<i>Glyceria notata</i> Ghevall	.	.	.	1
<i>Humulus lupulus</i> L.	.	1	1	2	2	1	.	.	.	1	1
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	2	3	1	3	3	2	.	1	.	2	1
<i>Iris pseudacorus</i> L.	.	2	1	3	3
<i>Lycopus europaeus</i> L.	.	1	.	4	3
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	1	2	.	1	1	1
<i>L. vulgaris</i> L.	2	3	2	4	4	2	1	1	1	1	1
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	1	1	.	1	1	1	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	.	1	.	1	2	1
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	2	1	1
<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach.	1	1	.	2	2
<i>Ranunculus repens</i> L.	1	2	.	2	3	1	.	1	.	.	1
<i>Ribes nigrum</i> L.	1	1	.	2	2	1	.	.	.	1	1
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	1	1	.	3	4	1	1
<i>Solanum dulcamara</i> L.	1	1	1	4	3	1	.	1	.	1	1
<i>Stachys palustris</i> L.	1	2	.	4	2
<i>Stellaria graminea</i> L.	.	1	.	1	1	.	.	1	.	1	1
<i>S. media</i> (L.) Vill.	1
<i>S. palustris</i> Retz.	.	.	.	1	2
<i>Symphytum officinale</i> L.	1	2	.	3	1
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	.	.	.	2	1
<i>Thyselimum palustre</i> (L.) Rafin.	.	.	.	1	2	.	.	1	1	1	1
<i>Urtica dioica</i> L.	4	5	2	4	3	2	.	1	.	2	4
<i>Valeriana officinalis</i> L.	.	1	.	.	1	.	.	1	.	.	1
<i>Viburnum opulus</i> L.	2	2	3	1	2	3	1	2	1	1	3
<i>Viola palustris</i> L.	1
<i>V. riviniana</i> Reichenb.	.	.	1	1	.
<i>V. uliginosa</i> Bess.	1	.	.	1	1
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ											
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	2	1	1	.	1	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>A. pilosa</i> Ledeb.	1	.	.	3
<i>Agrostis canina</i> L.	1
<i>A. tenuis</i> Sibth.	1	1	1	1	.	.	1
<i>A. vinealis</i> Schreb.	1
<i>Ajuga reptans</i> L.	1
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. ampliss.	1
<i>Allium angulosum</i> L.	1
<i>A. oleraceum</i> L.	1
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	2
<i>A. geniculatus</i> L.	.	.	.	1	1	1
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	1
<i>A. montana</i> (L.) Sojak	1	.	.	1
<i>A. repens</i> (L.) C. Presl	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	1	.	1	1	1	1	1
<i>A. pratensis</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	1	.	.	.	1	2
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	1	.	.	.
<i>Arctium lappa</i> L.	1
<i>A. minus</i> (Hill) Bernh.	1
<i>A. nemorosum</i> Lej.	1
<i>Artemisia absinthium</i> L.	1	.	.	1	.	1	.

Таблица 4 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>A. campestris</i> L.	1	.	1	.	.	1
<i>A. vulgaris</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>Atriplex patula</i> L.	1
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	1
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	1
<i>Bidens cernua</i> L.	.	.	.	1	2
<i>B. tripartita</i> L.	.	.	.	1	2
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	1	1	.	1	.	.	1
<i>B. sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	2	2	1	1	1
<i>Briza media</i> L.	1	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	1	1	1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	.	.	1	1	2	.	2	1	2	1	1
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaerth.	.	.	.	1	1	.	.
<i>Campanula bononiensis</i> L.	1
<i>C. cervicaria</i> L.	.	.	1
<i>C. glomerata</i> L.	.	.	1
<i>C. patula</i> L.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>C. persicifolia</i> L.	.	.	1	1	.	1	.	2	.	1	2
<i>C. rapunculoides</i> L.	1
<i>C. rotundifolia</i> L.	1	1	1	1	.	.	2
<i>Carduus acanthoides</i> L.	1
<i>Carex contigua</i> Hoppe	1	1
<i>C. flava</i> L.	1	.	.	.	1	.	.
<i>C. hirta</i> L.	1	1
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	1	1	.	1	.	.	1
<i>C. muricata</i> L.	.	1	1
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	.	1	.	1	1	.	1	.	1	.	1
<i>C. pallescens</i> L.	.	1	.	.	1	1	.	1	1	.	.
<i>C. vaginata</i> Tausch	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.
<i>C. vulpina</i> L.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	.	.
<i>Carlina vulgaris</i> L.	1
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	1
<i>Centaurea jacea</i> L.	.	.	1	.	1	1
<i>Centaurea phrygia</i> L.	1
<i>Centaurea pseudophrygia</i> C. A. Mey.	1
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	.	.	.	1
<i>Cervaria rivinii</i> Garthn.	1	.	.	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Greene	1
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>C. rivulare</i> (Jacq.) All.	1
<i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	1	.	.	1	.	.	1
<i>Clematis recta</i> L.	1
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	.	.	1	.	1	.	.	2	1	.	3

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Conium maculatum</i> L.	.	.	.	1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	1	.	.	1
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	.	1	.	1	1	1	.	1	.	.	1
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	.	1	.	1	.	1	1
<i>Crepis tectorum</i> L.	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	1	.	.	1	.	1	2
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	1	1	.
<i>Dianthus arenarius</i> L.	1	.	.	.	1
<i>D. deltoides</i> L.	1	1
<i>D. fischeri</i> Spreng.	1
<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.	1
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	1	.	1	.	.	1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	.	.	.	1	1	1	.	1	.	1	1
<i>Epilobium collinum</i> C. C. Gmel.	1	.	.	1
<i>E. montanum</i> L.	1
<i>E. palustre</i> L.	1	.	.	2	1	1	.
<i>E. roseum</i> Schreb.	1
<i>Equisetum arvense</i> L.	.	1	.	.	1	1
<i>Eremogone longifolia</i> (Bieb.) Fenzl	1
<i>Erigeron acris</i> L.	1
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	.	1	.	1	1	1
<i>Euphorbia villosa</i> Waldst. & Kit.	1
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	.	1	.	1	.	.	.	1	.	.	1
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	1	1	1	.	1	1
<i>Fallopia dumetorum</i> (L.) Holub	1	1	2	1	.
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	1	1
<i>F. rubra</i> L.	.	1	1	.	1	.	.	1	1	.	2
<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	1	.	.	1
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	1
<i>Fragaria moschata</i> (Duch.) Weston	1	.	1	1	.	.	.	1	.	1	1
<i>F. vesca</i> L.	.	1	3	1	1	3	2	3	1	1	4
<i>F. viridis</i> (Duch.) Weston	1
<i>Fumaria officinalis</i> L.	.	.	.	1	.	.	1
<i>Galium boreale</i> L.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	2
<i>G. mollugo</i> L.	.	.	1	.	1	2	1	2	.	1	2
<i>G. tinctorium</i> (L.) Scop.	1
<i>G. tricornutum</i> Dandy	1
<i>G. verum</i> L.	.	1	1	1	.	.
<i>Geranium pratense</i> L.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	3
<i>G. sanguineum</i> L.	.	.	1	.	.	2	2	2	.	.	1
<i>Geum urbanum</i> L.	4	3	2	1	1	2	1	2	.	3	5
<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill.	1
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	1
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Hieracium pilosella</i> L.	.	1	.	1	.	1	1	1	.	.	1
<i>H. umbellatum</i> L.	.	.	2	1	1	2	3	2	1	1	2
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	1	1	.	1	1	1	2
<i>H. perforatum</i> L.	1	2	1	1	.	1	2
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	.	.	1	.	1
<i>Inula helenium</i> L.	.	.	.	1
<i>I. salicina</i> L.	1	.	.	1
<i>Iris sibirica</i> L.	.	1
<i>Jasione montana</i> L.	1
<i>Juncus ambiguus</i> Guss.	.	.	.	1
<i>J. articulatus</i> L.	1	1
<i>J. bufonius</i> L.	1
<i>J. conglomeratus</i> L.	.	.	.	1	1	1
<i>J. effusus</i> L.	.	.	.	1	2	.	.	.	1	.	1
<i>J. filiformis</i> L.	.	.	.	1	1	.	1	.	1	.	.
<i>J. tenuis</i> Willd.	1
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb.	1	.	.
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova & V. Tichomirov	.	.	.	1
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	1	2
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	1	.	.	1
<i>K. delavignei</i> Czern. ex Domin	.	1	1	1	1	.	.
<i>K. glauca</i> (Spreng.) DC.	1
<i>Lactuca serriola</i> L.	1
<i>Lamium purpureum</i> L.	1
<i>Lapsana communis</i> L.	1
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	1	.	.	.	1
<i>L. sylvestris</i> L.	1	1
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	1
<i>L. hispidus</i> L.	1	1	.	.	.
<i>Lepidium ruderale</i> L.	1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1	1
<i>Lilium martagon</i> L.	1	.	1	.	.	3
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	1
<i>Lotus corniculatus</i> L.	1	1	1	1	1	.	1
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	.	.	1	.	.	1	.	.	1	1	1
<i>L. pallescens</i> Sw.	1	.	.	1	.	1
<i>Lythrum virgatum</i> L.	2
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	.	1	1	.	1	1	1	2	1	1	2
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	.	.	.	1	1
<i>Mentha arvensis</i> L.	1	3	.	3	2	1
<i>Myosotis micrantha</i> Pall. ex Lehm.	1
<i>Oenothera biennis</i> L.	.	.	.	1	1	1	1
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Seb. Bib. & F. Schultz	1
<i>Origanum vulgare</i> L.	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>aria maculata</i> Rafin.) A. & D. Love	1
<i>aria minor</i> (Huds.) Opiz	1
<i>acroloma annuum</i> (L.) Dumort.	1
<i>ides arundinacea</i> (L.) Rauschert	.	1	.	1	3
<i>pratense</i> L.	.	.	.	1	1	1	.	1	.	.	1
<i>hieracioides</i> L.	1
<i>ella saxifraga</i> L.	.	.	1	1	.	.	1
<i>ago lanceolata</i> L.	1	1	.	1	.	.	1
<i>por</i> L.	1
<i>angustifolia</i> L.	1	.	.	1	1	.	1
<i>ana</i> L.	1
<i>stris</i> L.	1	1	1	1	2	1	.	1	1	.	1
<i>ensis</i> L.	.	.	1	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>alis</i> L.	2	.	.	1	.	.	.
<i>anium caeruleum</i> L.	1	1
<i>atum odoratum</i> (Mill.) Druce	.	.	1	.	.	2	2	3	.	1	3
<i>atum aviculare</i> L.	1	1
<i>ella alba</i> L.	1	.	.	.	1
<i>aria Borkh.</i>	1	.	.	.
<i>panica</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>ansa</i> (L.) Raesch.	.	.	1	1	1	2	2	2	2	1	1
<i>bachit</i> Rupr.	1	.	.	.
<i>phylla</i> L.	1	.	.	1
<i>media</i> L.	1
<i>egica</i> L.	1
<i>veris</i> L.	1	.	.	2
<i>ella grandiflora</i> (L.) Scholl.	1	.	.	.
<i>paris</i> L.	1	1	1	1	.	.	1
<i>ca cartilaginea</i> (Ledeb. ex Reicheb.)	.	1	.	1	1	.	.	1	.	.	.
<i>ella patens</i> (L.) Mill.	.	1	.	1	.	.	1	1	.	.	.
<i>ulus acris</i> L.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>arc omus</i> L.	1	.	.	1	.	.	.
<i>anula</i> L.	.	.	.	1	1
<i>anthemos</i> L.	1	.	.	.
<i>opa palustris</i> (L.) Bess.	1	1	.	1	1
<i>maialis</i> Herrm.	.	.	1	1	.	.	1
<i>ex acetosa</i> L.	.	.	1	.	1	1	.	1	.	.	.
<i>cosella</i> L.	.	1	1	1	1	1	.	1	.	1	1
<i>fertus</i> Willd.	1	1
<i>ansifolius</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>ionatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.	1
<i>risiflorus</i> Fingerh.	1	1
<i>ella alba</i> L.	1
<i>ella L.</i>	.	.	.	1	1	.	1	.	1	.	1

Таблица 4 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S. fragilis</i> L.	.	.	.	1	1
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	1
<i>S. pentandra</i> L.	1
<i>S. phlycifolia</i> L.	1	.	1	.	.	.
<i>S. triandra</i> L.	1
<i>S. viminalis</i> L.	1
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.
<i>Saponaria officinalis</i> L.	.	.	1	1	.	.
<i>Scorzonera humilis</i> L.	1	1	.
<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	1
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.
<i>Serratula tinctoria</i> L.	1	.	.
<i>Silene nutans</i> L.	1	1	.	.
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	1
<i>Solanum nigrum</i> L.	.	1
<i>Sonchus arvensis</i> L.	1
<i>S. asper</i> (L.) Hill	1
<i>Spergula arvensis</i> L.
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.	2	1	2	1	.
<i>Stellaria alsine</i> Grinn	1
<i>Steris viscaria</i> (L. Rafin	1	1	1	1	.	.	1	1	.	.
<i>Succisa pratensis</i> Moench	.	.	.	1	.	2	.	1	.	.
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	1	1	1	1	.	.	1	1	.	1
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	1	1	.	1	.	1
<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Reichenb.	1
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	1	.	.	1	.	1
<i>T. flavum</i> L.	1
<i>T. lucidum</i> L.	1	.	.	1	.	.
<i>Thymus serpyllum</i> L.	1	1	1	.
<i>Tragopogon orientalis</i> L.
<i>Trifolium alpestre</i> L.	1	.	.
<i>T. arvense</i> L.
<i>T. medium</i> L.	.	.	1	.	1	.	1	1	.	.
<i>T. pratense</i> L.	1	.	1	1	.	.
<i>Trollius europaeus</i> L.	1	.	.
<i>Trommsdorfia maculata</i> (L.) Bernh.
<i>Turritis glabra</i> L.	.	1	1	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	1
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.
<i>Verbascum lychnitis</i> L.
<i>V. nigrum</i> L.
<i>V. thapsus</i> L.	1
<i>Veronica incana</i> L.	1	1	.	.
<i>V. longifolia</i> L.	.	1	.	1	1	.	.	1	.	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>pyllifolia</i> L.	1
<i>scata</i> L.	1	.	.	.	1
<i>cracca</i> L.	.	1	.	1	1	.	.	1	.	1	1
<i>gramm</i> L.	2	1	1	1	1	.	.	2	.	1	4
<i>atica</i> L.	.	1	1	1	.	1	.
<i>oxicum hirsutaria</i> Medik.	1	.	.	1
<i>canina</i> L.	1	1	.	1	.	2	2	2	1	1	3
<i>ena</i> Bess.	.	.	1	1	.	.	.	1	.	.	1
<i>aria</i> L.	1	1	2	.	.	1	.	1	.	1	2
<i>pestris</i> F. W. Schmidt	1	1	.	.	1
ОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ											
<i>stolonifera</i> L.	.	.	.	1	2	.	1	.	.	.	1
<i>plantago-aquatica</i> L.	.	1	.	2	2
<i>meda polifolia</i> L.	1	.	.
<i>umbellatus</i> L.	.	.	.	1
<i>agrostis canescens</i> (Web.) Roth	.	1	.	3	2	.	1	1	1	.	.
<i>palustris</i> L.	.	.	.	1	1
<i>viridula palustris</i> L.	.	.	.	1	1
<i>palustris</i> L.	.	1	.	2	2
<i>acuta</i> L.	.	2	.	3	2
<i>stiformis</i> Ehrh.	.	.	.	1	2
<i>propinqua</i> Schum.	1
<i>capitata</i> L.	.	.	.	1	1	.	1
<i>andra</i> Schrank	1
<i>scarpa</i> Ehrh.	.	1	.	1	1	.	.	.	1	.	.
<i>docyperus</i> L.	.	1	.	2	3
<i>aria</i> Curt.	.	.	.	1	2
<i>scata</i> Stokes	.	.	.	1	2
<i>scaria</i> L.	.	1	.	1	2	.	1
<i>virosa</i> L.	.	1	.	2	2
<i>grammum palustre</i> L.	1	1	1	2	2	.	.	1	.	.	.
<i>grammum fluviatile</i> L.	.	.	.	2	2
<i>palustre</i> L.	1	.
<i>grammum polystachyon</i> L.	1	.	.
<i>grammum striatum</i> L.	.	.	.	1	1	.	2	1	2	.	.
<i>aria fluitans</i> (L.) R. Br.	.	.	.	1	2	1
<i>scina</i> (C. Hartm.) Holmb.	1	1	.	2	1
<i>palustris</i> L.	.	.	.	1	2
<i>charis morsus-ranae</i> L.	2
<i>minor</i> L.	2
<i>scina</i> L.	2
<i>salicaria</i> L.	.	.	.	1	3
<i>aquatica</i> L.	1
<i>scina trifoliata</i> L.	.	.	.	1	1

Таблица 4 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i> (L.) Reichenb.	.	1	.	3	2
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	.	.	.	1	1
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	.	.	.	2	2
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	1	1	.	1	.
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	.	1	.	5	4	.	1	1	1	1
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	1
<i>P. natans</i> L.	1
<i>P. pectinatus</i> L.	1
<i>P. trichoides</i> Cham. & Schlecht.	1
<i>Ranunculus lingua</i> L.	.	1	.	.	1
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	1
<i>Rumex aquaticus</i> L.	1
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	.	.	.	1	2
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	1
<i>Salix cinerea</i> L.	.	1	.	1	2	.	1	1	1	.
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	1	.	.
<i>Scirpus lacustris</i> L.	.	1	.	1
<i>S. sylvaticus</i> L.	.	1	.	1	3	.	.	1	.	.
<i>Sium latifolium</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	1
<i>S. erectum</i> L.	.	.	.	1	2
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	1	1	.	1	2
<i>Typha latifolia</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	1
<i>Veronica beccabunga</i> L.	1
<i>V. scutellata</i> L.	1
ЯРУС D										
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.B.	2	1	1	1	.	1	.	1	.	1
<i>Aulacomnium palustre</i> (Web. et Mohr) Schwaegr.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.
<i>Calliergon</i> (Sull.) Kindb.	.	.	.	1
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grount	2	1	1	2	.	1	1	1	.	1
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.	1	.
<i>C. rangiferina</i> (L.) Web. emend. Vain.	.	1	.	1	.	.	1	.	.	.
<i>C. sylvatica</i> (L.) Hoffm.	1	.	1	.
<i>Climacium dendroides</i> Web. et Mohr	.	1	.	1	.	.	1	.	.	.
<i>Dicranum</i> sp.	.	.	2	1	.	1	3	1	4	1
<i>Fissidens</i> sp.	.	.	.	1	1
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bryol. eur.	1	.
<i>Marchantia polymorpha</i> L.	.	1	.	1
<i>Mnium undulatum</i> Hedw.	1	.	1	1	.	.	.	1	1	1
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brit.) Mitt.	.	.	2	1	.	1	4	2	4	1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	1	.	.	1	.	1	2	1	3	1
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1

Таблица 4.3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>piliferum</i> Hedw.	.	.	1	.	.	.	1	.	1	.	1
<i>strictum</i> Sm.	1	.	1	1	1
<i>radium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	1	.	.
<i>chagnum</i> sp.	.	.	.	2	1	.	2	1	3	1	.

Замечания: * Баллы встречаемости видов: 1 - 1-20%, 2 - 21-40%, 3 - в 41-60%, 4 - в 61-80%, 5 - в 81-100%; ** Названия сосудистых растений даны по С.К. Черпанову (1995), листовых мхов - по В.М. Мельничук (1970), лишайников по П.А. Самарницкому, М.П. Топину, Н.А. Красильникову (1960) *** Номера ландшафтных подразделений даны по таблице 4.1

Таблица 4.4. Эколого-ценотический спектр флоры сосудистых растений в разных ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского Полесья, в %.

Ecological-coenotic spectrum of vascular plants flora in different landscape units of Nerusso-Desnjansk Polesje, %

Номера ландшафтных подразделений по табл. 4.1	Эколого-ценотическая группа					Всего видов
	Водно-болотная	Лугово-опушечная	Черноольховая	Неморальная	Борсальная	
1	2	16	21	42	19	120
2	11	25	21	31	12	155
3	1	29	11	34	25	123
4	18	30	22	16	14	202
5	17	40	18	17	8	301
6	2	36	13	24	25	121
7	7	38	8	17	30	115
8	3	46	9	25	17	223
9	8	30	7	19	36	106
10	1	21	15	42	21	160
11	2	56	9	21	12	312
Общее число видов	55	94	61	59	56	325

Таблица 4.5. Парные коэффициенты Жаккара (в %) флористического сходства ландшафтных подразделений Неруссо-Деснянского Полесья (номера ландшафтов см. в табл. 4.1)

Paired Jaccare coefficient (%) of floristic similarity of landscape units for Nerusso-Desnjansk Polesje (numbers indicate the landscape units, the names see in table 4.1)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	50	40	30	20	30	20	30	10	40	20
2		40	40	30	30	20	30	10	40	20
3			30	20	40	30	40	20	50	30
4				40	30	20	30	20	30	30
5					20	20	30	10	30	30
6						30	40	30	40	30
7							30	40	30	20
8								30	40	50
9									30	20
10										30

4.5. Механизмы и направления демутиационных смен лесной растительности Неруссо-Деснянского Полесья

Лесные сообщества водоразделов и долин малых рек отличаются по характеру антропогенного влияния. Судя по архивным изысканиям в Брянском областном архиве (фонд 554) и в Российском государственном архиве древних актов (фонд 1356), по лесостроительным материалам разного времени (1960, 1989 гг.), а также по литературным источникам (Военно-статистическое..., 1852; Рудзский, 1899), на водоразделах Неруссо-Деснянского Полесья с давних времен проводились различные виды рубок, а также проходили пожары, провоцируемые человеком. При рубках в первую очередь истребляли дуб черешчатый. Кроме того, на песчаных почвах при проведении лесокультурных работ широко использовалась сосна обыкновенная (Рудзский, 1900; Цветков, 1957). В результате на всем пространстве современного Неруссо-Деснянского Полесья стали преобладать сосновые сообщества.

Антропогенное воздействие на лесную растительность малых рек в основном связано с сильным истреблением бобров (*Castor fiber L.*) - основных средопроброобразователей пойменных сообществ. При этом в долинах малых рек существенно сокращаются водно-болотные и луговые сообщества зоогенного происхождения. О нарушенности лесных сообществ свидетельствует также отсутствие нормального оборота поколений в популяциях эдификаторов (табл. 4.7, 4.11, 4.12, 4.17, 4.19).

На территории заповедника "Брянский лес", который был организован в 1987 году, начались восстановительные процессы. Механизмы и направления демутиационных смен рассмотрим на примере заандровых и моренно-заандровых местностей, а также долин малых рек, которые доминируют по площади в Неруссо-Деснянском Полесье (рис. 4.5)

4.5.1. Демутиационные смены лесной растительности заандровых местностей

На территории заандровых местностей господствуют сосновые леса. Их объединяет бедность песчаного субстрата и преобладание во флористическом составе бореальной группы видов (см. разд. 4.2). Абсолютное господство сосны на заандровых местностях определено двумя обстоятельствами. Во-первых, частые пожары, провоцируемые человеком, в сочетании с рубками практически полностью уничтожили перегнойно-аккумулятивный горизонт. Оставшийся песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом становится недоступен для поселения видов с высокой требовательностью к богатству почвы. Во-вторых, в лесопосадках на песках, начиная с первых циркуляров Лесного департамента середины прошлого века, активно вводится сосна (Цветков, 1957). Олиготрофные свойства сосны (Санников, 1992) оказались полезными в современную эпоху при ее разведении на больших песчаных площадях.

Напомним, что заандровые местности отличаются волнисто-западинным рельефом, который существенно сказывается на структуре лесной растительности. Относительные превышения положительных и отрицательных форм рельефа составляют 1-5 м. (табл. 4.1). Средняя площадь понижений колеблется от 400 до 2500 м². Они выстланы торфянистыми почвами с мощностью торфа не более 0,3-0,5 м. На 100 га заандровых местностей насчитывается от 10 до 25 таких понижений.

4.5.1.1. Восстановление мозаично-ярусной структуры

На первом этапе развития сосняков, представленных культурами (35 лет) на месте пожаров и неоднократных рубок в напочвенном покрове абсолютное доминирование принадлежит мхам. Эти мхи благодаря обильному спороношению первыми осваивают нарушенный покров. В результате на первом этапе развития сосняков формируются сообщества одного класса ассоциаций - *Pineta bryophytosa*. Волнисто-западинный характер заандровой местности вносит в сообщества экотопически обусловленную мозаику парцелл. При этом границы между парцеллами отражают границы между экотопами. На повышенных участках рельефа преобладают сосняки зеленомошники со сплошным покровом *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, на склоновых частях - сосняки долгомошники (*Polytrichum commune*), а в заболоченных низинах - сосняки

пушицево-сфагновые (*Sphagnum falax*, *S. flexuosum*) (рис. 4.7). Каждая выделенная парцелла соответствует экотопу с точки зрения доминантного подхода к классификации сообществ (Работнов, 1983). Таким образом, на первом этапе развития сообществ после сильного антропогенного воздействия (пожары в сочетании с неоднократными сплошными рубками) ведущая роль в парцеллярной организации ценозов принадлежит экотопу.

Второй этап развития сосняков (65 лет) связан с появлением в их составе видов, семена которых разносятся животными и ветром. В напочвенном покрове содоминантами сообществ класса ассоциаций *Pineta myrphylosa* становятся эндозоохорные виды - брусника, черника и клюква. В результате от повышенных участков и до заболоченных низин формируется континуум ассоциаций: сосняк бруснично-зеленомошный, сосняк чернично-зеленомошный, сосняк чернично-долгомошный и сосняк пушицево-сфагновый с клюквой (рис. 4.7). Одновременно формируется второй ярус из анемохорных (ель, березы) и зоохорных видов (дуб, рябина, крушина). Дуб, береза бородавчатая, рябина чаще приживаются на относительно сухом и бедном субстрате зеленомошников, ель, крушина - на влажном и более богатом субстрате долгомошников, а береза пушистая - среди сфагновых мхов низин. На этом этапе развития сообщества проявляется существенная роль животных в организации видового состава парцелл.

Однако, на территории Неруссо-Деснянского Полесья нередки случаи, когда развитие сообществ может задержаться на первых двух стадиях на неопределенно долгое время. Это происходит при периодически повторяющихся низовых пожарах, которые провоцируются человеком при весенних палах прошлогодней травы в внутрилесных сенокосных полянах. Огонь нередко упускается и полностью уничтожает в лесу мохово-брусничниковый покров, а также подрост ели и других древесных растений.

При длительном отсутствии пожаров в развитии сообществ достигается третий этап, который связан с интенсивным разреживанием соснового полога и с выходом дуба, ели и березы в верхний ярус. На территории исследователя эта стадия отмечается в 125-летних сообществах. С этого момента ведущая роль в парцеллярной организации сообществ переходит от экотопа к древесным эдификаторам. Это связано с тем, что в сообществе формируется мозаика "окон" возобновления, возникновение которой связано с формированием прорывов ("gaps") в верхнем пологе леса на месте гибели старых деревьев. Появляющиеся прогалины зарастают молодыми деревьями и кустарниками. Асинхронность появления "окон" приводит к тому, что в вертикальной структуре сообщества становится трудно выделить четкие ярусы.

В результате на месте однородного монодоминантного соснового сообщества в ходе демутиаций постепенно формируется полидоминантный ценоз с множеством мозаик (парцелл). Так, если на начальном этапе восстановления растительности выделяется всего три варианта парцелл, то на последующих - более 20 (рис. 4.7). В первом случае количество парцелл и их размеры определяются экотопом, во втором - экологической жизнью дерева. Площадь большей части парцелл на третьем этапе развития растительности соответствуют размерам прогалин в верхнем ярусе. Таким образом, на повышенных элементах рельефа экологические границы парцелл практически полностью исчезают и сменяются на фитогенные. Экологические границы сохраняются только между сообществами заболоченных низин и повышенными элементами рельефа. В этом восстановительные процессы, видимо, приведут к существенным преобразованиям растительности. На повышенных элементах рельефа сосновые леса постепенно сменяются на хвойно-широколиственные ценозы, которые будут представлены классом ассоциаций *Piceeto-Querceta herbosa*, а в небольших заторфованных участках сосняки сфагновые преобразуются в ольшаники, относящиеся к классу ассоциаций *Alneta herbosa* (рис. 4.7).

4.5.1.2. Восстановление структуры почвенного покрова

По мере начала формирования популяционного потока древесных растений создается два типа мозаичности почвенного покрова: поверхностная мозаика ветровально-почвенных комплексов (ВПК) и глубинная мозаика почвенного профиля.

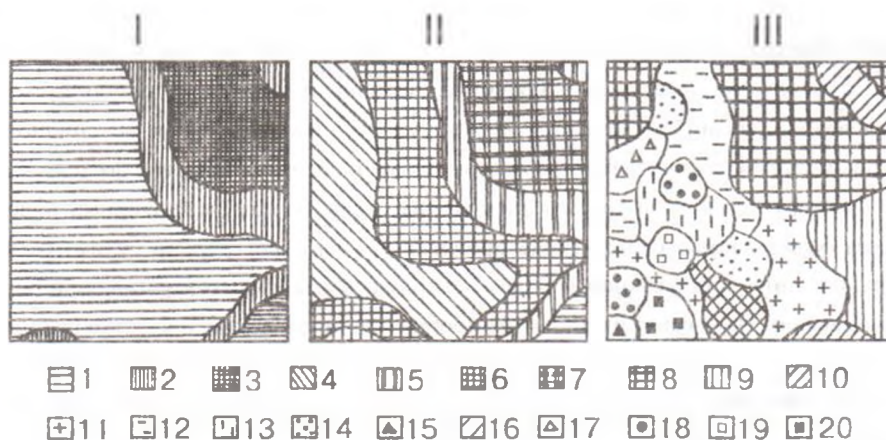


Рис. 4.7. Парцеллярная структура сосняков задровской местности на трех этапах восстановительной смены. Этапы: I - 35-летние сосновые культуры (кв. 76, выд. 2), II - 65-летние сосновые культуры (кв. 76, выд. 1), III - 120-летний елово-широколиственный лес (кв. 95, выд. 9). Парцеллы: 1 - *Pinus sylvestris* - *Pleurozium schreberi*, 2 - *Pinus sylvestris* - *Polytrichum commune*, 3 - *Pinus sylvestris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 4 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*, 5 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Polytrichum commune*, 7 - *Pinus sylvestris* - *Oxycoccus palustris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 8 - *Alnus glutinosa* - *Carex acuta*, 9 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* - *Tilia cordata* - *Convallaria* + *Vaccinium myrtillus*, 10 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Acer platanoides* - *Convallaria majalis* + *Stellaria holostea*, 11 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 12 - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 13 - *Quercus robur* - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Stellaria holostea*, 14 - *Quercus robur* + *Tilia cordata* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 15 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 16 - *Pinus sylvestris* - *Quercus robur* + *Picea abies* + *Betula pendula* - *Carex pilosa* + *Stellaria holostea*, 17 - "окно" с подростом *Quercus robur* + *Picea abies* + *Fraxinus excelsior*, 18 - "окно" с подростом *Quercus robur* + *Picea abies*, 19 - "окно" с подростом *Tilia cordata* + *Picea abies*, 20 - "окно" с подростом *Picea abies* + *Betula pendula* + *Corylus avellana*. Площадь - 1 га

Fig. 4.7. Parcel structure of pine forests from zandr landscape in accordance with 3 steps reforestation succession. Legend: I - 35-yr pine plantation (compartment 76, unit 2), II - 65-yr pine plantation (compartment 76, unit 1), III - 120-yr coniferous-leaved forest (compartment 95, unit 9). Parcels: 1 - *Pinus sylvestris* - *Pleurozium schreberi*, 2 - *Pinus sylvestris* - *Polytrichum commune*, 3 - *Pinus sylvestris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 4 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*, 5 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Polytrichum commune*, 7 - *Pinus sylvestris* - *Oxycoccus palustris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 8 - *Alnus glutinosa* - *Carex acuta*, 9 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Tilia cordata* - *Convallaria* + *Vaccinium myrtillus*, 10 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Acer platanoides* - *Convallaria majalis* + *Stellaria holostea*, 11 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 12 - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 13 - *Quercus robur* - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Stellaria holostea*, 14 - *Quercus robur* + *Tilia cordata* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 15 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 16 - *Pinus sylvestris* - *Quercus robur* + *Picea abies* + *Betula pendula* - *Carex pilosa* + *Stellaria holostea*, 17 - gap with seedling of *Quercus robur* + *Picea abies* + *Fraxinus excelsior*, 18 - gap with seedling of *Quercus robur* + *Picea abies*, 19 - gap with seedling of *Tilia cordata* + *Picea abies*, 20 - gap with seedling of *Picea abies* + *Betula pendula* + *Corylus avellana*. Square - 1 ha.

ВПК формирует внутрипарцеллярную мозаику. Она возникает в том случае, если смерть деревьев сопровождается пертурбацией почвы и созданием специфических структур в виде западин, комлей и валежа.

временем почвенный покров лесного ценоза полностью покрывается ВПК. При этом создаются многообразные ниши возобновления для видов с разными экологическими потребностями.

После прохождения каждого участка лесной поверхности через вывалы в почвенном профиле формируется рисунок со следами разновозрастных вывалов и системой корневых ходов (ризотектоникой). Особенно ярко ризотектоника прослеживается в том месте, где вместо вывала был ветролом. Вывальная мозаика и ризотектоника, сформированные после отмирания предшествующего поколения леса, используется корнями молодых деревьев для глубинного разрастания. При этом каждое последующее поколение расширяет, углубляет и разветвляет корневые ходы, а также усложняет узор почвенного профиля.

Исследования Е.В. Пономаренко (см. Смирнова и др., 1990) показали, что подобный узор с вывальной мозаикой и ризотектоникой увеличивает емкость каналов миграции растворенных веществ, способствует увеличению почвенной органики, сохраняет более длительное время влагу и усиливает вертикальное перераспределение веществ мезофауной.

Однако при рубках, раскорчевках, распашках и при пожарах утрачивается вывальная мозаика, а корневые ходы предшествующего поколения заплывают песком и уплотняются. На этих субстратах могут существовать только относительно олиготрофные виды со значительной механической силой роста корней - например, дуб и березы среди растений древесной синузии (Погребняк, 1968).

Экспериментальные данные (Коротаев, 1992) показывают, что корневые системы сеянцев дуба и березы отличаются значительной толерантностью к повышенной плотности почвы по сравнению с липой и елью.

Таким образом, популяционный поток древесных растений - это необходимое условие для поддержания почвенного плодородия лесных сообществ.

4.5.1.3. Восстановление экологического режима

Структурные преобразования растительного и почвенного покрова приводят к изменению экологического режима сообществ. Как показывают результаты обработки геоботанических описаний по шкалам Д.Н.Цыганова (табл. 4.6), при демулационных преобразованиях песчаные почвы становятся менее кислыми и гидроморфными, а также обогащаются азотом и солями. Одновременно с появлением в верхнем ярусе лиственных деревьев повышается балл затенения. Таким образом, при восстановлении лесной среды создаются благоприятные условия для внедрения тенелюбивых и более требовательных к почвенному богатству видов.

4.5.1.4. Восстановление флористического состава

По мере формирования популяционного потока древесных растений увеличивается видовое богатство ценоза. Это проявляется в возрастании значений индексов видового разнообразия, а также в количестве видов встречаемых на учетных площадках (табл. 4.6). Так, на площадке размером 100 м² в сосняках начального периода развития насчитывается от 14 до 24 видов, а в сообществах на последующих этапах развития - от 18 до 33 видов. Одновременно при демулационных процессах происходит выравнивание ценотической значимости видов. Об этом свидетельствует уменьшение коэффициента доминирования и возрастание коэффициента выровненности.

В ходе сукцессии с увеличением почвенного плодородия меняется соотношение эколого-ценотических групп. В составе молодых сосняков доминируют виды бореальной группы. С появлением в ценозах ВПК постепенно господствующее положение в сообществе приобретают виды неморальной группы с более высокой чувствительностью к субстрату (табл. 4.6).

4.5.1.5. Восстановление популяционной структуры древесных растений

В древесной и кустарниковой синузиях выделяются две группы видов по характеру поведения популяций. К первой относятся дуб, ель, березы, крушина и рябина. Популяции этих видов внедряются в сосняки на начальных этапах развития (20-40 лет). Представители этой группы, благодаря низкой потребности к почвенному плодородию (Погребняк, 1968) и значительной толерантности к высокой плотности почвы

(Коротаев 1992), способны первыми приживаться на бедном субстрате нарушенных сообществ и их существование в рассматриваемых ценозах относительно слабо зависит от популяционной жизни древесного эдификатора (сосны). С течением времени онтогенетическая структура популяций дуба, ели, березы и крушины меняется от инвазионной до полночленной (табл. 4.7).

Таблица 4.6. Основные показатели флористического разнообразия сосняков и их экологических режимов на разных этапах развития.

Basic indexes of floristic diversity of pine forests and environmental regimes of succession stages.

Параметры	Возраст сосняков, годы		
	20-40	50-70	80-130
количество площадок	41	13	10
Видовое разнообразие			
число видов на площадках 100 м ²	13-24	18-27	24-33
индекс Симпсона	1,3	2,5	4,0
концентрация доминирования (индекс Симпсона)	0,8	0,5	0,4
выровненность (индекс Пielу)	0,3	0,7	0,6
Соотношение эколого-ценотических групп в %			
бореальная	65	45	21
неморальная	17	35	55
черноольховая	9	7	15
лугово-опушечная	9	13	9
Диапазоны экологических режимов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)			
шкала увлажнения почвы (Hd)	14,1-12,8	13,7-12,4	13,3-12,8
шкала солевого режима почвы (Tr)	4,7-5,5	4,5-5,9	5,9-6,2
шкала богатства почвы азотом (Nt)	4,2-4,9	4,5-5,4	5,2-5,8
шкала кислотности почвы (Rc)	4,9-5,7	4,9-6,3	6,4-7,3
шкала затенения (Lc)	4,4-4,5	4,5-5,5	5,1-5,3

Вторую группу образуют мезо- и мегатрофные виды (лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый, калина обыкновенная, черемуха обыкновенная, клен остролистный, липа сердцелистная, осина, ольха черная, яблоня лесная, вяз шершавый и ясень обыкновенный). Их активное внедрение в демулационные сообщества происходит после того как деревья дуба, ели, и березы, которые первыми внедряются в культуры сосны, сформируют устойчивый популяционный поток и создадут благоприятные условия для их приживания (табл. 4.7). В лесных сообществах это обычно случается на 100-140 год восстановления растительности.

Таблица 4.7. Изменение онтогенетической структуры популяций древесных растений (особей на 1 га) в ходе демулационных смен на задровых местностях.

Change of ontogenetic structure of tree populations (stems/ha) during secondary succession on zandr localities.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
Первый этап демулации (35 лет) - кв. 76, выд. 2.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	133	1556	666	-	2355
<i>Betula pubescens</i>	-	267	89	-	-	-	356
<i>Betula pendula</i>	-	622	222	-	-	-	844
<i>Picea abies</i>	-	178	-	-	-	-	178
<i>Quercus robur</i>	44	2133	133	-	-	-	2310

Таблица 4.7. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Frangula alnus</i>	-	178	-	89	-	-	267
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	89	-	-	-	-	89
Второй этап демутации (65 лет) - кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	222	533	-	755
<i>Betula pubescens</i>	-	756	178	89	-	-	1023
<i>Betula pendula</i>	-	89	44	267	-	-	400
<i>Picea abies</i>	-	311	222	-	-	-	533
<i>Quercus robur</i>	44	667	222	89	-	-	1022
<i>Frangula alnus</i>	267	2000	978	1378	533	-	5156
<i>Sorbus aucuparia</i>	489	2444	-	-	-	-	2933
Третий этап демутации (125 лет) - кв. 95, выд. 9.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	6	-	-	11	28	45
<i>Betula pubescens</i>	203	113	25	10	20	20	391
<i>B. pendula</i>	-	-	-	-	-	-	
<i>Picea abies</i>	25	266	311	74	20	10	706
<i>Quercus robur</i>	74	25	49	24	35	15	223
<i>Alnus glutinosa</i>	244	790	89	-	2	133	1258
<i>Acer platanoides</i>	42953	4489	10	10	10	-	47472
<i>Tilia cordata</i>	30	269	103	5	-	-	407
<i>Malus sylvestris</i>	250	412	6	-	12	-	680
<i>Populus tremula</i>	200	74	-	-	7	-	281
<i>Fraxinus excelsior</i>	15	89	-	-	-	-	104
<i>Euonymus verrucosa</i>	84	859	183	69	548	35	1779
<i>Corylus avellana</i>	119	286	123	99	262	128	1017
<i>Frangula alnus</i>	272	123	79	20	-	-	494
<i>Sorbus aucuparia</i>	242	247	-	-	10	-	499
<i>Viburnum opulus</i>	153	168	-	-	-	-	321
<i>Padus avium</i>	-	74	-	-	-	-	74

4.5.1.6. Восстановление структуры птичьего населения

Структура птичьего населения. В 65-летнем сосняке с выровненной структурой всех ярусов общая плотность населения гнездящихся птиц составила 35,4 пары на 10 га. Всего за период учетов на пробной площадке отмечено 24 вида птиц, принадлежащих к 13 семействам и 4 отрядам. Однако лишь 13 видов имели на площадке гнездовые территории. Птичье население этой площадки отличается олигодоминантной структурой - доминируют всего 3 вида (зяблик - *Fringilla coelebs* L., пеночка-трещётка - *Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.) и конек лесной - *Anthus trivialis* (L.)). На их долю приходится 84 % пар от всего гнездящегося населения птиц.

На второй площадке в зрелом 125-летнем сообществе с развитой горизонтально-ярусной мозаичностью общая плотность населения гнездящихся птиц составила 68,9 пар на 10 га. На этой площадке отмечено 36 видов из 5 отрядов и 18 семейств, причем 21 вид - гнездящиеся. Птичье население старовозрастного леса характеризуется полидоминантной структурой - доминируют 6 видов (зяблик, пеночка-трещётка, зарянка - *Erithacus rubecula* (L.), теньковка - *Phylloscopus collybita* (Vieill.), славка черноголовая - *Sylvia atricapilla* (L.) и поползень - *Sitta europaea* L. На их долю приходится 73 % от общего числа пар, гнездящихся на площадке.

Таким образом, по мере формирования оборота поколений древесных растений и "оконной" структуры сообщества общая плотность населения гнездящихся птиц возрастает в 2 раза, а количество видов в 1,5 раза. На

возрастание видовой насыщенности сообщества птицами в ходе демутационных процессов указывают также основные индексы видового богатства и разнообразия (табл. 4.8). Одновременно уменьшается индекс доминирования и увеличивается индекс выровненности, что свидетельствует о выравнивании ценотической значимости видов.

Приведенные факты показывают, что на изменение структуры населения птиц в ходе демутационных процессов существенное влияние оказывает возрастание мозаичности ценоза, при котором увеличивается количество ресурсов. Так, многочисленные "окна", заросшие молодыми деревьями и кустарниками, дупла на старых деревьях и вывалы служат в качестве дополнительных мест для укрытия и гнездования птиц. Одновременно с появлением перегнивающих колод и плодоносящих кустарников (лещины, калины и др.) расширяется спектр пищевых ресурсов для птиц.

Таблица 4.8. Основные параметры структуры орнитокомплексов на разных этапах развития сосняков.

Basic indexes of bird communities structure for different stages of pine forest development.

Параметры	Возраст сосняков	
	65 лет	125 лет
Квартал (выдел)	76 (1)	95 (9)
Общая плотность населения		
гнездящихся птиц (пар на 10 га)	35,4	68,9
Видовое богатство:		
общее количество видов	24	36
число гнездящихся видов	13	22
индекс Маргалефа	2,68	4,48
Видовое разнообразие:		
индекс Шеннона-Уивера	1,61	2,39
Концентрация доминирования:		
индекс Симпсона	0,30	0,16
Выровненность:		
индекс Пиелу	0,63	0,76
Экологические группы гнездящихся		
птиц: гнезда открытого типа, %	72,2	58,2
гнезда закрытого типа, %	20,4	16,5
дуплогнездники, %	7,4	25,3

4.5.1.7. Заключение

Анализ сообществ зандровых местностей показал, что в ходе восстановительных смен ведущая роль в организации ценоза постепенно переходит от экотопа к популяционной жизни дерева-эдификатора. Специфика демутационных смен зандровых местностей проявляется в следующем: 1) на начальных этапах восстановительных смен из-за бедности песчаного субстрата доминирующие позиции принадлежат бореальным растениям, особенно мхам и кустарничкам; 2) периодически провоцируемые человеком пожары способны полностью уничтожить мохово-кустарничковый покров, а также перегнойно-аккумулятивный горизонт, и задержать восстановительные процессы на неопределенно долгое время на начальных этапах сукцессии; 3) при отсутствии пожаров и по мере восстановления устойчивого оборота поколений в популяциях ели, дуба и других лиственных видов, сосновые сообщества зандровых местностей способны постепенно преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса с вкраплениями ольшаников в пониженных частях рельефа. При этом ведущая роль в напочвенном покрове переходит от моховой и кустарниковой синузий к травянистой.

4.5.2. Демутационные смены лесной растительности моренно-зандровых местностей

Эта группа местностей характеризуется более богатым суглинистым субстратом, повышенным полого-склоновым рельефом, в котором отсутствуют западины, характерные для зандровых местностей (см. раздел 4.2). В современном растительном покрове моренно-зандровых местностей также широко представлены сосновые леса, сформированные из культур на месте неоднократных рубок. В их подросте на всем пространстве моренно-зандровых местностей присутствуют дуб и ель (рис. 4.9). В последовательном развитии сосняков выделяется несколько этапов.

На первом этапе демутации (35 лет), в отличие от зандровых местностей, развиваются сосняки разнотравные (*Pinetum varioherbosum*). Во флористическом составе которых преобладают бореальные и неморальные виды (табл. 4.9). Верхний ярус - А - сформирован в основном молодыми генеративными особями сосны и березы, ярус В - инвазионными популяциями дуба и ели. С начальных этапов развития в составе древесной синузии появляется клен остролистный. Его популяции представлены j подростом. Кустарниковая синузия, помимо типичных видов зандровых местностей (крушины и рябины), включает лещину. Однако ее популяции характеризуются низкой численностью и инвазионной онтогенетической структурой (табл. 4.10).

На втором этапе (55 лет) развития разнотравных сосняков отмечаются следующие изменения. Во-первых, во флористическом составе доля неморальных видов возрастает с 27% до 35%, а доля бореальных уменьшается до с 59 до 49%. (табл. 4.9). Во-вторых, спектр деревьев расширяется до 8 видов, кустарников - до 4. Появляются липа, осина, яблоня и бересклет бородавчатый. В-третьих, происходит существенное увеличение численности подроста деревьев. Так, по сравнению с первым этапом, плотность популяций клена остролистного возрастает в 23 раза. В этих условиях от полночленных и многочисленных популяций крушины остается только небольшое число j и in особей. Однако мощный полог подроста не мешает теневыносливому бересклету сформировать популяции с устойчивым оборотом поколений (табл. 4.10).

Третий этап демутации (135 лет) знаменуется преобразованием ассоциации *Pinetum varioherbosum* в *Querceto-Pinetum convallarioso-stellariosum*. Во флористическом составе ассоциации абсолютное доминирование переходит от бореальной к неморальной группе видов (табл. 4.8). Состав древесных растений сохранился на прежнем уровне. При этом популяции сосны представлены только старыми генеративными деревьями. Их плотность отличается низкими значениями и составляет всего 111 экз./га. В онтогенетической структуре дуба появляются средневозрастные и старые генеративные деревья. К этому времени существенно сокращается численность березы. В ярусе подроста сохраняется высокая численность популяций клена и липы, а также представлены в небольшом количестве особи ели. У части кустарников отмечаются полночленные популяции, в которой представлены все молодые онтогенетические группы и отдельные генеративные особи (табл. 4.9).

Таким образом, судя по набору видов, участвующих в сукцессионных преобразованиях, и по временному ряду развития популяций древесных растений, сосновые леса моренно-зандровых местностей заповедника способны со временем преобразоваться в климаксовые елово-широколиственные сообщества (рис. 4.9).

Однако до заповедания развитие сосновых сообществ часто прерывались сплошными рубками. В результате на их месте в настоящее время сформировались березово-осиновые сообщества (рис. 4.9). Особенности демутационные преобразования послерубочных сообществ рассмотрим на примере ассоциации *Betuleto-Tremuleto caricoso-stellariosum* (табл. 4.8).

В первые шесть десятилетий в относительно светлых березово-осиновых лесах в составе древесной и кустарниковой синузиев представлен видовой спектр основных ценообразователей.

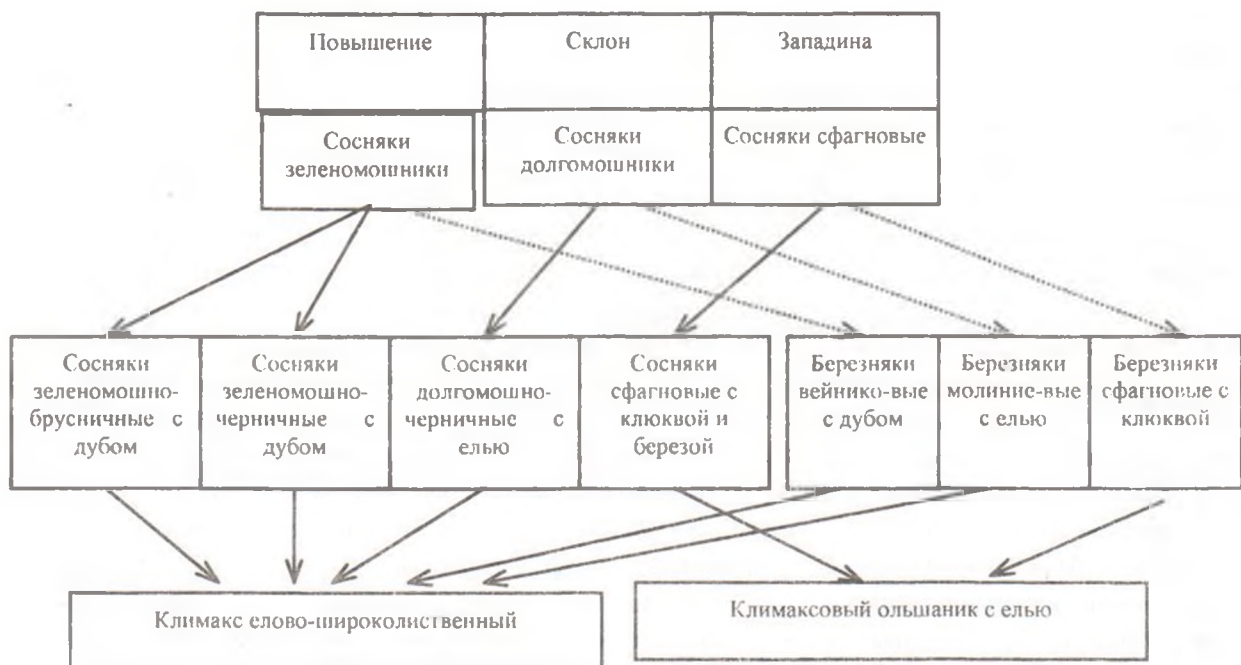


Рис. 4.8. Основные направления развития лесных сообществ в разных элементах мезорельефа зандровых местностей Неруссо-Деснянского Полесья. Сплошными стрелками показано направление естественного развития сообществ, пунктирными - развития при рубках.

Fig. 4.8. Basic trends of forest succession on mesorelief elements in zandr localities of Nerusso-Desnjansk Polesje. Solid line - natural successional trends, dotted line - trends modified by cuttings.

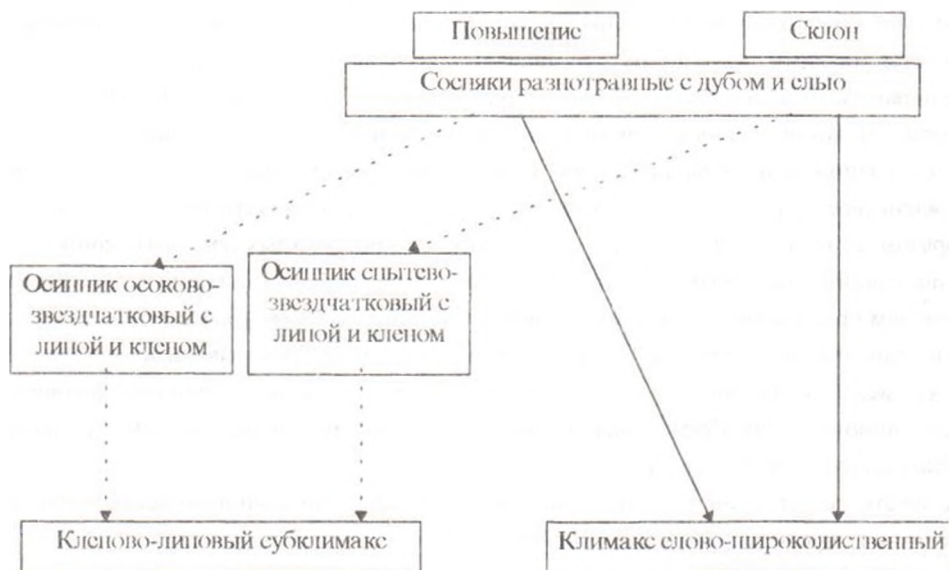


Рис. 4.9. Основные направления развития сосняков в разных элементах мезорельефа моренно-зандровых местностей Неруссо-Деснянского Полесья. Сплошными стрелками показано направление естественного развития сообществ, пунктирными - при рубках.

Fig. 4.9. Basic trends of pine forest succession on mesorelief elements in moraine-zandr localities of Nerusso-Desnjansk Polesje. Solid line - natural successional trends, dotted line - trends modified by cuttings.

Таблица 4.9. Эколого-ценотический спектр флоры сосудистых растений в сообществах моренно-зандровых местностей на разных этапах восстановительных смен.

Ecological-coenotic spectrum of vascular plants flora of communities in moraine-zandr localities on various stages of secondary successions.

Стадии восстановления	Соотношение эколого-ценотических групп, %			
	Неморальная	Бореальная	Лугово-опушечная	Черно-ольховая
Светлохвойные ценозы:				
1 этап	27	59	14	-
2 этап	35	49	11	5
3 этап	60	33	2	5
Лиственные ценозы:				
1 этап	57	29	5	9
2 этап	54	23	11	12
3 этап	69	20	11	-

Верхний ярус этих сообществ сформирован быстрорастущими березами и осинкой, а также генеративными особями дуба порослевого происхождения. В подросте, помимо липы и клена, в небольших количествах присутствуют инвазионные популяции ясеня, вяза и ели. Их присутствие поддерживается постоянным заносом зачатков из сообществ долин малых рек, где сохранились плодоносящие особи этих видов. Однако под влиянием рубки с начальных этапов восстановительных смен существенная роль принадлежит конкурентам дуба - вегетативно-подвижной липе и теневыносливому клену остролистному. Подрост дуба не способен противостоять затеняющему влиянию этих видов и отличается низкой численностью. Плотность семенного подростка дуба составляет всего 100-180 экз./га (табл. 4.11).

В 80-летнем сообществе липа и клен выходят в верхний ярус. К этому времени березы и осина практически полностью выпадают из сообщества, а часть ослабленного порослевого дуба переходит в G_3 онтогенетическое состояние. Под темным пологом липы и клена резко сокращается численность подростка дуба. Он представлен единичными особями. Полностью исчезают ясень и ель. В кустарниковой синузиде полночленные и инвазионные популяции преобразуются в фрагментарные с низкой численностью (табл. 4.11).

Изучение восстановительных смен в послерубочных сообществах на суглинистом субстрате моренно-зандровых местностей показывает, что рубки существенно ослабляют позиции светолюбивых деревьев (дуб, ясень) и растений со семенным возобновлением (ель), а также усиливают позиции теневыносливых (клен) и вегетативно-подвижных видов (липа). Эти преобразования древесной синузиды со временем приведут к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксового типа (рис. 4.9).

Вывод. Таким образом, присутствие глинистых частиц в поверхностных отложениях моренно-зандровых местностей определяет своеобразие восстановительных смен растительности. Во-первых, относительно богатый субстрат способствовал сохранению в сообществах видов с высокой чувствительностью к богатству почвы, поэтому во флористическом составе сообществ господствующее положение с начальных этапов демулационных смен принадлежит видам неморальной группы (табл. 4.9). Во-вторых, по своим динамическим тенденциям сосновые сообщества способны постепенно преобразоваться в полидоминантные широколиственные леса. Этому благоприятствует светлый полог сосны, который не препятствует приживанию семенного поколения дуба и ели, а также их выходу в верхний ярус. В-третьих, на суглинистых почвах в подросте сосновых лесов сохранились в значительном количестве конкуренты дуба - липа и клен остролистный. При рубках сосновых лесов сукцессионные преобразования приводят к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ.

4.6. Сукцессионные процессы в растительном покрове малых рек

Лесная растительность малых водотоков Неруссо-Деснянского Полесья относительно слабо подвергалась рубкам. Однако анализ литературы (Восточноевропейские..., 1994) и предварительные исследования территории заповедника (Евстигнеев, 1995) показывают, что движущей силой сукцессионных процессов в долинах малых рек, в отличие от водоразделов, выступает популяционная жизнь бобра (*Castor fiber*). Маршрутное обследование районов Неруссо-Деснянского Полесья, где браконьерство десятилетиями препятствовало нормальному функционированию популяций бобра выявило, что ценоотическое разнообразие в пойменных местностях ограничено только ассоциацией *Alnetum urticosum*, а флористический состав урезан, в основном, до видовой черноольховой свиты

Для восстановления растительности малых водотоков наиболее значимы следующие моменты деятельности бобра: 1) строительство запруд, при которой изменяется почвенно-гидрологический режим территории (Синицын, Русанов, 1989) и создается наиболее крупная неоднородность растительного покрова (Восточноевропейские..., 1994; Popadyuk et al., 1995); 2) использование территории по "переложной" системе, определяющая циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки (Евстигнеев, 1995). Задача работы - проанализировать сукцессионные изменения растительного покрова долин малых рек в связи с восстановлением нормального функционирования популяций бобра.

При решении этой задачи было исследовано 15 жилых и 10 заброшенных поселений бобров в долинах 5 малых рек, расположенных на территории заповедника "Брянский лес". По отношению к реке 1 порядка (Днепру) малые водотоки заповедника распределяются следующим образом: Солька и Злимя - речки 4 порядка; Скутянка, Дяблик и Драготинец - речки 5 порядка. Истоки всех рек связаны с низинными болотами, расположенными у подошвы моренно-зандровых местностей. Скутянка и Драготинец впадают в Сольку, а Дяблик в Злимялю. Устья Злимли и Сольки теряются в пойменных местностях реки Нерусса (3 порядок), которая является левым притоком Десны (2 порядок). Питание рек смешанное - грунтовое и атмосферное. Гидрологический режим Злимли, Скутянки, Дяблика и Драготинца в основном зависит от атмосферных осадков, поэтому они периодически пересыхают, не имеют постоянных русел и характеризуются слабо выработанными пологими долинами. Стабильным гидрологическим режимом отличается только Солька. Она подпитывается грунтовыми водами, поэтому для нее свойственно постоянное русло, хорошо выработанная долина с относительно крутыми берегами (табл. 4.12).

В пойменных местностях малых рек преобладают черноольховые леса, а по бортам долин - хвойно-широколиственные. В сукцессионных преобразованиях растительности, вызванных бобровой деятельностью, выделяются следующие этапы: 1) стадия действующих поселений; 2) луговая стадия на месте заброшенных поселений; 3) лесная стадия на месте заброшенных поселений.

Стадия действующих поселений. На этой стадии влияние бобровых поселений на растительный покров проявляется в строительстве запруд и в формировании особого режима береговой полосы. Строительство плотин обычно повышает уровень воды в долинах малых рек на 1-1,5 м. При этом формируются обширные бобровые затоны, водное зеркало которых достигает 2-6 га. Здесь преобладают водные сообщества двух ассоциаций - *Alnetum lemno-phragmitosum* и *Alnetum varioherbosum* (рис. 4.10).

Таблица 4.10. Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га) на разных этапах развития сосняков моренно-зандровых местностей.

Ontogenetic structure of tree and shrub populations (stems/ha) in pine forests of moraine-zandr localities on various stages of secondary successions

Виды	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	Всего
<i>Pinetum varioherbosum</i> (35 лет). Кв. 46, выд. 17.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	656	268	-	923
<i>Betula pubescens</i>	-	89	133	178	133	44	578

Таблица 4.10. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Quercus robur</i>	356	400	267	-	-	-	1022
<i>Acer platanoides</i>	178	-	-	-	-	-	178
<i>Picea abies</i>	-	44	89	89	-	-	222
<i>Corylus avellana</i>	44	89	-	-	-	-	133
<i>Frangula alnus</i>	2267	2311	1911	1600	356	17	8462
<i>Sorbus aucuparia</i>	844	1778	-	-	-	-	2622
<i>Pinetum varioherbosum</i> (55 лет). Кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	44	311	-	355
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	42	180	-	222
<i>Quercus robur</i>	-	178	89	133	-	-	400
<i>Acer platanoides</i>	2000	1956	45	43	-	-	4044
<i>Picea abies</i>	-	-	89	-	-	-	89
<i>Tilia cordata</i>	89	5867	490	42	-	-	6489
<i>Populus tremula</i>	59	307	-	-	-	-	366
<i>Malus sylvestris</i>	968	3578	87	-	-	-	4625
<i>Frangula alnus</i>	311	133	-	-	-	-	444
<i>Corylus avellana</i>	-	133	-	-	222	222	577
<i>Sorbus aucuparia</i>	2089	1600	-	-	-	-	4845
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1556	222	49	47	36	2043
<i>Querceto-Pinetum convallarioso-stellariosum</i> (135 лет). Кв. 41, выд. 6							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	111	111
<i>Betula pendula</i>	-	22	-	22	-	-	44
<i>Quercus robur</i>	-	44	-	89	44	22	200
<i>Acer platanoides</i>	1511	733	244	-	-	-	2489
<i>Picea abies</i>	-	44	289	22	-	-	356
<i>Tilia cordata</i>	22	1444	200	-	-	-	1667
<i>Populus tremula</i>	67	489	-	-	-	-	556
<i>Frangula alnus</i>	467	622	689	244	22	-	2044
<i>Corylus avellana</i>	44	111	89	67	22	22	356
<i>Sorbus aucuparia</i>	133	1178	22	-	-	-	1333
<i>Euonymus verrucosa</i>	67	244	67	22	-	-	400

Таблица 4.11. Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га) на разных этапах развития сообществ, сформированных на месте рубки (моренно-зандровые местности).

Ontogenetic structure of tree and shrub populations (stems/ha) in successive communities produced by cuttings of mixed forests on moraine-zandr localities

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
Асс. <i>Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum</i> (25 лет). Кв. 47, выд. 7							
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	15	30	30	75
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	59	30	-	89
<i>Populus tremula</i>	74	15	-	178	770	311	1348
<i>Quercus robur</i>	15	-	163	30	30	-	238
<i>Tilia cordata</i>	89	978	2622	104	30	-	3823
<i>Acer platanoides</i>	3585	1111	252	44	-	-	4992

Таблица 4.11. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ulmus glabra</i>	15	326	178	30	-	-	549
<i>Picea abies</i>	-	-	-	-	15	-	15
<i>Corylus avellana</i>	74	119	44	30	29	296	592
<i>Euonymus verrucosa</i>	17	13	15	-	-	-	45
<i>Padus avium</i>	341	978	-	-	-	-	1319
<i>Frangula alnus</i>	80	107	71	9	19	17	303
Acc. Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum (45 лет). Кв. 46, выд. 14							
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	-	53	338	391
<i>Betula pubescens</i>	9	-	62	18	80	53	222
<i>Populus tremula</i>	489	-	10	8	79	348	934
<i>Quercus robur</i>	71	107	9	9	36	89	321
<i>Tilia cordata</i>	356	2302	818	400	151	53	4080
<i>Acer platanoides</i>	1778	756	364	44	-	18	2960
<i>Ulmus glabra</i>	100	96	36	-	9	-	241
<i>Picea abies</i>	-	9	-	-	-	-	9
<i>Malus sylvestris</i>	18	116	18	-	-	-	151
<i>Fraxinus excelsior</i>	9	36	-	-	-	-	44
<i>Corylus avellana</i>	53	204	302	36	44	9	648
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1147	62	-	-	-	1342
<i>Padus avium</i>	-	80	-	-	-	-	80
<i>Sorbus aucuparia</i>	142	27	18	43	11	8	249
Acc. Tilieto-Querceto-Aceretum aegopodioso-caricosum (85 лет). Кв. 46, выд. 33							
<i>Quercus robur</i>	51	-	-	-	122	46	222
<i>Acer platanoides</i>	1289	-	889	222	44	-	2444
<i>Tilia cordata</i>	-	356	267	-	89	-	711
<i>Ulmus glabra</i>	89	441	346	-	-	14	890
<i>Populus tremula</i>	1200	214	-	-	-	-	1414
<i>Sorbus aucuparia</i>	23	-	-	-	-	-	23
<i>Corylus avellana</i>	-	153	93	-	-	-	246
<i>Euonymus verrucosa</i>	188	112	99	-	-	-	399

Первая ассоциация занимает центральные глубоководные участки затона с 1,5 м слоем воды. При таком уровне затопления происходит интенсивное разреживание верхнего яруса черной ольхи. Его средняя сомкнутость составляет всего 5%. Во флористическом составе ценозов доминируют водно-болотные растения. На их долю приходится 49%. Среди этой группы с высоким постоянством (IV-V баллы встречаемости) отмечены три свободно плавающих вида - *Lemna minor*, *Spirodella polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*, и два земноводных растения - *Phragmites australis*, *Carex riparia*. Несмотря на обводненный характер сообществ, во флористическом составе этой ассоциации присутствуют также черноольховые (30%), лугово-опушечные (9%), неморальные (4%) и бореальные (8%) растения (табл. 4.13, 4.15). Эти растения характеризуются низкими баллами встречаемости, поскольку их распространение в затоне ограничено верхними частями ольховых кобл, которые расположены выше уровня затопления.

В сообществах *Alnetum lemno-so-phragmitosum* видовой состав древесной и кустарниковой синузид ограничен 5 видами: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea* и *Salix caprea* (табл. 4.14). Популяции ольхи характеризуются регрессивно-инвазионной структурой, в которой представлены в небольшом

количестве j , m и g_3 особи (табл. 4.15). Старые генеративные деревья сохранились от прежних сообществ. Они еще не успели погибнуть при затоплении. Другие виды в древесной синузии появляются только периодически, поскольку, из-за регулярного повышения уровня воды они погибают.

Таблица 4.12. Общая характеристика малых рек заповедника "Брянский лес".

General characteristic of small rivers in "Bryansky Les" Reserve.

Характеристики	Реки				
	Солька	Злимя	Скутянка	Дяблик	Драгогинец
1. Порядок реки по отношению к реке 1 порядка - Днепру	4	4	5	5	5
2. Общая протяженность, км	29	18	8	5	3
3. Протяженность в заповеднике, км	6	18	5	5	3
4. Ширина долины в среднем течении, м	500-1250	250-1250	225-500	125-375	125-375
5. Ширина поймы в среднем течении, м	100-375	75-750	30-350	50-350	50-250
6. Ширина русла в среднем течении, м	2-4	1-2	1-1.5	0.5-2	0.5-2
7. Глубина реки в среднем течении	0.3-0.5	0.2-0.5	0.1-0.3	0.1-0.3	0.1-0.3
8. Относительное превышение бортов над днищем, м	5-8	2-3	1-2	1-2	2-3
9. Число жилых поселений бобров в пределах заповедника	4	8	2	-	1
10. Число заброшенных поселений бобров в пределах заповедника	3	2	3	2	-

Примечание. Число жилых и заброшенных поселений приводится по данным 1995 года.

Сообщества второй ассоциации (*Alnetum varioherbosum*) расположены ближе к бортам бобрового затона. Здесь уровень воды не бывает выше 30-50 см. Это отражается на характере сообщества. Во-первых, отмирание генеративных особей ольхи менее интенсивно, поэтому сомкнутость верхнего яруса выше и составляет в среднем 30%. Во-вторых, во флористическом составе доминируют 2 группы видов: водно-болотная (37%) и черноольховая (29%). Меньшим видовым составом отличаются лугово-опушечные (14%), бореальные (10%) и неморальные (10%) растения (табл. 4.13). Среди водно-болотных растений с высоким постоянством встречаются в основном земноводные растения, у которых значительная часть побеговой системы возвышается над поверхностью воды, а корни прикреплены ко дну водоема (*Phragmites australis*, *Carex riparia*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Oenanthe aquatica*). В черноольховой группе с высокой встречаемостью отмечено 12 видов - *Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Galium palustre*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*. Представители лугово-опушечных, неморальных и бореальных видов характеризуются невысокими баллами встречаемости (табл. 4.14). Это связано с тем, что их приживание ограничено приствольными повышениями ольхи и перегнивающими колодами. Состав древесной синузии в этой ассоциации характеризуется высоким разнообразием (табл. 4.14). Однако это явление временное. Затопление со временем существенно сократит видовой состав древесных растений, который будет представлен только малочисленными популяциями ольхи черной и случайными сеянцами других видов. В результате на всем пространстве бобрового озера сформируется растительность только одной ассоциации - *Alnetum lemnosophragmitosum* (рис. 4.10).

На берегу вдоль затонов бобры способны в течение нескольких лет практически полностью уничтожить древесную растительность, сосредоточенную в полосе шириной 10-15 м. При этом происходит резкое осветление сообществ и преобразование прирусловых лесов в поляны. По характеру растительности выделяются две группы полян (рис. 4.10).

Таблица 4.13. Эколого-ценотический состав сообществ, сформированных на месте бобровых поселений (в %).

Ecological-coenotic composition of communities produced by beaver colonies (%)

Стадия развития растительности на бобровых поселениях	Эколого-ценотическая группа				
	Водно-болотная	Лугово-опушечная	Черноольховая	Неморальная	Бореальная
1. Стадия действующих затонов					
Обводненные редко-ствольные ольшаники рясково-тростниковые	49	9	30	4	8
Обводненные ольшаники разнотравные	37	14	29	10	10
Неморальные поляны	19	22	23	23	13
Лугово-опушечные поляны	25	30	21	12	12
2. Луговая стадия заброшенных затонов					
Водные многокоренниково-рдестовые сообщества	67	13	20	-	-
Луговые сообщества с проточным увлажнением	30	29	27	4	10
Луговые сообщества со среднепоемным режимом увлажнения -	19	44	21	10	6
3. Лесная стадия заброшенных затонов					
Ольшаник крапивовый	23	22	26	18	11
Ольшаник ясенево-крапивовый	9	10	33	37	11

Прирусловые поляны первой группы чаще встречаются на территории недавних поселений - в первые три года. В этот период лесная среда береговой полосы еще не полностью уничтожена. Среднее проективное покрытие древесного яруса составляет 20%, яруса подроста и подлеска - 40%. Это обстоятельство отражается на ценотическом составе и флористической структуре сообществ. Здесь формируются поляны, в растительном покрове которых сильны позиции неморальных растений (табл. 4.13, 4.15). Общее проективное покрытие этих видов не уступает черноольховой группе и в 2 раза выше лугово-опушечной. Одновременно количество видов на полянах недавних поселений бобров характеризуются практически равным соотношением долей неморальных (23%), черноольховых (23%) и лугово-опушечных (22%) растений. Меньшим числом отличаются водно-болотные (19%) и бореальные (13%) виды. Среди неморальных видов с высоким постоянством отмечены *Acer platanoides*, *Carex pilosa*, *Quercus robur*, *Stellaria holostea* и *Tilia cordata*, среди черноольховых - *Alnus glutinosa*, *Carex elongata*, *Deschampsia caespitosa*, *Epilobium ciliatum*, *Galium palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata* и *Solanum dulcamara*. В группе бореальных растений высокая встречаемость характерна для *Betula pubescens*, *Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis* и *Trientalis europaea*, а в группе лугово-опушечных - только для *Juncus effusus* (табл. 4.14).

Прирусловые поляны второй группы чаще встречаются на территории старых бобровых поселений, возраст которых составляет не менее 4 лет. К этому времени бобры практически полностью уничтожают ярус деревьев, подроста и подлеска. Проективное покрытие древостоя снижается до 5%, а подлеска и подроста - до 10%. Несмотря на интенсивную эксплуатацию прирусловых полей, здесь сохраняются единичные представители большинства древесных растений (табл. 4.14). Одновременно в растительном покрове полей меняется ценотическая значимость отдельных групп растений: общее проективное покрытие лугово-опушечных растений становится равным черноольховым и в 7 раз превышает покрытие неморальных видов. Во флористическом составе возрастает доля лугово-опушечных (30%) и сокращается доля неморальных растений (12%). На долю водно-болотных растений приходится 25%, черноольховых - 21%, бореальных - 12% (табл.

4.13). При этом практически полностью исчезают неморальные и темнохвойные растения с высокой встречаемостью. Среди черноольховых растений с высоким баллом постоянства отмечены *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata* и *Solanum dulcamara*, среди лугово-опушечных - *Juncus effusus* и *Phalaroides arundinacea*, среди водно-болотных - *Carex pseudocyperus*, *Phragmites australis*, *Salix cinerea* и *Scirpus sylvaticus* (табл. 4.14).

Поселение бобров обычно осваивает затон и прилегающую к нему территорию 5-10 лет. В течение этого времени они создают условия для формирования водно-болотных сообществ, держат под контролем популяции древесных растений, препятствуют зарастанию ими береговой полосы и поддерживают на ней режим поляны, необходимый для развития лугово-опушечных растений.

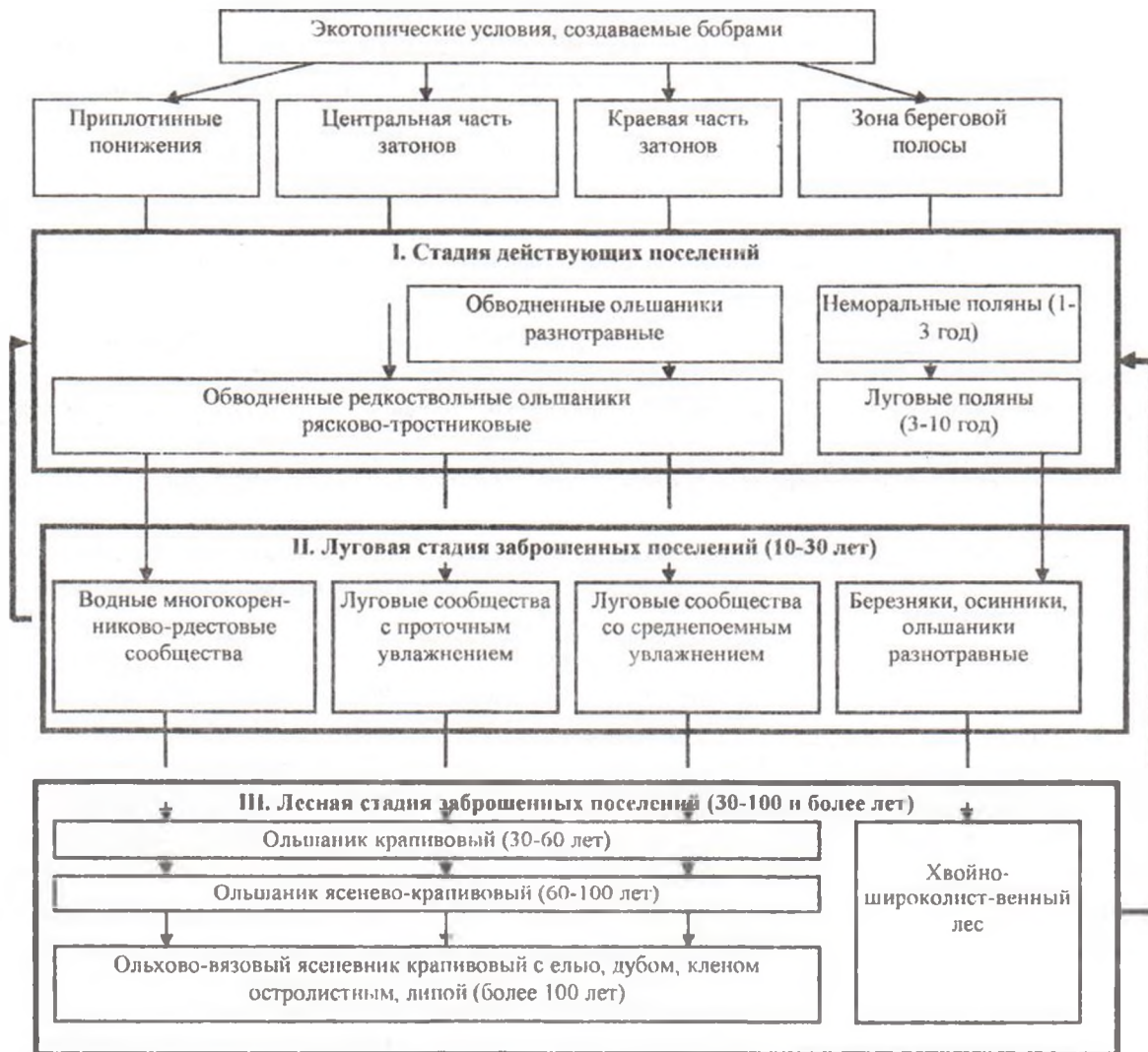


Рис. 4.10. Схема циклического развития растительности в долинах малых рек, освоенных бобрами.
 Fig. 4.10. Scheme of cyclic development of vegetation in small river valley settled by beaver.

Луговая стадия заброшенных поселений. В условиях заповедника к 5-10 годам на территории поселения бобров полностью уничтожается древесная растительность. После этого бобры забрасывают пруды и уходят в другие места, а плотина разрушается весенними паводками. Спад воды и полное отсутствие древесного яруса определяют формирование лугов на большей части затона. Экоtopические условия в пределах

спущенного пруда характеризуется неоднородностью гидрологического режима. Это отражается на характере растительности (рис. 4.10).

В приплотинных понижениях, которые были сформированы бобрами при выгребании грунта, возникают небольшие (200-600 м²) хорошо прогреваемые заводи. Здесь развивается водно-болотная растительность, представленная в основном ассоциацией *Spirodello-Potamogetosum* (рис. 4.10). Во флористическом составе доминирует водно-болотные (67 %), в меньшем количестве встречаются черноольховые (20 %) и лугово-опушечные (13 %) виды. Неморальные и бореальные растения полностью отсутствуют (табл. 4.13). В сообществах отмечено 45 видов, из которых постоянными являются 20 растений: 14 относятся к водно-болотной группе (*Agrostis stolonifera*, *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*, *Hottonia palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Oenanthe aquatica*, *Potamogeton gramineus*, *P. trichoides*, *Spirodela polyrrhiza*), 4 - к черноольховой (*Alnus glutinosa*, *Cardamine amara*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*) и 2 вида - к лугово-опушечной (*Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*) (табл. 4.14).

На остальной территории заброшенных бобровых затонов формируются сообщества лугового типа: 1) непосредственно у русла реки развиваются луга с проточным режимом увлажнения; 2) ближе к берегу - среднепоемные луга (рис. 4.10).

Среди луговых сообществ с проточным режимом чаще встречается ассоциация *Phalaroidoso-Phragmitosum*. Флористический состав характеризуется близким соотношением доли водно-болотных (30%), лугово-опушечных (29%) и черноольховых (27%) растений. Приживание бореальных и неморальных видов ограничено старыми коблами, поэтому они представлены единичными растениями. На этих лугах отмечено 111 видов. Из них постоянными являются 11 растений: 5 принадлежит черноольховой группе (*Alnus glutinosa*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*), 4 - водно-болотной (*Alisma plantago-aquatica*, *Carex pseudocyperus*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*), 2 - лугово-опушечной (*Alopecurus aequalis*, *Phalaroides arundinacea*).

Луга на среднепоемных участках представлены, в основном, ассоциацией *Scirposo-Urticoso-Phragmitosum*. Во флористическом составе абсолютное господство переходит к лугово-опушечным растениям и достигает 44%. Доля видов черноольховых сообществ составляет всего 21%, водно-болотных - 19%, неморальных - 10%, бореальных - 6% (табл. 4.13). В описаниях этих сообществ отмечено 223 (табл. 4.14). Постоянными являются 14 растений: 8 - виды черноольховых сообществ (*Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Urtica dioica*), 3 - лугово-опушечных (*Juncus effusus*, *Lythrum virgatum*, *Phalaroides arundinacea*) и 3 - водно-болотных (*Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus*). На этой стадии развития растительности происходят существенные изменения в кустарниковой и древесной синузиях. Во-первых, видовой спектр кустарниковой синузии расширяется до 16 растений, из которых 11 относятся к роду *Salix* (табл. 4.14). Однако во всех исследованных местообитаниях популяции кустарников малочисленны и фрагментарны. Это связано с высокой сомкнутостью луговых ценозов, которая на большей части спущенных затонов достигает 95-100%. Во-вторых, появляются первые признаки восстановления лесной растительности. С уходом бобров и со спадом воды активизируется возобновление ольхи черной. На всем протяжении спущенного затона формируются инвазионные популяции ольхи черной, численность которых существенно увеличивается и достигает 700-1500 экз. на га. Происхождение популяций - семенное. Сеянцы появляются на полуразрушенных коблах и на валеже. Численность популяций других деревьев чрезвычайно низка. Они не способны конкурировать с популяциями ольхи за место в верхнем ярусе. В-третьих, бобровые поляны на берегу превращаются в мелколиственные сообщества, представленные разнотравными березняками, осинниками и ольшаниками. Эти сообщества со временем преобразуются в хвойно-широколиственные ценозы (рис. 4.10).

Таким образом, уход бобров, с одной стороны, определяет преобразование водных сообществ в луговые, а с другой, снимает контроль над популяциями деревьев, которые со временем меняют луговой тип

растительности на лесной. Длительность существования лугов определяется временем, необходимым древесным растениям для формирования сомкнутого полога. В условиях заповедника длительность луговой стадии обычно составляет 30-40 лет.

Лесная стадия заброшенных поселений. На заросших лесом бобровых затоках формируются черноольховые сообщества двух ассоциаций - *Alnetum urticosum* и *Alnetum fraxineto-urticosum* (рис. 4.10). Они отличаются возрастом, мозаично-ярусной структурой, флористическим составом и популяционными характеристиками древесных растений.

К 30-40 годам на месте заброшенных бобровых затонов формируются сообщества ассоциации *Alnetum urticosum*. Они характеризуются выровненным верхним ярусом, проективное покрытие которого достигает 80-90%. Высокая сомкнутость яруса эдификатора отражается на флористическом составе сообщества и на состоянии популяций подчиненных синузид. В этих сообществах доля относительно светолюбивых лугово-опушечных видов сокращается в 2 раза и составляет 22%. Количество видов черноольховых сообществ увеличивается до 26 %, а неморальных - до 18%. Доля водно-болотных и бореальных растений остается на прежнем уровне (табл. 4.13). В геоботанических описаниях отмечено 156 видов (табл. 4.14). Постоянными являются 20 видов: 1 вид - к бореальным (*Dryopteris carthusiana*). 3 вида - к водно-болотным (*Caltha palustris*, *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus*), 16 видов - к черноольховым (*Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Persicaria hydropiper*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*).

В древесной синузиде абсолютное господство принадлежит популяциям ольхи, в которых доминируют молодые генеративные и виргинильные особи. Их плотность превышает 2000 особей на га. К 30-40 годам часть особей ольхи достигла средневозрастного генеративного состояния (табл. 4.16). Несмотря на регулярное плодоношение ольхи, под ее пологом практически полностью отсутствует подрост. На 1 га сообщества было встречено всего 42 особи j онтогенетического состояния крайне низкой жизнеспособности. Видимо, низкая освещенность и излишне сырой субстрат торфяно-перегнойных почв препятствуют приживанию семян. Популяции других представителей древесной синузиды практически полностью отсутствуют в условиях этих сообществ (табл. 4.16). Темный полог ольхи также препятствует нормальному функционированию популяций кустарниковой синузиды. Во-первых, видовой состав кустарников снижается до 12 растений (табл. 4.14). Сообщества покинули наиболее светолюбивые растения (*Salix pentandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*, *S. alba*, *S. caprea*, *S. aurita*, *S. fragilis*). Во-вторых, сохранившиеся популяции имеют инвазионную и фрагментарную онтогенетическую структуру, а также отличаются низкой численностью. Развитие популяций с инвазионными спектрами (*Padus avium*, *Viburnum opulus*) тормозится низкой освещенностью. Фрагментарные популяции, представленные одной или двумя онтогенетическими группами - это остатки от прежних сообществ.

Таким образом, к 30-40 годам ведущая роль в организации сообществ заброшенных затонов переходит к дереву-эдификатору (ольхе черной). В это время эдификаторная роль ольхи проявляется: 1) в формировании выровненной структуры верхнего полога и в создании напряженного светового режима внутри сообщества; 2) в задержке развития популяций древесных растений; 3) в переходе доминирования от лугово-опушечных растений к черноольховым.

К 60-70 годам сообщество *Alnetum urticosum* сменяется ассоциацией *Alnetum fraxineto-urticosum*. В этот период в верхнем ярусе формируются окна и его сомкнутость снижается до 40%. Формирование оконной структуры связано с появлением в составе популяций ольхи старых генеративных деревьев. Эти особи, достигая предельного возраста (60-110 лет), постепенно вываливаются и формируют прогалины в верхнем ярусе. Одновременно в структуре почвенного покрова появляются перегнивающие стволы деревьев, а также увеличивается мощность перегнойно-аккумулятивного горизонта.

Структурные изменения сообщества определяют флористические преобразования сообществ. На этом этапе развития сообществ, судя по общему проективному покрытию, ценотическая значимость видов

неморальной группы возрастает в 5 раз по сравнению с предыдущим этапом, а нитрофильных растений - в 3 раза. Одновременно в количественном составе доля видов неморальной группы увеличивается в 2 раза, а черноольховых - всего на 7%. На этом фоне процент лугово-опушечных растений сокращается в 2 раза, а водно-болотных - в 2,5. Доля бореальных видов остается на прежнем уровне (табл. 4.13). В 12 геоботанических описаниях этой ассоциации отмечено 76 видов (табл. 4.14). Из них постоянными являются 15 видов. 1 водно-болотный (*Caltha palustris*), 1 лугово-опушечный (*Phalaroides arundinacea*), 2 бореальных (*Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus*), 3 неморальных (*Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Stellaria nemorum*), 9 черноольховых (*Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*).

Возрастные изменения сообществ определяют существенные преобразования в древесной синузии. К настоящему моменту в старых ольшаниках сформирован четкий ярус подроста, состоящий из ясеня обыкновенного, ольхи черной и вяза шершавого. Детальный анализ возраста подроста позволяет понять картину его появления в сообществе. Сначала появились подрост ясеня и ольхи. Это произошло 20-26 лет назад. Вся волна возобновления развилась из семян. Специфичность экологии ясеня и ольхи отразилась на характере их размещения в сообществе. Сеянцы ясеня предпочитали приживаться непосредственно на торфяно-перегнойном субстрате, а проростки ольхи - на колодах старых деревьев (табл. 4.17). При этом ольха преимущественно в развитии получала в окнах, а ясень - под пологом верхнего яруса. Ко времени исследования все особи этих видов достигли v-онтогенетического состояния, а некоторые стали генеративными (табл. 4.18). Различное отношение ясеня и ольхи к свету отразилось на современной онтогенетической структуре их популяций. У ольхи из-за слабой теневыносливости (Погребняк, 1968) j и m фракция подроста полностью отсутствует в нижних ярусах. Это свидетельствует о неустойчивости ее популяции в сообществе. У ясеня иная ситуация. На ранних этапах онтогенеза ясень отличаясь высокой теневыносливостью (Евстигнеев, 1988, 1991). Он способен в больших количествах накапливаться среди высокоствольных ольшаников и длительное время (10-15 лет) ожидать улучшения световой обстановки. Так, плотность j и m подроста ясеня составляет около 3 тыс. особей на га. (табл. 4.18). Нормальная жизнеспособность v подроста и высокая плотность населения - залог нормального существования популяций ясеня на этой территории в будущем. Следующим в сообществе появился вяз. Его внедрение началось 16-19 лет назад. Семена вяза чаще прорастали на торфяно-перегнойном субстрате (табл. 4.17). Вяз, обладая высокой эффективностью использования света и значительной скоростью роста (Восточноевропейские..., 1994), в настоящий момент также достиг онтогенетического состояния v. Благодаря высокой теневыносливости в популяции вяза формируется многочисленный j и m подрост, который позволит ему в будущем сформировать устойчивый оборот поколений. Одновременно в древесной синузии появляются клен, ель, дуб и липа. Их популяции характеризуются инвазионной и фрагментарной структурой (табл. 4.18). Освоение дубом, елью, липой и кленом этих сообществ ограничено только старыми ольховыми коблами.

Таблица 4.14. Флористический состав и встречаемость сосудистых растений (в баллах*) на месте действующих и заброшенных поселений бобров в долинах малых рек заповедника.

Floristic composition and occurrence of vascular plants (ranged by score *) in areas with alive or abandoned beaver settlements in small river valley.

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Количество описаний	20	16	14	21	11	19	42	41	12	196
ЯРУС А										
Среднее покрытие яруса, %	5	30	20	5	5	1	5	75	45	
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ										
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	3	5	2	1	5	2	3	5	5	3
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Acer platanoides</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Betula pendula</i> Roth	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1
<i>Populus tremula L.</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Quercus robur L.</i>	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1
<i>Tilia cordata Mill.</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	2	1	3	1	-	-	-	1	-	1
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1
ЯРУС В										
Среднее покрытие яруса, %	5	10	40	10	-	5	5	5	30	
ВОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ										
<i>Salix cinerea L.</i>	1	2	3	1	-	1	3	2	1	2
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ										
<i>Salix aurita L.</i>	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>S. myrsinifolia Salisb.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>S. pentandra L.</i>	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. phylicifolia L.</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>S. triandra L.</i>	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. viminalis L.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. vinogradovii A. Skvorts.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ										
<i>Alnus glutinosa (L.) Gaertn.</i>	5	5	3	3	-	4	3	3	5	3
<i>Ribes nigrum L.</i>	-	1	-	-	-	-	1	1	1	1
<i>Viburnum opulus L.</i>	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Acer platanoides L.</i>	-	-	2	-	-	-	-	1	1	1
<i>Betula pendula Roth</i>	-	-	1	2	-	2	1	1	-	1
<i>Corylus avellana L.</i>	-	-	3	1	-	-	-	1	1	1
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	4	1
<i>Padus avium Mill.</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1
<i>Populus tremula L.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Quercus robur L.</i>	-	1	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Salix caprea L.</i>	1	-	2	1	-	-	1	-	-	1
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	-	1	2	-	-	-	1	1	1	1
<i>Swida sanguinea (L.) Opiz.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Tilia cordata Mill.</i>	-	1	4	1	-	1	1	1	1	1
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	-	-	1	-	-	-	-	1	4	1
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	-	2	4	3	-	1	1	1	-	1
<i>Frangula alnus Mill.</i>	2	2	3	1	-	1	1	1	-	1
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1
ЯРУС С										
Среднее покрытие яруса, %	55	70	75	90	85	95	95	85	95	
ВОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ										
<i>Agrostis stolonifera L.</i>	1	-	1	2	4	1	3	1	-	1
<i>Alisma plantago-aquatica L.</i>	1	3	1	1	1	4	3	2	-	2
<i>Calamagrostis canescens (Web.) Roth</i>	1	3	3	3	-	2	3	2	1	2
<i>Calla palustris L.</i>	-	1	-	-	4	1	1	1	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Callitriche palustris</i> L.	-	1	1	1	1	1	1	1	-	1
<i>Caltha palustris</i> L.	1	3	-	-	-	-	1	4	4	2
<i>Carex acuta</i> L.	1	-	2	2	-	3	2	1	-	1
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	2	1	1	1	-	-	2	1	-	1
<i>C. appropinquata</i> Schum.	-	1	1	1	-	-	1	1	-	1
<i>C. cespitosa</i> L.	-	2	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>C. diandra</i> Schrank	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. pseudocyperus</i> L.	3	5	2	5	5	4	3	1	-	3
<i>C. riparia</i> Curt.	4	5	2	3	-	2	2	1	-	2
<i>C. rostrata</i> Stokes	-	-	-	-	3	1	2	1	-	1
<i>C. vesicaria</i> L.	1	1	2	2	-	3	1	2	-	1
<i>Cicuta virosa</i> L.	3	4	2	1	5	3	2	1	-	2
<i>Comarum palustre</i> L.	1	1	2	2	-	1	1	1	-	1
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	-	3	2	1	4	3	2	1	-	2
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	2	2	1	1	3	3	2	2	1	2
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	-	-	-	1	1	1	1	-	-	1
<i>Hottonia palustris</i> L.	-	2	-	1	5	3	2	1	-	2
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	5	3	1	-	5	1	-	-	-	2
<i>Lemna minor</i> L.	4	4	3	1	5	3	1	1	-	2
<i>L. trisulca</i> L.	3	3	1	-	5	3	1	1	-	2
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2	2	3	3	1	4	4	2	-	3
<i>Mentha aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.	2	5	2	2	5	2	1	3	1	2
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	3	4	1	2	5	2	2	1	-	2
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	5	5	3	4	3	5	5	5	3	4
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	-	-	-	1	5	-	-	-	-	1
<i>P. natans</i> L.	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1
<i>P. pectinatus</i> L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>P. trichoides</i> Cham. & Schlecht.	-	-	-	1	5	1	-	-	-	1
<i>Ranunculus lingua</i> L.	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	1	1	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>Rumex aquaticus</i> L.	-	1	1	1	-	-	1	1	-	1
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	1	3	3	1	-	1	2	1	-	1
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	-	1	-	-	1	-	1	1	-	1
<i>Salix cinerea</i> L.	1	2	2	4	-	3	2	1	-	2
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	1	3	3	4	1	3	5	4	3	3
<i>Sium latifolium</i> L.	-	1	-	-	1	-	1	1	-	1
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>S. erectum</i> L.	3	1	1	1	3	-	2	1	-	1
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	5	2	1	1	5	-	1	1	-	2
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	2	1	1	-	3	1	-	-	-	1
<i>Veronica beccabunga</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>V. scutellata</i> L.	-	-	-	1	3	1	1	1	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Typha latifolia</i> L.	-	-	-	1	1	-	1	-	-	1
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ										
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Agrostis canina</i> L.	-	-	2	1	-	1	-	1	-	1
<i>A. gigantea</i> Roth	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>A. tenuis</i> Sibth.	-	-	1	1	-	1	1	1	1	1
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. ampliss.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	-	-	1	1	5	4	1	1	-	1
<i>A. geniculatus</i> L.	-	-	1	2	-	1	1	-	-	1
<i>A. pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Amora hybrida</i> (L.) C. Presl	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Arctium lappa</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Artemisia absinthium</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>A. vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1
<i>Bidens cernua</i> L.	-	1	2	1	5	1	2	1	-	1
<i>B. tripartita</i> L.	1	1	2	1	1	-	1	1	-	1
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Briza media</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	1	2	3	2	-	1	2	-	-	1
<i>Campanula patula</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>C. rotundifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Carduus acanthoides</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Carex contigua</i> Hoppe	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>C. flava</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1
<i>C. hirta</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>C. pallescens</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Centaurea jacea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	-	1	3	1	-	2	2	1	1	1
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>C. rivulare</i> (Jacq.) All.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	-	1	1	1	-	-	1	1	-	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1
<i>Dianthus deltoides</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Epilobium montanum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>E. palustre</i> L.	-	1	1	1	-	1	1	-	-	1
<i>E. roseum</i> Schreb.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Equisetum arvense</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>F. rubra</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Fragaria vesca</i> L.	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1
<i>Galium mollugo</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	1	-	1
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Geranium pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Geum urbanum</i> L.	-	-	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>H. perforatum</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Juncus articulatus</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>J. bufonius</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>J. conglomeratus</i> L.	-	-	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>J. effusus</i> L.	-	2	4	4	1	2	4	2	-	2
<i>J. filiformis</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lanium purpureum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>L. sylvestris</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lotus corniculatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lythrum virgatum</i> L.	1	3	2	2	-	1	4	3	-	2
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	-	-	1	1	-	1	1	-	-	1
<i>Mentha arvensis</i> L.	-	1	-	1	-	1	2	2	1	1
<i>Oenothera biennis</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Persicaria maculata</i> (Rafin.) A. & D. Love	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	1	2	3	4	1	5	4	3	4	3
<i>Phleum pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Plantago lanceolata</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Poa angustifolia</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>P. palustris</i> L.	-	2	1	3	-	2	2	3	1	2
<i>P. pratensis</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>P. trivialis</i> L.	-	-	3	2	-	1	3	1	3	2
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>Potentilla argentea</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>P. erecta</i> (L.) Rausch.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>Prunella vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Ptarmica cartilaginea</i> (Ledeb. ex Reicheb.) Ledeb.	-	-	1	-	-	-	2	-	-	1
<i>Ranunculus acris</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>R. auricomus</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>R. flammula</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>R. acetosella</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>R. confertus</i> Willd.	-	-	-	1	-	1	1	1	-	1
<i>R. obtusifolius</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>R. pseudonatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murh.	-	-	1	2	1	3	-	-	-	1
<i>R. thysiflorus</i> Fingerh.	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Salix alba</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. pentandra</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. phylicifolia</i> L.	-	-	-	1	-	1	1	1	-	1
<i>S. triandra</i> L.	-	-	-	2	-	1	2	1	-	1
<i>S. viminalis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. aurita</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. fragilis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1
<i>Sonchus arvensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>S. asper</i> (L.) Hill	-	-	2	-	-	-	1	-	-	1
<i>Stellaria alsine</i> Grimm	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Reichenb.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>T. flavum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>T. lucidum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Trifolium medium</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>T. pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Verbascum thapsus</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Veronica longifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>Vicia cracca</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>V. sepium</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ										
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	4	4	3	-	3	2	2	-	2
<i>Angelica sylvestris</i> L.	-	2	3	2	-	1	3	4	5	3
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	1	4	3	2	-	-	2	4	4	2
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1
<i>Cardamine amara</i> L.	-	1	2	-	5	3	1	3	1	2
<i>C. impatiens</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Carduus crispus</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	1	-	1
<i>Carex cinerea</i> Poll.	-	3	2	2	3	2	-	1	-	1
<i>C. elongata</i> L.	2	5	4	3	-	2	3	4	1	3
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>C. remota</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Chelidonium majus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Chenopodium album</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	1	1	1	-	-	-	1	4	5	2
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>C. oleraceum</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	-	-	2	1	4	1
<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Cuscuta europaea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	-	-	4	2	-	1	2	2	-	2
<i>Epilobium ciliatum</i> Rafin.	-	2	4	1	-	-	3	2	-	2

Таблица 4 14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. hirsutum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	-	-	2	1	-	1	1	1	2	1
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	-	1	1	1	-	2	4	5	1	2
<i>Galium aparine</i> L.	-	-	-	-	-	1	3	1	-	1
<i>G. palustre</i> L.	3	5	5	4	5	4	5	5	1	4
<i>Geum rivale</i> L.	-	1	2	1	-	2	1	3	5	2
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	2	-	1
<i>L. vulgaris</i> L.	3	5	4	5	-	5	5	4	1	4
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	-	2	1	1	1	3	3	3	1	2
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	-	-	1	-	-	-	2	2	-	1
<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach.	1	2	2	-	1	1	3	4	-	2
<i>Humulus lupulus</i> L.	1	4	2	2	-	1	3	4	1	2
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	1	4	4	1	-	1	3	5	5	3
<i>Iris pseudacorus</i> L.	3	4	3	4	-	3	4	3	-	3
<i>Lycopus europaeus</i> L.	2	5	4	3	5	3	4	4	1	3
<i>Ranunculus repens</i> L.	1	4	3	3	-	3	4	4	2	3
<i>Ribes nigrum</i> L.	-	1	1	1	-	-	1	3	1	1
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	1	4	4	5	1	4	5	4	1	4
<i>Solanum dulcamara</i> L.	2	5	5	4	-	4	3	4	2	4
<i>Stachys palustris</i> L.	1	3	1	2	-	2	2	2	3	2
<i>Stellaria graminea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. media</i> (L.) Vill.	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1
<i>S. palustris</i> Retz.	-	-	-	1	-	1	3	1	-	1
<i>Symphytum officinale</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	-	2	2	-	1	1	1	1	-	1
<i>Thyselimum palustre</i> (L.) Rafin.	-	2	3	3	-	2	1	2	-	2
<i>Urtica dioica</i> L.	1	3	3	3	-	3	5	4	5	4
<i>Valeriana officinalis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Viburnum opulus</i> L.	-	1	2	1	-	-	1	2	-	1
<i>Viola palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>V. uliginosa</i> Bess.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Acer platanoides</i> L.	-	1	4	1	-	-	1	1	3	1
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	-	-	2	1	-	-	2	-	3	1
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Asarum europaeum</i> L.	-	-	2	-	-	-	-	1	2	1
<i>Betula pendula</i> Roth	-	-	1	1	-	2	1	1	-	1
<i>Carex pilosa</i> Scop.	-	-	4	1	-	-	-	1	1	1
<i>Circaea lutetiana</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Convallaria majalis</i> L.	-	-	3	1	-	-	1	1	1	1
<i>Corylus avellana</i> L.	-	-	3	1	-	-	-	-	1	1
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	-	-	2	-	-	-	1	1	-	1
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Festuca altissima</i> All.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	4	1
<i>Lamiastrum galeobdolon</i> (L.) Ehrend. & Polatschek	-	-	-	-	-	-	1	-	2	1
<i>Galium intermedium</i> Schult.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>G. odoratum</i> (L.) Scop.	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1
<i>Geranium robertianum</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>G. sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Glechoma hederacea</i> L.	-	-	2	-	-	-	1	-	1	1
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	-	-	-	-	-	-	-	1	3	1
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Paris quadrifolia</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1
<i>Platanthera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Poa nemoralis</i> L.	-	-	2	-	-	-	1	1	-	1
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	-	-	2	1	-	-	-	-	-	1
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	3	1	-	1	1	1	1	1
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
<i>Quercus robur</i> L.	-	1	4	3	-	-	1	1	1	1
<i>Melica nutans</i> L.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Mercurialis perennis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	3	1
<i>Milium effusum</i> L.	-	-	3	1	-	-	1	1	1	1
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1
<i>Padus avium</i> Mill.	-	2	2	1	-	1	1	2	1	1
<i>Ribes spicatum</i> Robson	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Salix caprea</i> L.	-	1	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	-	-	2	1	-	-	1	1	-	1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	-	-	3	1	-	-	-	1	1	1
<i>Stachys sylvatica</i> L.	1	1	3	-	-	-	2	1	-	1
<i>Stellaria holostea</i> L.	-	-	4	1	-	-	-	1	2	1
<i>S. nemorum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	2	4	1
<i>Tilia cordata</i> Mill.	-	-	3	2	-	-	-	1	1	1
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	-	-	1	-	-	-	-	1	5	1
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Viola mirabilis</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	-	1	3	4	-	2	1	1	-	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	-	1	3	2	-	-	1	1	1	1
<i>Carex digitata</i> L.	-	-	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>C. rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1
<i>Circaea alpina</i> L.	-	2	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	1	4	5	3	-	3	2	4	5	3
<i>D. cristata</i> (L.) A. Gray	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Frangula alnus</i> Mill.	-	2	4	2	-	1	2	2	-	2
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	-	-	2	1	-	1	2	1	-	1
<i>Ledum palustre</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	1	4	-	-	1	1	1	1	1
<i>Melampyrum pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	-	-	1	2	-	-	1	1	-	1
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	-	1	1	1	-	1	1	1	1	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	-	-	2	-	-	-	1	-	-	1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	-	-	2	1	-	-	-	-	-	1
<i>Rubus idaeus</i> L.	1	3	4	4	-	3	2	3	4	3
<i>R. nessesis</i> W. Hall	-	-	1	2	-	-	-	1	-	1
<i>R. saxatilis</i> L.	-	-	4	1	-	-	1	1	-	1
<i>Solidago virgaurea</i> L.	-	-	2	1	-	-	-	1	-	1
<i>Trientalis europaea</i> L.	-	1	4	1	-	1	1	1	1	1
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-	-	1	1	-	1	-	-	-	1
<i>V. vitis-idaea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1

Примечания. * Баллы встречаемости видов: 1 - вид встречен в 1-20 % описаний; 2 - в 21-40 %, 3 - в 41-60 %, 4 - в 61-80 %, 5 - в 81-100 % описаний; ** Растительные сообщества стадии действующих поселений: 1 - обводненные редкоствольные ольшаники рясково-тростниковые (*Alnetum lemno-phragmitosum*); 2 - обводненные ольшаники разнотравные (*Alnetum varioherbosum*); 3 - неморальные поляны (в 1 - 3 года); 4 - лугово-опушечные поляны (на 3 - 10 год). Сообщества заброшенных поселений: 5 - водные многокоренниково-рдестовые сообщества (*Spirodello-Potamagetosum*); 6 - луговые сообщества с проточным режимом увлажнения; 7 - луговые сообщества со среднепоемным режимом увлажнения. Лесные сообщества заброшенных поселений: 8 - ольшаник крапивовый (*Alnetum glutinosae urticosum*); 9 - ольшаник ясеневый-крапивовый (*Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*). 10 - общая встречаемость растений по всем бобровым поселениям (жилым и заброшенным).

Таблица 4.15. Онтогенетическая структура популяций древесных растений (штук особей на 1 га) в сообществах зоны затопления действующей плотины. Ассоциация - *Alnetum lemno-phragmitosum*. Заповедник "Брянский лес". Кв. 40, выд. 39.

Ontogenetic structure of woody plant populations (stems/ha) in communities within flooded zone of alive beaver settlement. Association - *Alnetum lemno-phragmitosum*. Brjansky Les nature reserve (compartment 40, unit 39).

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	53	13	-	-	-	130	196
<i>Betula pubescens</i>	120	35	-	-	-	-	155
<i>Frangula alnus</i>	87	24	-	-	-	-	111
<i>Salix cinerea</i>	176	30	-	-	-	-	206

Эти сообщества, несмотря на сформированную мозаично-ярусную структуру, характеризуются дальнейшей деградацией кустарниковой синузиды. Это проявляется в сокращении видового состава до 5 видов (табл. 4.14) и в существенном уменьшении общей численности популяций (табл. 4.17).

В 70-80-летних ольшаниках ведущая роль эдификатора (ольхи черной) проявляется в создании оконной структуры и в преобразовании почвенного покрова. Эти изменения мозаично-ярусной структуры черноольховых лесов способствуют активному внедрению в сообщества ясеня, вяза и других неморальных элементов. Дальнейшее развитие может привести к формированию на заброшенных затонах ассоциации *Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum* с небольшим участием ели, дуба, клена и липы.

Таблица 4.16. Онтогенетическая структура популяций древесных растений (штук особей на 1 га) в сообществах зоны избыточного увлажнения от заброшенной плотины. Ассоциация - *Alnetum urticosum* (30 лет). Заповедник "Брянский лес". Кв. 22, выд. 6.

Ontogenetic structure of woody populations (stems/ha) in communities within overmoistured zone near abandoned beaver dam. Association - *Alnetum urticosum* (30 yr.) . "Brjansky Les" Reserve, compartment 22, unit 6

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	42	-	778	1289	200	-	2309
<i>Betula pubescens</i>	-	35	-	-	-	-	35
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	18	-	-	-	-	18
<i>Padus avium</i>	22	289	156	44	-	-	511
<i>Viburnum opulus</i>	30	311	67	-	-	-	430
<i>Ribes nigrum</i>	-	45	66	-	-	-	111
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	-	22	-	22
<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	40	-	-	40

Таблица 4.17. Распределение подроста деревьев по элементам почвенного покрова (в %) на лесной стадии заброшенных поселений.

Distribution of tree regrowth by elements of treefall-soil complex (%) during forest stage of abandoned beaver settlements.

Виды растений	Элементы почвенного покрова		
	Торфяно - перегнойный субстрат	Старые коблы (кочки) ольхи	Перегнивающие колоды
<i>Alnus glutinosa</i>	13	35	52
<i>Fraxinus excelsior</i>	72	21	7
<i>Ulmus glabra</i>	58	15	27
<i>Acer platanoides</i>	-	100	-

Таблица 4.18. Онтогенетическая структура популяций древесных растений в сообществах на стадии заброшенных бобровых поселений. Ассоциация - *Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*. Заповедник "Брянский лес". (Квартал 3, выдел 12. 1995 год).

Ontogenetic structure of woody populations (stems/ha) in communities on the stage of abandoned beaver settlement. Association - *Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*. "Brjansky Les" Reserve (compartment 3, unit 12, 1995 yr.)

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	364	184	149	114	811
<i>Fraxinus excelsior</i>	2375	374	271	13	-	-	3033
<i>Ulmus glabra</i>	2750	668	96	13	-	-	3527
<i>Acer platanoides</i>	2625	397	-	-	-	-	3022
<i>Tilia cordata</i>	-	-	18	-	-	-	18
<i>Quercus robur</i>	750	26	-	-	-	-	776
<i>Ribes nigrum</i>	-	14	31	-	-	-	45
<i>Padus avium</i>	125	17	4	-	-	-	146
<i>Corylus avellana</i>	-	-	4	-	-	-	4
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	4	-	-	-	4

Заключение. Таким образом, при восстановлении нормального функционирования популяций бобра на малых водотоках возрождается магистральный путь развития растительности - от водно-болотных и опушечных сообществ на месте действующих поселений к луговым и лесным ценозам на месте заброшенных поселений (рис. 4.10). Однако бобры со временем могут вернуться и возобновить преобразующую деятельность. Возвращение бобров возможно на любой стадии развития растительности - на луговой и лесной (рис. 4.10). При этом в растительном покрове малых рек периодически прерывается магистральный путь сукцессии и формируются укороченные и удлиненные циклы развития растительности. При укороченных циклах развития выпадает лесная стадия развития, при удлиненных - сообщества достигают стадии ассоциации *Alnetum urticosum*, *Alnetum fraxineto-urticosum* и *Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum*. Последняя ассоциация - это редкий ценоз для малых водотоков, освоенных бобрами. Она, видимо, появляется только в исключительных случаях - например, при существенном изменении русла реки.

Деятельность бобра, определяя циклические изменения сообществ, поддерживает ценотическое и флористическое разнообразие растительного покрова долин малых рек на уровне типов растительности (водных, луговых и лесных). Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения типов растительности по долине малой реки.

Фактически популяции бобра формируют самый крупный уровень неоднородности растительного покрова малых водотоков, на который накладывается более мелкая. Так, в пределах луговой стадии развития сообществ эта неоднородность определяется характером гидрологического режима: в непосредственной близости от русла реки формируются луга с проточным режимом увлажнения, а ближе к бортам заброшенного затона - среднепоемные луга. На лесной стадии развития ведущая роль в организации внутриценотической неоднородности принадлежит популяциям деревьев-эдификаторов. Например, смерть старых генеративных деревьев в черноольшаниках приводит к формированию оконной структуры и к преобразованию почвенного покрова. Эта внутриценотическая неоднородность дифференцировано используется растениями для приживания.

Анализ растительности малых рек выявил связь структуры растительных сообществ с популяционной жизнью эдификатора-гетеротрофа (бобра речного). Однако остался нерешенным ряд вопросов: 1) как "переложная" система использования территории бобрами сказывается на структуре почвенного покрова; 2) как на мозаику растительности малых рек, обусловленную жизнью бобра, накладывается популяционная мозаика других животных.

4.7. Экологический анализ флоры пойменных местностей Неруссо-Деснянского Полесья на примере поймы реки Неруссы

Поймы рек являются своеобразным элементом ландшафта в Неруссо-Деснянском Полесье, который резко отличается от группы местностей на водоразделах своим экологическим режимом, а также пространственной организацией территории и покрывающей ее растительности. Своеобразие экологического режима проявляется в первую очередь в наличии периодического переувлажнения территории в результате затопления тальми и паводковыми водами весной и накоплению дождевых вод летом и осенью. Также своеобразие экологического режима поймы отчасти связано с наличием геоморфологически молодых экотопов - прибрежных отмелей, на которых нет развитого и задернованного почвенного покрова. Своеобразие пространственной структуры связано с тем, что пойменный мезорельеф, созданный русловыми процессами реки (см.: Шанцер, 1952) очень мозаичен. Мозаика положительных и отрицательных элементов мезорельефа (т.е. дренированных и переувлажненных экотопов) и наличие разнообразных экотопов между ними определяет мозаичное распределение сообществ мезофильных и гидрофильных видов растений и многочисленные комбинации флористического состава растительности. Пойменный элемент ландшафта тем самым играет важную роль в поддержании биологического разнообразия Полесья. Изучение флоры поймы позволяет: 1) более полно описать видовое разнообразие растительности Полесья и его экологическую структуру, 2) выяснить вопрос о соотношении влияния природных

и антропогенных экологических факторов на флористический состав и пространственную структуру растительности в современной пойме. 3) оценить возможности пойменной флоры (например, флоры пойменных широколиственных лесов, распространенных в Неруссо-Деснянском Полесье преимущественно в пойме р.Неруссы) самоподдерживаться в пойме и распространяться в водораздельные местности.

При изучении пойменной флоры в мозаичном ландшафте мы исходили из представлений Б.А.Юрцева (1982) об иерархии парциальных флор, которая соответствует иерархической территориальной организации ландшафта. При этом подходе флора понимается как "растительное население территориального выдела", что подразумевает указание дополнительно к списку видов популяционных и пространственных характеристик и сближает значения терминов "флора" и "растительность". При этом элементарными единицами растительного покрова являются парциальные флоры элементарных выделов, а парциальные флоры более высоких рангов соответствуют выделам более высоких рангов, включающим в себя различные элементарные выделы с их парциальными флорами. Таким образом, перед нами стояла задача вычленить в ландшафте поймы элементарные территориальные выделы, классифицировать их разнообразие и описать принципы их объединения в территориальные единицы более высоких рангов, описать для элементарных выделов состав и экологическую структуру парциальных флор и проанализировать связь этих характеристик растительного покрова с экологическими режимами экотопов.

4.7.1. Общая характеристика поймы и классификация территориальных выделов

Изучение флоры поймы р.Неруссы проводилось в 2-х участках, относящихся к охранной зоне заповедника "Брянский лес" — Неруссо-Севском заказнике (кв.80-85 Краснослободского лесничества Суземского ЛКБ) и заказнике "Колодезь" (кв.1-13 лесов колхоза). Оба эти участка расположены в среднем течении Неруссы, расстояние между ними по прямой составляет около 10 км. Пойма в обоих участках относится к сегментно-гривистому типу. Гривистый рельеф развит по всей территории поймы, перепад высот между гривами и межгривными понижениями составляет 0,5-1,5 м; в притеррасной части поймы гривы нередко имеют высоту 0,5-1 м и пологие склоны (1-2°). В Неруссо-Севском заказнике высота берегов над меженным уровнем реки составляет 3-5 м, а в заказнике "Колодезь" — 1,5-2 м. Согласно данным гидрологических исследований (Многолетние данные..., 1989) в 1950-80 гг. максимальный уровень воды в Неруссе в среднем течении составлял в летне-осенний период (меженный) в среднем 88 см (при диапазоне от -1 до 252 см), а во время весеннего паводка — в среднем 290 см (при диапазоне от 92 до 358 см). Современный гидрологический режим Неруссы не создает возможностей для перемещения больших масс аллювия, поэтому отложение наносов происходит только на низких прирусловых отмелях, расположенных у основания прирусловых грив. а сами гривы являются результатом деятельности реки в прошлом и в настоящее время влияния русловых процессов не испытывают. В почвенном покрове поймы преобладают: на гривах — аллювиальные дерновые кислые маломощные малогумусные почвы на песках и супесях, в межгривных понижениях — аллювиальные болотные иловато-торфянисто-глиевые и аллювиальные луговые кислые маломощные малогумусные почвы. Растительность поймы представлена широколиственными лесами (достигающими в некоторых участках — кв.84,85 Неруссо-Севского заказника — возраста 200-240 лет), заболоченными черноольховыми лесами (60-100 лет), лугово-болотными сообществами, сообществами водной и околоводной растительности, прирусловыми ивняками и сообществами кустарниковых и травянистых видов на отмелях. В заказнике "Колодезь" значительную площадь занимают средневозрастные послерубочные леса с преобладанием в древостое березы и осины, вырубки, сделанные 4-10 лет назад, а также сенокосные луга.

К классификации территориальных выделов возможны различные подходы. Выделы можно разграничивать на основе экотопических признаков, как это предлагает Б.А.Юрцев (1982); в этом случае элементарный выдел будет элементарным экотопом. Отличие подхода, предложенного Л.Б. Заугольной (Восточноевропейские..., 1994), заключается в том, что допускается разграничение выделов на основании признаков не только экотопа, но и растительного покрова территории; для выдела в этом случае предложен

термин “фитоценохора”, а элементарной единицей предлагается считать фитоценохору в границах элементарного экотопа — экотопическую фитоценохору. В пойме при разграничении территориальных выделов мы сочли целесообразным сочетать эти 2 подхода. В основу классификации элементарных экотопов поймы мы положили поемность (продолжительность затопления или переувлажнения), исходя из того, что она является специфическим экологическим фактором поймы и, следовательно, общей характеристикой для всех экотопов. Наиболее просто определяемым признаком, характеризующим поемность, является указание элемента мезорельефа, на котором располагается описываемая экотопическая фитоценохора, поэтому элементарными экотопами в нашей классификации являются: 1) гривы, 2) межгривные понижения, 3) низкие прирусловые отмели. Данные категории мезорельефа характеризуют поемность слишком грубо, но можно уточнять эту характеристику, указывая: для межгривных понижений — расположен ли в понижении постоянный или пересыхающий водоем, и какова его максимальная глубина; для грив и отмелей — максимальную высоту над уровнем воды в ближайшем водоеме. Выделение отмелей в отдельную категорию связано не только с тем, что они ниже, чем гривы, и дольше подвержены затоплению, но и с тем, что только на них выражено действие еще одного специфического экологического фактора поймы — отложения речных наносов. В классификации территориальных выделов приходится учитывать также признаки растительного покрова, поскольку разнообразие экологических режимов не исчерпывается поемностью и отложением наносов: в каждом элементарном экотопе необходимо учитывать влияние и других факторов, из которых наибольшее значение имеет, по нашему мнению, свет. Распределение света в экотопе зависит в первую очередь от структуры самой растительности — наличия сомкнутого полога в одном из традиционно выделяемых геоботаниками ярусов (А, В или С). В связи с этим, экотопические фитоценохоры в пойме можно подразделить на лесные (самым верхним является ярус А), кустарниковые (самым верхним является ярус В) и необлесенные (сомкнутого полога ярусов А или В в экотопе нет, даже если есть особи древесных или кустарниковых видов, относящиеся по высоте к этим ярусам). Остальные экологические факторы (например, деятельность животных), по нашим наблюдениям, создают только микро мозаичность внутри элементарного экотопа (или фитоценохоры). Поэтому их влияние не учитывается в классификации, а обсуждается ниже, при описании внутренней структуры или флористического состава фитоценохор. Принятая нами классификация элементарных территориальных выделов поймы показана в табл. 4.18. Название выдела включает 2 слова — определение экотопа и определение фитоценохоры (например, “облесенные луга”), или же вместо них дано специальное название (например, “луга”), если оно наглядно отражает суть объекта.

Таблица 4.18. Соотношение признаков экотопа и растительности в классификации элементарных территориальных выделов поймы.

Correlation between ecotope and vegetation characteristic used in classification of elementary territorial units in the flood plain.

		Фитоценохоры		
		облесенные	закустаренные	необлесенные
Экотопы	гривы	+	- (прирусловые ивняки или вырубки на гривах)	+ (луга)
	межгривные понижения	+	-	+ (затопленные луга или водоемы)
	отмели	-	+	+

“+” означает, что выделы, относящиеся к соответствующей категории, были в пойме обнаружены и обследованы. В скобках приводятся специальные названия выделов, если они вводятся.

Вопрос о том, как организована территориальная иерархия экотопов в пойме Неруссы, решить сложнее. Согласно взглядам Е.В.Шанцера (1951), мы не считали целесообразным следовать выделению в пойме прирусловой, центральной и притеррасной части, поскольку, как уже говорилось, гривистый рельеф

распространен по всей территории поймы. Другой подход к построению иерархии заключается в том, чтобы выделять целостные территориальные элементы поймы (например, один или несколько расположенных рядом меандров), имеющие общую историю развития и включающие при этом экотопы разных категорий (например, серии грив и межгривных понижений). В литературе для таких территориальных элементов предлагается термин "пойменный массив" (Аветов, Балабко, 1992). Но критерии для разграничения массивов, описанные в этой работе, основаны в большой степени на детальной характеристике почвенного покрова, и при нашем обследовании, не включавшем специального изучения почв, применять этот термин будет некорректно. Поэтому мы ограничиваемся указанием на то, что в иерархической организации пойменной территории выражены территориальные единицы более высокого ранга, чем элементарные экотопы разных категорий. Пойма как подразделение ландшафта представляет собой совокупность этих территориальных единиц. Разграничение таких единиц в пойме Неруссы требует более обширного исследования, чем предпринятое нами. В то же время 2 обследованные нами различные территориальные единицы — вышеупомянутые заказники — можно сравнивать без дополнительного исследования принципов их разграничения, поскольку они достаточно разобщены в пространстве.

4.7.2. Методика сбора и обработки материала

Сбор материала проводился: в Неруссо-Севском заказнике — в 1993 г., в заказнике "Колодезь" — в 1996 г. В ходе сбора материала в заказнике "Колодезь" были обследованы:

1) 20 облесенных грив с древостоем различного среднего возраста, по данным лесоустройства 1992 г. (2 гривы с древостоем 120 лет, 12 грив с древостоем 60-80 лет). Указанный возраст древостоя соответствует давности проведения последней рубки.

2) 6 закустаренных грив (1 грива, на которой расположено несколько вырубок 4-10 летней давности, и 5 грив с прирусловыми ивняками, для которых не было возможности установить возраст древостоя).

3) 4 залуженные гривы.

4) 4 облесенных межгривных понижения с древостоем 60-80 лет (межгривные понижения с древостоем более старшего возраста в заказнике отмечены не были).

5) 16 незалесенных межгривных понижений (11 понижений с пересыхающими старичными водоемами и заболоченными лугами и 5 постоянных старичных водоемов).

6) 8 прирусловых отмелей (необлесенных или закустаренных).

В ходе обследования в каждом экотопе описывался доступный однократному наблюдению экологический режим — наличие и глубина затопления, приблизительная высота поверхности земли относительно уровня воды в ближайшем водоеме, наличие микроповышений в рельефе, наличие валежа деревьев, наличие затенения или подсветки на границе с соседним экотопом, наличие зоогенных нарушений растительности или почвы, наличие и характер антропогенного вмешательства — следы рубок, выгорания, выпаса, посадок, сенокосения. Составлялся общий флористический список экотопа путем выполнения I-II (в зависимости от размера экотопа) геоботанических описаний на учетных площадках площадью 100 кв. м по методике, описанной в разделе 4.4. В общем флористическом списке для каждого вида было указано среднее балловое (по шкале Браун-Бланке) значение покрытия в каждом ярусе. Ярус D - напочвенный мохово-лишайниковый покров - в исследованных сообществах практически не был развит; в тех случаях, когда отдельные куртины мхов обнаруживались, для них в геоботаническом описании указывалось общее проективное покрытие в процентах. Всего было выполнено 250 геоботанических описаний и составлено 52 общих флористических списка.

В Неруссо-Севском заказнике материал собирался в ходе маршрутного обследования поймы, поэтому в каждом экотопе было выполнено по 1-2 геоботанических описания на пробных площадках такой же величины и по той же методике, как было описано выше, и общий флористический список экотопа составлен на основании этих описаний. Были обследованы: 17 облесенных грив и 7 облесенных межгривных понижений со средним возрастом древостоя от 80 до 240 лет, по данным лесоустройства 1989 г. Всего было выполнено 31 описание.

Экологическая структура парциальных флор экотопов и всей пойменной флоры в целом была описана методом выделения групп совместно встречающихся видов и анализа экологических характеристик видов в каждой группе. С этой целью флористические списки экотопов были подвергнуты обработке по методике школы Браун-Бланке при помощи программы SYNTAXON (Комаров и др., 1991). В ходе этой обработки также была проведена типология парциальных флор экотопов путем группировки флористических списков в фитоценоны (группы сходных по составу списков, не имеющие определенного синтаксономического ранга) (Методические указания..., 1989). Группировка проводилась на основании сходства видового состава с учетом среднего в экотопе проективного покрытия видов. Состав фитоценонов был проанализирован с точки зрения соответствия классификации и иерархической территориальной организации экотопов поймы. Флористический состав фитоценонов сопоставлен с ассоциациями пойменной лесной растительности, выделенными при обследовании заповедника ранее. Флористическое сходство при этом определялось по коэффициенту Жаккара (Миркин и др., 1989).

4.7.3. Экологические группы видов в пойме

Процедура классификации геоботанических описаний по методу Браун-Бланке позволяет сгруппировать виды, как правило совместно встречающиеся в описаниях. Целостность групп обусловлена экологическими или географическими причинами (сходством экологических амплитуд и оптимумов видов или сходством путей заноса диаспор). При обработке флористических списков экотопов поймы Неруссы по группам были распределены 282 из 429 видов; 147 видов с низкой встречаемостью (I класс) не представилось целесообразным присоединять к выделенным группам или распределять по каким-то новым. Из практических соображений группам были даны рабочие названия по названиям видов, наиболее ярко иллюстрирующих экологическую или физиономическую характеристику группы (если название дано по древесным или кустарниковым видам, то в нем указывается также ярус, который наиболее характерен для этого вида в данной группе). При анализе экологических характеристик видов в получившихся группах мы пользовались экологическими шкалами Элленберга (Ellenberg et al., 1991), среди которых наиболее существенными для анализа экологии пойменных видов растений мы считаем шкалу отношения к влажности почвы (F), шкалу отношения к содержанию в почве азота (N) и шкалу отношения к свету (L). Ниже приводятся списки и экологические характеристики выделенных групп (более наглядное представление о различиях групп по спектру местообитаний дает таблица 4.18).

Группа "*Urtica dioica*" включает 3 наиболее распространенных в пойме вида (в скобках приводится класс встречаемости): *Urtica dioica* (IV), *Filipendula ulmaria* (III), *Lysimachia vulgaris* (IV). Они встречаются в экотопах всех отмеченных в пойме категорий: на облесенных и залуженных гривах (на облесенных — во всех стадиях послерубочной демутиации), в облесенных и необлесенных межгривных понижениях и на отмелях. *Urtica dioica* — вид-эксплерент с пациентными свойствами: в шкалах Элленберга он характеризуется экологическими оптимумами на ступени 6 по влажности и на ступени 8 по богатству почвы азотом и безразличием к освещенности. В пойме эти экологические свойства проявляются в том, что и на гривах (на вырубках и в послерубочных лесах различного возраста), и в межгривных понижениях (на приствольных повышениях в заболоченных лесах и в виде проростков на берегах и пересохших участках стариц), и на отмелях постоянство *Urtica dioica* составляет не менее 75%, а проективное покрытие — до 90%. В необлесенных экотопах постоянство этого вида не более 60% и проективное покрытие — менее 1%, причем встречаются преимущественно проростки: на гривах с сенокосными лугами — на свежих пороях кабанов, на заболоченных лугах в понижениях — на сплошном слое очеса или на "лысых" участках пересохших луж. *Filipendula ulmaria* и *Lysimachia vulgaris*, согласно шкалам Элленберга, — виды более гидрофильные (их оптимумы по влажности почвы — 8) и полусветовые (оптимумы по освещенности — ступени 7 и 6 соответственно). Но реально их экологические амплитуды по увлажнению почвы шире, благодаря чему они с высоким постоянством осваивают различные экотопы вплоть до облесенных грив, хотя их покрытие может быть там небольшим. *Lysimachia vulgaris* проявляет меньшее постоянство (не более 20%) в наиболее высокой и дренированной части поймы — в

Неруссо-Севском заказнике (на гривах и некоторых межгривных понижениях), а *Filipendula ulmaria* — на отмелях (возможно, в связи с недостатком минерального питания в почве) и в безлесных межгривных понижениях (заболоченных лугах и старичных водоемах).

По широте спектра экотопов, заселенных в пойме, к предыдущей группе примыкает группа "*Glechoma hederacea*", включающая *Glechoma hederacea* L., *Rubus caesius* L., *Geum rivale* L. Они менее способны переносить переувлажнение в необлесенных экотопах (оптимумы на ступени 6 шкалы L) или реже заносятся в необлесенные экотопы, так как дальность их заноса зависит от животных. Поэтому они отсутствуют на переувлажненных лугах и на берегах стариц. Различия их экологических амплитуд состоят в том, что *Rubus caesius* и *Geum rivale* проявляют в необлесенных экотопах постоянство 20-60%, тогда как *Glechoma hederacea* — 80-100%, и наоборот, в облесенных межгривных понижениях *Glechoma hederacea* проявляет постоянство не более 20%, а первые 2 вида — 40-60%.

Виды группы "*Veronica longifolia*" (*Veronica longifolia* L., *Lysimachia nummularia* L. и *Achillea cartilaginea* Ledeb.) осваивают в пойме различные экотопы, но преимущественно — необлесенные или сильно осветленные: прирусловые кустарники на гривах и отмелях (постоянство 60-100%) или вырубki (постоянство такое же). С таким же постоянством они встречаются и на лугах на гривах. Большим светолюбием они (кроме *Lysimachia nummularia*) характеризуются и в шкалах Элленберга: оптимумы на ступенях 7 и 8 шкалы L. Наименьшее постоянство (до 40%) они проявляют в облесенных межгривных понижениях, где для них плохо подходят и световой режим, и режим увлажнения на большинстве территории экотопа. Также их постоянство невысоко и на переувлажненных лугах в понижениях, а по берегам стариц они отсутствуют совсем.

Группа "*Stachys palustris*" включает гигро- и гидрофильные травянистые виды: *Stachys palustris* L., *Symphytum officinale* L., *Scutellaria galericulata* L., *Lythrum salicaria* L., *Lycopus europaeus* L., *Ranunculus repens* L., *Iris pseudacorus* L., *Solanum dulcamara* L., *Mentha arvensis* L., *Galium palustre* L., *Carex vesicaria* L. В шкалах Элленберга среди видов этой группы наблюдается большой разброс по отношению к богатству почвы (от безразличия до оптимума на ступени 8) и относительное единообразие по отношению к увлажнению почвы (оптимумы на ступенях от 7 до 9) и к освещенности (оптимумы на ступенях 6 и 7). В пойме Неруссы спектр их местообитаний похож на спектр *Lysimachia vulgaris*, за исключением того, что на самых дренированных облесенных гривах в Неруссо-Севском заказнике они отсутствуют полностью, а на менее высоких облесенных гривах заказника "Колодезь", где *Lysimachia vulgaris* присутствует с высоким постоянством, постоянство видов этой группы не превышает 40%. На гривах и отмелях эти виды часто находят себе ниши в экотонах (склонах) или неглубоких ложбинах, вследствие чего отмечаются в общем списке экотопа наряду с более мезофильными или ксерофильными видами. *Scutellaria galericulata* и *Lycopus europaeus* в облесенных межгривных понижениях часто образуют валеж. Интересно отметить также, что виды этой группы встречаются на вырубках на гривах с высоким постоянством даже тогда, когда подходящих по микрорельефу ниш визуально не наблюдается. В этих экотопах можно предположить наличие связи между их присутствием и повышенной освещенностью. Вопрос о путях их попадания на облесенные гривы и вырубki на гривах требует отдельного исследования.

2 группы включает околводные, согласно шкалам Элленберга, виды (оптимумы на ступенях 9 и 10 шкалы F): "*Phragmites australis*" — *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Carex acuta* L. и "*Glyceria maxima*" — *Carex riparia* Curt., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Lythrum virgatum* L., *Oenanthe aquatica* L., *Alisma plantago-aquatica* L. Из всех видов с таким оптимумом по увлажнению почвы, встречающихся в пойме Неруссы, виды этих групп характеризуются наибольшей встречаемостью — 40-60%. Виды группы "*Phragmites australis*" встречаются в любых достаточно увлажненных экотопах — пересыхающих или постоянно залитых межгривных понижениях (облесенных и необлесенных) и на экотопах — нижних частях грив и отмелей, вследствие чего с постоянством 40-90% попадают во флористические списки грив (особенно залуженных) и прирусловых отмелей. Виды группы "*Glyceria maxima*" почти отсутствуют во флористических списках грив, но встречаются во всех достаточно увлажненных межгривных понижениях (облесенных или необлесенных) и на отмелях. По отношению к освещенности в шкалах Элленберга виды этих групп несколько

различаются: у видов *Glyceria maxima* и *Oenanthe aquatica* оптимум находится на 9-й ступени, а у всех видов группы "*Phragmites australis*" — на 7-й ступени. По богатству почвы состав обеих групп разнороден: для части видов в той и другой группе оптимум указан на 3-4-й ступенях, а для оставшихся — на 7-9-й ступенях.

Виды группы "*Naumburgia thyrsoiflora*" (*Naumburgia thyrsoiflora* (L.) Reichen., *Comarum palustre* L., *Calla palustris* L., *Cardamine dentata* Schult., *Cicuta virosa* L., *Thelypteris palustris* Schott., *Caltha palustris* L., *Equisetum fluviatile* L., *Thysetinum palustre* (L.) Rafin.) и околосводные виды, отнесенные к группе "*Hydrocharis morsus-ranae*" (*Sparganium erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Carex acutiformis* Ehrh., *Sium lausfolium* L., *Callitriche palustris* L.) сходны по своим экологическим характеристикам в шкалах Элленберга с группой "*Phragmites australis*", а по спектру местообитаний в пойме Неруссы более сходны с группой "*Glyceria maxima*". Общая встречаемость этих видов в пойме (I класс) и постоянство в отдельных категориях экотопов меньше, чем у видов групп "*Phragmites australis*" и "*Glyceria maxima*", что и является причиной разграничения всех этих групп. Виды группы "*Naumburgia thyrsoiflora*" реже попадают во флористические списки грибов и отмерлей, но это, вероятно, связано не с экологическими амплитудами, а с путями заноса семян, т.к. сходство по отсутствию этих видов свойственно экотопам, близко расположенным друг от друга. Наибольшее постоянство (III-V класс) все виды этой группы обнаруживают в облесенных межгрядных понижениях. Также большинство видов этой группы встречаются на заболоченных лугах и по берегам старичных водоемов (из них с постоянством на уровне III класса и выше — *Naumburgia thyrsoiflora*, *Equisetum fluviatile* и *Caltha palustris*). Околосводные виды группы "*Hydrocharis morsus-ranae*" произрастают в тех же категориях экотопов — в облесенных и необлесенных межгрядных понижениях, но не обнаруживают повышенного тяготения к облесенным: их постоянство нигде не превышает 40%. Другие виды группы "*Hydrocharis morsus-ranae*" — это плейстофиты *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Hottonia palustris* L., *Lemna trisulca* L., *L. minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. и гидатофиты *Potamogeton natans* L., *Nuphar lutea* L., *Polygonum hydropiper* L. Они произрастают в межгрядных понижениях, обводненных в течение достаточно долгого времени (независимо от облесенности), но тяготеют все же к старичным водоемам, где большинство из них проявляет постоянство на уровне III-V класса, тогда как в облесенных понижениях, например, не выше II класса.

Возможно, что степень тесноты связи видов в группах "*Stachys palustris*", "*Phragmites australis*", "*Glyceria maxima*", "*Naumburgia thyrsoiflora*" и "*Hydrocharis morsus-ranae*" обусловлена только степенью репрезентативности выборки, и поэтому разбиение по группам недостаточно адекватно отражает сходство и различия экологических амплитуд видов (в первую очередь это замечание следует отнести к последней группе и ее отличиям от других групп). Но в целом, экологическая однородность вышеперечисленных групп более или менее очевидна: все эти виды сходны по способности переносить повышенное увлажнение почвы или затопление.

Несколько особое положение занимает группа видов, распространенных в облесенных межгрядных понижениях и на невысоких гривах, вкрапленных между ними, а также и на обычных облесенных гривах. Это группа "*Alnus glutinosa*", в состав которой входят влаговыносливые виды: древесные — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (в ярусах А, В и С), *Betula pubescens* Ehrh. (в ярусах В и С) и кустарник *Salix cinerea* L. (в ярусе С) и более мезофильные виды: древесный вид *Quercus robur* L. (в ярусе В), кустарники *Frangula alnus* Mill. (в ярусах В и С), *Ribes nigrum* L. (в ярусе В) и *Rubus idaeus* L., травянистые *Carex elongata* L., *Angelica sylvestris* L., *Humulus lupulus* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. В затопленных межгрядных понижениях *Alnus glutinosa* является эдификатором для мезофильных видов (в том числе папоротников), которые поселяются там, пользуясь наличием микроповышений — ольховых кобл и валежков. Причем для возобновления светолобивого вида *Quercus robur* облесенные ольхой межгрядные понижения более удобны, чем облесенные гривы, поскольку полог ольхи в ярусе А разрежен (сомкнутость 50-60%), а ольховые коблы достаточно хорошо дренируются. Также возобновление дуба приживается на экотопах (опушках) между этими понижениями и облесенными гривами, где световой режим тоже более благоприятен, чем на самих гривах. Некоторые из видов, включенных в эту группу, — *Carex elongata*, *Humulus lupulus*, *Ribes*

nigrum — характеризуются в шкалах Элленберга достаточно высокой гидрофильностью (оптимум по шкале F — 9-я ступень), но по нашим наблюдениям, *Carex elongata* — вид, предпочитающий валеж и при наличии валежа растущий на достаточно дренированных гривах, а *Ribes nigrum* и *Humulus lupulus* — скорее сопутствуют ольхе вследствие своей нитрофильности, поэтому и отмечаются в переувлажненных экотопах. Поскольку сама ольха имеет достаточно широкую амплитуду по отношению к увлажнению, то она способна заселять и некоторые невысокие гривы, где нитрофильные виды продолжают ей сопутствовать, а мезофильные виды из этой группы уже не нуждаются в ее эдификаторной роли и приживаются там самостоятельно, наряду с другими мезофильными видами облесенных грив. Также все эти виды (кроме ольхи в ярусе А и хмеля) встречаются на вырубках на гривах, где ольха и другие древесные и кустарниковые виды способны возобновляться в благоприятной световой обстановке, а мезофильные травянистые виды способны пережить вырубку древесного полога и нарушения напочвенного покрова.

Похожим образом можно охарактеризовать поведение мезофильных видов группы “*Padus avium, B,C*”, в которую входят *Padus avium* Mill. (в ярусах В и С), *Fraxinus excelsior* L. (в ярусах В и С), *Acer platanoides* L. (в ярусе С), *Quercus robur* L. (в ярусе С), *Corylus avellana* L. (в ярусе С), *Scrophularia nodosa* L., *Impatiens noli-tangere* L. Они произрастают на облесенных гривах и на недавних вырубках (где их постоянство составляет 60-100%), а также на отмелях и прирусловых гривах (где самое высокое постоянство наблюдается у *Scrophularia nodosa* — до 80%). Также эти виды заселяют облесенные межривные понижения, находя себе в них дренированные микроэкотопы, но ограниченность подходящих условий не позволяет им создавать там высокое проективное покрытие и постоянство. Некоторые из видов этой группы проникают на луга на гривах: immature особи *Quercus robur* и *Corylus avellana* — вдоль опушек леса, проростки и ювенильные особи *Acer platanoides* — на расстоянии 100-150 м от леса. Существенным отличием этой группы от предыдущих является не только мезофильность, но и значительная теневыносливость большинства видов, входящих в ее состав (оптимумы на 4-6 ступени по шкале L).

Группа видов “*Tilia cordata, B,C*” составляет наиболее характерный компонент флоры широколиственных лесов вообще и, в частности, поймы, независимо от возраста их древостоя и режима хозяйственной деятельности. В ее состав входят виды *Tilia cordata* Mill. (в ярусах В и С), *Acer platanoides* L. (в ярусе В), *Ulmus laevis* Pall. (в ярусе В), *Euonymus europaea* L. (в ярусе С), *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Asarum europaeum* L., *Adoxa moschatellina* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Milium effusum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Mercurialis perennis* L. Они встречаются на облесенных гривах (кроме самых низких и кроме прирусловых, занятых ивняком), и на вырубках, их постоянство составляет 60-100%, а проективное покрытие от + до 3 баллов у разных видов, причем популяции на облесенных гривах от популяций на вырубках по этим характеристикам существенно не различаются. Больше практически ни в каких пойменных экотопах эти виды не произрастают. Их теневыносливость выше, чем у видов предыдущей группы: оптимумы на 3-5 ступени шкалы L; по шкале N некоторые из них (*Moehringia trinervia*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*) характеризуются достаточно высокими значениями оптимума — ступени 7-8, но по нашим наблюдениям, в Неруссо-Севском заказнике они растут на песчаной и супесчаной почве. На вырубках *Euonymus europaea* и травянистые виды этой группы имеют возможность сохраняться, потому что в первые 1-2 года там развивается сплошной ярус крапивы, превышающий их по высоте и создающий сильное затенение (покрытие более 90%), а позже смыкается полог подроста древесных видов и тоже дает очень высокое проективное покрытие.

Еще одна группа мезофильных лесных видов — “*Ulmus glabra, B,C*” — включает подрост древесных и кустарниковых видов и некоторые травянистые виды: *Ulmus glabra* Huds. (в ярусе В и С), *Populus tremula* L. (в ярусе С), *Swida sanguinea* (L.) Opiz (в ярусе В), *Corylus avellana* L. (в ярусе С), *Viburnum opulus* L. (в ярусе С), *Euonymus verrucosa* Scop. (в ярусе С), *Paris quadrifolia* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Stellaria holostea* L., *Viola mirabilis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Convallaria majalis* L., *Cardamine impatiens* L., *Equisetum pratense* L., *Rubus saxatilis* L., *Galium aparine* L. Эти виды встречаются в основном в облесенных экотопах и на вырубках.

Данная группа отличается от предыдущей в основном встречаемостью видов в некоторых экотопах. Так, виды *Swida sanguinea*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Paris quadrifolia*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum pratense* способны обитать в облесенных межгрядных понижениях, также как мезофильные виды групп "*Alnus glutinosa*, A,B,C" и "*Padus avium*, B,C", заселяя там ольховые коблы. На некоторых облесенных гривах Неруссо-Севского заказника виды этой группы почти полностью отсутствуют, что, по крайней мере для подростов древесных и кустарниковых видов, можно связать с наличием там выпаса.

Группа "*Betula pubescens*, A" включает *Betula pubescens* Ehrh. (в ярусе A), *Populus tremula* L. (в ярусе A), *Sorbus aucuparia* L. (в ярусе C), *Salix cinerea* L. (в ярусе B), *Poa nemoralis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *C. canescens* (Web.) Roth, *Galeopsis bifida* Boenn., *Fallopia convolvulus* (L.) A.Love. Виды этой группы практически отсутствуют в Неруссо-Севском заказнике. Для *Betula pubescens* и *Populus tremula* в ярусе A это связано с тем, что они свойственны средневозрастным послерубочным лесам, которые в Неруссо-Севском заказнике почти не встречаются, для остальных видов объяснение, вероятно, заключается в малом объеме флористической выборки из Неруссо-Севского заказника. В заказнике "Колодезь" эти виды встречены в основном на облесенных гривах и вырубках на гривах, а также в облесенных межгрядных понижениях, а некоторые (*Salix cinerea*, *Calamagrostis canescens*, *Galeopsis bifida*, *Fallopia convolvulus*) — на лугах. В целом эти виды можно охарактеризовать как эксплеренты, связанные в своем распространении с наличием обнаженного субстрата и достаточного освещения, или же как зоохорные виды (*Maianthemum bifolium*, *Sorbus aucuparia*). У некоторых из них (*Betula pubescens*) достаточно широки амплитуды по отношению и к увлажнению, и к богатству почвы, а некоторые приживаются в микроэкотопах, резко отличающихся по своему режиму от окружающего экотопа. В заказнике "Колодезь" они распространены именно в связи со своей эксплерентностью, так как там больше антропогенно нарушенных облесенных экотопов, чем в Неруссо-Севском.

Небольшая группа "*Tilia cordata*, A" включает неморальные виды с еще более узким спектром экотопов в пойме Неруссы. Это виды *Tilia cordata* (в ярусе A), *Ulmus laevis* (в ярусе A), *Euonymus verrucosa* Scop. (в ярусе B) и *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. Они отмечены только на облесенных гривах в заказнике "Колодезь", и их встречаемость в пойме составляет менее 20%. Что касается их отсутствия в облесенных межгрядных понижениях или на экотонах, то оно объясняется тем, что липа, вяз и бересклет слишком нерегулярно туда заносятся и приживаются, чтобы встречаться в этих экотопах в таком взрослом состоянии. Отсутствие видов этой группы на облесенных гривах Неруссо-Севского заказника для липы и вяза, возможно, связано с тем, что в состав яруса A они входят только в средневозрастных лесах заказника "Колодезь", тогда как в старовозрастных лесах Неруссо-Севского заказника ярус A состоит главным образом из ясеня и отчасти из дуба, и средневозрастные особи липы и вяза участвуют в создании яруса B. В целом же для всех видов этой группы малая встречаемость в пойме, может быть, связана с недостаточным объемом флористической выборки в Неруссо-Севском заказнике.

Виды группы "*Quercus robur*, A" являются характерным компонентом флоры широколиственных лесов поймы, как и виды группы "*Tilia cordata*, B,C", но отличаются тем, что присутствуют на прирусловых закустаренных гривах, а не только на облесенных. К этой группе относятся *Quercus robur* (в ярусе A), *Fraxinus excelsior* (в ярусе A), *Ulmus laevis* (в ярусе C), *Aegopodium podagraria* L., *Geum urbanum* L. и *Geranium robertianum* L. Закустаренные гривы отличаются от облесенных режимом хозяйственного использования: они расположены в прирусловой части поймы, где регулярно проводится выпас или сенокос на полянах. Таким образом, входящие в эту группу виды объединены либо тем, что почему-либо способны выдерживать выпас, либо тем, что регулярнее, чем остальные неморальные виды, заносятся в эти экотопы. Анемохорные виды *Fraxinus excelsior*, *Ulmus laevis*, *Aegopodium podagraria* и *Geranium robertianum* и зоохорный вид *Geum urbanum*, вероятно, действительно имеют больше возможностей для заноса с облесенных грив в антропогенно нарушенные прирусловые экотопы. К тому же все эти виды более светолюбивы, чем виды группы "*Tilia cordata*, B,C", их оптимумы по шкале L находятся на уровне 4-7 ступени; поэтому, попадая в осветленный экотоп, они

легче там приживаются. Что касается дуба, не исключено, что его локальные популяции в таких экотопах являются остатками прежних лесов, сведенных выпасом и сенокосом. Дуб достаточно устойчив к вытаптыванию почвы и механическим повреждениям, долго сохраняет способность плодоносить (особенно при хорошем освещении) и, кроме того, часть его особей (как старых, так и подроста) местное население могло сохранять целенаправленно из эстетических соображений.

Группа "*Epipactis helleborine*" примыкает к группам лесных видов, поскольку ее виды отмечены только на облесенных гривах (преимущественно в заказнике "Колодезь") и на вырубках на гривах, встречаемость их в пойме не превышает 20%. Группа включает *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Malus sylvestris* Mill. (в ярусе В и С), *Pyrola rotundifolia* L., *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Melica nutans* L., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Euonymus europaea* L. (в ярусе В). Часть из них (*Malus sylvestris*, *Agrimonia pilosa*, *Platanthera chlorantha*, *Brachypodium pinnatum*) более или менее светолюбивы и свойственны опущенным местообитаниям или осветленным лесам. Вероятно, приуроченность к антропогенно нарушенным лесам и является фактором, объединяющим эти виды в общую группу.

Ряд групп, описанных ниже, состоят, в основном, из более или менее мезофильных видов (оптимумы по шкале F — от 4-й до 7-й (8-9-й) ступени) или безразличных к увлажнению видов. Их светолюбие, согласно шкалам Элленберга, довольно единообразно — оптимум на 7-8-й ступенях шкалы L, хотя среди них есть отдельные виды с оптимумами на 4-й или на 9-й ступени. Отношение к содержанию азота в почве — от безразличия до потребностей в богатой почве. Большинство этих видов в пойме отмечено не более чем в 20% обследованных экотопов, причем все эти экотопы — огмели, луга, закустаренные прирусловые гривы, вырубки — характеризуются более высокой освещенностью и наличием в настоящее время или в прошлом обнажений почвы (на лугах обнажения почвы создаются постоянной роющей деятельностью кабанов).

Наиболее широкий спектр вышеперечисленных экотопов свойствен видам группы "*Echinochystis lobata*". Это виды (в скобках указан класс встречаемости в пойме): *Echinochystis lobata* (Michx.) Torr. (II), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (II), *Carduus crispus* L. (II), *Calystegia sepium* (L.) R.Br. (II), *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. (II), *Arctium lappa* L. (II), *Salix alba* L. в ярусе В (I), *S. fragilis* L. в ярусе В (I), *S. triandra* L. (I) в ярусе В, *S. viminalis* L. в ярусе В (I), *Chenopodium polyspermum* L. (I), *Myosotis palustris* (L.) L. (II), *Rumex acetosa* L. (I), *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (II), *Artemisia vulgaris* L. (II), *Agrostis gigantea* Roth (I), *A. stolonifera* L. (I), *Bidens tripartita* L. (I). Согласно шкалам Элленберга, отношение к увлажнению у видов этой группы — от безразличного до выраженной гидрофильности, и для многих видов оптимальны богатые почвы. В пойме эта группа полностью и с наибольшим постоянством представлена на закустаренных прирусловых гривах и на отмелях, где мезофильным видам подходит местообитания, расположенные на верхних высотных отметках грив или отмелей, а гидрофильным — околородные. Проективное покрытие *Agrostis stolonifera* может достигать на отмелях (в отсутствие выпаса) 3 баллов по шкале Браун-Бланке; этот вид играет роль первичного закрепителя песков. *Calystegia sepium*, *Phalaroides arundinacea* и *Myosotis palustris* встречаются кроме отмелей также на вырубках на гривах, на залуженных гривах и в межгривных понижениях. На залуженных гривах отмечены также: с проективным покрытием до 2 баллов — *Bromopsis inermis*, *Anthriscus sylvestris*, с проективным покрытием не более 1 балла — *Rumex acetosa*, *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Artemisia vulgaris* и *Bidens tripartita*. Анемохорные и зоохорные виды этой группы — ивы, *Arctium lappa*, *Anthriscus sylvestris*, *Carduus crispus* и *Artemisia vulgaris* — благодаря подходящей световой обстановке и повышенным возможностям заноса встречаются с постоянством 40-60% на вырубках, хотя проективное покрытие их там обычно не превышает 1 балла по шкале Браун-Бланке.

Несколько иной спектр местообитаний у видов группы "*Achillea millefolium*". В нее включены виды *Achillea millefolium* L. (II), *Galium mollugo* L. (II), *Phleum pratense* L. (I), *Poa angustifolia* L. (I), *P. palustris* L. (II), *Veronica chamaedrys* L. (I), *Carex contigua* Hoppe (I), *Prunella vulgaris* L. (I), *Taraxacum officinale* L. (I), *Hypericum perforatum* L. (I), *Ranunculus acris* L. (I), *Tanacetum vulgare* L. (I), *Potentilla anserina* L. (I), *Melandrium album* (Mill.) Garcke (I), *Erigeron annuus* (L.) Pers. (I), *Vicia cracca* L. (II), *Cirsium arvense* (L.) Scop. s.str. (II), *Valeriana*

officinalis L. (1). Эта группа почти полностью (за исключением *Melandrium album*) представлена на вырубках на гривах, причем там всем видам группы свойственно постоянство не менее 60%, хотя единственный вид, проективное покрытие которого превышает 1 балл — *Poa palustris*. Более половины видов этой группы с постоянством 60-100% и проективным покрытием до 2-3 баллов встречается на залуженных гривах. Также примерно половина видов группы встречается в закустаренных прирусовых гривах (где производится выпас скота) с постоянством 20-60% и проективным покрытием +1 балл. На прирусовых отмелях эта группа представлена полностью, чем сходна с предыдущей группой, но постоянство и проективное покрытие видов группы "*Achillea millefolium*" на отмелях ниже, чем на вырубках и лугах (для большинства видов — не более 60% и менее 1 балла).

Для залуженных грив характерны еще 2 группы видов: группа "*Alopecurus pratensis*", (*Alopecurus pratensis* L., *Galium boreale* L., *Rumex confertus* L., *R. crispus* L., *Poa pratensis* L., *Thalictrum flavum* L.), виды которой также встречаются на отмелях и прирусовых гривах, и группа "*Trifolium pratense*" (*Trifolium pratense* L., *T. hybridum* L., *T. aureum* Poll., *Festuca rubra* L., *F. pratensis* L., *Carex nigra* (L.) Reichard, *Ranunculus flammula* L., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo, *Poa trivialis* L., *Myosotis caespitosa* K.F.Schultz, *Stellaria nemorum* L.), виды которой отмечены только на лугах. У видов первой группы постоянство и проективное покрытие на лугах выше, чем в прирусовых экотопах: например, у *Galium boreale* соответственно 60% и до 3 баллов на лугах, а в прирусовых экотопах — не более 20% и + баллов, а у *Alopecurus pratensis* — 100% и до 3 баллов на лугах, а в прирусовых экотопах 20% и + баллов.

Общей для флоры вырубков и флоры лугов на гривах является группа "*Lathyrus pratensis*", которая включает *Lathyrus pratensis* L., *Centaurea jacea* L., *Viola canina* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Thalictrum lucidum* L., *Galium uliginosum* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Coronaria flos-cuculi* (L.) R.Br., *Stellaria alsine* Grimm, *Polemonium caeruleum* L. На вырубках и на лугах все виды этой группы встречаются с постоянством 40-60%; многие из них также распространены на прирусовых закустаренных гривах, где проводится выпас, с постоянством 20-40%. Но проективное покрытие видов этой группы на лугах составляет 1-2 балла, тогда как в остальных экотопах — почти у всех менее 1 балла. Сходство флоры вырубков и лугов по наличию этой группы, возможно, связано с тем, что все описанные нами экотоны этих категорий находились в одном и том же лесном квартале, и таким образом сходство имеет чисто территориальные причины.

Более "лесной" спектр экотопов свойствен видам группы "*Vicia sepium*", которые отмечены главным образом в заказнике "Колодезь" на вырубках на гривах с постоянством 60-80%, а также в некоторых средневозрастных лесах на гривах (где их постоянство не превышало 20%). Группа включает *Vicia sepium* L., *Rubus nessensis* W.Hall., *Viburnum opulus* L. (в ярусе В), *Campanula rotundifolia* L., *Populus tremula* L. (в ярусе В), *Agrimonia eupatoria* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Fragaria vesca* L., *F. viridis* (Duch.) Weston, *Salix caprea* L. (в ярусе В и С), *S. pentandra* L. (в ярусе С), *Betula pendula* Roth (в ярусе В и С), *Carex pilosa* L., *C. pallescens* L., *Epilobium ciliatum* Rafin., *Stachys sylvatica* L., *Festuca gigantea* L., *Hypericum maculatum* Crantz. Часть этих видов — эксплеренты, которые связаны в своем распространении с наличием обнаженного субстрата, достаточного освещения или животных-переносчиков, а часть (*Carex pilosa*, *Stachys sylvatica*, *Festuca gigantea*) примыкают к группам неморальных видов, но в силу случайных причин отмечены только на вырубках, поскольку вообще встречаются в пойме редко (I класс встречаемости). Подрост светолюбивых древесных видов яруса В приурочен к вырубкам по причине отсутствия там затеняющего яруса А.

Наконец, 2 большие группы видов встречаются только на отмелях и прирусовых закустаренных гривах. Разграничивает эти группы встречаемость входящих в них видов в пойме в целом и, соответственно, постоянство, проявляемое в этих экотопах. Группа "*Erysimum cheiranthoides*" включает виды с более высокой встречаемостью в пойме и с постоянством 40-100% в прирусовых экотопах: *Erysimum cheiranthoides* L., *Salix alba* L. (в ярусе С), *S. triandra* L. (в ярусе С), *S. viminalis* L. (в ярусе С), *Veronica anagalis-aquatica* L., *Plantago major* L., *Herniaria glabra* L., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *Artemisia campestris* L., *Oenothera biennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Butomus umbellatus* L., *Juncus bufonius* L., *J. articulatus* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.,

Gnaphalium uliginosum L., *Xanthium riparium* auct. non Itz., *Polygonum lapathifolium* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Trifolium repens* L. Группа “*Corispermum orientale*” включает виды с меньшей встречаемостью в пойме и с постоянством в прирусловых экотопах до 60%: *Corispermum orientale* Lam., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench., *Cerastium holosteoides* Fries, *Lotus corniculatus* L., *Polygonum aviculare* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Poa annua* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Salix acutifolia* Willd. (в ярусе В и С), *Medicago lupulina* L., *Atriplex calotheca* (Rafn) Fries, *Potentilla argentea* L., *Cyperus fuscus* L., *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl., *Chenopodium rubrum* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Ranunculus sceleratus* L., *Rumex maritimus* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv. Некоторые из этих видов (*Gnaphalium uliginosum*, *Cyperus fuscus*, *Salix viminalis*, *Polygonum lapathifolium*) играют на отменях (в отсутствие выпаса) отчасти эдификаторную роль, способствуя закреплению свежих наносов.

В целом можно охарактеризовать большинство видов группы последнего блока как эксплерентные в широком смысле. Одни из них могут проявлять свойства эксплерентности в связи с потребностью в освещении, другие — в связи с потребностью в обнаженном почвенном субстрате, третьи — в связи с потребностью в хотя бы временном избытке минерального питания. В таких экотопах поймы, как луга или отмени, эти виды могут найти для себя подходящие (например, по увлажнению) микроэкотопы или приживаются благодаря более широким амплитудам по тем факторам, по отношению к которым они не проявляют свойства эксплерентности. Поэтому, несмотря на значительное разнообразие экологических характеристик этих видов в шкалах Элленберга, можно считать, что эти группы организованы общими экологическими свойствами. Характерно то, что подходящие для них экотопы в современной пойме возникают преимущественно под влиянием хозяйственной деятельности. Даже роющая деятельность кабанов, способствующая заносу и приживанию многих эксплерентных видов, выражена только на лугах, то есть находится под влиянием характера ведения хозяйства.

4.7.4. Типология, синтаксономическая характеристика и иерархия парциальных флор поймы

Флористические списки пойменных экотопов были сведены в 10 фитоценонов (табл.4.19). Для краткости флористический состав фитоценонов представлен в таблице 4.19 в форме присутствия или отсутствия группы видов, описанных выше. Наличие группы отмечено там, где не менее 30% отнесенных к ней видов встречаются во флористическом списке фитоценона, без уточнения того, какие это виды конкретно.

Объединение флористических списков в фитоценоны соответствует, в первую очередь, сходству фитоценохор по ярусной структуре. В большинстве случаев также прослеживается соответствие между флористическим сходством и сходством экотопов по геоморфологическим признакам, положенным в основу классификации (табл.4.18).

Почти все парциальные флоры облесенных межгрядных понижений уверенно можно отнести к одному и тому же фитоценону 5, фитоценоны 7 и 9 включают списки залуженных экотопов, а фитоценон 10 — списки старичных водоемов. В этих случаях, как это и предполагалось при классификации элементарных выделов, флористический состав организован распределением увлажнения и света в выделе, в связи с чем в него входят преимущественно группы гидрофильных или светолюбивых видов. Присутствие в облесенных межгрядных понижениях мезофильных видов группы “*Alnus glutinosa*”, как обсуждалось выше, связано с внутренней мозаичностью данных фитоценохор, не учитывавшейся в классификации.

Также уверенно можно объединить в фитоценон 4 все флористические списки вырубок на гривах, фитоценохоры которых сходны по происхождению и ярусной структуре. Основной отличительной чертой обобщенного флористического состава вырубок является большое разнообразие экологических групп видов, связанное с экологической пластичностью видов, населявших фитоценохору до рубки леса (виды групп “*Urtica dioica*”, “*Glechoma hederacea*”), с возникновением “убежищ” для неморальных травянистых видов, с повышенной возможностью заноса видов (особенно анемохорных и зоохорных из группы “*Calystegia sepium*” и “*Erysimum cheiranthoides*”) и с наличием неподалеку залуженных экотопов, откуда происходил занос видов групп “*Stachys palustris*”, “*Achillea millefolia*”, “*Lathyrus pratensis*”). Однако отчасти высокое флористическое

Таблица 4.19. Общая характеристика фитоценозов, выделенных при анализе флоры поймы р.Неруссы.

General characteristic of phytocoenoses ear-marked during analysis of Nerussa-river floodplain flora.

Фитоценоз. №	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число флор. списков	12	5	13	4	8	7	6	11	7	7
Элементы мезорельефа, на которых выполнены флор. списки	Гр, Мг	Гр	Гр	Гр	Мг, Гр	Гр	Гр	Отм, Гр	Мг	Мг
Фитоценозы, в которых выполнены флор. списки	леса	леса	леса	вырубки (кустарн.)	леса	леса, кустарн	луга, поляны	кустарн	луга	водоемы
Антропогенные факторы (возраст означает давность проведения рубок)	80-240 лет, выпас	80-240 лет, выпас	60-120 лет	5-10 лет, местами пожары	60-80 лет	выпас	сенокос (на лугах)	выпас	сенокос?***	—
Заказник, в котором выполнены флор. списки	НС*	НС	К	К	НС, К	НС, К	К	К, НС	К	К
Общее число видов	87	112	161	185	150	112	149	229	79	68
Название группы видов										
" <i>Trifolium pratense</i> "							+			
" <i>Lathyrus pratensis</i> "				+			+	+		
" <i>Vicia sepium</i> "			+	+						
" <i>Achillea millefolium</i> "				+		+	+	+		
" <i>Alopecurus pratensis</i> "						+	+	+		
" <i>Echinocystis lobata</i> "		+		+		+	+	+		
" <i>Erysimum cheiranthoides</i> "				+		+		+		
" <i>Corispermum orientale</i> "								+		
" <i>Epipactis helleborine</i> "			+	+						
" <i>Ulmus glabra, B, C</i> "	+		+	+	+					
" <i>Quercus robur, A</i> "	+	+	+	+						
" <i>Alnus glutinosa, A, B, C</i> "	+	+	+	+	+					
" <i>Padus avium, B, C</i> "	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Таблица 4.19 (продолжение)

Фитоценоз, №	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
" <i>Glechoma hederacea</i> "	+	+	+	+	+	+	+	+		
" <i>Urtica dioica</i> "	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
" <i>Stachys palustris</i> "		+		+	+	+	+	+	+	+
" <i>Veronica longifolia</i> "		+	+	+	+	+	+	+	+	
" <i>Phragmites australis</i> "					+	+	+	+	+	+
" <i>Glyceria maxima</i> "					+			+	+	+
" <i>Naumburgia thyrsiflora</i> "					+		+		+	+
" <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> "					+				+	+
" <i>Tilia cordata</i> , A"			+							
" <i>Lamium maculatum</i> "	+	+	+					+		
" <i>Betula pubescens</i> , A"			+	+	+		+			

* НС — Неруссо-Севский заказник. К — заказник "Колодезь"

** ? — сенокос в данных экотопах, возможно, не проводится в связи с заболоченностью и слишком гидрофильным характером флоры

сходство описанных вырубок на гривах отражает то обстоятельство, что все соответствующие экотопы расположены в одном и том же территориальном массиве поймы. Высокое флористическое сходство вырубок и лугов на гривах (фитоценоз 7) объясняется тем же. Возможно, что разнообразие флоры вырубок зависит от разнообразия флор окружающих экотопов и возможностей заноса оттуда семян в большей степени, чем от режима экотопа, в котором производится вырубка, и экологического режима на самой вырубке.

В фитоценоз 8 объединены флористические списки всех прирусловых отмелей и нескольких прирусловых грив с ивняками. В данном случае основным организующим флору фактором является регулярное возникновение обнаженного субстрата. В классификации экотопов не предполагалось наличие этого фактора на прирусловых гривах, так как он связывался только с русловой деятельностью реки. В действительности немаловажной причиной возникновения незадернованного песка как на прирусловых гривах, так и на отмелях, является регулярный выпас коров. Он же является и причиной заноса в эти экотопы многих мезофильных эксплерентных видов из групп "*Erysimum cheiranthoides*" и "*Corispermum orientale*".

В выделении фитоценозов № 1-3 в наибольшей степени прослеживается несоответствие флористического состава с геоморфологической классификацией элементарных выделов и отражение территориальной связи между ними. Фитоценоз 3 включает флористические списки только облесенных грив заказника "Колодезь", а фитоценозы 1 и 2 — флористические списки облесенных грив и межгривных понижений только Неруссо-Севского заказника. При этом списки межгривных понижений, вошедших в фитоценоз 1, не содержат видов с выраженной гидрофильностью, и тем самым сходны со списками дренированных облесенных грив. Это обусловлено общим повышенным положением и хорошей дренированностью территории Неруссо-Севского заказника, о которой уже упоминалось выше. Во флористическом составе фитоценоза 2, наоборот, присутствуют все гидрофильные виды группы "*Stachys palustris*" и часть видов групп "*Phragmites australis*" и "*Alnus glutinosa*", поскольку в этот фитоценоз вошли списки облесенных межгривных понижений и невысоких (не выше 1 м над уровнем воды) грив, соседствующих со старицами или постоянно затопленными облесенными межгривными понижениями. Что же касается фитоценоза 3, то его флористический состав отличается от фитоценозов 1 и 2 главным образом присутствием или большим постоянством видов групп "*Epipactis helleborine*" и "*Ulmus glabra*, B,C" (последняя группа включает подрост многих древесных и кустарниковых видов, относящийся к ярусу С). По нашему мнению, различие по присутствию видов этих групп отражает разницу в хозяйственном использовании 2-х заказников: на территории Неруссо-Севского заказника леса более давно подвергались рубкам, то есть осветлению, но в них выше численность оленей и регулярно проводится выпас коров, вследствие чего постоянно уничтожается подрост. Таким образом, отличия фитоценозов 1, 2 и 3 по флористическому составу отражают отличия по режиму антропогенных факторов в 2-х заказниках, то есть территориях более высокого ранга, чем элементарные экотопы или экотопические фитоценозохоры. Полные парциальные флоры заказников, если бы они были составлены из парциальных флор соответствующих экотопов, были бы сходны между собой по видовому составу, но различались бы по внутренней структуре, то есть по степени приуроченности экологических групп видов к различным категориям экотопических фитоценозохор, как это демонстрируют фитоценозы 1, 2 и 3.

Отличия фитоценозов лесной растительности (№ 1-3) от всех остальных обусловлены теми экологическими факторами, которые обсуждались выше. Так, гидрофильные и гидрофильные виды представлены во флористическом составе фитоценозов 1 и 3 с постоянством не более 40% вследствие малой длительности затопления и малого остаточного увлажнения почвы после затопления. Эксплерентные виды почти отсутствуют в списках этих фитоценозов, поскольку в соответствующих экотопах нет ни подходящей световой обстановки, ни обнаженного субстрата для их поселения. Последнее обстоятельство связано с тем, что в облесенных экотопах поймы Неруссы, во-первых, отсутствует роющая деятельность кабанов или других животных, а, во-вторых, ветровальный процесс развит очень слабо: при вываливании деревьев практически не происходит отсыпка грунта и не выражено образование вывального бугра. Возможно, это объясняется тем, что у деревьев постепенно перегнивают скелетные корни, вследствие чего и происходит вывал, а при вываливании

корни обламываются близко от основания ствола, и вываливающаяся комлевая часть не захватывает большой массы грунта.

6 из 10 фитоценонов — №№ 1-6 — могут быть соотношены с ассоциациями лесной растительности, описанными в разделе 4.3. Так, фитоценоны 1, 2, 3 и 4 можно отнести к ассоциации *Ficario-Ulmetum* (союз *Alno-Padion*, класс *Quercus-Fagetea*), с которой их флористическое сходство составляет соответственно 49%, 44%, 53% и 38%. Все они, по сравнению с флористическим составом ассоциации *Ficario-Ulmetum*, содержат больше гигрофильных видов, поскольку в них отражено большее разнообразие экотонных ситуаций, свойственных лесам в гривистой пойме. Флористический состав фитоценона 4, наименее похожего на ассоциацию *Ficario-Ulmetum*, содержит также большое число эксплерентных, зоохорных и анемохорных видов, не свойственных густо сомкнутым средневозрастным лесам, описанным в качестве ассоциации *Ficario-Ulmetum*. Фитоценон 5 можно отнести к ассоциации *Carici elongatae - Alnetum* (союз *Alnion glutinosae*, класс *Alnetea glutinosae*). Его сходство с флористическим списком этой ассоциации, приведенном в разделе 4.3, составляет 65%. Фитоценон 6, объединяющий флористические списки прирусловых грив, описанных как в заказнике “Колодезь”, так и в Неруссо-Севском заказнике, резко отличается от фитоценонов №№ 1-4, тем что состав аффиных видов класса *Quercus-Fagetea* в нем обеднен, и 55% его видов — это эксплеренты, встречающиеся на прирусловых отмелях или в других экотопах, в которых проводится выпас. Его сходство с ассоциацией *Ficario-Ulmetum* составляет всего 17%, тогда как с фитоценоном 8 его сходство составляет 40%. Оба эти фитоценона (6 и 8), вероятно, следует отнести к классу *Salicetea-Purpureae* (Список ..., 1989).

Для остальных фитоценонов мы приводим лишь приблизительную синтаксономическую характеристику: фитоценон 7 можно отнести к классу *Molinio-Arrhenatheretea*, фитоценон 9 — к классу *Phragmiti-Magnocaricetea*, фитоценон 10 — к классу *Potametea* (там же).

Предпринятое нами обследование поймы Неруссы являлось попыткой применить к описанию флоры территориально-иерархический подход, где основой для построения иерархии флор предполагалось сделать иерархическую классификацию территориальных выделов. В основу классификации выделов были положены геоморфологические критерии, поскольку основной геоморфологический признак — мезорельеф поймы — наиболее доступен для наблюдения и достаточно тесно связан с основным для растительности поймы экологическим фактором — поемностью. Но распределение увлажнения в пойме происходит сложнее, чем просто в зависимости от высотных отметок экотопа, поэтому полного соответствия между классификацией экотопов и классификацией парциальных флор по сходству видового состава мы не достигли. Классификация экотопов при аналогичных обследованиях поймы в дальнейшем должна учитывать характер грунта и скорость поверхностного или внутрипочвенного стока, тогда описание экотопической ситуации будет более информативным для экологического анализа флоры. Сходство между видовым составом флористических списков и ярусной структурой фитоценонов выявляется в ходе экологического анализа лучше. Однако часто это сходство объясняется не самим распределением света, а причинами возникновения конкретной ярусной структуры (историей хозяйственной деятельности, возможностью поселения древесных видов). Таким образом, проведенный экологический анализ выявляет тенденции различных факторов в организации флористического состава растительности, но эти тенденции нуждаются в дальнейшем уточнении при более детальных исследованиях поймы и пойменной флоры.

По итогам проведенного анализа флоры можно сделать следующие выводы: 1) основными экологическими факторами, под влиянием которых формируется видовой состав экотопических парциальных флор в пойме, являются длительность затопления и регулярное возникновение нарушений растительного покрова, 2) нарушения растительного покрова и обусловленные ими особенности флористического состава растительности находятся в пойме в настоящее время в зависимости от режима хозяйственной деятельности, 3) вклад флоры поймы Неруссы в общее видовое разнообразие растительности Неруссо-Деснянского Полесья, обусловленный спецификой поймы как элемента ландшафта, составляет менее 1% от общего объема флоры.

4.8. Заключение

Исследование восстановительных смен в Неруссо-Деснянском Полесье позволило выявить их специфику в разных ландшафтных подразделениях.

Во-первых, сообщества водоразделов и долин малых рек отличаются движущей силой демулационных преобразований. На зандровых и моренно-зандровых водоразделах в качестве такой силы выступает популяционная жизнь дерева-эдификатора. Непрерывный поток поколений в его популяциях - это необходимое условие для восстановления мозаично-ярусной структуры и почвенного плодородия лесных сообществ, которые в свою очередь увеличивают емкость местообитания и способствуют сохранению флористического и фаунистического разнообразия. В долинах малых рек ведущим фактором демулационных преобразований выступает популяционная деятельность бобра, которая поддерживает флористическое и ценогическое разнообразие биосистем на уровне типов растительности (водной, луговой и лесной) за счет их пространственного перераспределения по долине малого водотока.

Во-вторых, анализ направлений демулационных смен показал, что при условии абсолютного заповедания, сосновые сообщества моренно-зандровых местностей способны постепенно преобразоваться в хвойно-широколиственные сообщества климаксового типа, а сосняки зандровых местностей - в хвойно-широколиственные леса с вкраплениями ольшаников в пониженных элементах рельефа. Чисто сосновые леса в восстановленном растительном покрове, видимо, сохранятся только на верховых олиготрофных болотах. В долинах малых рек однообразный растительный покров, представленный черноольховыми сообществами, способен под воздействием бобров преобразоваться в климакс-мозаику (термин Уиттекера, 1980), представленную пятнами водных, луговых и лесных ценозов.

В-третьих, зандровые и моренно-зандровые группы местностей отличаются начальными стадиями восстановительных смен. Так, в напочвенном покрове сообществ зандровых местностей с относительно бедным песчаным субстратом существенная роль в демулационных преобразованиях ценозов принадлежит борсальным растениям, которые формируют моховую и кустарничковую синузии. Относительно богатый субстрат моренно-зандровых местностей способствовал сохранению в напочвенном покрове сосняков неморальных видов и других травянистых растений, которые с начальных этапов демулационных смен формируют синузию трав.

В-четвертых, различия экотопических условий моренно-зандровых и зандровых местностей отражаются на развитии сообществ при антропогенном вмешательстве. Так, трансформация сосняков моренно-зандровых местностей в основном связана с разными видами рубок. Они приводят к формированию кленово-липовых лесов субклимаксового типа. На развитие сосновых сообществ зандровых местностей существенное влияние оказывают пожары, провоцируемые человеком. Особенно часты они в сообществах начальных стадий развития (*Pineta bryophytosa*). Известно, что эта группа сообществ отличается повышенной горимостью в отличие от ценозов *Piceeta herbosa* (Санников, 1992). При этом в сообществах полностью уничтожаются мохово-кустарничковый покров и подрост позднесукцессивных древесных видов (ели, дуба и др.). Одновременно выгорает перегнойно-аккумулятивный горизонт, необходимый для внедрения неморальных растений с высокой требовательностью к почвенным условиям. В результате процесс восстановления растительности затормаживается на многие десятилетия.

Resume

Secondary succession processes of Nerusso-Desnjansk Polesje vegetation (Bryansk province) are described on example of "Bryansky les" Nature Reserve in chapter 4. Vegetation is characterized on dominant (sections 4.4, 4.6) and ecologo-floristic classification (section 4.3), the lists of vascular plants, mosses and lichens are included. New subassociation *Circaeo-Alnetum calthetosum palustris* (class *Quercu-Fagetea*, union *Alno-Padion*) is described at fulfilment ecologo-floristic classification.

History of economic use on territory of Nerusso-Desnjansk Polesje (section 4.2) is investigated and historical reasons of occurrence of modern spatial structure and trees species composition of a vegetative cover are shown.

Landscape classification of territory of Nerusso-Desnjansk Polesje is spent. 11 divisions of a landscape (groups of districts) is allocated. Species composition of a vegetation cover and ecological regime (with use of Tsyganov's ecological scales) is described for each group of districts. Vegetation associations (section 4.4) are specified peculiar to each group of districts. Similarity of parcial flora of landscape units on species composition and ecologo-cenotic spectrum is analysed.

Secondary succession processes of forest vegetation are described on watershed districts, connected with antropogenic intervention in natural processes (section 4.5), and in the small rivers valleys (connected with activity of beavers (*Castor fiber L.*) (section 4.6). The forecast of a further course of secondary successions on the basis of the analysis of ontogenic structure of trees and shrubs species (section 4.5) is made.

Successional transformation on zandr and moraine-zandr watersheds are determined by population life of trees edificators. The continuous flow of generations in it population is a necessary condition for restoration of mosaic-layer structure and of soil fertility of forest communities, that results in increase of ecological capacity of site and promotes preservation of biodiversity. The analysis of secondary succession directions has shown, that under condition of absolute protection, pine community of morenic-zandr districts are capable gradually to be transformed in coniferous-broad-leaved climax community, pine forests of zandr districts - in coniferous-broad-leaved forests with participation of alder (*Alnus glutinosa*) forests in lowered elements of relief.

Population activity of heavers acts by the conducting factor of secondary succession transformations in small river flood plains. Activity of beavers supports floristic and cenotic diversity of biosystems at a level of vegetation types (water, meadow and wood) at the expense of their spatial redistribution on small river valley. In conditions of a reserved mode the vegetative cover will be transformed in climax-mosaik, submitted by pattern of water, meadow and wood ecosystems.

Spatial structure of a vegetation cover of Nerussa river bottomland is described. Ecological spectrum of bottomland plant species and contribution of a bottomland vegetation cover in common floristic diversity of Nerusso-Desnjansk Polesje is analysed (section 4.7).

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Успешные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 p.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I z – 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 5. ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

5.1. Краткая характеристика природных условий и методика исследований.

Территория Приокско-Террасного заповедника находится в 100 км к югу от Москвы, на левом берегу реки Оки в пределах ее широтного участка. Заповедник расположен в северном подрайоне подзоны хвойно-широколиственных лесов. Его территория входит в атлангико-континентальную климатическую область. Среднегодовая температура равна 3,5⁰С, средняя температура января составляет -10,6⁰С, июля - +17,7⁰С. Годовая сумма осадков 750 мм, снежный покров устанавливается в начале декабря, сходит в середине апреля (Физико-географическое районирование Нечерноземного центра, 1963; Растительность европейской части СССР, 1980).

Заповедник занимает пологий южный склон окской долины высотой от 120 до 180 м. В заповеднике представлены фрагменты верхней поймы р.Оки, все левобережные надпойменные террасы и водораздельная территория. В основе террас лежат коренные породы каменноугольного периода, преимущественно известняки, перекрытые днепровской мореной и одетые мощным покровом аллювиально-флювиогляциальных песков. На нижних террасах песчаный слой достигает 4 и более м, к северу он сходит на нет.

На территории заповедника выделяется три основных типа ландшафта: нижних террас (южная часть заповедника), верхних террас (центральная часть заповедника) и плакорной водораздельной территории (северная граница заповедника).

Для первого типа ландшафтов (нижние террасы) характерен бугристо-дюнный рельеф. Небольшие озерки здесь связаны с понижениями вдоль песчаных валов и с карстовыми провалами. Песчаные гряды в настоящее время покрыты сосновыми лесами и только на юго-востоке заповедника, где известняки подходят близко к поверхности, а рельеф сглажен, господствуют широколиственные леса и сложные сосняки. Особенностью сосняков на нижних террасах является участие в травяном покрове степных видов.

Второму типу ландшафтов (верхние террасы) свойственен слабо волнистый рельеф с неглубокой овражной сетью. Значительные площади верхних террас заболочены.

Для третьего типа ландшафтов (водораздел) характерен еще более сглаженный рельеф, негустая сеть ручьев и оврагов. Местами водораздел заболочен, но в меньшей степени, чем верхние террасы.

На наиболее сухих позициях второго и третьего типов ландшафтов, где моренные суглинки перекрыты песчаным плащом глубиной более 200 см, распространены различные типы травяных сосняков. На хорошо дренированных участках с меньшей глубиной песчаных наносов произрастают сосново-широколиственные леса, на плохо дренированных позициях - елово-сосновые леса или чистые ельники.

С севера на юг заповедник пересекает две небольших речки: Таденка, приток Оки, длиной около 10 км и шириной до 4 м, и Паниковка, длиной около 6 км и шириной 1,5 м. Она не доходит до Оки, теряясь в болотце карстового происхождения за южной границей заповедника. Вдоль речек обычны черноольховые сообщества, ельники и елово-широколиственные леса (Заповедники европейской части России, 1989).

Во всех типах ландшафтов распространены березняки и осинники, которые составляют около половины площади заповедника. Значительная часть березняков по вырубкам заболочена. В северной части заповедника имеется два сфагновых болота.

Для анализа сукцессионных процессов в растительном покрове Приокско-Террасного заповедника исследования проводились на трех уровнях. На первом уровне рассматривалось конкретное растительное сообщество, выделенное на доминантной основе в ранге ассоциации. Определялась принадлежность этого растительного сообщества к лесотаксационному кварталу и выделу по плану лесоустройства 1982 г., а также к конкретному контуру на карте подстилающих пород. В течение 1990-95 г.г. было сделано свыше 500 геоботанических описаний на площадках размером 10х10 м и 20х20 м, а также проведен демографический анализ ценопопуляций на площадках размером 20х20 м. Геоботанические описания проводили по методике Браун-Бланке (Александрова,

1969). Была принята следующая шкала ярусности: Ярус А - виргинильные, генеративные и сенильные особи деревьев, высотой более 10 м; ярус В - виргинильные и генеративные деревья низкой жизненности, виргинильные и генеративные кустарники высотой более 2 - 2,5 м; ярус С - ювенильные и имматурные особи деревьев и кустарников, кустарнички и травы; ярус D - наземные мхи и лишайники.

Оценка экологических характеристик местообитания проводилась с помощью экологических шкал Л.Г.Раменского и др. (1956) и Д.Н.Цыганова (1983) с применением ЭВМ (см. Заугольнова и др., 1995). Для характеристики эколого-ценотической приуроченности видов были использованы разработки Г.М.Зозулина (1970) и А.А.Ниценко (1969) с некоторыми изменениями. Основные методические подходы и методы оценка сукцессионного состояния растительных сообществ и их комплексов изложены в разделе 1.2.

На втором уровне рассматривались группы растительных сообществ, имеющих сходный флористический состав и структуру доминирования (соответствующие группам ассоциаций или формаций в доминантной классификации), и приуроченных к одному варианту подстилающих пород. Такие группы сообществ в дальнейшем называются биотопами. Для биотопов проведен анализ видового состава и структурных особенностей в связи с положением в рельефе и характером подстилающих пород.

На третьем уровне анализа данных лесоустроительные и картографические материалы позволили нам разделить всю территорию заповедника на 10 пространственных контуров, отличающихся направлением и темпами демулационных процессов. Для анализа контуров растительности были составлены компьютерные карты распространения зональных эдификаторов в древостое и подросте на территории заповедника (Разработка ГИС сделана С.Зудиным).

5.2. История природопользования на территории Приокско-Террасного государственного заповедника.

5.2.1. Анализ археологических данных и архивных документов.

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 (8-7 тысячелетия лет до н.э.) и исневская культура (7 тысячелетие лет до н.э. - 1-я половина 6 тысячелетия до н.э.). Стоянки были небольшими, располагались обычно недалеко от воды, на 1-ой или 2-ой надпойменных террасах, песчаных дюнах и т.д. Население, вероятнее всего, было подвижным. Основой хозяйства была охота на мелких лесных животных и рыболовство.

В неолитический период люди продолжали заниматься охотой и рыболовством. Поселения стали более крупными, располагались по-прежнему близко к воде. На территории Московской области в это время выделяется верхневолжская культура (2-я половина 6 тысячелетия до н.э. - 4 тысячелетие до н.э.) и льяловская культура (4 тысячелетие до н.э.).

В энеолите на территории всей лесной зоны были расселены племена волосовской культуры (середина 3 тысячелетия до н.э. - начало 2 тысячелетия до н.э.). Поселения были крупными, располагались в основном в поймах, на первых террасах.

Производящее хозяйство на территории Русской равнины появилось только в эпоху бронзы. На рубеже 3 и 2 тысячелетий до н.э. и до 2-ой половины 2 тысячелетия до н.э. лесная зона, в том числе и Московская область, была заселена фатьяновскими племенами, занимающимися скотоводством и, возможно, подсечно-огневым земледелием. Во второй половине 2 тыс. до н.э. здесь выделяют поздняяковскую культуру, поселения которой располагались преимущественно в речных долинах. Основой хозяйства было оседлое скотоводство и, возможно, подсечно-огневое земледелие. В раннем железном веке территорию заселяли угро-финские племена дьяковской культуры (8 в. до н.э. - 7 в. н.э.), которые занимались скотоводством (крупный рогатый скот, лошади, свиньи) и земледелием, вероятнее всего, они занимались и подсечно-огневым земледелием (пшеница, просо,

1969). Была принята следующая шкала ярусности: Ярус А - виргинильные, генеративные и сепильные особи деревьев, высотой более 10 м; ярус В - виргинильные и генеративные деревья низкой жизнестойкости, виргинильные и генеративные кустарники высотой более 2 - 2,5 м; ярус С - ювенильные и имматурные особи деревьев и кустарников, кустарнички и травы; ярус D - наземные мхи и лишайники.

Оценка экологических характеристик местообитания проводилась с помощью экологических шкал Л.Г.Раменского и др. (1956) и Д.Н.Цыганова (1983) с применением ЭВМ (см. Заугольнова и др., 1995). Для характеристики эколого-ценотической приуроченности видов были использованы разработки Г.М.Зозулина (1970) и А.А.Ниценко (1969) с некоторыми изменениями. Основные методические подходы и методы оценки сукцессионного состояния растительных сообществ и их комплексов изложены в разделе 1.2.

На втором уровне рассматривались группы растительных сообществ, имеющих сходный флористический состав и структуру доминирования (соответствующие группам ассоциаций или формаций в доминантной классификации), и приуроченных к одному варианту подстилающих пород. Такие группы сообществ в дальнейшем называются биотопами. Для биотопов проведен анализ видового состава и структурных особенностей в связи с положением в рельефе и характером подстилающих пород.

На третьем уровне анализа данных лесоустроительные и картографические материалы позволили нам разделить всю территорию заповедника на 10 пространственных контуров, отличающихся направлением и темпами демулационных процессов. Для анализа контуров растительности были составлены компьютерные карты распространения зональных эдификаторов в древостое и подросте на территории заповедника (Разработка ГИС сделана С.Зудиным).

5.2. История природопользования на территории Приокско-Террасного государственного заповедника.

5.2.1. Анализ археологических данных и архивных документов.

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 (8-7 тысячелетия лет до н.э.) и ишевская культура (7 тысячелетие лет до н.э. - 1-я половина 6 тысячелетия до н.э.). Стоянки были небольшими, располагались обычно недалеко от воды, на 1-ой или 2-ой надпойменных террасах, песчаных дюнах и т.д. Население, вероятнее всего, было подвижным. Основой хозяйства была охота на мелких лесных животных и рыболовство.

В неолитический период люди продолжали заниматься охотой и рыболовством. Поселения стали более крупными, располагались по-прежнему близко к воде. На территории Московской области в это время выделяется верхневолжская культура (2-я половина 6 тысячелетия до н.э. - 4 тысячелетие до н.э.) и льяловская культура (4 тысячелетие до н.э.).

В энеолите на территории всей лесной зоны были расселены племена волосовской культуры (середина 3 тысячелетия до н.э. - начало 2 тысячелетия до н.э.). Поселения были крупными, располагались в основном в поймах, на первых террасах.

Производящее хозяйство на территории Русской равнины появилось только в эпоху бронзы. На рубеже 3 и 2 тысячелетий до н.э. и до 2-ой половины 2 тысячелетия до н.э. лесная зона, в том числе и Московская область, была заселена фатьяновскими племенами, занимающимися скотоводством и, возможно, подсечно-огневым земледелием. Во второй половине 2 тыс. до н.э. здесь выделяют поздняяковскую культуру, поселения которой располагались преимущественно в речных долинах. Основой хозяйства было оседлое скотоводство и, возможно, подсечно-огневое земледелие. В раннем железном веке территорию заселяли угро-финские племена дьяковской культуры (8 в. до н.э. - 7 в. н.э.), которые занимались скотоводством (крупный рогатый скот, лошади, свиньи) и земледелием, вероятнее всего, они занимались и подсечно-огневым земледелием (пшеница, просо,

лен, конопля). С середины I тысячелетия до н.э. дьяковцы знали пашенное земледелие (пало в воловьей упряжке).

Ареал дьяковской культуры частично перекрывался ареалом городецкой культуры (располагавшимся в основном к юго-востоку от Дьяковской, по средней Волге и Оке). Основой хозяйства было скотоводство и подсечно-огневое земледелие.

Славянская колонизация края началась в 8-9 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 поселений с домонгольскими слоями.

Во время татаро-монгольского нашествия и периода феодальной раздробленности (13-15 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 14 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, 10 века).

Будучи фактически южной окраиной Московского государства, Серпуховские земли подвергались нападениям и разорениям со стороны орды и литовцев, затем со стороны Крымского ханства вплоть до 16 столетия. В середине 16 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 17 века край вновь был разорен, пашни заброшены, население резко уменьшилось (в 10 раз по сравнению с серединой 16 века). Причинами тому были: Смутное время, польско-литовская интервенция, восстание под предводительством Ивана Болотникова.

Ко второй половине 17 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 19 века. Без внесения навоза (мало скота) урожай на песчаных почвах очень невелики и почвы быстро истощаются. Приходится распахивать большие территории и часто менять расположение полей.

Господствующей системой земледелия становится трехполье, сохранившееся практически без изменений вплоть до 20 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 17 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 16 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 эрозионные процессы, благодаря расчлененности рельефа по берегам р. Оки и легкому механическому составу почв.

К сожалению, до середины 18 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 компании 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. 5.1).

На территории заповедника и прилегающих участков частично или полностью располагались следующие дачи Генерального межевания (частные владения): N74 "Сельцо Карповское", N75 "Выделенная земля внутри дачи 74", N76 "Погост Никольский", N80 "полсела Лужки", N81 "полсела Лужки", N82 "пустошь Кривошейна", N83 "Сенные покосы внутри дачи 82", N84 "пустошь Чуvasова", N85 "пустошь Дорки", N84 "сельцо Карповское", N85 "Пустошь Дорки", N211 "пустошь Жидовинова", N212 "пустоши Прокудина, Семенская, Кривошейна", NN213, 214, 215 "пустошь Сижкова (или Ситкова)", N216 "село Енино и деревня Никифорова с пустошми", N217 "деревня Жидовинова", N218 "Мелихова пустошь", N208 "Деревня Дорки с пустошми", N209 "Пустошь Прилуки", N210 "Пустошь Симоновка", N261 "Сельцо Елинки с пустошми".

Помимо вычерчивания подробных планов дач (исходный масштаб 1:8400), при межевании составляли текстовые описания каждого выделенного участка, так называемые экономические примечания. В них отмечалось число дворов и жителей в населенных пунктах, наличие мельниц, господских домов и пр., приводилась экспликация угодий (площади под усадьбами, пашней, лесом, сенокосом, неудобными землями) в десятинах и квадратных сажнях (одна десятина приблизительно соответствует одному гектару, в одной десятине 2400 квадратных сажень), давалась характеристика угодий и водных ресурсов, указывался владелец, занятия и повинности крестьян.

Ниже приводится выписка из экономических примечаний Серпуховского уезда Московской губернии для дач, частично или полностью располагавшихся на территории современного заповедника (РГАДА, ф. 1355, оп. 1, N 786).

N74 (К-5). Сельцо Карповское Николая и Федора Дмитриевых, детей Колтавских, Василья да Николая Григорьевых детей Кишкиных. По обе стороны речки Мужиченки и по обе стороны речки Сушки при безымянных отвершках. С купеческой бумажной фабрикой. Земля иловатая, хлеб средственный, покосы хороши, лес дровяной. Крестьяне на пашне. Дворов 10, душ мужского пола 53, женского пола 46, площадь под поселением 5 дес. 416 саж., под пашней 76 дес. 1865 саж., под сенными покосами 8 дес. 2243 саж., под лесом 1813 дес. 1130 саж., неудобной земли 34 дес. 1710 саж., всего 2014 дес. 164 саж.

N75 (3-1). Внутри оной дачи (N74) земля принадлежащая сельцу Карповскому Николая и Федора Дмитриевых детей Колтавских, Василья да Николая Григорьевых детей Кишкиных. По обе стороны речки Сушки, на которой мушная мельница об одном поставе и мельница, принадлежащая бумажной фабрике. Площадь под пашней 400 саж., неудобной земли 2 дес. 550 саж., всего 2 дес. 950 саж.

N76 (Н-4). Погост Никольской церкви Николая Чудотворца церковно и священно служителей. На левом берегу речки Сушки и речки Лысухи на правой стороне. Церковь каменная Николая Чудотворца. Земля иловатая, хлеб средственный, покосы худые, лес дровяной. Дворов 11, площадь под поселением 4 дес. 1370 саж., под пашней 15 дес. 1412 саж., под покосами 2 дес. 1980 саж., леса 39 дес. 828 саж., неудобной земли 2 дес. 46 саж., всего 60 дес. 836 саж.

N80 (Л-11). Полсела Лужки Ивана Колдратьева сына Ивапкина, Василья сына Кишкина и с вырезанною церковною землею. На правом берегу речки Колочи. Церковь каменная Живоначальной Троицы. Господский дом деревянный. Церковная земля по обе стороны речки Колочи. Дача по обе стороны большой Каширской дороги и на левом берегу реки Оки. Земля песчаная и каменистая. Хлеб средственый, покосы хороши, лес дровяной. Крестьяне на пашне. Дворов 10, душ мужского пола 51, женского пола 35, площадь под поселением 5 десятин 1620 сажень, под пашней 132 дес. 1885 саж., под сенными покосами 79 дес. 140 саж., под лесом 775 дес. 333 саж., неудобной земли 154 дес. 1450 саж., всего 1150 дес. 658 саж.

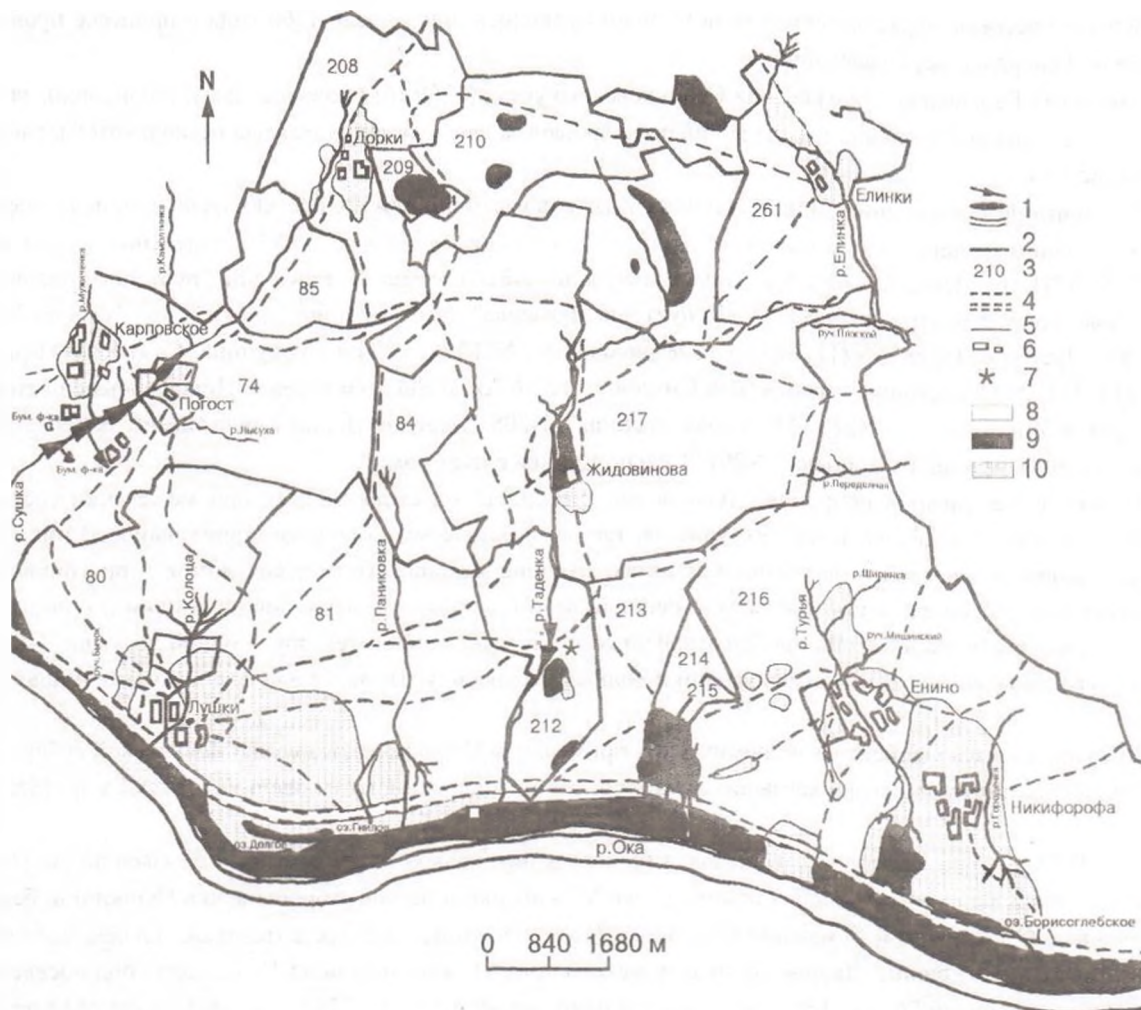


Рис.5.1. Фрагмент карты Генерального Межевания Серпуховского уезда 1769 года. Условные обозначения: 1 - реки, озера, запруды, 2 - границы дач, 3 - номера дач, 4 - дороги, 5 - границы угодий, 6 - населенные пункты, 7 - мельницы, 8 - лес, 9 - сенокос, 10 - пашня.

Fig. 5.1. A fragment of the General Map of Serpuchovskiy District by the year 1769. Conditional designations: 1 - rivers, lakes, ponds, 2 - landowner boundaries, 3 - landowner number, 4 - roads, 5 - borders of lands, 6 - villagies, 7 - mills, 8 - forests, 9 - haymaking, 10 - tillage.

N81 (Л-12). Полсела Лужки Дмитрия Иванова, Натальи Петровой, Василия и Якова Ивановых детей Арцибашевых. На левом берегу реки Колочи. Дом господский деревянный. Дача по обе стороны большой Каширской дороги. Земля песчаная, хлеб средственный, покосы худые, лес дровяной. Крестьяне на пашне. Дворов 16, душ мужского пола 104, женского пола 84, площадь под поселением 7 дес. 205 саж., под пашней 453 дес. 1810 саж., под санными покосами 25 дес. 1825 саж., под лесом 705 дес. 756 саж., неудобной земли 37 дес. 2085 саж., всего 1229 дес. 1871 саж.

2N082 (К-6). Пустошь Кривошейна Дмитрия Иванова сына Арцибашева. По обе стороны большой Каширской дороги и на левых берегах реки Оки и речки Паниковки, речки Таденки на правой стороне. Покосы хороши, лес дровяной, на суходоле покосы хороши. Площадь под санными покосами 36 дес. 2300 саж., под лесом 459 дес. 88 саж., неудобной земли 37 дес. 2325 саж., всего 533 дес. 2313 саж.

N83 (С-35). Внутри оной (N84) дачи санные покосы княгини Натальи Ивановны Волконской площадью 2 десятины.

2N084 (Ч-1). Пустошь Чуvasова княгини Натальи Ивановны Волконской. По обе стороны верховья речки Паниковки. Лес дровяной. Под лесом 296 дес. 1306 саж., неудобной земли 1 дес. 1480 саж., всего 298 дес. 386 саж.

N85 (Д-3). Пустошь Дорки Ирины Ивановой дочери Кармановой. По обе стороны речки Сушки. Покосы хороши, лес дровяной. Площадь под санными покосами 12 дес. 50 саж., под лесом 249 дес. 1153 саж., неудобной земли 2 дес. 220 саж., всего 263 дес. 1423 саж.

N208 (Д-8). Деревня Дорки с пустошами Льва Кондратьева сына Шишкина, полотняных и бумажных фабрик содержателя Василия Григорьева сына Кишкина и Анны Петровой дочери Чихачевой. На левом берегу верховья речки Сушки. Земля иловатая, хлеб средственный, покосы хороши, лес дровяной. Крестьяне на пашне. Дворов 5, душ мужского пола 21, женского пола 11, площадь под поселением 1 дес. 1000 саж., под пашней 41 дес. 300 саж., под санными покосами 24 дес. 350 саж., под лесом 525 дес. 551 саж., неудобной земли 3 дес. 185 саж., всего 395 дес. 686 саж.

N209 (П-15). Пустошь Прилуки графа Гаврилы Ивановича Головкина. На суходоле. Покосы худые, лес дровяной. Площадь под санными покосами 9 дес. 216 саж., под лесом 52 дес. 818 саж., неудобной земли 300 саж., всего 62 дес. 878 саж.

N210 (С-52). Пустошь Симоновка графов Гаврилы Ивановича и Ивана Александровича Головкиных, Даниила Степановича Журавлева. По левой стороне верховья речки Таденки. Покосы худые, лес дровяной. Площадь под покосами 9 дес. 1100 саж., под лесом 400 дес. 2076 саж., неудобной земли 2 дес. 875 саж., всего 412 дес. 1457 саж.

N211 (Ж-2). Пустошь Жидовинова графов Гаврилы Ивановича и Ивана Александровича Головкиных. По обе стороны двух безымянных отвершков и на правом берегу речки Таденки. Земля иловатая, покосы худые, лес дровяной. Площадь под покосами 16 дес. 1600 саж., под лесом 700 дес. 718 саж., неудобной земли 5 дес. 1568 саж., всего 722 дес. 1776 саж.

2N0212 (П-16). Пустоши Прокудина, Семенская и Кривошейна Наталии Петровны, Василия и Якова Ивановых детей Арцибашевых. По обе стороны речки Таденки и при большой Каширской дороге. На речке мушная мельница об одном поставе. Земля иловатая с песком, хлеб средственный, покосы хороши, лес дровяной. Площадь под поселением 600 саж., под пашней 2 дес. 1700 саж., под покосами 15 дес. 2005 саж., под лесом 354 дес. 636 саж., неудобной земли 6 дес. 247 саж., всего 382 дес. 388 саж.

N213 (С-53). Часть пустоши Сижковой Натальи Петровны, Василия и Якова Ивановых детей Арцибашевых. На левых берегах реки Оки и речки Таденки, по обе стороны большой Каширской дороги и оврага безымянного на правой стороне. Покосы хороши, лес дровяной. Площадь под покосами 33 дес. 1058 саж., под лесом 344 дес. 1304 саж., неудобной земли 47 дес. 591 саж., всего 425 дес. 518 саж.

N214 (С-54). Часть пустоши Сижковой Анны Ивановой дочери Товаровой. На левом берегу реки Оки и по обе стороны большой Каширской дороги. Покосы хороши, лес дровяной. Площадь под покосами 5 дес. 600 саж., под лесом 73 дес. 1074 саж., неудобной земли 8 дес. 2210 саж., всего 87 дес. 1484 саж.

N215 (С-55). Часть пустоши Сижковой Ивана Михайловича Медведева. На левом берегу реки Оки и по обе стороны большой Каширской дороги и оврага безымянного на правой стороне. Покосы хороши, лес дровяной. Площадь под покосами 20 дес. 136 саж., под лесом 614 дес. 560 саж., неудобной земли 3 дес. 1840 саж., всего 38 дес. 1316 саж.

N216 (Е-2). Село Енино и деревня Никифорова с пустошами ведомства государственной коллегии экономии, что прежде была во владении Пафнутьева Боровского монастыря с выделенною церковной землею. Село по обе стороны речки Турьи и безымянных оврагов. Церковь деревянная благоверных князей Бориса и Глеба. Церковная земля на суходоле. Деревня Никифорова на правом берегу речки Городенки и речки Турьи на левой стороне. Дача по обе стороны большой Каширской дороги. Земля песчаная и каменистая, хлеб средственный, покосы хороши, лес дровяной, крестьяне на оброке. В селе Енино 24 двора, 97 душ мужского пола и 79 женского пола, в деревне Никифорова 22 двора, 109 душ мужского пола и 95 женского. Общая площадь под поселе-

ниями 28 дес. 130 саж., под пашней 438 дес. 1788 саж., под покосами 148 дес. 195 саж., под лесом 2583 дес. 1786 саж., неудобной земли 197 дес. 2138 саж., всего 3396 дес. 1087 саж.

N217 (Ж-3). Деревня Жидовинова Анисьи Ивановой дочери Товаровой, Михаила Афанасьева сына Устинова, Якимы Михайлова, Пелагеи Кирилловой детей Ребраковых. На левом берегу речки Таденки. Земля иловатая и песчаная, хлеб средственный, покосы хорошие, лес дровяной, крестьяне на пашне. Дворов 3, душ мужского пола 10, женского пола 8, площадь под поселением 11 дес. 1920 саж., под пашней 11 дес. 750 саж., под покосами 25 дес. 1350 саж., под лесом 999 дес. 1190 саж., неудобной земли 7 дес. 1827 саж., всего 1044 дес. 2237 саж.

N218 (М-9). Пустошь Мелихова Александра Александровича Нарышкина и Ивана Любимова сына Ерекова. По обе стороны речки Таденки. Покосы хороши, лес дровяной. Под покосами 14 дес. 963 саж., под лесом 455 дес. 747 саж., неудобной земли 2 дес. 105 саж., всего 471 дес. 1815 саж.

N261 (Е-4). Сельцо Елиники с пустошью Ивана Дмитриева сына Саминова. На правом берегу речки Елиники (Аленки). Дом господский деревянный. Земля иловатая, хлеб средственный, покосы хороши, лес дровяной, крестьяне на пашне. Дворов 8, душ мужского пола 21, женского пола 29, площадь под поселением 3 дес. 390 саж., пашни 82 дес. 900 саж., под покосами 12 дес. 235 саж., под лесом 593 дес. 558 саж., неудобной земли 6 дес. 182 саж., всего 697 дес. 1945 саж.

Таким образом в середине 18 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 распашек. Об этом же говорят и названия дач, среди которых присутствуют многочисленные пустоши: Мелихова, Кривошейна, Сижкова, Симоновка, Жидовинова, Прокудина, Семенская, Прилуки и др., то есть места ранее занятые поселениями, распашкой, 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.

Изменение структуры угодий на территории современного заповедника в период с момента Генерального межевания до реформы 1861 г. показаны на рис. 5.2. Однако, эти изменения были незначительными по сравнению с теми, что произошли после реформы 1861 года. Помещики, 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, засылая 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 (Земельная реформа в России, 1996).

В 1888 году был подробно разработан и издан специальный лесоохранительный закон: "Положение о сбережении лесов" (Рудзский, 1899). Этим законом все леса разделялись на защитные и незащитные. Защитные леса безусловно запрещались к вырубке. К защитной категории относились леса, сдерживающие сыпучие пески или препятствующие их распространению по берегам морей, рек, каналов и водохранилищ; леса защищающие от песчаных заносов города, селения, железные дороги, обрабатываемые земли и другие угодья; леса охраняю-

шие берега рек, каналов и др. от размывов и повреждений ледоходами; леса на крутых склонах, препятствующие образованию лавин, обвалов и проч. В незащитных лесах также вводился ряд ограничений. Перевести их в другие угодья можно было только при соблюдении нескольких условий. В любом случае в них запрещались опустошительные рубки. Нарушения правил влекли за собой взыскания лесовладельцам - нарушители были обязаны за свой счет искусственно облесить незаконно вырубленную площадь.

Согласно "Положения о сбережении лесов" 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.

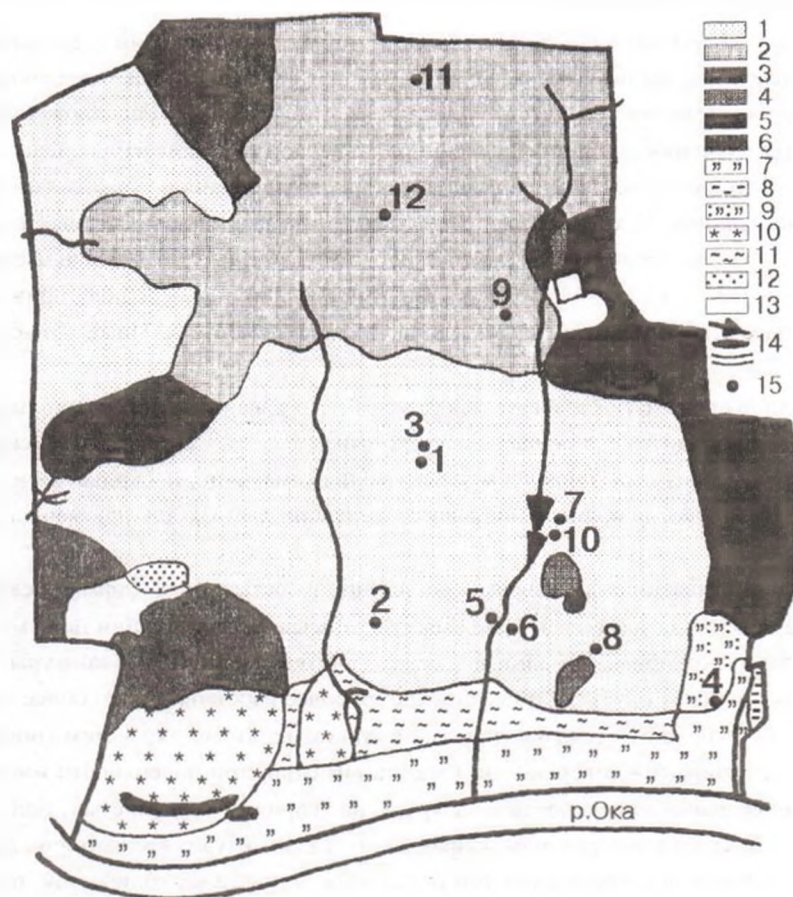


Рис. 5.2. Изменение расположения угодий на территории Приокско-Террасного государственного заповедника за период с 1774 г. по 1861 г. Условные обозначения: 1 - лес - лес, 2 - лес - вырубка, 3 - сенокос - лес, 4 - пашня - лес, 5 - сенокос - лес - вырубка, 6 - сенокос - лес - вырубка, 7 - сенокос - сенокос, 8 - сенокос - пашня, 9 - сенокос - мелколесье, 10 - пашня - сенокос, 11 - лес - сенокос, 12 - лес - пашня, 13 - пашня - пашня, 14 - реки, озера, запруды, 15 - участки опробования.

Fig. 5.2. Shift of the lands allocation within Prioksko-Terrasny Nature Reserve's area during the period from 1774 to 1861. Conditional designations: 1 - forest-forest, 2 - forest-clearcut, 3 - haymaking-forest, 4 - ploughed land-forest, 5 - haymaking-forest-clearcut, 6 - haymaking-ploughed land, 7 - haymaking-haymaking, 8 - haymaking-ploughed land, 9 - haymaking-pole stand, 10 - ploughed land-haymaking, 11 - forest-haymaking, 12 - forest-ploughed land, 13 - ploughed land-ploughed land, 14 - rivers, lakes, ponds, 15 - sample plot.

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 годы 75% территории заповедника были пройдены рубками ухода (Ленский, 1947). В военное и послевоенное время проводились массовые рубки сплошными лесосеками на топливо.

В 50-е годы текущего столетия часть открытой территории была вновь засажена лесом, преимущественно сосной.

Таким образом анализ рассмотренных данных позволяет сделать заключение о том, что практически вся территория заповедника существенно преобразована антропогенными воздействиями значительной интенсивности и длительности. На территории этого лесного заповедника, видимо, полностью отсутствуют участки леса достаточной протяженности (несколько десятков га), где древесные виды существуют на протяжении времени, сравнимого с длительностью жизни одного поколения зональных эдификаторов.

5.2.2 Реконструкция истории природопользования и динамики экосистем по почвенно-морфологическим признакам (метод "Археологии экосистем").

Для уточнения и детализации приведенных выше исторических сведений о динамике природопользования на территории заповедника, на нескольких ключевых участках был проведен детальный морфологический анализ почв по методу "Археологии экосистем", описанному в разделе 1.3. Расположение ключевых участков показано на рис. 5.2. Для изучения динамики почвенного покрова на каждом из ключевых участков закладывались траншеи длиной около 5 метров. Кроме детального описания почвенной морфологии в траншеях, на участках дополнительно описывались: 1) характер корневых систем разных видов и разных поколений деревьев, 2) типы современных вывалов и особенности оборачиваемого ими материала, 3) почвенные профили в подкомлевых участках деревьев разных поколений. На основании этих сведений по методике, приведенной в разделе 1.3, были выявлены некоторые этапы развития экосистем на ключевых участках. Ниже приведены результаты этих реконструкций.

Этапы развития приведены в последовательности от более древних к более современным. При описании каждого участка сначала приводится его общая характеристика, а затем - краткий перечень признаков, по которым выделялись этапы. Эти признаки приведены здесь очень схематично, поскольку они достаточно подробно описаны выше. В тех случаях, когда не было получено достаточно данных для подтверждения, вывод приведен со знаком вопроса.

Последовательность событий определялась по принципу остаточных форм: поскольку существенного приноса материала на поверхность (роста почвы вверх) в описываемой ситуации не отмечается, разновременные педотурбации захватывают примерно один и тот же слой почвы. При этом контуры новых педотурбаций накладываются на старые, и более старая форма оказывается более изрезанной, чем более молодая.

Во многих случаях отправным диагностируемым этапом развития экосистем (ноль-моментом реконструкции) оказался т.н. этап открытой поверхности. Под этапом открытой поверхности имеется ввиду состояние почвы, при котором минеральная поверхность не закреплена (корнями травянистых, подстилкой и т.п.) и субстрат может легко перемещаться в латеральном направлении. Такая ситуация характерна для перевеваемых песков и пашни. Судя по оценкам продолжительности отдельных этапов и их количеству, определяющим в совокупности глубину ретроспективы, этот исходный (нулевой) этап на описываемых участках имел место относительно недавно - в пределах двух-трех сотен лет, что говорит об относительной молодости растительного покрова, сформированного на стабилизировавшейся поверхности.

Участок I

Участок расположен в 36 выделе 25 квартала, на центральной части водораздела рек Таденки и Паниковки. Грунтовые воды стоят глубже 2.5 м. Песчаные отложения подстилаются суглинистой мореной на глубине 80-160 см. Древостой представлен 120-130 летними деревьями сосны, березы и ели высотой 25-30 м, диаметром 60-75 см, 50-65 см, 40-60 см соответственно. Кроме того, многочислен подрост ели, встречаются липы, преимущественно вегетативного происхождения, не старше 50 лет. В травянистом покрове преобладают кислица, зеленчук, брусника, костяника, ландыш, вейник, осока волосистая. На поверхности имеется подстилка мощностью до 5 см, скрепленная дерниной, в отдельных местах нарушенная вывалами деревьев.

По архивным данным, этот участок был покрыт лесом в период с конца 18 века до 60-х годов 19 века: по данным А И Каляева (1967-69), на начало 20 века здесь сохранялись сосновые насаждения.

Диагностируемые этапы развития:

- Этап открытой поверхности - расщипка: фрагменты мульч-гумусового горизонта, замещенные последующими вывалами в толщу почвы, следы большей увлажненности и специфические железистые морфоны.
- Переивание песков (выпас на залежи): возникновение тонкой субгоризонтальной слоистости осветленного песка.
- Заращение или засаживание сосной, в древостое присутствовала береза. Лес был светлым, редкостойным. (расстояние между деревьями 6-7 м): Впоследствии при распаде этого леса образовались обширные глубокие вывалы (до 1 м), захватившие верхние слои морены. Вывалы первого поколения по открытой (переивавшейся) поверхности глубокие, провернутые, с заполнением переднего клина слабогумусированным материалом и измельченными углями.
- Низовой пожар в сосново-березовом (возможно, с примесью других лиственных пород) лесу: наличие углистой массы в заполнении переднего клина вывалов деревьев первого поколения, дегтеподобная пропитка фрагментов песчаной массы, "гороховая" текстура с капсулами роющих насекомых. Ель в составе древостоя отсутствовала или имела в незначительном количестве: массовых вывалов после пожара не происходило.
- Накопление подстилки и модер-гумусового горизонта мощностью около 5 см: постепенный отпад берез с образованием провернутых вывалов.
- Формирование второго яруса из липы и ели (в современном древостое) под пологом деревьев первого поколения (насея по подстилке и частично - по вывалам деревьев первого поколения).
- Распад первого яруса древостоя с образованием провернутых березовых и непровернутых сосновых и еловых вывалов: быстрое локальное заглубление гумусированного материала на глубину до 70-80 см (рост гумусового горизонта вниз). Начало самоизреживания древостоя второго яруса: образование непровернутых вывалов, обрачивающих 20-50- см толщу почвы.

Участок 2

Участок расположен в 14 выделе 36 квартала на выпуклом бугре, сложенном борowymi песками. Уровень грунтовых вод ниже 1.5 м. Древостой представлен 150-летними деревьями сосны высотой 18-20 м, диаметром 20-35 см, и единичными березами. Расстояние между деревьями 5-7 м. В травянистом покрове брусника, ландыш, зеленые мхи. Почвы, вскрытые в траншее, относятся к скрытоподзолистым и карликовым подзолам. По архивным материалам, в конце 18 века - 60-х годах 19 века участок находился под лесом.

Диагностируемые этапы развития:

1. Сосновый лес: следы субвертикально ориентированных корневых систем с низкой долей органического материала в заполнении и крупных непровернутых вывалов старых деревьев
2. Пожар, сопровождавшийся последующим смывом материала вниз по склону. У подножия бугра, на котором расположен участок, мощность намытой толщи составляет 40 см; намытый осветленный песок имеет отчетливый розоватый оттенок, характерный для обожженного материала с примесью золы и перетертых углей.
3. После пожара (в 1840-х годах) участок засеивается или засаживается сосной, к которой примешался самосев березы (современный древостой): в подкомлевых позициях деревьев первого яруса имеются золыные скопления.
4. Накопление мор-гумусового горизонта.

5. Низовой пожар (или серия пожаров) в начале 20 века: уничтожается гумусовый горизонт и подстилка и приствольные повышания из хвои, образуются розоватые зольные скопления вокруг стволов, верхние слои почвы приобретают характерный розоватый оттенок
6. Выпадение большей части деревьев березы с образованием вывалов глубиной не более 50-60 см, замешавших верхний осветленный (золистый) материал с нижележащим желтым песком.

До описанного периода, вероятнее всего, прошло несколько циклов пожаров, уничтожавших подстилку и инициировавших снос песка, несмотря на существование соснового древостоя. Однако, из-за значительного смыва материала вниз по склону, эти этапы практически невозможно диагностировать. Сейчас идет накопление мор-гумусового горизонта, достигающего местами 5-7 см.

Участок 3

Участок расположен в 32 выделе 25 квартала, в верхней трети приводораздельной части склона к реке Таденке. Уровень грунтовых вод ниже 2 м. Песчаные отложения на глубине 60-100 см подстилаются суглинистой мореной. Верхний полог представлен единичными 130-летними деревьями сосны высотой 27-30 м, диаметром 45-75 см; 130-летними елями той же высоты, диаметром 40-60 см, березами высотой 25-27 м, диаметром 50-70 см; отдельными особями дуба и клена порослевого происхождения возрастом 100-150 лет, высотой около 25 м, диаметром 50-65 см. Второй ярус образован 50-летними липами, преимущественно вегетативного происхождения, а также приблизительно 50-летними, насеявшимися по пням срубленных деревьев, куртинами берез; отдельными 50-55летними кленами и порослевыми осинами. Встречается единичный еловый подрост и многочисленный подрост клена в травянистом ярусе. Травяной покров разрежен и состоит в основном из осоки волосистой, будры, звездчатки.

На поверхности почвы имеется подстилка мощностью до 2-3 см, а почвы на данном участке условно могут быть отнесены к четырем типам: дерново-подзолистой, дерново-палево-подзолистой, скрытоподзолистой и серой лесной. В почвенном покрове в целом, максимальна доля элементарных профилей, относящихся к серой лесной почве. Существенной особенностью почвенного покрова, кроме его комплексности, является наличие темноокрашенного модер-гумусового горизонта различной мощности - от 5 до 80 см. По архивным данным участок был покрыт лесом в период с конца 18 до 60-х годов 19 века; по данным А.И. Каляева (1967-69) на начало 20 века здесь сохранялись сосновые насаждения.

Диагностируемые этапы развития:

1. Этап открытой поверхности (распашка, сопровождавшаяся смывом верхней - 10-20-см части профиля ?): приближение ненарушенной оборачиванием границы между песком и мореной к дневной поверхности.
2. Заращение лесом с участием сосны, ели и березы: преобладают плоские непровернутые вывалы, не затрагивающие зону контакта песчаной толщи с мореной.
3. Выборочная рубка деревьев в возрасте 40-60 лет: следы корней от срубленных деревьев.
4. Небольшой низовой пожар в старом лесу, со сформированным гумусовым горизонтом: образование "капсулы" текстуры с капсулами роющих насекомых. Поселение широколиственных пород под вывалами и сосны.
5. Начало распада листовенных пород в I ярусе: обесструктуренная углистая масса ссыпана в передний клин провернутых березовых вывалов.
6. Рубка деревьев возрасте 120-150 лет (1941г): сохранились остатки сосновых пней; в результате произошло увеличение доли порослеобразующих пород и формирование современной структуры древостоя.

В конце 80-х годов текущего столетия после ураганного ветра произошли массовые ветровалы липы, укореняющейся по повышаниям, с образованием провернутых вывалов. На ветровальных участках увеличилась доля осины (при вегетативном размножении укореняющейся преимущественно по понижениям). Сейчас происходит медленный равномерный рост модер-гумусового горизонта вверх (за счет накопления опада и его переработки) и его быстрое локальное заглубление непровернутыми вывалами на глубину до 50см.

Участок 4

Участок расположен в 31 выделе квартала 41А на слабо выпуклом склоне южной экспозиции первой террасы Оки. В сухое летнее время вода в траншеи стоит на глубине 100-130 см. Первый ярус древостоя представлен 200-летними деревьями дуба. Диаметр стволов на высоте груди 60-80 см. До проведения выборочной рубки (около 70 лет назад) расстояние между деревьями составляло 140-160 см. В этом же ярусе встречаются отдельные клены 200-летнего возраста и несколько 70-летних осин и сосен (диаметром до 70 см) выросших в условиях хорошего освещения, соответствующих времени выборочной рубки в дубовом насаждении.

Второй и третий ярусы древостоя представлены разновозрастными липами, преимущественно вегетативного происхождения, располагающимися куртинами и липейными группировками. Условно можно выделить три поколения липы: 50-60 лет, 30 лет, 10-15 лет. Здесь же встречаются отдельные клены высотой 5-8 м, диаметром 8-10 см. В напочвенном покрове много кленового подроста. Травянистый ярус представлен неморальными видами - снытью, пролесником. Подстилка практически отсутствует, так как прошлогодний опад успевает перерабатываться дождевыми червями. Обилие дождевых червей дает возможность существовать на данном участке популяции кротов. Почвы представлены различными вариантами серых лесных с темным, хорошо сформированным гумусовым горизонтом мощностью до 40 см.

По архивным данным, участок находился в распахке не позднее, чем во второй половине 18 века, некоторое время использовался как сенокос, затем зарос мелколиственным лесом.

Диагностируемые этапы развития.

1. Этап открытой поверхности (приблизительно в середине - конце 16 века): обеднение верхней толщи почвы, смыв материала вниз по склону.
2. Заращение участка лесом, который просуществовал около двухсот лет. В нижней части профиля почвы, вскрытой в траншее, отчетливо диагностируются остатки вывальных ям от двух поколений крупных деревьев с глубокой и достаточно разветвленной субвертикально ориентированной корневой системой, при этом не отмечается запахивания гумусированного материала вывалами, что в совокупности характерно для сосновых насаждений.
3. Распахка участка (примерно, в первой половине 18 века), причем под пашню вносили органические удобрения, что привело к изменению характера гумусонакопления в почве (мор- или модер- гумус сменяется на мулль). Вероятнее всего, недалеко находилось поселение или (и) скотный двор, что согласуется и с архивными материалами (пустошь Сижкова в конце 18 века).
4. К середине 18 века поселение исчезло, заброшенная пашня заросла лесом, который срубили уже лет через 30: отмечаются следы разветвленных корневых систем срубленных деревьев (береза, осина?), диаметр корневых скоплений не превышает 1 м.
5. В конце 18 века, участок засадили дубом, предварительно подготовив (вспахав?) почву: подкомлевые участки дубов равномерно гумусированы, нижняя граница гумусового горизонта ровная, в пространствах между деревьями дуба не видны следы корневых систем других видов деревьев.
6. В настоящее время территория занята дубово-липовым лесом, который 70 лет назад был пройден выборочной рубкой (имеются многочисленные дубовые пни того времени). Локальные нерегулярные рубки проводились и позднее. Сейчас, благодаря ежегодному поступлению листовного опада и его переработке дождевыми червями, продолжается накопление гумуса в корнесобитаемом слое.

Участок 5

Участок расположен в 19 выделе 37 квартала, в нижней части пологого склона. Уровень грунтовых вод колеблется: летом вода стоит на глубине порядка 70 см, весной и осенью - 15-30 см. На глубине 70-80 см песок подстилается тяжелосуглинистой мореной. В трехярусном древостое преобладают сосна, ель и береза. Первый ярус состоит из 120-летних деревьев сосны высотой до 30 м, диаметром 30-60 см. Расстояние между деревьями 10-15 м. Около 50 лет назад проводилась выборочная рубка.

Второй ярус образован елью с единичной примесью березы. Ель имеет довольно большой разброс в возрасте (от 40 до 80 лет). Высота деревьев около 25 м, диаметр от 20 до 60 см. Третий ярус формируют деревья дуба высотой 8-10 м, диаметром 10-20 см. В травяно-моховом покрове преобладают зеленые мхи, черника, ожика волосистая, всейник лесной. В микропонижениях - куртины сфагнумов. Почвы участка представлены различными вариантами подзолистых глееватых почв, окрашенных в белесые цвета неконгруэнтных оттенков. По архивным данным участок с конца 18 века до начала 20 века находился под лесом.

Диагностируемые этапы развития:

Участок существовал в режиме регулярных пожаров, уничтожавших гумусовый горизонт. В почве фиксируется 3 пожарных прослоя.

1. Нижний пожарный прослой - погребенная поверхность, обогащенная углистыми частицами и илом, - говорит о нанесе песка на поверхность после пожара. Древесная растительность и гумусовый горизонт на момент пожара и отложения наноса отсутствовала - здесь было мелководье или болото.

Это согласуется с архивными материалами: в первой половине 18 столетия на реке Гаденке была построена запруда для мельницы. На территории участка образовался мелководный пруд. К концу 18 века плотина была разрушена, пруд спущен. По-видимому, расположенная выше по склону и выше по течению территория подвергалась воздействию пожара или распахке, что привело к значительному намыву светлого песка, обогащенного пылеватыми продуктами разрушения полевых шпатов.

2. Заращение еловым лесом (возможно, с примесью березы). Уровень грунтовых вод в этот период был достаточно высоким, деревья формировали поверхностную корневую систему: имеются следы плоских непровернутых вывалов деревьев этого поколения, которые не превышают глубины 40 см, практически не захватывая слоя наносов.

3. Пожар: практически одновременный распад верхнего яруса из ели в возрасте не менее 40-50 лет (следы плоских вывалов диаметром около полутора метров, запахавших на небольшую глубину угли и углистую массу).

4. Насев сосны, составляющей первый ярус современного древостоя. В этот период грунтовые воды стояли на глубине около 60-70 см: деревья сосны сформировали глубокую разветвленную корневую систему.

5. Пожар в сосновом лесу, уничтоживший накопившийся мор-гумусовый горизонт и приствольные повышения из хвои (органогенные слои выгорели до поверхности минерального субстрата): фиксируются фрагменты погребенной песчаными наносами углистой поверхности и зольные скопления в прикомлевой зоне современных деревьев сосны из I яруса.

6. В начале войны (1941 год) сосняк был пройден выборочной рубкой. В образовавшихся окнах поселились единичные особи березы, насаждалась ель. Уровень грунтовых вод поднялся (возможно, за счет устройства новой запруды): корневые системы этих деревьев - приповерхностные. Вывалами деревьев II яруса захватываются только верхние 20-40 см почвы, в вывальных ямах происходит накопление темноцветных органических донных отложений и прокраска осветленной минеральной основы соединениями окисного железа в прикорневых позициях травянистых растений. Изменение уровня грунтовых вод привело к подгниванию корней у сосен: они выпадают с образованием провернутых вывалов. В позициях между деревьями за время, прошедшее с момента последнего пожара (ориентировочно, 60-70 лет) сформировался мор-гумусовый горизонт мощностью около 5-7 (до 10) см.

Участок 6

Участок расположен в 23 выделе 37 квартала, в нижней части пологого склона к реке Гаденке. В летнее время года вода стоит на глубине 1,25 м. Песчаный нанос подстилается суглинистой мореной на глубине 1,7 м. Древостой представлен 120-летними соснами высотой около 30 м, диаметром 50-80 см; двумя поколениями ели: 120 лет (высотой 30 м, диаметром 40-70 см), и 40-50 лет (высотой 20-25 м, диаметром 15-25 см). Максимальный возраст деревьев ели второго поколения соответствует времени частичной вырубке сосны 50 лет тому назад. В

древостое встречаются примерно 50-летние деревья березы (диаметром 8-15 см) и дуба (высотой 7-12 м, диаметром до 20 см), выросшие в условиях недостаточной освещенности. Кроме того, многочислен подрост ели (до 20 лет). Подлесок состоит из бересклета и крушины. В травянистом ярусе - вейник, черника, зеленые мхи, кислица, плаун булавовидный. На поверхности почвы накапливается мощная хвойно-травянистая подстилка. Почвы относятся к разновидностям подзолистых, грунтово-оглеенных.

Диагностируемые этапы развития:

1. Лес, состоящий преимущественно из деревьев с субгоризонтальной приповерхностной корневой системой (ельник): фиксируется по реакции на пожар на следующем этапе.
2. Пожар, после которого деревья начали выпадать практически одновременно, замешивая обгоревшую подстилку. Размер вывальных структур, образованных в результате пожара (около трех метров), соответствует деревьям не менее, чем 60-80-летнего возраста. К моменту пожара лес начал изреживаться - на поверхности почвы имелся древесный опад: в траншее зафиксирован непровернутый вывал с многочисленными древесными углями (от корневой древесины) в составе отсыпки в вывальную яму. В отличие от вывалов, образовавшихся после пожара, этот вывал - компактный (диаметр поперечного сечения около 70-80 см при глубине около 60-70 см), в сечении он имеет форму, близкую к треугольной, что характерно для вывалов сосен с хорошо выраженным вертикальным центральным корнем. Это может говорить о наличии этапа соснового леса предшествовавшего поселению ели. Судя по рельефу дна вывальных ям, до поселения елового леса здесь была открытая поверхность: фиксируются понижения протяженностью около 4 м с перепадом высот около 30 см, что может быть связано с ваннами выдувания на подвижных песках существовавших до поселения лесной растительности; учитывая оба эти обстоятельства, можно предполагать, что поселению ельника предшествовали этапы открытой поверхности и зарастания подвижных песков сосной.
3. После пожара появился обильный самосев сосны (преимущественно по местам вывалов) с небольшой примесью ели, это поколение деревьев к настоящему времени достигло 120-летнего возраста.
4. Второй пожар, на большей части поверхности не приведший к выпадению деревьев: фиксируются погребенные песчаными наносами субгоризонтальные углистые прослои (песок приобретал подвижность после выгорания подстилки и т.п.). Целые древесные угли практически отсутствуют. Оба пожара приводили к полному выгоранию почвенного мор-гумусового слоя.
5. Этап гумусонакопления. Подсев березы и дуба под полог елово-соснового леса, фиксирующийся в современном древостое. В 1941-1942 годах была произведена рубка деревьев сосны, что привело к появлению многочисленного подроста ели. Часть особей ели "послерубочной" генерации имеет глубокую корневую систему, так как эти деревья приурочены к разлагающимся сосновым пням и корни молодых елей занимают места сгнивших глубоких корней срубленных старых сосен. За время, прошедшее с момента последнего пожара, сформировался гумусовый горизонт мощностью до 10 см в понижениях.

Участок 7

Участок расположен в 33 выделе квартала 31а на пологом (2-3°) склоне к правому притоку речки Гаденки (урочище Семеновская поляна). В настоящее время этот выдел используется как сенокос. Растительный покров - злаково - разнотравный с большим количеством однолетних корневых отпрысков осины. Почвенный покров участка подвергается интенсивному воздействию кротов, ходы которых прослеживаются здесь до глубины 90 см. Почва относится к дерново-подзолистому типу и до глубины 50-70 см обладает характерным для длительно распахиваемых почв горизонтным строением. Ниже прослеживаются следы от глубоких допахотных вывалов.

Диагностируемые этапы развития:

1. Сосновый лес: остатки вертикально ориентированных корней срубленных деревьев, заполненных ожелезненным негумусированным материалом. Интенсивная ожелезненность соответствует более влажным, чем современные, почвенным условиям.

2. Лес из деревьев с субгоризонтально корневыми системами (широколиственные породы и, возможно, ель), просуществовавший порядка 100 лет, постепенно распадаясь. Фиксируются остатки мелких вывалов от молодых деревьев (20-30-летнего возраста) и от крупных непровернутых вывалов (от деревьев не моложе 60-100-летнего возраста), диагностируемых с глубины 50-70 см современного почвенного профиля (выше лежащая часть изменена распашкой и перемешиванием кротами). В составе отсыпок вывалов присутствует значительное количество гумусированного материала.
3. Использование участка под постоянную (унавоживаемую) пашню. Первое время распашка сопровождалась эрозионным смывом верхней части профиля, а затем, после распашки вышележащей территории (участок 7), более активным намывом: в профиле отмечается два уровня нижней границы пахотного горизонта, причем нижняя (более ранняя) часть пахотного слоя имеет более темную окраску и более тяжелый гранулометрический состав.
4. Прекращение постоянной распашки, использование участка под периодически перепашиваемый сенокос.

Участок 8

Участок расположен в 8 выделе 40 квартала. Территория сильно заболочена из-за бобровой плотины на речке Таденке. Вода в траншее стояла в сухое время года на глубине 30-40 см, а в западинах микрорельефа - с поверхности. Древостой состоит из ели и сосны. В первом ярусе преобладает ель (85-90%), высотой 25 м, диаметром 50-70 см. Доля сосны в этом ярусе составляет около 15%, высота деревьев порядка 25 м, диаметр 60-70 см, возраст 120-130 лет. Второй ярус состоит из более молодых особей ели высотой 18-20 м, диаметром 20-40 см. Еловый подрост находится в угнетенном состоянии (маленькие приросты по высоте, много усохших особей). Нижний ярус образуют хвощ лесной, звездчатка средняя, сфагновые мхи. В наиболее сухих местах, на микроповышениях встречаются зеленчук и кислица.

Подстилка на поверхности почвы очень маломощная (около 5 см, за исключением приствольных повышений из хвои у сосен, достигающих 30 см), так как опад быстро разлагается с образованием черного, иловатого перегнойного горизонта. Почвы относятся к перегнойно-подзолистым грунтово-оглееным

Диагностируемые этапы развития:

1. К середине 19 века территория была заметно более сухой, на ней рос старый (приблизительно 100-летний) лес с участием хвойных и лиственных пород: фиксируются крупные провернутые вывалы старых деревьев (березы?), оборачивающие почву на глубину 50-70 см, и непровернутые еловые вывалы.
2. Пожар, произошедший во второй половине 19 века: многочисленные непровернутые вывалы елей, угли под комлями следующего поколения деревьев
3. Посадка или самосев сосны.
4. Подсев ели под полог сосны.
5. Около 50 лет назад была построена бобровая плотина на речке Таденке, благодаря чему резко изменился гидрологический режим, произошло заболачивание территории. Началось выпадение деревьев сосны с образованием провернутых вывалов за счет подгнивания корней. У деревьев ели, составляющих второй ярус, корневая система сформирована по повышениям (предыдущие вывалы, валжник и т.п.), в результате чего их вывалами захватывается только верхняя (20-30 см) органогенная часть почвы. За период, прошедший с момента последнего пожара (около 120-130 лет назад), сформировались мощные (высотой до 30 см) приствольные повышения из хвойного опада и гумусовый горизонт мощностью от 10-15 до 30 см.

Участок 9

Участок расположен в 9 выделе квартала 18А, на нижней трети склона к притоку речки Таденки. Вода в траншее летом стоит на глубине 60-90 см, весной и осенью - 20-40 см. Древостой разреженный и представлен куртинами березы 40-50-летнего возраста, диаметр деревьев 15-30 см. Это поколение насаилось на подгнившие пни отстоящие друг от друга на 12-15 м. В сообществе встречаются также отдельные особи ели возрастом от 1-5 до 60 лет. Травянистый покров состоит из светлюбивых видов, образующих довольно плотную дернину (осока

волосистая и злаки) Несмотря на отсутствие дождевых червей, подстилка не накапливается из-за незначительного количества опада - под злаково-осоковой растительностью формируется дернина мощностью 5-7 (до 12) см. Почвы относятся к дерново-подзолистым грунтово-оглеженным.

По архивным данным, на этом участке в конце 19 века была проведена сплошная рубка.

Диагностируемые этапы развития:

1. Распашка
2. Широколиственный или хвойно(сосново)-широколиственный лес: остатки вертикально ориентированных корневых систем от срубленных деревьев с большим количеством органических остатков в заполнении корневых полостей.
3. Сплошная рубка: остатки корней срубленных деревьев, преобразованных норами землероек
4. Поселение березы и ели: диагностируется по следам следующего этапа.
5. Низовой пожар: практически одновременное выпадение большей части деревьев ели с образованием непровернутых вывалов; отсыпка кусков обугленной подстилки на дно вывальных ям фиксируется по линзовидным морфонам, залегающим уровнем на глубине 25-40см на большей части стенки. Этому этапу соответствует увеличение увлажненности (застой влаги в вывальных ямах).
6. Вырубка оставшихся после пожара деревьев - поселение березы на пнях срубленных деревьев (эти деревья составляют верхний ярус современного древостоя).
7. Уплотнение, выравнивание поверхности почвы - выпас по свежей вырубке или сенокосение: накопление дернового (модер-гумусового) горизонта мощностью 10-12см.

Участок 10

Участок расположен в 26 выделе 31а квартала на крутом склоне (6-7°) к речке Таденке, над участком N7. Здесь выклиниваются жесткие (карбонатные) грунтовые воды.

Древостой образован березой, елью, липой, осинкой. Береза представлена деревьями двух поколений: отдельные деревья 100-120 лет, оставшиеся после рубки времен начала войны 1941 года, и послерубочная 50-летняя поросль. Популяция ели разновозрастная - включает особи от проростков до генеративных деревьев 60 лет. Деревья липы также разновозрастные, но не старше 50-60 лет, преимущественно вегетативного происхождения. Отдельные деревья осины того же возраста, что и послерубочная поросль березы. В травянистом ярусе - сныть, горец, василистник, крапива. Из-за активной деятельности кротов травянистый покров разрежен. Подстилка отсутствует из-за быстрой переработки опада дождевыми червями.

Почвы дерновые литогенные на элювии карбонатных пород (рендзины), характеризующиеся мощным темноокрашенным (черным), модер-муль-гумусовым горизонтом и близким к поверхности залеганием карбонатного рухляка (30-45 см). На поверхности карбонатных отложений залегают песчаный нанос мощностью от 5-7 до 40-45см, в пределах которого главным образом и сосредоточен гумусированный материал.

Диагностируемые этапы развития:

1. Этап открытой поверхности - вспашка: диагностируется по эродированности почвенного профиля, по крайней мере частично обусловленной почвенной суффозией (при распашке почв на двучленных песчано-карбонатных отложениях происходит интенсивное растворение карбонатных пород, подстилающих песчаный нанос, и проваливание, просыпка песка вниз - в образующиеся полости. При этом мощность песчаного наноса уменьшается, а его нижняя граница приобретает характерную фестончатую или языковатую форму). Кроме этого, под комлями деревьев, выросших здесь на следующем этапе, фиксируется копрогенный (муль-левый) гумусовый горизонт мощностью около 20 см с ровной нижней границей. Несмотря на выклинивание на участке, в настоящее время, грунтовых вод, застоя воды на этом этапе не происходило (см. характеристику следующего этапа).
2. Заращение участка березой (100-120 лет назад). Отдельные деревья этого поколения сохранились до настоящего времени. По-видимому, участок не был заболочен, так как березы смогли развить глубокую кор-

невую систему, захватив при последующем вываливании бывший пахотный и подпахотный горизонты и даже карбонатный рудняк.

3. Рубка (примерно 50 лет назад): появление пневой поросли березы (сейчас возраст порослевых деревьев около 50 лет); заболачивание территории: поколение деревьев, выросшее после рубки (береза, ель, осина) сформировало поверхностную корневую систему, не глубже 15-25 см. Современные вывалы оборачивают лишь очень небольшую почвенную толщу.

Участок 11

Участок расположен в 40 выделе квартала 8А на пологой части третьей надпойменной террасы Оки. Уровень грунтовых вод глубже 1.5 м.

Древостой густой, представлен преимущественно 30-летними деревьями осины (расстояние между ними 0.5-2 м), диаметр 10-20 см. На участке есть несколько куртин березы, насажившейся на подгнившие пни. В подросе присутствует ель, занесенная с прилегающих участков. Травяной покров сплошной, состоит из осоки волосистой, костяники, зеленчука. Песчаный нанос подстилается суглинистой мореной на глубине 80-100 см. Почва дерново-палево-подзолистая. По архивным данным, на этом участке в конце 19 века была проведена сплошная рубка.

Диагностируемые этапы развития:

1. Этап открытой поверхности.
2. Лес из деревьев с глубокими вертикально ориентированными корневыми системами (сосна и, возможно, дуб): фиксируется по корневым остаткам соответствующей формы.
3. Выборочная? рубка старовозрастной сосны. Корневые остатки ожелезнены, что говорит о большой увлажненности участка на этапе после рубки.
4. Пожар в сосновом лесу: фиксируется по следам следующего этапа.
5. Постепенный распад первого яруса древостоя. Крупные, глубокие непровернутые вывалы с небольшим количеством углистых (глубоко деструктурированных) органических остатков, отсыпанных на дно вывальных ям. В целом, картина соответствует более сухим, чем на предыдущем этапе, условиям.
6. Рубка: многочисленные светлые пятна от крупных корней срубленных деревьев с разветвленной корневой системой (старые березы и, возможно, сосны). Увеличение доли осины (фиксируется по следам следующего этапа), появление порослевых особей березы.
7. Низовой пожар в лиственном (осиновом) лесу: крупные древесные угли запаханы в передний клин и заднюю часть ям небольших (около 80 см в диаметре) округлых вывалов лиственных деревьев - на момент пожара на поверхности почвы имелся многочисленный древесный (веточный) опад.
8. Рубка: бурые корневые остатки от корней осин, преобразованные землеройками. В настоящее время осинник активно распадается, образуя небольшие провернутые вывалы, затрагивающие верхние 20-40 см почвенного профиля, что в конечном итоге приведет к гомогенизации верхнего палевого горизонта почвы. За 40-50 лет существования осинника со злаковым травяным покровом, с момента пожара до начала распада древостоя, образовался модер - гумусовый горизонт мощностью 5-7 см.

Участок 12

Участок расположен в 26 выделе 13 квартала, на верхней трети склона правого берега речки Паниковки. Вода в летнее время стоит в траншее на глубине 80 см; весной и осенью, особенно во влажные годы, на глубине 15-20 см. Песчаный нанос подстилается мореной на глубине 80-100 см.

Древостой разреженный, сформирован одновозрастными (50-летним) поколением сосны. Деревья с вертикально ориентированной корневой системой, высотой 20 м, диаметром 30-50 см. Есть в древостое и 50-летние деревья березы, поселившиеся на еловых пнях; у них корневая система приповерхностная, диаметр стволов на высоте груди 25-45 см. Расстояние между деревьями 7-10 м. Подлесок состоит из крушины. В травянистом ярусе - осока волосистая и злаки, образующие плотную дернину. Почва относится к типу серых лесных. По ар-

живным данным, на этом участке в конце 19 века была проведена сплошная рубка. По данным А.И. Каляева (1967-69), в 1918-20гг на участке произошел пожар.

Диагностируемые этапы развития:

1. Сосновый (или сосново-дубовый) лес: остатки вертикально ориентированных корневых систем.
2. Рубка. Следы крупных вертикально ориентированных корней прослеживаются на большую глубину, что соответствует относительно сухим условиям. В то же время, корневые остатки сильно ожелезнены, что индицирует повышение увлажненности участка в период после рубки.
3. Хвойно-широколиственный (елово-липовый?) лес: накопление мощного, не скрепленного дерниной, "генетического" модера - гумусового горизонта, характерного, в частности, для липняков.
4. Низовой пожар: фиксируется погребенный крыльями вывалов гумусовый горизонт, обогащенный углистой массой.
5. Распад древостоя с образованием крупных непровернутых вывалов.
6. Рубка лиственных деревьев (характер корневых остатков соответствует липе или осине). Протяженность траншеи была недостаточной для того, чтобы установить, как рубка соотносилась по времени с распадом древостоя - возможно, она проводилась до начала распада и до пожара.
7. Вырубка ели: сохранились еловые пни, срубленные ориентировочно 60 лет назад, на которые насаждалась береза, составляющая верхний ярус современного древостоя.
8. Изменение гидрологической обстановки - увеличение увлажненности участка: корневые системы следующего поколения деревьев расположены в меньшем по мощности слое, чем корневые системы предыдущего поколения; современная глубина верховодки меньше, чем глубина корнесобитаемого слоя предыдущего поколения деревьев.
9. Посадка (культуры) сосны с примесью самосева березы: сосны растут правильными рядами, березы - по повышениям (пням).

Взрослые деревья сосны в большинстве случаев обламываются без образования вывалов. Корневая система берез сосредоточена в приповерхностном слое, при вывалах затрагиваются лишь верхние 15-25 см. На современных вывалах преимущественно возобновляется крушина, в незначительном количестве - береза и сосна. После распада верхнего яруса на участке, по-видимому, образуется редины и будет продолжаться накопление дернины.

Выводы:

Особенностью почвенного покрова заповедника является его высокая мозаичность - в близких геоморфологических и гидрологических условиях почвенный покров оказывается различным. На наш взгляд, это связано со сложной историей развития экосистем на этой территории, в значительной мере определявшейся характером природопользования.

На обследованных почвенных разрезах и траншеях не было обнаружено участков с "равновесным" гумусовым горизонтом, по мощности соответствующим глубине слоя опорных корней (см. раздел. 1.3).

В ходе рекогносцировочного обследования, предшествовавшего закладке траншей, достаточно мощный гумусовый горизонт (мор, мощностью около 40см) был отмечен только на одном участке (29 выдел в 12 квартале). сейчас здесь произрастает старовозрастный ельник. В остальных случаях гумусовый горизонт был либо весьма маломощный, что связано с недавними пожарами (часто отсутствуют даже приствольные повышения из хвои у 130-150-летних сосен), либо достаточно мощный, но находящийся в процессе изменения (оглеения, смены типа гумусонакопления с мулля на модера- или мор-гумус и т.п.), что связано с его происхождением за счет использования почвы в качестве унавоживаемой пашни.

Муллевый характер гумусового горизонта, фауна дождевых червей и ассоциированных с ними кротов, характерны только для старопашотных почв, в остальных случаях образуется мор- или модера-гумусовый горизонт.

Признаки пожаров отмечены на большинстве участков. Наиболее частому воздействию пожаров подвергались участки 2, 5 и 6, расположенные в юго-восточной части заповедника.

Часть участков в прошлом находилась в распахке, причем в ряде случаев можно выделить два этапа: 1) временное удобряемое поле; 2) постоянное унавоживаемое поле.

Следы многократных рубок отмечены в небольшой части разрезов, возможно, именно потому, что большая часть территории относительно недавно прошла через сплошные рубки или пожары в хвойных насаждениях, состоящих их видов не дающих травматической пиевой поросли. Это привело к подвижности песков и соответствующему стиранию в верхней части профиля признаков предшествующего этапа существования.

Распахка, пожары и рубки чередовались на разных участках в разной последовательности и с разной частотой, при этом размер участков, имеющих однотипный характер изменения, в основном составляет от нескольких гектаров до нескольких десятков гектаров.

На основании анализа обследованных участков можно наметить следующие характерные сценарии динамики экосистем, реализовавшиеся на территории заповедника в последние 200-250 лет:

1. Вспашка с внесением органических удобрений (сенокосение) 2. Заращение мелколиственным лесом (береза + осина, в случае сенокосения доля осины выше). 3. Поселение под пологом мелколиственных деревьев широколиственных пород и ели. 4. Рубка с последующим выпасом 5. Сбой дернины, перевевание песков. 6. Заращение сосной с примесью березы. 7. Накопление мор-гумусового горизонта, поселение ели и широколиственных пород. 8. Пожар 9. Выпадение ели 10. Накопление мор-гумусового горизонта за счет поступления опада при отсутствии дождевых червей, подсев широколиственных пород и ели под полог сосны

Дальнейшая дихотомия может быть обусловлена (кроме режима рубок) пожарами: повторные пожары при большом возрасте древостоя могут способствовать выпадению ели и сохранению дуба, имеющего заглубленную корневую систему; при отсутствии пожаров ель может обгонять дуб в росте и создавать неблагоприятную для него световую обстановку. В отличие от елового опада, переработка которого осуществляется в данных условиях по типу мор-гумуса, опад широколиственных пород в данных условиях в отсутствие дождевых червей перерабатывается в модер-гумус, который более устойчив к низовым пожарам

Переход от соснового древостоя к еловому (этап 6-7) может лимитироваться частотой пожаров: при систематических низовых пожарах, в частности, происходящих на фоне злакового или волосистоосокового покрова в сосняках, накопления гумусированного слоя с возрастом не происходит - напротив, в результате озоления происходит накопление на поверхности почвы пылеватого слоя нерастворимой фракции золы ("пожарный подзол").

5.3. Экологический и демографический анализ растительных сообществ заповедника

Для оценки возможностей восстановительных смен на территории заповедника были проанализированы сначала конкретные растительные сообщества, а затем группы сообществ - биотопы и группы биотопов в пределах территориальных контуров. В начале данного раздела рассматривается экологическая диагностика конкретных растительных сообществ в связи с их положением на основных вариантах подстилающих пород (ледниковой морене, известняках, глинах) и в связи с глубиной их перекрытия аллювиально-флювиогляциальными песками. Такой анализ дает возможность, с одной стороны, оценить актуальное состояние экотопа, в данном случае очень сильно преобразованного антропогенными воздействиями (см. Раздел 5.3). А с другой стороны, подойти к косвенной оценке потенциального экотопа и сделать заключение о наличии или отсутствии экотопически детерминированных вариантов растительных сообществ и их групп в реконструированном варианте растительного покрова. Выяснение потенций явно различающихся реальных экотопов возможно как путем прямого (измерения экологических параметров) так и косвенного анализа местообитания по экологическим шкалам.

Анализ растительных сообществ по экологическим шкалам Д. П. Цыганова (1983) учитывал различия местообитаний по подстилающим породам и глубине перекрытия их песками. По фактору трофности проанализированные сообщества разделились на две группы: все участки на морене, вне зависимости от глубины перекры-

тия песчаным плащом, имели более низкие средние баллы, чем участки на известняке и глине (рис. 5.3а) Местобитания с различными подстилающими породами оказались неразличимыми по данному фактору (диапазоны изменчивости перекрываются), некоторые различия отмечены лишь при наибольшей глубине перекрытия песками (рис. 5.3б). Сходное распределение сообществ получено при анализе по шкалам богатства почвы азотом и по кислотности почв: на морене почвы более бедные и кислые. Несколько отличная картина обнаруживается при балловой оценке влажности почвы, которая показывает достаточно четкую связь с мощностью песчаного плаща, а не с вариантами подстилающих пород. Значительное перекрытие диапазонов по шкалам трофности, богатству азотом, влажности и кислотности почв, т.е. наличие общего экологического пространства в пределах разных подстилающих пород и разной мощности песчаных наносов, дает возможность предположить, что потенциально, на большей части территории заповедника, занятой разными подстилающими породами: мореной, известняками, глиной и имеющими разную глубину песков, возможно существования сходных растительных сообществ.

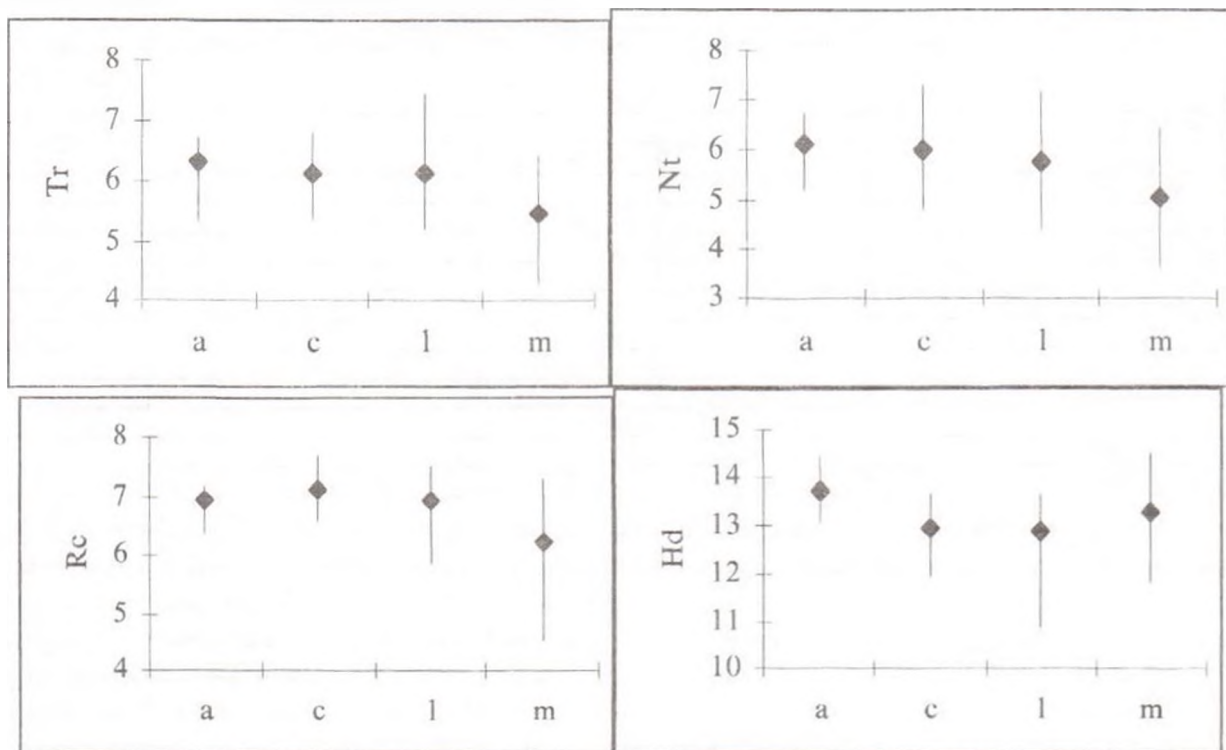


Рис. 5.3а. Балловая экологическая оценка растительных сообществ. Шкалы: Hd - увлажнения почвы, Nt - богатства почвы азотом, Rc - кислотности почвы, Tr - богатство почвы. Подстилающие породы: а - аллювий, с - известняки, l - глины, m - морена.

Fig. 5.3a. Ecological assessment of the communities by the score. Score scales: Hd - soil humidity, Nt - soil richness of nitrogen, Rc - soil pH, Tr - soil fertility. rock: a - alluvium, c - lime, l - loam, m - moraine.

Косвенным подтверждением этого предположения является наличие на известняках, глинах и морене растительных сообществ с высоким видовым разнообразием (от 35 до 45 видов на 100 м кв.), в которых господствуют виды одной и той же эколого-ценотической группы - неморальные (более 50%), а виды другой эколого-ценотической группы - бореальные - представлены небольшим числом (до 20%). В то же время отдельные участки на морене явно отличаются актуальным состоянием экотопа и в настоящее время имеют специфическую флору (табл. 5.1).

Более подробно экологическая диагностика экотопов (с использованием инструментальных методов) для части территории заповедника изложена в следующем разделе. Здесь же необходимо подчеркнуть, что, несмотря

ря на длительное и сильное антропогенное воздействие, большая часть флоры потенциально способна существовать во всех вариантах экопопов. Реально восстановительные сукцессии определяются как возможностями воспринимающего экотопа, так и возможностями поступления и приживания зачатков

Наиболее четко демулационные процессы в конкретных сообществах можно отследить по состоянию онтогенетических спектров деревьев и кустарников.

Анализ онтогенетических спектров древесных видов в сообществах заповедника позволил выделить следующие их типы: инвазионный, нормальный, регрессивный, а также переходные типы между нормальным и инвазионным и между нормальным и регрессивным и, наконец, тип фрагментарного спектра. Распределение конкретных ценопопуляций древесных видов по указанным подразделениям приведено в таблице 5.2.

Таблица 5.1. Связь видового богатства и доминирования эколого-ценотических групп

Relation between the species richness and domination of the ecological-coenotic groups.

Число видов на 100 кв м	Сумма описаний	Число описаний с господством.				
		неморальных	бореальных	нитрофильных	борных	лугово-опушечных
<i>мерена</i>						
до 20 видов	72	19	50	1		2
до 40 видов	99	32	60			7
>40 видов	19	8				11
<i>известняки</i>						
до 20 видов	13	13				
до 40 видов	27	23	2			2
>40 видов	14	6				8
<i>рощи</i>						
до 20 видов	6	6				
до 40 видов	13	11			2	
<i>слюдни</i>						
до 20 видов						
до 40 видов	9	6	1	2		

Как следует из таблицы 5.2, нормальные ценопопуляции, свидетельствующие об устойчивом самоподдержании вида в конкретных сообществах, характерны в первую очередь двум видам: липе сердцевидной (23 популяции) и ели обыкновенной (34), что соответственно составляет 27% и 43% от общего числа исследованных популяций этих видов. Наряду с нормальными для этих видов свойственны инвазионные и нормально-инвазионные ценопопуляции (табл. 5.2). В сумме их около 90% для каждого из рассмотренных видов деревьев.

Сравнительно редко нормальный тип спектра можно обнаружить в популяциях обеих берез. Наряду с нормальными, у этих видов с такой же частотой встречаются инвазионные ценопопуляции и значительно чаще регистрируются фрагментарные типы спектров. Ценопопуляции остальных видов имеют состояние, которое по онтогенетической структуре далеко от равновесного.

На сегодняшний момент чаще всего ценопопуляции деревьев имеют фрагментарные и нормально-прерывистые онтогенетические спектры, реже встречаются инвазионные и регрессивные. Фрагментарный тип спектра отражает состояние ценопопуляции, когда она представлена особями какой-либо одной онтогенетической группы или двух групп, но на разных концах онтогенетического спектра.

Как правило, такие ценопопуляции малочисленны. Фрагментарные спектры ценопопуляций отражают возможность видов эпизодически возобновляться, но устойчивое существование таких популяций легко может нарушить любое случайное экзогенное воздействие.

Наибольшая доля фрагментарных спектров отмечена для ценопопуляций дуба черешчатого, далее следуют березы бородавчатая и пушистая, затем остальные виды (табл. 5.2). Судьба видов, у которых фрагментарные спектры имеют значительное распространение, будет сильно зависеть от изменений всего массива (или значительной его части), а не только от развития тех сообществ, где в настоящий момент они существуют. Если воз-

возможности приживания потомства в таких ценопопуляциях со временем увеличиваются, то они начинают приобретать нормально-прерывистый, а затем и нормальный тип онтогенетического спектра

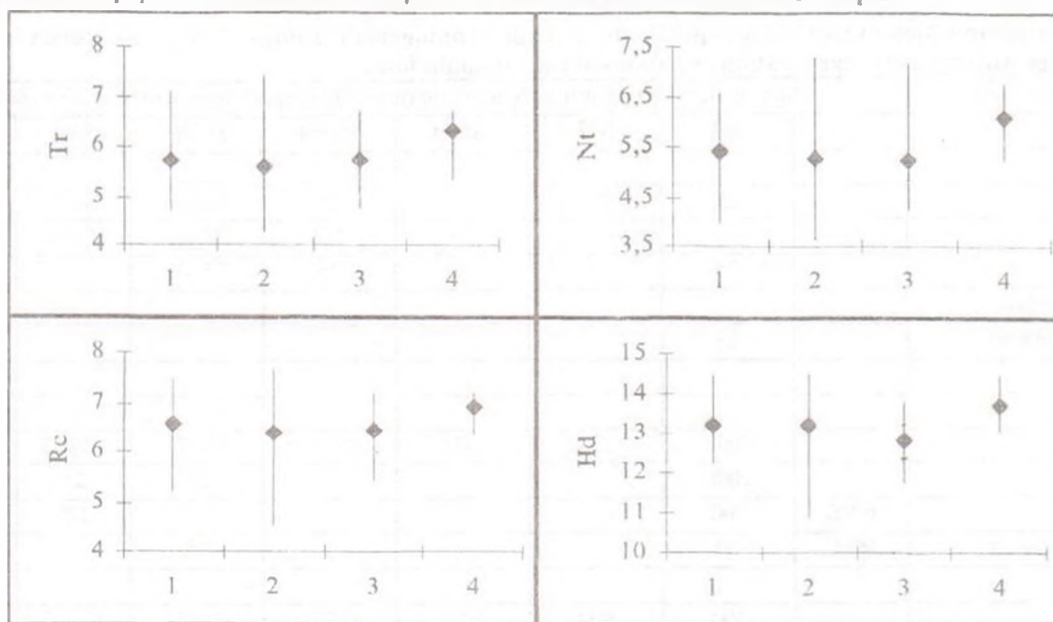


Рис.5.36. Балловая экологическая оценка растительных сообществ. Шкалы Hd - увлажнения почвы, Ni - богатства почвы азотом, Rc - кислотности почвы, Tr - богатство почвы. Глубина перекрытия подстилающих пород песчаными отложениями. 1 - меньше 75 см, 2 - 75 - 125 см, 3 - 125 - 200, 4 - больше 200 см

Fig.5.3b. Ecological assessment of the communities by the score. Score scales: Hd - soil humidity, Ni - soil richness of nitrogen, Rc - soil pH, Tr - soil fertility. Depth of sandy sediments: 1 - less than 75 sm; 2 - 75-125 sm; 3 - 125-200 sm; 4 - more than 200 sm.

Таблица. 5.2. Встречаемость типов онтогенетических спектров популяций деревьев и кустарников в демулационных сообществах.

Occurrence of ontogenetic spectrum types of trees and shrubs in successional communities.

Вид	Типы онтогенетических спектров (число популяций, шт)						сумма
	инвазионный	нормально инвазионный	нормальный	нормально регрессивный	регрессивный	фрагментарный	
<i>Pinus sylvestris</i>	1			21	47	14	83
<i>Betula verrucosa</i>	7		5	28	11	24	75
<i>Betula pubescens</i>	8		8	34	5	20	85
<i>Populus tremula</i>				20	6	13	39
<i>Picea abies</i>	11	32	23			19	85
<i>Tilia cordata</i>	27	8	34			10	79
<i>Quercus robur</i>	14	15			9	44	82
<i>Padus avium</i>	8					3	11
<i>Acer platanoides</i>						2	2
<i>Ulmus glabra</i>			1			2	3
<i>Fraxinus excelsior</i>						1	1
<i>Malus sylvestris</i>	1						1
<i>Salix caprea</i>	2						4
<i>Corylus avellana</i>	9		1	1	2		13
<i>Sorbus aucuparia</i>	13					7	20
<i>Alnus glutinosa</i>	2			6		1	9

Таблица 5.3. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев и возраст онтогенетических групп разных видов в сообществах, где наиболее активно восстанавливаются ценопопуляции липы

Ontogenetic composition of tree coenopopulations, and age of ontogenetic groups of different species in communities with the best regeneration of basswood coenopopulations.

Квартал- выдел	Численность онтогенетических групп (шт./га) / возраст модельных особей (лет)/							
	j	im1	im2	v1/лет	v2/лет	g1 /лет	g2 /лет	g3 /лет
25-23								
липа		25	350	600	75	150/34	50/71	
ель				25	125	25/85	100/81	
дуб		25			25	25/76		
береза бородав.								25/100
клен остролиств.		25						
сосна								25/124
41-36								
липа		2000	225	100	100/27	250/31	150/53	
дуб		1000				25	25	125/117
лещина	6000	700					275	
клен остролиств.	9000	9000				25		
12-1								
липа		100	400	325	475/20	200/34	325/63	
сосна								50/114
береза бородав								50/90
береза пушистая								75/69

Таблица 5.4. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев и возраст онтогенетических групп разных видов в сообществах, где наиболее активно восстанавливаются ценопопуляции ели.

Ontogenetic composition of tree coenopopulations, and age of ontogenetic groups of different species in communities with the best regeneration of spruce coenopopulations.

Квартал- выдел	Численность онтогенетических групп (шт./га) / возраст модельных особей /лет							
	j	im1	im2	v1 /лет	v2/лет	g1/лет	g2/лет	g3/лет
31а-30								
сосна					50	50	175/54	
ель	625	1025	625	450	150/37	50/38	125/121	
береза бородав					50	50	150/40	
дуб		1000		25				
24-29								
ель			25	50	50/68	325/42	275/55	
береза бородав.							50	175/125
осина	7000	5000					50/91	
липа						25		
31а-21								
ель		1000	150	100/38	200/55	200/65	25	
сосна							25/47	
береза бородав							75	50/75
береза пушистая						25	750	300
осина						50		25

Для липы характерен небольшой разрыв в абсолютном возрасте между материнским поколением и взрослеющим новым поколением, что свидетельствует о сравнительно небольшом времени восстановления ценопопуляций этого вида. В то же время у ели разница в абсолютном возрасте между старыми генеративными и виргинильными или молодыми генеративными особями может составлять около 80 лет. Это показывает, что восстановление полноценности у ели длится многие десятилетия. Судя по историческим данным, часть старых

генеративных особей ели может быть остатками старых культур. В этом отношении наиболее показательными являются онтогенетические спектры ели и липы (табл. 5.3, 5.4). В ценопопуляциях этих видов часто хорошо представлена генеративная фракция, а виргинильные и (или) молодые генеративные особи более малочисленны. Новая волна возобновления фиксируется по достаточной численности иматурных и ювенильных растений.

Нормальные ценопопуляции, восстановившиеся из популяций с фрагментарными онтогенетическими спектрами, обычно имеют в своем составе значительное количество старых особей. Однако нормальные ценопопуляции могут формироваться и из инвазионных еще задолго до начала старения материнского поколения. Нормальные ценопопуляции такого типа, как правило, имеют левосторонний спектр, в котором преобладают особи прегенеративных возрастных состояний и практически отсутствуют средневозрастные и старые генеративные деревья (табл. 5.3., 5.4).

Таблица 5.5. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев и возраст онтогенетических групп разных видов в сообществах, где наиболее активно восстанавливаются ценопопуляции двух и более зональных эдификаторов (ели, липы, дуба).

Table 5.5. Ontogenetic composition of tree coenopopulations, and age of ontogenetic groups of different species in communities with the best regeneration of coenopopulations at least two key species (spruce, basswood or oak).

Квартал-выдел	Численность онтогенетических групп (шт./га) / возраст модельных особей (лет)							
	j	im1	im2	v1/лет	v2/лет	g1/лет	g2/лет	g3/лет
40-5								
липа	25	375	1150	375	500/24	200/37	50/57	
ель	25	100	100			25	25	
сосна				25	25	100/62	25	25/66
береза бородав.						25	200	400/58
24-22								
ель		4000	25		50/46	75/46	225/102	
дуб		1000		50	175	100/39		
сосна							50	25/124
береза бородав.			25	50	25	25		
40-8								
ель	5000	5000	225	75/34	25	50/42	450/104	
дуб	3000	1000			50/49			
береза бородав				50	25		25	25/56
сосна								25/110
липа			50	25				
осина							100	

Как уже было отмечено, из всего набора древесных эдификаторов только два вида (ель и липа) представлены полночленными или практически полночленными ценопопуляциями. Несмотря на общее сходство ценопопуляций этих видов, между ними существуют довольно значительные различия, от которых зависит дальнейшая динамика сообществ. У ели нормальный тип спектра наблюдается только в тех ценозах, где верхний ярус сформирован либо елью, либо березой (Табл. 5.4). В сообществах с доминированием липы в верхнем ярусе ель редко имеет нормальный тип спектра и, как правило, в этих же сообществах ель имеет более низкую численность, по сравнению с липой, во всех онтогенетических группах.

Выше были рассмотрены популяции видов, которые в разной степени, но проявляют заметную тенденцию увеличения численности своих ценопопуляций за счет выживания подроста под пологом леса. Теперь рассмотрим ценопопуляции видов, для которых возможности приживания подроста со временем уменьшаются или отсутствуют вовсе. Дуб черешчатый, мощный эдификатор широколиственных лесов, на территории заповедника сегодня не имеет нормальных ценопопуляций. Изредка встречаются лишь инвазионно-нормальные ценопопуляции (табл. 5.2 - 5.5), но и в них возможности восстановления онтогенетической полночленности не очень большие. В этих же сообществах ценопопуляции ели более многочисленны по всем соответствующим онтогенетиче-

ским группам. В большинстве ситуаций ценопопуляции дуба фрагментарные, и восстановление полноценного онтогенетического спектра в них сильно затруднено. В одних сообществах отсутствуют условия для нормально-го развития молодых растений дуба из-за сильного затенения (мощный II или III ярусы из липы, ели, липины). В других случаях (березняки и сосняки), обильный подрост дуба сильно повреждается копытными и до взрослого состояния доживают лишь немногочисленные и сильно поврежденные деревья.

Ценопопуляции сосны обыкновенной служат наиболее ярким примером деградации фрагментарных ценопопуляций в регрессивный тип. Онтогенетические спектры этого вида, приведенные в таблицах 5.3 - 5.5., не вызывают сомнений в том, что по мере распада материнского поколения сосны в этих сообществах новое поколение сформируется из многочисленного подроста других видов (липы, ели и даже березы), которое сменит сосну в I ярусе. Поэтому не случайно в общей выборке ценопопуляций именно у сосны отмечено максимальное число регрессивных ценопопуляций, которые представлены особями одной, реже двух онтогенетических групп генеративной фракции. Следует отметить, что у этого вида практически отсутствуют как нормальные, так и инвазионные ценопопуляции, т.е. с момента заповедания в ценопопуляциях сосны не возникали благоприятные для возобновления условия.

Сходные популяционные позиции имеют оба вида берез и осина. Только эти виды находятся на более ранних этапах деградации из-за сильной экспансии их на вырубки в последние годы, предшествующие заповеданию. В настоящее время нормальные и инвазионные ценопопуляции берез формируются в редких для заповедника ситуациях. Обычно они наблюдаются в сильно разреженных сообществах из сосны, дуба или берез.

Данные об онтогенетическом составе ценопопуляций представляют косвенную информацию об возможных изменениях в популяциях деревьев по мере старения материнского поколения. Для выяснения степени надежности онтогенетических прогнозов было проведено сопоставление количественных характеристик в древостоях, которые представляют прямой временной ряд (длина ряда 23 года). Для 35 выделов в лесах с доминированием сосны, ели, березы определено изменения доли видов в составе древостоя (суммарный запас в верхних ярусах). Данные реального перераспределения доминантов древесного яруса в целом подтверждают демографические прогнозы, хотя интенсивность выявленных тенденций на каждом конкретном выделе проявляется неодинаково (рис. 5.4а,б.).

Обобщая популяционные и таксационные характеристики можно утверждать, что среди видов, ценопопуляции которых отмечены в большинстве исследованных сообществ, можно выделить две группы с различной перспективой изменения их ценопопуляций. Первую группу образуют липа, ель, (изредка дуб), т.е. виды, которые способны восстановить устойчивую разновозрастную структуру в сообществах, где они доминируют в верхнем ярусе, или могут расселяться за пределы нынешних сообществ и восстанавливать нормальные ценопопуляции в соседних благоприятных для инвазии сообществах.

В настоящее время наибольшей активностью обладает ель и липа, которые смогли сформировать разновозрастные ценопопуляции в дубняках, ельниках, сосняках, березняках и осинниках. Дуб занимает несколько двойственную позицию. С одной стороны, в ныне существующих дубняках возобновление дуба подавляется липой, а, с другой, - отмечается экспансия дуба в разреженные светлые сосновые и березовые леса и редины. Вторую группу образуют ценопопуляции сосны, берез и осины, т.е. видов, которые с разной интенсивностью сокращают численность и переходят в регрессивное состояние, постепенно исчезая из состава сообществ.

Наиболее далеко процессы деградации зашли в популяциях сосны. Этот вид в ближайшие десятилетия из доминанта многих сообществ превращается в ассектатора. Видимо, возобновление сосны в массиве заповедника невозможно в отсутствие нарушений (пожары, рубки). Дополнительным фактором в подавлении успешного возобновления сосны является высокая повреждаемость подроста многочисленной популяцией лося на территории заповедника.

В ценопопуляциях берез процессы деградации выражены в несколько меньшей степени, чем в ценопопуляциях сосны. Однако, и эти виды в ближайшие десятилетия уступят доминирующие позиции и станут ассектаторами во многих сообществах. В качестве ассектаторов, они могут неопределенно долго держаться в массиве.

используя для приживания свежие вывалы, образующиеся в настоящее время практически во всех типах сообществ с участием старых деревьев сосны, ели и берез.

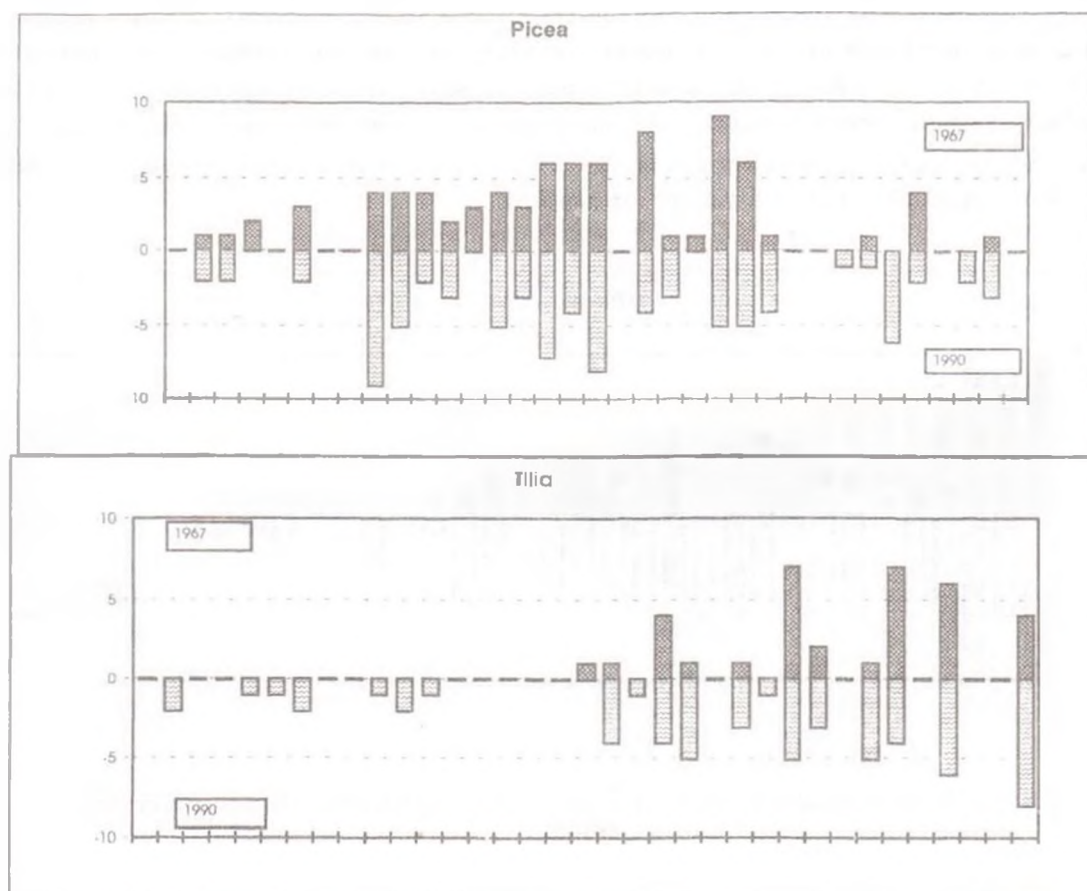


Рис. 5.4а. Изменение доли ели и липы в формуле древостоя (неопубликованные данные Н.А. Костенчука). Ось Y - доля вида в формуле древостоя, ось X - учетные площадки ранжированные по уменьшению доли сосны в древостое
 Fig. 5.4a. Alteration of portion of spruce and basswood during succession; estimated by relative sum basal area (unpublished data of N.A. Kostenchuk). Y axis - scores from 1 to 10, X axis - sample plots arranged by declining of pine basal area

Позиции осины сходны с положением берез, но с той разницей, что этот вид имеет преимущества при вегетативном возобновлении. В современных сомкнутых осинниках многочисленные корневые отпрыски преждевременно отмирают, не образуя жизнеспособного молодого поколения. Однако, по мере старения древостоев можно ожидать нормального развития подроста данного вида и формирования разновозрастных ценопопуляций.

Среди относительно малочисленных видов необходимо выделить три: черемуху, рябину и лещину. Эти виды представлены значительным числом инвазионных ценопопуляций (табл. 5.2.) Особенно часто встречаются они у рябины.

Подводя итог анализа демографической структуры ценопопуляций, можно составить предварительный прогноз изменения популяционной структуры и ценотических позиций основных древесных и кустарниковых видов. Сосна, березы и осина в ближайшие десятилетия перейдут в состав ассектаторов, имеющих преимущественно регрессивные или фрагментарные онтогенетические спектры. В лесном массиве заповедника останется два доминирующих вида: ель и липа. Господствующим типом спектра в ценопопуляциях этих видов будет нормальный. В качестве субдоминанта в некоторых сообществах будет выступать дуб, однако его позиции могут

быть устойчивыми лишь вне территории сплошного распространения липы и ели. Несомненно, что описание ценопопуляционной структуры древесных видов в отдельных сообществах позволяет дать лишь предварительные прогнозы демутационных процессов в лесах заповедника. Учитывая большие площади массива, занятые в настоящее время популяциями видов R стратегии (сосна, березы, осина), в которые успешно внедряются оба эдификатора: ель и липа, оценить шансы того или иного вида в демутационных процессах на конкретных территориях внутри заповедника, можно только располагая данными об особенностях пространственного размещения плодоносящих особей и подростка. Такой анализ, проведенный на основе материалов лесоустройства, представлен в Разделе 5.6, где в качестве анализируемых объектов выступают не отдельные сообщества, выделенные по доминантному признаку, а крупные контуры растительности.

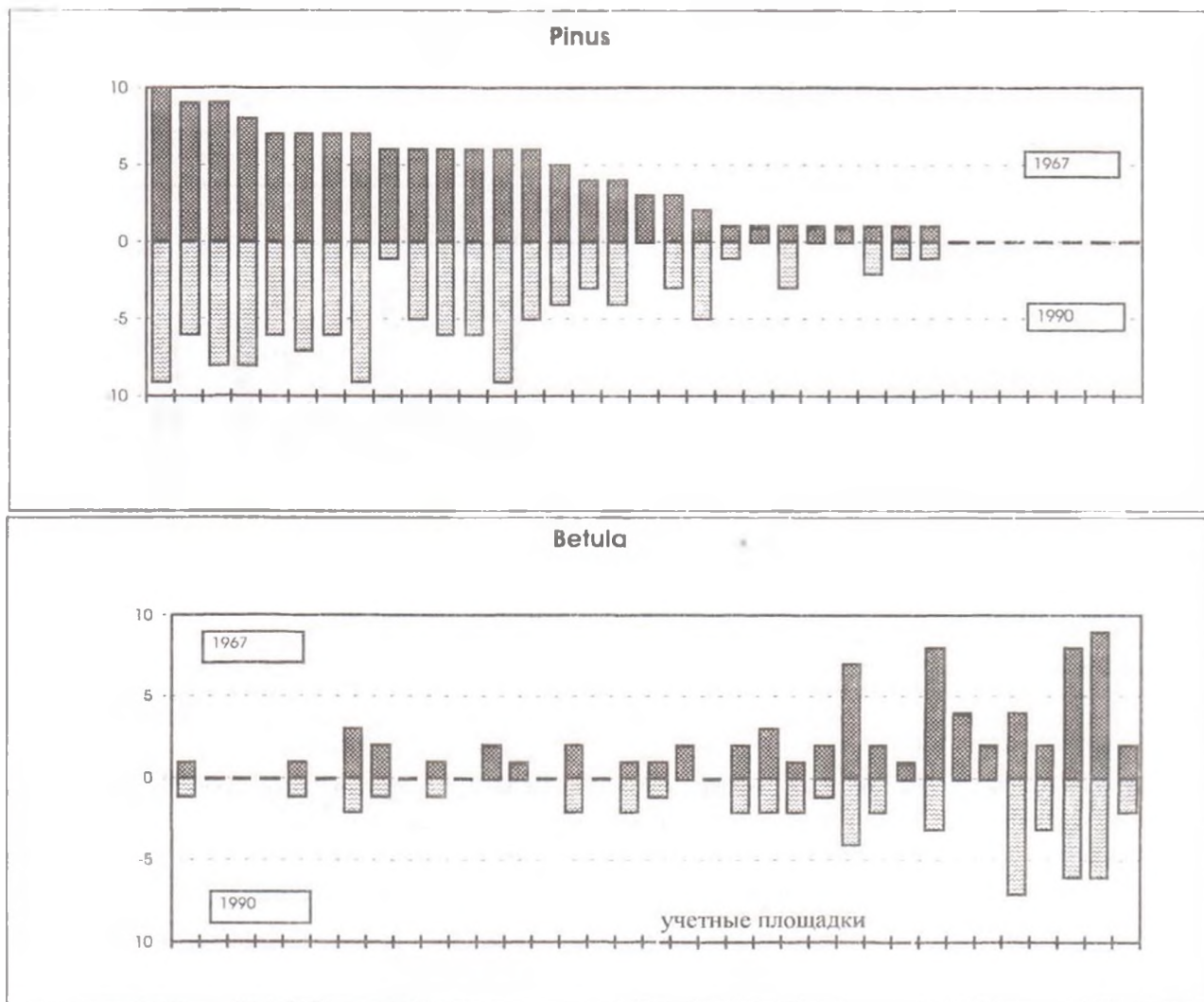


Рис. 5.46. Изменение доли сосны и березы в формуле древостоя (неопубликованные данные Н А Костенчука) Ось Y - доля вида в формуле древостоя, ось X - учетные площадки ранжированные по уменьшению доли сосны в древостое
 Fig. 5.4b. Alteration of portion of pine and birch during succession; estimated by relative sum basal area (unpublished data of N A Kostenchuk). Y axis - scores from 1 to 10; X axis - sample plots arranged by declining of pine basal area

Дополнительная информация о направлениях демутационных смен конкретных сообществ получена при анализе их эколого-ценогической структуры. Оценка распределения по эколого-ценогическим группам прове-

дена с помощью модифицированной классификации А.Н.Ниценко (1969) Анализ распределения учтенных видов по эколого-ценогенетическим группам (рис. 5.5.) показал следующее: на первом месте по числу видов находится лугово-опушечная группа (109), на втором - неморальная (69) и нитрофильная (69), на третьем - боровая, на четвертом - бореальная. Остальные группы видов: сорные, лугово-степные, сфагновых болот и другие имеют по несколько представителей и в гистограмму не включены.

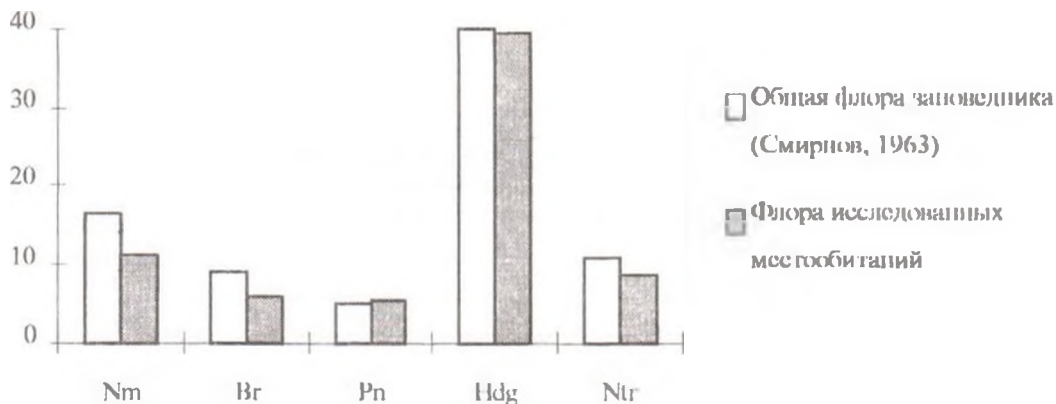


Рис. 5.5. Распределение эколого-ценогенетических групп видов в исследованных сообществах и во всей флоре заповедника. Ось X - эколого-ценогенетические группы: Nm - неморальная, Br - бореальная, Pn - боровая, Hdg - лугово-опушечная, Ntr - нитрофильная. Ось Y - число видов

Fig. 5.5. Distribution of ecological-coenotic groups of species in studied communities, and total list of species in the Reserve. Axis X - ecological-coenotic groups: Nm - nemoral species, Br - boreal species, Pn - pine forest species, Hdg - meadow species, Ntr - alder forest species. White columns - total list of species by P.A. Smirnov (1963); Dark columns - species of studied communities. Axis Y - number of species.

Сравнение распределения эколого-ценогенетических групп во всей флоре заповедника и во флоре исследованных сообществ показывает, что анализом охвачена большая часть лесной флоры. Учтены почти все виды широколиственных лесов (неморальная группа), сосняков (боровая) и ельников (бореальная), большая часть представителей березняков (лугово-опушечная), несколько меньше представлена флора черноольшаников (нитрофильная) в связи с незначительным распространением этого типа сообществ в заповеднике и, соответственно, небольшим количеством пробных площадей.

Рассмотрим специфику доминирования в травянистых синузиях по каждой из выделенных групп (к доминантам и субдоминантам отнесены виды с баллами обилия 2-5). Наибольшее число доминирующих видов (20) отмечено в широколиственных лесах. Чаше других доминируют: осока волосистая, сныть, ландыш майский, звездчатка жестколистная, зеленчук, пролесник многолетний. Несколько меньше число видов доминантов и субдоминантов отмечено в сообществах черноольшаников - 16 и березняков - 17, еще меньше доминантов - в ельниках - 14 видов. В еловых лесах только три доминанта имеют высокую встречаемость - вейник тростниковидный, кислица обыкновенная, черника. В сосновых лесах имеется всего три доминанта с очень невысокой встречаемостью. Располагая доминанты исследованных сообществ в ряд по уменьшению встречаемости получаем следующую последовательность: вейник тростниковидный - 31,3%, осока волосистая - 21,3%, сныть - 19,2%, ландыш майский - 19,2%, звездчатка жестколистная - 12,3%, пролесник многолетний - 10% и т.д.

Состав сообществ по числу и разнообразию эколого-ценогенетических групп показан в таблице 5.6. В нее включены только наиболее часто встречающиеся сочетания эколого-ценогенетических групп, зарегистрированные в 10 и более описаниях.

Анализ показывает, что в настоящее время лесные сообщества заповедника имеют сложные наборы флорогенетических элементов. Из 375 проанализированных описаний только 2% состоят из одной эколого-ценогенетической группы (это описания, включающие только неморальные виды - 0,5%, только бореальные виды -

0.5 % и др.). Основная масса описаний имеет очень пестрый эколого-ценотический состав. Более, чем в половине описаний представлены виды 4-х и более эколого-ценотических групп, каждая из которых обычно маркирует физиономически хорошо отличающиеся производные растительные сообщества. Следует отметить, что одновременное присутствие на одной и той же небольшой площади столь разных видов не обязательно свидетельствует о природной микро- или мезомозаичности данных сообществ. В данном случае такая своеобразная эколого-ценотическая структура лесных сообществ заповедника отражает сложную хозяйственную судьбу территории заповедника, для которой характерна частая смена способов использования земель на очень небольших по площади участках.

Таблица 5.6. Распределение сообществ по числу и набору эколого-ценотических групп

Distribution of communities by number and composition of ecological-coenotic groups.

Сочетания эколого-ценотических групп	Число описаний с данным сочетанием эколого-ценотических групп	% от общего числа описаний
Nm+Br*	11	3.0
Br+Pn	12	3.2
Nm+Br+Ntr	14	3.7
Nm+Br+Pn	31	8.3
Nm+Br+Hdg	28	7.5
Nm+Br+Ntr+Hdg	42	11.2
Nm+Br+Pn+Hdg	45	12.0
Nm+Br+Ntr+Pn+Hdg	29	7.7
Nm+Br+Ntr+Hdg+Oth	38	10.1
Nm+Br+Pn+Hdg+Oth	15	4.0
Nm+Br+Ntr+Pn+Hdg+Oth	48	12.8
Сумма	313	83.5

* Обозначения эколого-ценотических групп приведены в подписи к Рис. 5.6. Oth - не анализируемые эколого-ценотические группы в связи с их малочисленностью

* Symbols of ecological-coenotic groups are shown in the Fig. 5.6. Symbol "Oth" indicates the ecological-coenotic groups with low frequency, and they were excluded from analysis.

Предшествующая история массива заповедника привела к массовому распространению сосны и березы на бывших пожарищах. Березовые и осиновые леса появились на месте недавних сплошных рубок. Часть березняков возникла на бывших сенокосах и пашнях. Несмотря на широкое распространение сосны во многих сообществах, флора сосняков имеет ограниченное распространение по массиву в целом. Из этого следует, что демультипликационные процессы в заповеднике зашли достаточно далеко и пионерные сообщества с сосной и ее спутниками в травяном покрове постепенно заполняются неморальными и борсальными комплексами, сопровождающими инвазию ели и липы. Сходные тенденции были отмечены выше и на популяционном уровне изучения растительного покрова.

Значительное присутствие лугово-опушечных видов в сообществах с разными древесными доминантами свидетельствует о широком распространении в прошлом светлых лесов, полей и лужаек, которые поддерживали обилие и разнообразие такой флоры. Обращает на себя внимание то, что во всех ценотических комплексах (кроме черноольшаникового) присутствуют элементы неморальной флоры и незначительно представлена борреальная флора. Это наводит на мысль, что большая часть лесной территории в доагрокультурный период была занята сообществами неморального типа.

5.4. Экологическая и сукцессионная дифференциация лесной растительности (на примере бассейна реки Таденки)

Территориальная дифференциация растительного покрова является результатом взаимодействия, по крайней мере, трех групп факторов: 1) первичной экотопической неоднородности территории, 2) биогенной неоднородности территории, обусловленной развитием популяционных мозаик ключевых видов, 3) сукцессионной неоднородности структурных элементов растительного покрова (фитоценоз по В.Б.Сочава, 1978).

На примере лесной растительности бассейна р.Таденки сделана попытка выяснить роль этих групп факторов в дифференциации растительного покрова на фитоценозы разного масштаба. Для этих целей использована следующая иерархия территориальных единиц: микросайт → биотоп → экотоп → малый речной бассейн.

Самая мелкая единица - микросайт имеет протяженность от 1 до 5 м. Разные микросайты могут отличаться друг от друга набором экологических свойств. Микросайту соответствует фитоценоз в ранге микрогруппировки. Состав таких фитоценозов отражается в видовых списках сосудистых растений и мхов на площадках в 1 и 25 кв.м.

Следующая единица - биотоп - объединяет более крупные территориальные контуры (от гектара и более). Биотоп представляет собой участок, который характеризуется физиономически сходной растительностью (по доминантам в древостое). Биотопу соответствуют сообщества в ранге формаций. Каждый биотоп характеризуется совокупностью площадок в 25 кв.м, заложенных выборочно-групповым способом (т.е. группа площадок характеризует достаточно крупный участок однотипной растительности на трансекте, пересекающей речной бассейн).

Более крупная, чем биотоп единица - экотоп, площадь ее составляет десятки-сотни и более га. В данной работе экотоп выделяется по положению в рельефе и по подстилающим породам. Это соответствует определению экотопа, данному В.С.Ипатовым (1990) и понятию энтопий, предложенному Л.Г.Рамсиным (1938) Из ландшафтных единиц (Анненская и др., 1963; Исаченко, 1976,1980) экотоп в данном случае соответствует урочищу.

Совокупность экотопов формирует малый речной бассейн (3-4 порядка). Объектом исследования послужил бассейн р.Таденки - левого притока р.Оки площадью около 20 кв. км. Таденка берет начало на водоразделе Оки и прорезает окские террасы, формируя в свою очередь две надпойменные террасы, при этом верхняя часть 2-ой террасы оказывается водоразделом 3 порядка (р. Паниковкой с запада и безымянным ручьем - с востока).

Для склонов террас и водоразделов 3 порядка выделяются три типа экотопов в зависимости от подстилающих пород: 1) карбоновые известняки и их делювий, 2) тяжелые (карбоновые) глины, 3) моренные (четвертичные) суглинки. Эти породы перекрыты сверху песчаным плащом мощностью от 75 до 200см и более. Тип экотопа моренных суглинков может быть подразделен на виды экотопов по положению в рельефе, мощности песчаных наносов и степени дренажа территории. К сожалению, ограниченность материала не позволяет рассмотреть эти варианты отдельно.

Материал собран летом 1994-95гг. совместно с О.Г.Барининым, М.А.Барининой, С.С.Быховцем. Автор выражает им огромную благодарность. Для оценки увлажнения и трофности использованы балловые шкалы Д.Н.Цыганова (1983). Обработка описаний проведена с помощью программы ECOSCALE (см. Раздел 1.2). Измерения рН водной вытяжки проведены с помощью рН-метра на каждой площадке в 25 кв.м (1-3 промера по горизонтали и 3-6 промеров по глубине). Для этих же точек устанавливалась мощность горизонта А₁ и определялась его влажность (в 1994г.). Анализ проведен только для лесных биотопов. На исследованной территории выделены следующие биотопы: мелколиственные (по признаку доминирования берез и осины), сосновые (доминирование сосны), еловые (доминирование ели), смешанные (содоминантами являются хвойные и лиственные породы - ель, сосна, березы, осина, липа).

Большая часть экологического пространства по рассмотренным факторам среды (уровень увлажнения, рН, трофность) совпадает для всех трех экотопов (рис. 5 ба (А)). Это обстоятельство может служить для предпо-

ложения о сходной дифференциации фитоценозов в пределах совпадающей части экологического пространства. В этой части экологического пространства существуют неморальные сообщества с доминированием мелколиственных пород или липы, а также смешанные хвойно-мелколиственные неморально-бореальные сообщества. Однако, экотоп моренных суглинков обладает более широким диапазоном по сочетанию факторов (увлажнения и pH), что находит отражение в дифференциации растительности. В пределах этого экотопа, наряду с упомянутыми, развиты еловые и сосновые леса с напочвенным моховым покровом и преобладанием бореальных элементов, а также сфагновые болота.

Рассмотрим, как проявляется дифференциация фитоценозов, соответствующих микросайтам и биотопам, в пределах каждого из экотопов. В экотопе на известняках (рис. 5.6б (В)) в изучаемую выборку (по положению на трансекте) попал лишь биотоп мелколиственных лесов, хотя на известняках может быть представлен и биотоп широколиственных лесов. Состав современного древостоя свидетельствует о сукцессионном происхождении растительности данного биотопа, скорее всего, в результате рубок (из широколиственных пород сохранилась лишь липа в ярусе подлеска: клен остролистый и свидина - в травяном ярусе).

Для верхних горизонтов почвы в разных экотопах и биотопах отмечено значительное снижение pH в микросайтах с участием ели (табл. 5.7). Особенно четко ее влияние выражено в экотопе на известняках, при этом закисление прослеживается до глубины проникновения якорных корней взрослых деревьев (80-100 см).

Анализ функциональной структуры растительности проведен с помощью базы данных, содержащей сведения об исторических свитах (по Зозулину, 1970). Все микросайты в пределах биотопа мелколиственных лесов на известняках были разделены на две группы: микросайты с низкими значениями pH на глубине 5 см (4.5-5.8) и микросайты с высоким pH (5.9-8.5). Окажется, что фитоценозы в этих двух вариантах микросайтов слабо различаются по соотношению видов: при возрастании pH несколько увеличивается доля ольшаниковых видов и снижается доля таежных (рис. 5.7). Стоит отметить, что увеличение pH положительно коррелирует с увеличением увлажнения и трофности почвы, т.е. имеет место комплексное влияние факторов. Таким образом, различия по фактору pH, связанные с внедрением ели, не приводят к существенным перестройкам растительности - в составе фитоценоза сохраняется преобладание неморальных видов.

Эти материалы позволяют предположить, что подобное локальное закисление может сохраняться достаточно долго. Хотя сам факт закисления почв под влиянием ели известен хорошо (Карпачевский, 1981, Карпачевский и др. 1987, Носова и др., 1988), однако, в перечисленных работах отмечается небольшая глубина закисления (в пределах 15 см на суглинистых почвах). Наши наблюдения свидетельствуют о возможности довольно глубокой проработки почвы в результате жизнедеятельности ели на почвах легкого механического состава.

Сравнение мощности гумусового горизонта (его толщина варьирует от 8 до 30 см) в пределах разных территориальных выделов в экотопе с подстиланием известняков дает основание утверждать, что при значительном сходстве видового состава фитоценозов разные участки находятся на разных этапах восстановительных сукцессий. Биотопы с большой мощностью горизонта A_1 менее нарушены, а уменьшение его мощности свидетельствует о более сильных нарушениях, которые в настоящее время не отслеживаются видовым составом фитоценоза. Однако, более высокая степень нарушенности все же находит отражение в сокращении видовой насыщенности: при низкой мощности горизонта A_1 число видов снижается до 20 на 25 кв.м по сравнению с 30 видами на участках с большей мощностью гумусового горизонта.

В пределах экотопа на тяжелых глинах (рис. 5.6а (Б)) можно выделить биотоп мелколиственных лесов, растительности которого преобладают неморальные виды, и биотоп смешанных лесов. Биотоп мелколиственных лесов характеризуется довольно слабо варьирующими экологическими параметрами и относительно однородным строением травяного покрова. В пределах биотопа смешанных лесов, также как и на известняках, выделены микросайты с разными значениями pH (низкими - 3.5- 4.5 и высокими - 5.3-8.0) и увлажнения (рис. 5.7). В этом биотопе закисление почвы не вызывает значительных перестроек в составе флоры сосудистых растений, также как на известняках. Однако, если обратиться к составу моховой синузидии (табл. 5.8), то изменения станут более заметными. В биотопе смешанных лесов появляются микросайты с напочвенным моховым покровом, ко-

торый практически не выражен в биотопах мелколиственных лесов, как на известняках, так и на глинах. Таким образом, мхи оказываются более чувствительной группой растений по сравнению с сосудистыми: они достаточно четко реагируют на изменения, происходящие при внедрении ели в смешанный биотоп на тяжелых глинах.

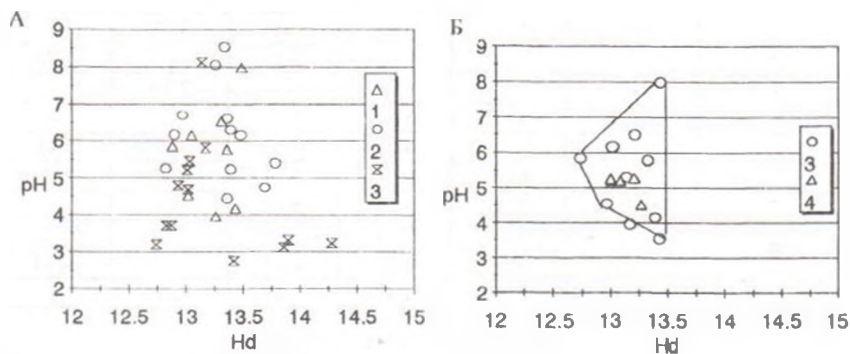


Рис. 5.6а. Экологическая характеристика экотопов и биотопов в малом речном бассейне. А - типы экотопов, 1 - подстилки тяжелыми глинами, 2 - подстилки известняками, 3 - подстилки моренными суглинками Б - экологическое пространство биотопов для экотопа тяжелых глин, 3 - биотоп смешанных лесов, 4 - биотоп мелколиственных лесов

Рис. 5.6а. Ecological assessment of the ecotopes and biotopes within the small river basin. А - ecotopes; 1 - loam background; 2 - lime background, 3 - moraine background. Б - ecological dimension for biotopes with loam background; 3 - mixed forests biotope, 4 - soft wood biotope.

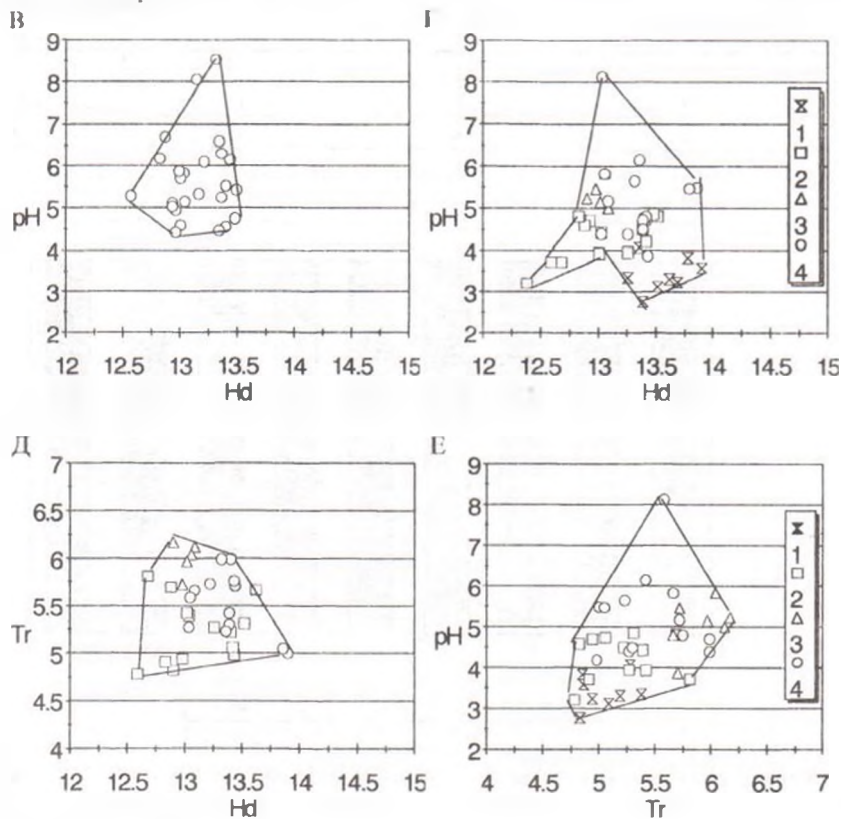


Рис. 5.6б. Экологическая характеристика биотопов в малом речном бассейне. В - биотоп мелколиственных лесов на известняках, Г, Д, Е - экотоп моренных суглинков. биотопы: 1 - еловых лесов, 2 - сосновых лесов, 3 - мелколиственных лесов, 4 - смешанных лесов.

Рис. 5.6б. Ecological assessment of the biotopes within the small river basin. В - biotope of soft wood forests on lime background; Г, Д, Е - moraine ecotope: biotopes: 1 - spruce forests, 2 - pine forests, 3 - soft wood forests, 4 - mixed forests.

Таблица 5.7. pH водного раствора на разной глубине в разных микросайтах, биотопах и экотопах

pH of solution for soil horizons in different microsities, biotopes, and ecotopes

Тип экотопа	Микро-сайты	Био-топы	Глубина взятия образца, см						
			5	20	40	60	70	80	100
Известняки	1	4	4.29	3.90	4.63	5.08			4.43
	2	4	5.87	5.63	5.83		7.70	7.57	7.82
	3	4	6.58	7.28	7.44	7.46		7.31	
Тяжелые глины	1	3	3.97	3.54	3.89			4.83	4.01
	2	3	4.55	4.29	4.62		5.46	5.68	6.72
	3	3	6.05	6.24	7.14	7.90	7.85	8.32	
Моренные суглинки	1	1	3.28	3.76	3.78	4.06			3.93
	2	1	3.39	4.11	4.48		4.23		5.09
	1	2	3.49	4.66	4.57		4.74		
	3	2	5.53	4.41	4.87	4.47		4.26	
	1	3	3.87	5.04	6.46	7.11			7.02
	2	3	4.39	4.20	4.55				6.81

* Примечание: микросайты: 1 - под кроной ели, 2 - по краю кроны, 3 - между кронами, биотопы 1 - еловых, 2 - сосновых, 3 - смешанных, 4 - мелколиственных лесов.

Таблица 5.8. Встречаемость и обилие видов мхов в напочвенном покрове (по материалам М.А.Бариновой)

Occurrence and abundance of moss species in ground layer (data from M.A.Barinova)

Биотоп	Число площадок	Число видов	Доля видов на почве, %	Среднее обилие в баллах	Встречаемость
Известняки	10	25	25	1.4	9
Тяжелые глины 1	4	11	45	2.6	50
Тяжелые глины 2	6	28	25	1.9	30

• Примечание: тяжелые глины: 1 - микросайты с низкими значениями pH, 2 - с высокими

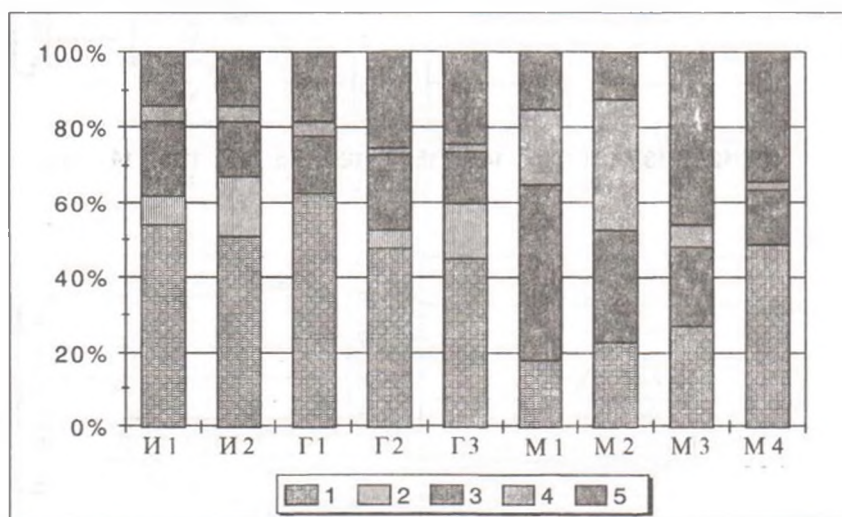


Рис.5.7. Соотношение видов в составе фитоценозов на разных экотопах и биотопах. Экотоп на известняках: И1 - в микросайтах с низкими значениями pH; И2 - с высокими значениями. Экотоп на тяжелых глинах: Г1 - мелколиственный биотоп, Г2 - смешанный биотоп, микросайты с низкими значениями pH, Г3 - то же, с высокими значениями pH. Экотоп на моренных суглинках: М1 - биотоп еловых, М2 - биотоп сосновых, М3 - биотоп смешанных, М4 - биотоп мелколиственных лесов. 1 - неморальные, 2 - ольшаниковые, 3 - бореальные, 4 - боровые, 5 - березняковые виды.

Fig. 5.7. Portion of species (by phytochor) in biotopes. Ecotope with lime background: И1 - microsities with low pH, И2 - with high pH. Ecotope with loam background: Г1 - soft wood forests, Г2 - mixed forests, microsities with low pH, Г3 - mixed forests, microsities with high pH. Ecotope with morain background: М1 - biotope of spruce forests, М2 - biotope of pine forests, М3 - biotope of mixed forests, М4 - biotope of soft wood forests. 1 - nemoral, 2 - alder, 3 - boreal, 4 - pine, 5 - birch species group.

Анализ всей совокупности геоботанических описаний, проведенных на территории ПТЗ (материалы О.В.Смирновой, Р.В.Попадока), свидетельствуют от том, что как на известняках, так и на тяжелых глинах в составе фитоценозов преобладают неморальные виды: таких описаний 80% из всей выборки. Описания с более высоким участием бореальных видов в экотопе на известняках приходится, как правило, на красные участки экотопов или совпадают с бывшими посадками ели. В экотопе тяжелых глин встречаются участки, где доля бореальных видов увеличивается в связи со значительным участием ели, однако, они занимают небольшую территорию и встречаются не часто.

Таким образом, экотопы известняков и тяжелых глин по своим исходным экологическим свойствам в наибольшей степени соответствуют фитоценозам неморального типа, а тренды в сторону усиления позиций ели надо рассматривать как проявление сукцессий, при этом существенных перестроек состава сосудистых растений на данных экотопах не происходит. При внедрении ели на тяжелых глинах намечаются перестройки в структуре моховой синузидии. Эти два экотопа обладают значительной буферностью, при этом буферность экотопа тяжелых глин меньше, чем известняков. Неморальные сообщества, формирующиеся здесь, характеризуются значительной инерционностью и высокой ценотической замкнутостью. Эти свойства экотопов и сообществ замедляют сукцессионные процессы при внедрении ели. Можно утверждать, что при восстановительных сукцессиях растительность этих экотопов может служить источником экспансии неморальных видов на окружающую территорию, где этот элемент растительного покрова был нарушен.

Увеличение диапазона ряда экологических факторов (рН, трофность почвы) на моренных суглинках ведет к более четко выраженной дифференциации биотопов (рис. 5.66 (Г,Д,Е)). Здесь выделяются биотоп еловых лесов, где в растительном покрове хорошо представлен напочвенный моховой при низких значениях рН (2.7-3.8) и высоком увлажнении (13.5-14.3 балла по шкале Цыганова), биотоп сосновых лесов при низких значениях рН (3.1-4.8) и низком увлажнении (12.4-13.5), биотоп мелколиственных лесов при средних значениях рН (4.5-6.5) и увлажнения, биотоп смешанных лесов при широком диапазоне рН (3.5-8.1) и увлажнения. В указанных биотопах в составе фитоценозов происходит уменьшение доли таежных и боровых видов и увеличение неморальных - от еловых и сосновых к смешанным и мелколиственным (рис. 5.7).

Поскольку градиент всех перечисленных экологических факторов может возникать как в результате сукцессионных процессов, так и в следствии неоднородности самого экотопа, то предстоит решить задачу разделения роли этих причин в дифференциации растительности на моренных суглинках.

Биотоп еловых лесов имеет достаточно четкую привязку к участкам пологой части 2 террасы Таденки, где отмечен высокий уровень грунтовых вод (глубина 50-70 см) и слабый дренаж (наблюдаются признаки оглеения почвы). Состав и структура фитоценоза достаточно четко выделяется абсолютным доминированием ели, преобладанием таежных видов (рис. 5.7) и развитым моховым покровом с доминированием 2-3 видов. Перечисленные признаки позволяют думать, что дифференциация этого биотопа определяется экологическими факторами в первую очередь.

Биотоп сосновых лесов в настоящее время имеет свое собственное экологическое пространство (с низкими значениями рН и низким увлажнением), не совпадающее ни с одним другим типом биотопа. Такие биотопы приурочены прежде всего к бугристым пескам 2-3 террас Оки с мощностью песчаного плаща более 200 см, а также к относительно выровненным водоразделам 3 порядка также с мощными песчаными отложениями. В пределах этого биотопа отмечен существенный градиент по трофности (рис. 5.66). Более богатыми с хорошо сохранившимся гумусовым горизонтом (мощностью до 20 см) характеризуются плоские участки водораздела, где формируются боры со значительным участием неморальных видов (в том числе и дуба). В биотопах соснового леса наблюдается положительная связь между трофностью почвы и видовой насыщенностью фитоценоза. Закисление почвы в этом биотопе связано, видимо, с постоянным присутствием сосны, хотя в литературе и отмечается ее более слабая по сравнению с елью способность к закислению почвы (Карначевский, 1981; Носова и др., 1988). Внедрение ели происходит в этом биотопе в большинстве фитоценозов.

Поскольку в фитоценозах с доминированием сосны отсутствует какой-либо подрост этого вида, вероятнее всего, что практически все современные сосновые леса ПТЗ представлены сукцессионными вариантами разной степени нарушенности.

Экологические пространства неморальных мелколиственных и смешанных лесов на моренных суглинках совпадают в значительной степени, что позволяет на большей части территории рассматривать эти фитоценозы как сукцессионные варианты. Они различаются по соотношению функциональных групп видов (рис. 5.7): в смешанных примерно одинаковую роль играют неморальные, таежные и боровые виды растений и хорошо выражен комплексный характер нижнего яруса. Возможно, что в настоящее время ценологическая замкнутость неморальных биотопов увеличивается на моренных суглинках в результате усиления позиций липы. Однако, на контактах с биотопами смешанного леса происходит внедрение ели, что может привести к прогрессирующему закислению почв, усилению роли таежных видов и расширению экотонных вариантов растительности.

Биотоп смешанных лесов крайне неоднороден как по экологическим факторам, так и по видовому составу фитоценоза: в разных микросайтах могут преобладать как таежные, так и неморальные виды или усиливаться роль боровых. Сопоставление видового состава фитоценозов в разных микросайтах смешанного леса позволяет выделить три группы фитоценозов (рис. 5.8).

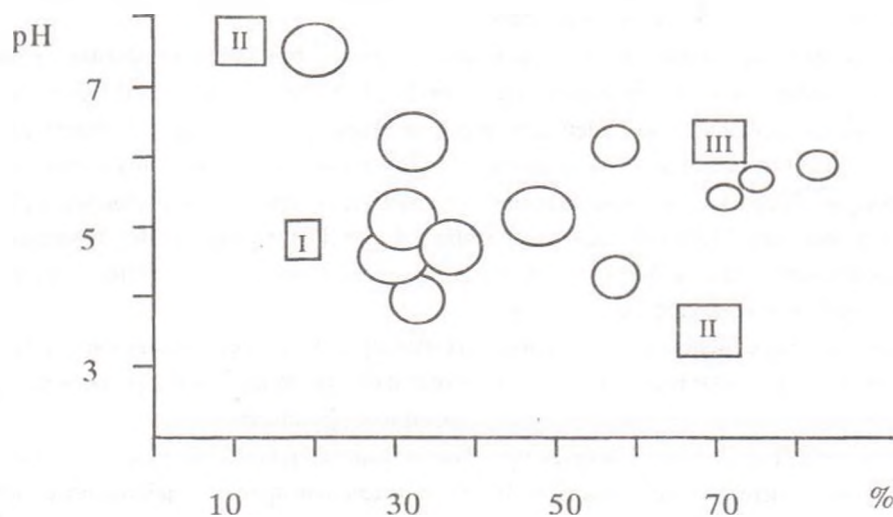


Рис. 5.8. Соотношение доли бореальных видов и кислотности почвы в микросайтах смешанного леса. По горизонтали - доля таежно-боровых видов. Размер кругов пропорционален числу видов на площадках 25 кв м (от 9 до 36). I - III - см объяснение в тексте.

Fig. 5.8. Portion of boreal species and soil acidity in mixed forest microsites. X axis - per cent of boreal species from total species list. Y - axis - soil acidity by pH. Size of circles correlates with species richness from 9 to 36 species per plot 5x5 m. I - III - see text.

Для I группы отмечена невысокая доля бореальных видов (сумма таежных и боровых) и значительное участие (44-64%) неморальных, что сочетается с относительно низкими показателями pH; для II группы свойственна обратная корреляция между долей бореальных видов и величиной pH; для III группы отмечено высокое участие бореальных видов при повышенном значении pH. Эти соотношения позволяют предположить, что I группа микросайтов отражает прогрессирующее закисление почвы при сохранении видового состава фитоценоза, соответствующего состоянию с относительно высоким значением pH (преобладание неморальных видов). III группа демонстрирует противоположно направленный процесс раскисления при сохранении фитоценоза бореального типа. II группа микросайтов отражает адекватную реакцию фитоценоза на изменение состояния среды (уве-

личение доли бореальных видов при снижении pH). Этот материал демонстрирует значительную инерционность в реакциях сосудистых растений на неоднородность среды, что связано как с шириной их экологической амплитуды, так и слабым обменом зачатками между разными микросайтами.

Таким образом, растительность смешанного леса несет все признаки экотона и представляет собой самый сложно организованный и динамичный вариант лесных фитоценозов на моренных суглинках. В связи с усилением позиций ели следует ожидать расширения фитоценозов этого типа в экотопе на моренных суглинках.

По литературным и картографическим данным (карта почв - по Фридланду, 1955 и карта подстилающих пород заповедника - по В.П.Лидову, 1949) большинство почвенных разностей на моренных суглинках, по классификационным признакам, были определены как слабо-средне подзолистые почвы. В таких почвах показатели pH почвенного раствора колеблются в пределах 4.0-4.3 верхних горизонтов и повышаются до 6.2 - в слоях на глубине 50-69 см (Учватов, 1989). Наши исследования показывают, что оподзоливание не является всеобщим и прослеживается только на некоторых разрезах в бассейне р. Таленки. Кроме того, максимальные показатели pH почвенного раствора во всех экотопах оказались нейтрально-слабощелочными (рис. 5.6), а в местах с хорошим дренажем они имеют относительно высокие значения pH (табл. 5.7). Во всех экотопах нами были найдены отдельные микросайты с очень высокими оценками pH (>7.5) и мощным гумусовым горизонтом (до 30 см) без признаков оподзоливания. Существование таких участков свидетельствуют о том, что неморальные фитоценозы могут иметь повсеместное распространение. Остатки неморальных биотопов (хотя и сильно трансформированных) и наблюдаемое усиление позиций липы (см. подраздел 5.5), говорят о реальности восстановительных сукцессий, направленных в сторону усиления позиций неморальных фитоценозов.

Таким образом, в пределах малого речного бассейна на примере разных экотопов удалось показать роль как экологических, так и сукцессионных причин в дифференциации фитоценозов. Оказалось, что интенсивность и направленность сукцессионных процессов определяется экотопической буферностью местообитаний. Наиболее устойчива специфика состава фитоценозов в экотопе на известняках (высокая буферность), промежуточное положение занимает экотоп на тяжелых глинах. Наиболее изменчив (низкая буферность) состав фитоценозов и наиболее ярко проявляются сукцессионные процессы деградации и восстановления в экотопе на моренных суглинках.

5.5. Биоэкологическая и демографическая характеристика территориальных контуров растительности.

Как было показано в предыдущих разделах, особенностью территории Приокско-Террасного заповедника является отсутствие лесных сообществ зонального типа (широколиственных и хвойно-широколиственных), существующих на одном и том же месте в течение времени, превышающем длительность жизни эдификаторов. Вся площадь заповедника за последние несколько столетий была пройдена распашками и пожарами. Самые старые сохранившиеся участки лесов (сосняки и сосняки с елью по гарям и распашкам) имеют возраст около 120-160 лет (Каляев, 1969), доминирующий возраст посадений: 40 - 50 лет. Кроме большой интенсивности нарушений лесной площади заповедника, специфической особенностью предшествующего хозяйства были мелкоконтурность всех угодий (лесов, лугов, пашен) и многократное изменение способа использования каждого конкретного участка. Все отмеченные особенности использования территории привели, с одной стороны, к господству в древесном ярусе видов R стратегии (березы, осины, сосны) и ели, а с другой - к одновременному присутствию в большинстве сообществ видов трав, относящихся к разным эколого-ценотическим группам: от луговых до бореальных. Такая сложная и мелкоконтурная мозаика очень затрудняет объединение сообществ и их групп (рассмотренных ранее в п.п. 5.3-5.4) в более крупные контуры растительности. Тем не менее, анализ крупных территориальных контуров растительности необходим для выявления направления и основных путей сукцессионных смен во всем массиве лесов заповедника.

Рассмотренные ранее конкретные растительные сообщества (в классификациях ландшафтов соответствующие фациям или фрагментам элементарного ландшафта) и их группы (соответствующие урочищам или частям катенного комплекса), находящиеся в пределах одного типа подстилающих пород, были объединены в бо-

лее крупные контуры растительности (соответствующие группам урочищ), по современному положению зональных эдификаторов. Основой для выделения контуров растительности послужили планы лесонасаждений заповедника и таксационные материалы лесоустройств 1968 и 1981 г.г., а также карта подстилающих пород (Лидов, 1949), карта пирогенных и антропогенных воздействий (Каляев, 1969), собственные геоботанические и демографические данные 1990-1994 г.г. Всего выделено 10 контуров растительности. Схема расположения контуров представлена на рисунке 5.9.

Границы территориальных контуров растительности были проведены по выделам, где доминируют те или иные зональные эдификаторы в древостое, или где они отсутствуют. Для этого на карте таксационных описаний 1981 г. были отмечены выделы, где в составе древостоя (доля участия от 10 до 1) есть взрослые особи (плодоносящие деревья) зональных эдификаторов: дуба черешчатого, липы сердцевидной и ели обыкновенной. Эти выделы были объединены в группы, где среди зональных эдификаторов имеется 1) только ель (Pc), 2) ель и дуб и/или липа (Mx), 3) только липа или липа и дуб (Br), 4) только дуб (Qr) (см. Рис. 5.10а). Подобным же образом была изготовлена карта размещения зональных эдификаторов в подросте по контурам (рис. 5.10б) Работа была проведена С.Л.Зудиным с помощью системы SDP Марка Островского и системы ARC-View.

1 контур. Широколиственно-мелколиственные леса на известняках, глинах и морене в юго-восточной части заповедника.

Эта территория по лесоустройству 1925 г. (Каляев, 1969) относилась к защитным лесам. Согласно карты И.А.Каляева (рис. 5.11), в начале текущего столетия здесь произрастали сосновые и сосново-еловые леса (возможно это были лесные культуры), березняки и осинники по старым гарям (впоследствии, видимо, послужившие основой для восстановления широколиственных лесов), а также недавно выгоревшие площади, в результате больших пожаров в период с 1900 по 1917 г.г.

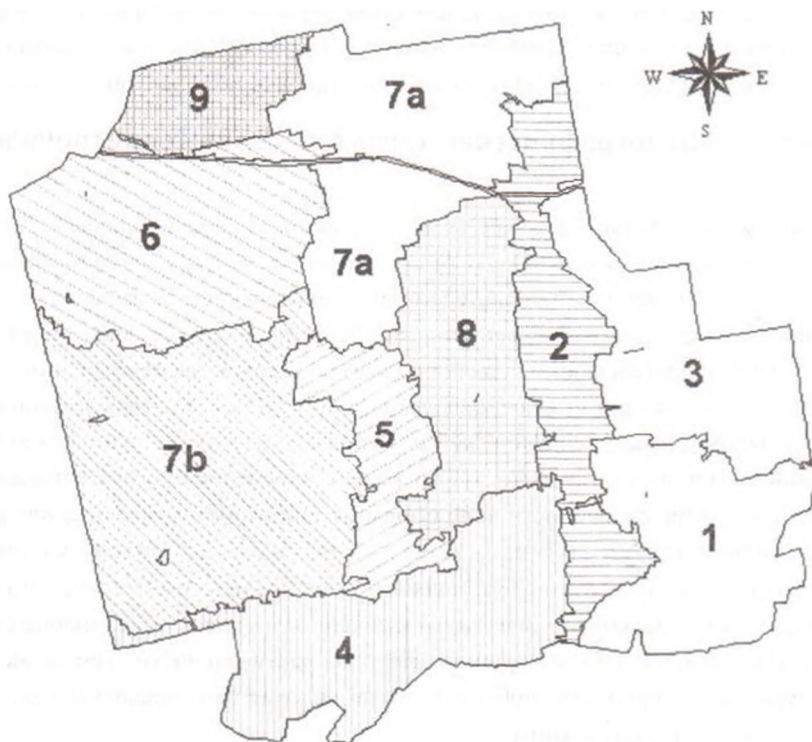


Рис.5.9. Схема расположения контуров растительности на территории заповедника 1-9 контуры, описание см текст Fig.5.9. Scheme of allocation of vegetation contours in the Reserve. 1-9 contours, descriptions see the text.

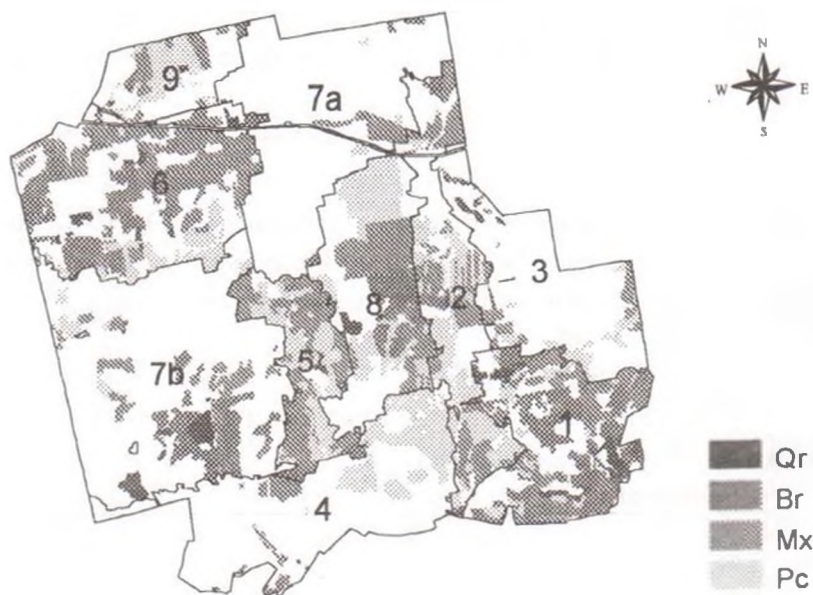


Рис. 5.10а. Размещение зональных эдификаторов в древостое по контурам растительности: Qr (*Quercus*) - дуб, Br (широколиственные деревья) - липа или липа и дуб, Mx (хвойно-широколиственные деревья) - ель и липа и/или дуб, Pc (*Picea*) - ель. 1-9 контуры растительности.

Fig. 5.10a. Distribution of key species in overstory by vegetation contours: Qr (*Quercus*) - oak, Br (broad-leaved trees) - basswood, or basswood and oak, Mx (coniferous and broad-leaved trees) - spruce and basswood and/or oak, Pc - (*Picea*) - spruce. 1-9 - vegetation contours.

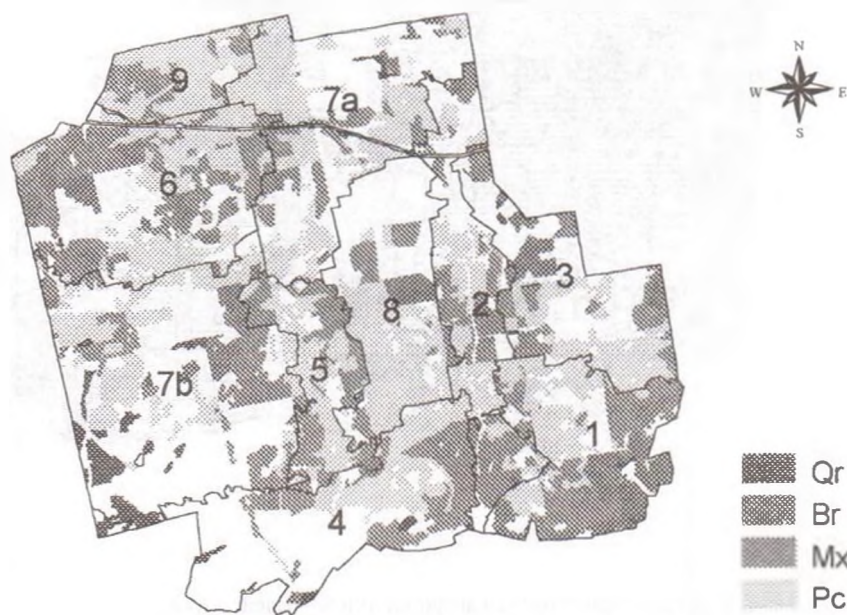












Рис. 5.10б. Размещение зональных эдификаторов в подросте по контурам растительности: Qr (*Quercus*) - дуб, Br (широколиственные деревья) - липа или липа и дуб, Mx (хвойно-широколиственные деревья) - ель и липа и/или дуб, Pc (*Picea*) - ель. 1-9 контуры растительности.

Fig. 5.10b. Distribution of key species in understorey by vegetation contours: Qr (*Quercus*) - oak, Br (broad-leaved trees) - basswood, or basswood and oak, Mx (coniferous and broad-leaved trees) - spruce and basswood and/or oak, Pc - (*Picea*) - spruce.

Легенда к рисунку 5.11

Схема парцелл лесных биогеоценозов подвергавшихся активному воздействию до заповедания территории.

- | | |
|---|---|
|  | 0 - Территория не входящая в заповедник. |
|  | 1- Сосняки сохранившиеся к 1900 г. |
|  | 2- Сосново-слывые леса вырубленные в 1890-1900 гг. |
|  | 3- Вторичные березняки по вырубкам и гарям до 1900 г. |
|  | 4- Вторичные осинники по вырубкам и гарям. |
|  | 5- Гари 1938 г. |
|  | 6- Гари 1918 - 1920 гг. |
|  | 7- Площади пройденные пожаром 1900 - 1917 гг. |
|  | 8- Сфагновые болота. |
|  | 9- Дорога. |

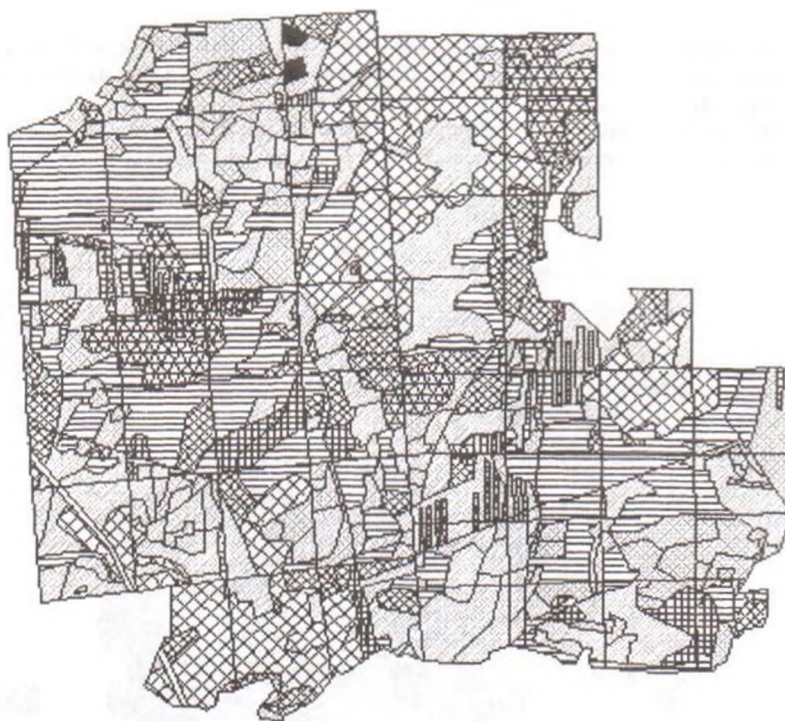


Рис.5.11. Схема размещения участков, подвергшихся антропогенным воздействиям
Fig.5.11. Scheme of allocations disturbed by human activity. 1-9 - vegetation contours.

По данным лесоустройства 1981 г. на 31.6% площади в составе древостоя имеется липа (на части выделов вместе с липой произрастает дуб), на 6.5% - только дуб. Первый контур отличается тем, что широколиственные эдификаторы представлены в древостое наиболее обильно (табл.5.9). Однако, значительная доля площади занята

смешанными (ель и широколиственные виды) и еловыми лесами. Кроме того, в современном древесном ярусе на площади чуть больше трети контура зональные эдификаторы отсутствуют или составляют менее 10%. Анализ распределения зональных эдификаторов в подросте показывает значительное увеличение доли ели, по сравнению с распределением в древостое (рис. 5.9, 5.10).

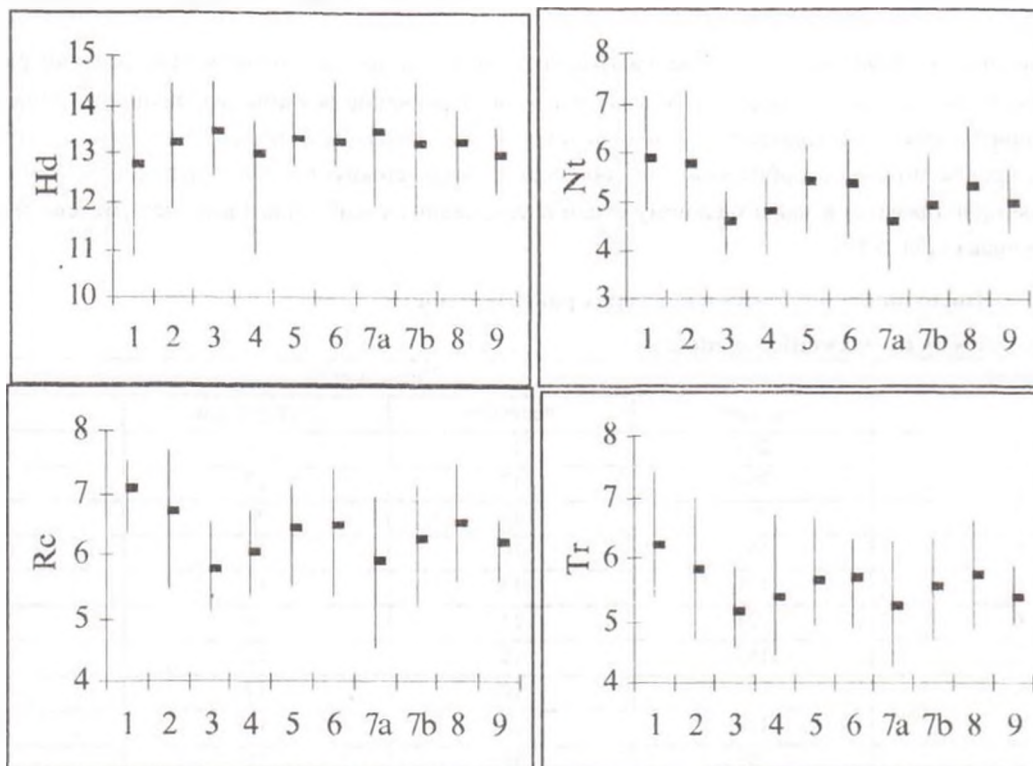


Рис. 5.12. Балловая экологическая оценка контуров растительности. Шкалы Hd - увлажнения почвы, Nt - богатства почвы азотом, Rc - кислотности почвы, Tr - богатства почвы

Fig. 5.12. Ecological assessment of the vegetation contours by the score. Score scales: Hd - soil humidity, Nt - soil richness of nitrogen, Rc - soil pH, Tr - soil fertility.

Таблица 5.9. Доля площадей, занятых елью (Pc), елью и широколиственными видами (Mx), широколиственными видами (Br), только дубом (Qr) и лишенных зональных эдификаторов (Blank), % площади контура.

Portion of lands covered by spruce (Pc), spruce and broadleaf trees (Mx), broadleaf trees without oak (Br), oak trees (Qr), and areas where key species of trees extinguished (Blank), % of contour area.

Контур	1	2	3	4	5	6	7a	7b	8	9
Общая площадь, га	4418	4242	4063	5857	2545	6481	6185	9255	4422	1843
древостой										
Pc	5.8	28.7	6.0	17.1	32.0	8.2	0.9	1.7	24.7	26.4
Mx	20.4	26.3	5.8	3.1	47.5	29.3	3.6	5.9	23.7	16.3
Br	31.6	1.9	0.8	0.9	7.3	15.6	1.0	8.1	10.2	1.4
Qr	6.5	0.6	1.6	0.2	0.8	2.1	0.04	2.6	1.3	1.2
Blank	35.6	42.4	85.8	78.4	12.3	44.6	94.5	81.7	39.9	54.5
подрост										
Pc	27.8	28.1	28.0	20.5	38.5	29.7	38.0	19.3	37.8	62.1
Mx	27.8	30.3	19.7	20.2	43.5	31.0	11.6	14.8	10.5	31.6
Br	23.0	2.6	8.9	2.3	3.6	12.1	2.3	4.4	5.5	0
Qr	0.7	0.04	0.4	3.1	0	0.2	0.9	5.3	0	0
Blank	20.5	38.9	42.8	53.8	14.3	26.9	47.0	56.1	46.0	6.2

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что местообитания первого контура, по сравнению с другими, характеризуются наибольшими значениями трофности, богатства азотом, меньшими кислотностью и влажностью (рис. 5.12), т.е. это наиболее благоприятные для произрастания широколиственных лесов участки заповедника, на которых, к сожалению, зональные эдификаторы также утратили свои доминирующие позиции.

Возможно, что более высокие значения трофности и богатства азотом связаны с большим распространением в качестве подстилающих пород известняков и глин. Сравнение режима освещенности в пределах таких больших территориальных подразделений (площадь первого контура 441,8 га) не имеет смысла, этот показатель работает на уровне микростообитания или сообщества, выделенного по доминантам. Общее число видов в этом контуре приближается к максимальному среди исследованных контуров, здесь же отмечено максимальное число видов трав (табл. 5.10).

Таблица 5.10. Число видов растений в контурах растительности

Number of species by the vegetation contours

Контур	Число видов			
	общее	деревьев	кустарников	трав
1	243	13	13	217
2	250	17	15	218
3	77	10	9	58
4	160	10	12	138
5	135	12	13	110
6	121	11	14	96
7а	165	12	12	141
7б	179	10	17	152
8	122	11	15	95
9	96	10	11	75

Расчеты количественного участия в составе флоры контуров видов разных эколого-ценотических групп (табл. 5.11) показали, что рассматриваемый контур отличается большим числом неморальных видов и заметным участием лугово-опушечных видов, что связано с пограничным положением контура по отношению к пойме Оки и большим количеством сенокосных полей в прошлом (часть из них сохранилась до сих пор). Неморальные виды составляют и наиболее стабильную основу флоры первого контура: они господствуют в 5, 4 и 3 классах константности. Это *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura* и др. Наиболее слабо представлены в этом контуре боровые виды.

Детальный демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции с высокой плотностью имеют: липа сердцевидная, береза повислая и, в значительно меньшей степени, дуб. В то же время, сосна и осина имеют явно регрессивные популяции (табл. 5.12). Взрослые особи этих видов представляют собой первое поколение после сплошных рубок 1941-1945 гг. (Каляев, 1969).

Определение абсолютного возраста разных видов деревьев позволило уточнить эти данные. Несмотря на сплошные рубки, на части выделов остались старые особи дуба (89, 112, 117 лет) и сосны (82, 98, 120 лет). Послевоенное зарастание осуществлялось почти одновременно R стратегами: осинной, сосновой и березами, а также липой. В связи с разными скоростями роста липы и R видов часть R видов уже достигла первого яруса и два из них (сосна и осина) начали выпадать из сообществ (популяции регрессивного типа). В то время инвазия липы, судя по онтогенетическому спектру и абсолютному возрасту разных поколений, продолжает усиливаться по мере старения R видов (табл. 5.12). Так, молодые и средневозрастные особи липы, выходящие в первый ярус, имеют возраст от 30 до 50 лет, а виргинильные - от 20 до 30 лет. Инвазия дуба на некоторых конкретных участках происходит достаточно успешно (рис. 5.10), но в целом плотность популяции очень мала. Следует еще от-

метить, что, несмотря на небольшую плотность и фрагментарный спектр, популяция ели постоянно пополняется (присутствуют как взрослые, так и молодые растения).

Сравнение карт распределения по выделам зональных эдификаторов в составе древостоя и в составе подроста приводит к заключению, что подрост ели появляется не только в выделах с господством березы, осины, сосны, но и в выделах, где имеются взрослые особи ели и/или широколиственных видов (см. рис. 5.9 и 5.10).

Общее число видов деревьев и кустарников в этом контуре достаточно велико (табл. 5.10), но практически все они имеют фрагментарные спектры популяций. Среди кустарников пока только лещина довольно успешно осваивает свободную линию подростка.

В заключение следует отметить, что рассматриваемый контур имеет тенденции к формированию (в течение следующих двух поколений зональных эдификаторов) широколиственного субклимакса с доминированием в травяном покрове неморальных видов.

Таблица 5.11. Доля разных эколого-ценотических групп видов во флоре контуров растительности, %.

Portion of the ecological-coenotic groups in the vegetation contours flora, %.

Контур	NmА	Nm	BrА	Br	PnА	Pn	HdgА	Hdg	NtrА	Ntr
1	60.8	52.1	11.7	16.5	7.3	7.4	18.1	21.7	11.7	12.4
2	48.2	40.2	24.3	29.5	5.9	6.5	10.7	12.3	14.9	16.2
3	22.3	21.0	55.0	57.9	19.6	17.7	11.8	11.2	8.6	8.7
4	20.1	20.2	40.5	42.7	15.8	14.6	16.7	16.1	11.4	9.8
5	48.5	41.3	31.7	36.9	7.0	7.6	8.1	9.9	14.2	14.3
6	55.1	47.2	29.6	35.0	9.4	9.7	9.4	11.6	8.3	9.8
7а	26.9	23.8	43.6	45.1	11.1	11.2	19.0	19.3	11.2	11.2
7б	32.0	27.3	34.3	38.5	12.7	11.8	21.1	21.8	9.7	9.2
8	50.9	42.4	30.8	36.5	8.6	8.5	11.5	12.7	9.3	12.0
9	30.9	25.8	41.2	45.7	6.0	6.6	27.1	26.5	9.0	6.9

• Примечание. Буква А означает, что в колонке приведены расчеты с учетом обилия видов.

• Note. Index A means that the column show data calculated into account the species abundance.

Таблица 5.12. Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников в границах изученных контуров растительности (численность счетных единиц шт. на 1 га).

Ontogenetic structure of tree and shrub populations into the studied vegetation contours (number of counted units st. per ha)

Древесные виды	Онтогенетические состояния								
	Контур 1	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Acer platanoides</i> L.						5			
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			5						
<i>Betula pendula</i> Roth		325	600	275	325	220	230	17.5	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		625	7.5	12.5	57.5	32.5	55		
<i>Corylus avellana</i> L.			550	82.5	12.5		137.5		
<i>Frangula alnus</i> Mill.		5	7.5						
<i>Malus sylvestris</i> Mill.					5				
<i>Padus avium</i> Mill.		5	11						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.			17.5	5		7.5	5		
<i>Pinus sylvestris</i> L.					5		80	5	
<i>Populus tremula</i> L.		5			20	112.5	275	5	
<i>Quercus robur</i> L.		7.5	32.5	17.5	30	45	55	82.5	5
<i>Salix caprea</i> L.		20	30				5		
<i>Sorbus aucuparia</i> L.			25			5			
<i>Tilia cordata</i> Mill.		32.5	525	850	525	350	195		
Контур 2		im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			2.5	10	2.5		5		

Таблица 5.12 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Betula pendula</i> Roth		10	32.5	35	45	60	35	2.5
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		2.5	22.5	42.5	30	85	41.5	
<i>Corylus avellana</i> L.		2.5	2.5		2.5	15		
<i>Euonymus verrucosa</i>		2.5						
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		2.5						
<i>Padus avium</i> Mill.		7.5						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		950	157.5	157.5	80	145	30	
<i>Pinus sylvestris</i> L.				7.5	35	42.5	57.5	2.5
<i>Populus tremula</i> L.				5		25	2.5	
<i>Quercus robur</i> L.		20	2.5	17.5	15	10	17.5	5
<i>Salix fragilis</i> L.							10	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	2.5	27.5						
<i>Tilia cordata</i> Mill.	10	675	300	350	275	97.5	27.5	
<i>Ulmus laevis</i> Pall.		7.5	2.5	7.5	5	7.5		
Контур 3	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Betula pendula</i> Roth		50		125	325	175		
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.					25			
<i>Pinus sylvestris</i> L.					25	375		
<i>Quercus robur</i> L.				75	50			
<i>Tilia cordata</i> Mill.		825	100	250	150	25		
Контур 4	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Betula pendula</i> Roth	195	500	177.5	60	70	72.5	10	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2.5	90	15	47.5	7.5	7.5	2.5	
<i>Euonymus verrucosa</i> L.			7.5	2.5	2.5			
<i>Frangula alnus</i> Mill.		15	25	10	25	7.5	2.5	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		15	2.5	10	65			
<i>Padus avium</i> Mill.		40	62.5	55	2.5	7.5		
Древесные виды	Онтогенетические состояния							
Контур 4	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		175	230	182.5	50	47.5	10	
<i>Pinus sylvestris</i> L.		77.5	5	20	135	222.5	47.5	
<i>Populus tremula</i> L.			2.5			2.5		
<i>Quercus robur</i> L.		147.5	82.5	100	7.5		2.5	
<i>Salix caprea</i> L.			2.5					
<i>Sambucus racemosa</i> L.		2.5	2.5	2.5				
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		145	37.5	5				
<i>Tilia cordata</i> Mill.		42.5	50	20	2.5			
<i>Ulmus laevis</i> Pall.			2.5					
<i>Viburnum opulus</i> L.		2.5						
Контур 5	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.		2.5	7.5		17.5	65	32.5	
<i>Betula pendula</i> Roth		2.5	5	12.5	35	32.5	10	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2.5	2.5	2.5	10	35	20	5	
<i>Corylus avellana</i> L.		12.5	2.5		2.5	10		
<i>Frangula alnus</i> Mill.		2.5						
<i>Fraxinus excelsior</i> L.		2.5						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2.5	375	107.5	27.5	70	175	15	
<i>Pinus sylvestris</i> L.					7.5	10	15	2.5
<i>Populus tremula</i> L.				2.5	52.5	7.5		
<i>Quercus robur</i> L.		17.5	5	12.5	10	7.5	2.5	
<i>Sambucus racemosa</i> L.		2.5	2.5		7.5			
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		35			2.5			
<i>Tilia cordata</i> Mill.	20	375	275	145	100	32.5	17.5	

Таблица 5.12 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Контур 6	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Acer platanoides</i> L.		97.5						
<i>Betula pendula</i> Roth			20	7.5	20	37.5	2.5	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.				12.5	15	12.5	5	
<i>Euonymus verrucosa</i> L.		17.5	15	5	5			2.5
<i>Frangula alnus</i> Mill.		27.5	5	5	45	5		
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		7.5	20	10	20	7.5		
<i>Malus sylvestris</i> Mill.		12.5						
<i>Padus avium</i> Mill.		22.5	5	5				
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	45	200	20	15	27.5	45	7.5	
<i>Pinus sylvestris</i> L.			2.5	5	17.5	27.5	40	
<i>Populus tremula</i> L.		5		2.5	30	47.5	2.5	
<i>Quercus robur</i> L.	5	20	2.5	32.5	5	12.5	12.5	2.5
<i>Salix caprea</i> L.					5			
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	35	250	7.5					
<i>Tilia cordata</i> Mill.	72.5	875	245	237.5	165	95	17.5	
Контур 7а	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Betula pendula</i> Roth		45	217.5	207.5	165	140		
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	375	165	157.5	132.5	75	25	7.5	2.5
<i>Frangula alnus</i> Mill.		35	50	25	7.5			
<i>Padus avium</i> Mill.		2.5						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		90	102.5	57.5	15	2.5		
<i>Pinus sylvestris</i> L.			2.5	7.5	40	57.5	5	
<i>Populus tremula</i> L.		5		27.5	42.5	10		
<i>Quercus robur</i> L.		177.5	15	7.5	2.5		5	2.5
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		575						
<i>Tilia cordata</i> Mill.		132.5	100	25	2.5	7.5		
Древесные виды	Онтогенетические состояния							
Контур 7б	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			5	2.5			2.5	
<i>Alnus incana</i> L.		2.5	2.5					
<i>Betula pendula</i> Roth		50	62.5	60	95	67.5	12.5	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	5	22.5	32.5	52.5	50	12.5	5	
<i>Corylus avellana</i> L.		20				10		
<i>Euonymus verrucosa</i>		2.5	2.5					
<i>Frangula alnus</i> Mill.		10	17.5	87.5	72.5	25	10	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		47.5	7.5		10			
<i>Malus sylvestris</i> Mill.				2.5				
<i>Padus avium</i> Mill.		37.5	5	5				
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		7.5	2.5	2.5	7.5	2.5		
<i>Pinus sylvestris</i> L.			20	22.5	20	65	17.5	
<i>Populus tremula</i> L.		2.5	2.5	27.5	62.5	90	7.5	2.5
<i>Quercus robur</i> L.	5	155	10	7.5	12.5	7.5	2.5	
<i>Sambucus racemosa</i>		7.5		2.5				
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		237.5	2.5					
<i>Tilia cordata</i> Mill.	37.5	375	82.5	102.5	32.5	12.5		
Контур 8	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Acer platanoides</i> L.			2.5	10	7.5			
<i>Betula pendula</i> Roth		7.5	87.5	82.5	77.5	27.5	12.5	2.5
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		5	5	27.5	50	67.5	25	
<i>Frangula alnus</i> Mill.			102.5	67.5				
<i>Juniperus communis</i> L.				2.5				
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		80	135	162.5	37.5	62.5	12.5	
<i>Pinus sylvestris</i> L.						20	10	

Таблица 5. 12. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus tremula L.</i>		5		62.5	175	12.5	7.5	
<i>Quercus robur L.</i>		42.5	200	20	10	2.5	7.5	
<i>Salix cinerea L.</i>			5			2.5		
<i>Sorbus aucuparia L.</i>		35	75	12.5				
<i>Tilia cordata Mill.</i>		400	425	475	37.5	17.5	2.5	
<i>Viburnum opulus L.</i>		10	5					
Контур 9	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Betula pendula Roth</i>		35	57.5	72.5	82.5	77.5	2.5	
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	5	27.5	17.5	15	50	55		
<i>Euonymus verrucosa Scop.</i>		20	5					
<i>Frangula alnus Mill.</i>		12.5	52.5	62.5	112.5	2.5		
<i>Fraxinus excelsior L.</i>				2.5	2.5			
<i>Lonicera xylosteum L.</i>		2.5			2.5	2.5		
<i>Malus sylvestris Mill.</i>		2.5	2.5	2.5				
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>	55	700	425	162.5	47.5	30	5	
<i>Pinus sylvestris L.</i>		2.5		12.5	30	52.5	47.5	7
<i>Populus tremula L.</i>		7.5			12.5	47.5	20	5
<i>Quercus robur L.</i>		135	22.5	5	20	12.5		
<i>Salix caprea L.</i>		240	5					
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	47.5	275	17.5					
<i>Tilia cordata Mill.</i>	20	242.5	77.5	20	20	5		
<i>Viburnum opulus L.</i>			2.5					

Древесная синузия в этом контуре будет иметь предельно сокращенный набор широколиственных видов (восстановление популяций клена остролистного, ильма и, тем более, ясеня вряд ли произойдет в связи с отсутствием плодоносящих особей этих видов) и примесь ели. Площади, занятые сосной и березами, будут сокращаться. В связи с регрессивным характером популяций сосна быстрес выпадет из состава древесной синузии, а березы могут сохраниться дольше (в ранге ассектагоров). Лугово-опушечная флора при отсутствии антропогенных воздействий (кошение и выпас) очень сильно сократит свое присутствие в контуре, боровые виды могут полностью выпасть из состава сообществ контура или предельно сократят свое присутствие и обилие.

2 контур. Мелколиственно-еловые леса (с примесью культур сосны) на морене, известняках и глинах в долине реки Таденки.

Южная часть контура (в кв. 40 и 37) в 1925 году была отнесена к охраняемым лесам Господствующим типом в начале века были сосновые леса, преимущественно культуры (на современных таксационных картах культуры четко просматриваются в кв. 31 и 19а, на карте, составленной А.И.Каляевым (рис. 5.11), культуры сосны просматриваются в кв. 31а и 19 - западная часть). Как и первый контур, эта территория в начале века была пройдена пожарами, а долина Таденки местами распахивалась (см. раздел 5.2).

Анализ карт (рис. 5.9, 5.10) показывает, что рассматриваемый контур существенно отличается от первого контура. В этом контуре как в древостое, так и в подросте почти полностью отсутствуют выделы, где имеются только широколиственные виды. Из табл. 5.9 видно, что при значительном сходстве размеров 1 и 2 контуров на долю выделов с широколиственными видами в древостое контура 2 приходится 1.9% от общей площади, а на долю выделов только с дубом - 0.6%, что в 10-15 раз меньше, чем в контуре 1. В то же время доля выделов с участием ели возросла почти в 5 раз (28.7% по сравнению с 5.8%), а доля выделов, не имеющих зональных эдификаторов в древостое, близка к таковой в 1 контуре (35.6% и 42.4% соответственно). Доли зональных эдификаторов в древостое и в подросте в этом контуре близки, т.е. в данном контуре, в отличие от предыдущего, ель занимает приблизительно равные позиции и в древостое, и в подросте. Интересно отметить, что имеются выделы, где в древостое среди зональных эдификаторов отмечается только ель, а в подросте уже встречаются и ель, и липа.

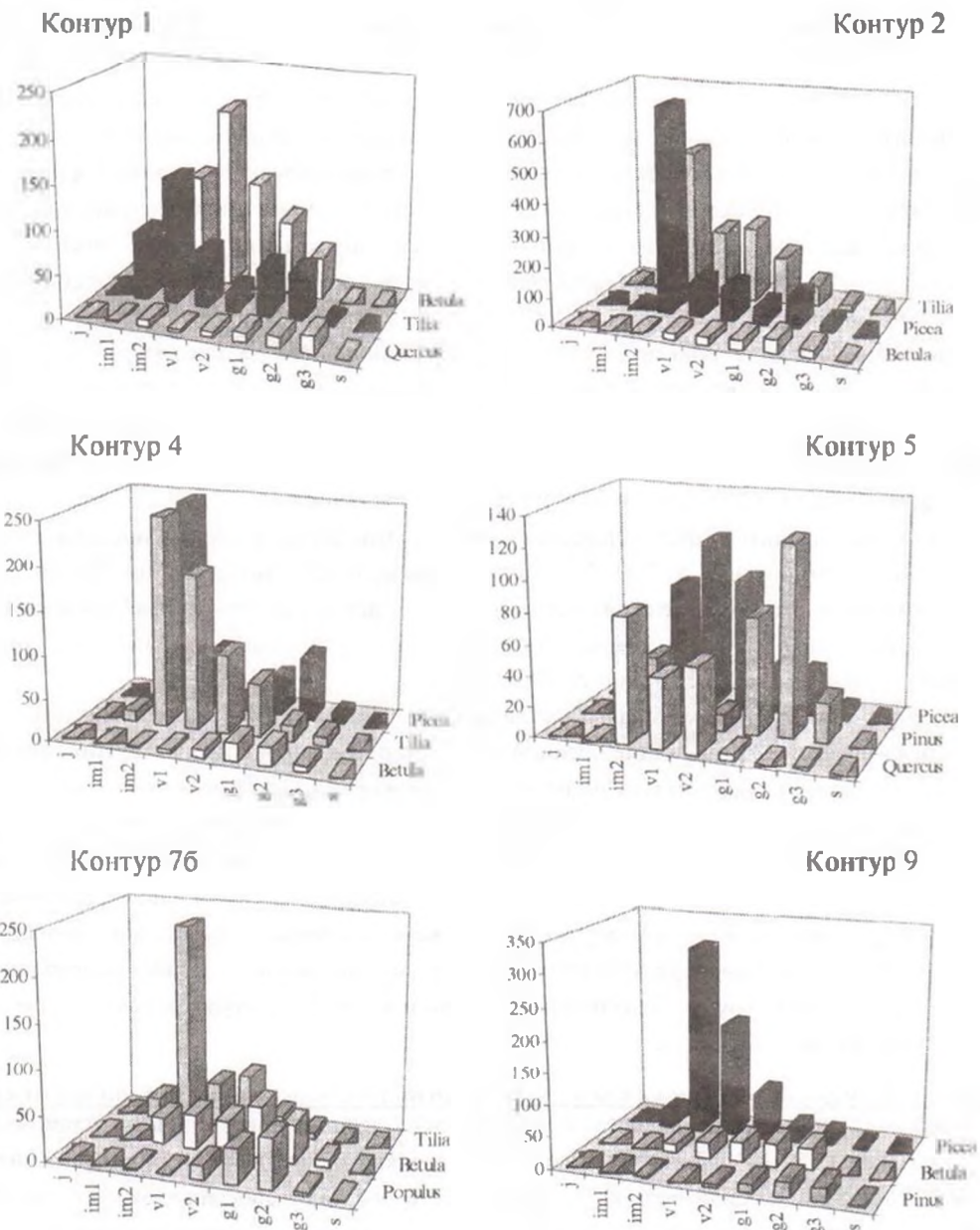


Рис. 5.12. Примеры онтогенетических спектров популяций деревьев в контурах растительности. По оси X - онтогенетические состояния, по оси Y - численность счетных единиц, шт на 1 га.

Fig. 5.12. Examples of the ontogenetic spectra of trees for the vegetation contours. X axis - ontogenetic stages, Y axis - number of counted units, st. per ha.

Экологический анализ показал, что местообитания рассматриваемого контура, по сравнению с первым контуром, отличаются несколько меньшими значениями трофности, богатства азотом, несколько большей кислотностью и влажностью, однако диапазоны по большинству исследованных факторов значительно перекрываются (рис. 5.12). Общее число видов в этом контуре максимальное - 250 по сравнению со всеми выделенными контурами. Максимально и число видов деревьев и кустарников, а число видов трав равно таковому в первом контуре - 218 (табл. 5.9).

Количественное распределение по эколого-ценотическим группам близко к таковому в предыдущем контуре: здесь также по числу видов господствует неморальная группа, лидерство ее усиливается при учете обилия. Однако, в отличие от предыдущего в данном контуре на второе место выходят бореальные виды, на третье - нитрофильные виды. Анализ константных видов (табл. 5.13) показывает, что к 4 классу константности (5 класс отсутствует) относятся как бореальные (*Calamagrostis arundinaceae*, *Oxalis acetosella*), так и неморальные (*Aegopodium podagraria*) - виды. В 3 классе виды этих же групп присутствуют практически в равном числе.

Следует отметить, что бореальных видов не являются лидирующими во флоре контура, несмотря на значительное участие ели как в древостое, так и в подросте. Именно в этом контуре находится наибольшее число выделов с участием ели от 7 до 10 единиц в формуле древостоя, хотя от площади всего контура такие участки составляют незначительную долю.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные популяции с высокой плотностью имеют два зональных эдификатора: ель и липа. Популяции берез повислой и пушистой имеют нормально-регрессивные спектры, а популяция сосны - регрессивный спектр. Очень малая плотность отмечена в популяциях вяза и дуба, но в них встречаются особи почти всех возрастных состояний. Остальные виды деревьев и кустарников имеют фрагментарные спектры и малую плотность популяций.

Определение абсолютного возраста деревьев показало, что сосна и березы представлены особями, по крайней мере, двух поколений: сосна: 50-70 и 120-140 лет; береза 40-60 и около 100 лет. Пополнение популяций ели и липы происходило практически непрерывно, но у ели этот период длился по крайней мере последние 100-120 лет, а у липы только 60-70 лет. Пополнение популяций дуба происходило и происходит эпизодически: отдельные взрослые деревья дуба имеют возраст от 40 до 120 лет.

Таким образом, контур 2 принципиально отличается от контура 1 по роли ели в ходе сукцессионных смен. Этот вид завоевывает господствующие позиции как в древостое, так и в подросте. Инвазия ели в этом контуре длится несколько дольше, чем инвазия липы, и в этом отношении ель имеет некоторые преимущества по сравнению с липой и дубом. Однако, незначительное преобладание площадей выделов, в подросте которых нет ели, а присутствует липа, и площадей, где оба вида присутствуют одновременно над выделами, где имеется только ель, дает возможность предположить, что в следующем поколении сформируется елово-широколиственный субклимакс. В древесной синузии, во всяком случае в первых поколениях, видимо будет господствовать ель. В травяном покрове, учитывая высокую константность не только неморальных, но и бореальных трав, обе группы видимо будут содоминировать. Как и в первом контуре, лугово-опушечные и боровые виды предельно сократят свое обилие.

3 контур. Сосново-березовые леса (включая культуры сосны) на морене в восточной части заповедника.

Контур включает сосняки, сосново-еловые леса (частично культуры) и вторичные березняки по вырубкам и гарям (восточные части кв.33, 39, большая часть кв.20); сосняки и березняки по гарям и площадям, пройденным пожаром в 1917-20 г.г. (большая часть кв. 32, южная часть кв. 20 и северо-западная часть кв. 33). Кроме того, небольшую площадь занимают сфагновые лесные болота. Значительная часть выделов контура была вырублена в 1941-45 г.г. Господствующий возраст деревьев в контуре - 30-50 лет.

Этот контур существенно отличается от двух предшествующих тем, что на большей части его площади (85%) в древесном ярусе отсутствуют зональные эдификаторы (рис. 5.9). Только 6% площади приходится на выделы с участием ели и 5,8% - на выделы с участием ели и широколиственных видов. Это соотношение свидетельствует о значительно более сильном преобразовании древесного яруса в данном контуре, по сравнению с предыдущими. В то же время по соотношению в подросте площадей с участием зональных эдификаторов и без них рассматриваемый контур сходен с контуром 2 (табл. 5.9). Характерной чертой рассматриваемого контура можно считать сравнительно недавнее начало массовой инвазии ели в сообществе с господством в древесном ярусе R стратегов (сосна, березы). Сравнение карт распространения зональных эдификаторов в подросте с картой антропогенных нарушений (рис. 5.10 - 5.11) показывает, что большая часть выделов, лишенных подроста зональных эдификаторов, приходится на гары 1918-20 г.г. Достаточно крупные массивы этих гарей еще не ос-

воены елью, липой и дубом в связи с тем, что их размеры значительно больше радиусов репродуктивной активности этих видов.

Таблица 5.13. Константные виды в контурах растительности (2-5 классы константности)

Constant species in the vegetation contours (2-5 constancy classes)

Номера контуров	1	2	3	4	5	6	7a	7b	8	9
<i>Acer platanoides</i>	3					2			4	
<i>Aegopodium podagraria</i>	5	4			2	3			4	3
<i>Ajuga reptans</i>	3				2	2				3
<i>Asarum europaeum</i>	4				2	3				
<i>Betula pubescens</i>				3			3		4	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3	4	5	4	3	3	4	5	5	4
<i>Campanula persicifolia</i>										3
<i>Carex digitata</i>					2	2				3
<i>Carex pilosa</i>	3				2	3		3	4	3
<i>Convallaria majalis</i>	3	3	3	5	3	3	3	5	5	5
<i>Dryopteris carthusiana</i>		3		4	2	3		3	4	3
<i>Equisetum pratense</i>					2					
<i>Euonymus verrucosa</i>	3	3			2	3				3
<i>Fragaria vesca</i>		3		3	2	2	3			4
<i>Frangula alnus</i>			4		2	3	4	4	4	
<i>Galeobdolon luteum</i>	3	3			2	3			4	
<i>Galium intermedium</i>	4	3			2	2				
<i>Galium mollugo</i>							3			
<i>Geum urbanum</i>						2				
<i>Hypericum maculatum</i>							3			
<i>Hypericum perforatum</i>										3
<i>Juniperus communis</i>										3
<i>Lathyrus vernus</i>	3	3			2	2			4	3
<i>Lonicera xylosteum</i>	3				2	2				
<i>Luzula pilosa</i>			4	3	2	3	3	3	4	4
<i>Maianthemum bifolium</i>		3			3	3	3	3	4	5
<i>Melampyrum pratense</i>			4	4		2	3	3	4	3
<i>Melica nutans</i>					2	2			4	3
<i>Mercurialis perennis</i>						2				
<i>Milium effusum</i>					2	2				
<i>Molinia caerulea</i>			3							
<i>Orthilia secunda</i>					2					3
<i>Oxalis acetosella</i>		4			2					
<i>Padus avium</i>					2	2				
<i>Paris quadrifolia</i>					2	2				
<i>Picea abies</i>		3	4	3	2	3			4	3
<i>Polygonatum odoratum</i>				3	2	2				3
<i>Populus tremula</i>					2	2		3	4	
<i>Potentilla erecta</i>							3			3
<i>Pteridium aquilinum</i>					2	3		3	4	3
<i>Pulmonaria obscura</i>	3				2	2				
<i>Pyrola rotundifolia</i>										3
<i>Quercus robur</i>		3	4	5	3	3	4	4	4	5
<i>Rubus caesius</i>					2					
<i>Rubus idaeus</i>		3		3	2	2				
<i>Rubus saxatilis</i>	4	3	3	3	3	3	3	4	5	4
<i>Sambucus racemosa</i>					2					
<i>Solidago virgaurea</i>				4	2	2		3	4	4
<i>Sorbus aucuparia</i>		3	3	4	2	3	3	4	4	5
<i>Stellaria holostea</i>	4	3			2	3	3	3	5	4

Таблица 5.13. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Tilia cordata</i>	3	3			2	3			4	3
<i>Trientalis europaea</i>			5	4	2	3	4	4	4	4
<i>Urtica dioica</i>	3	3			2					
<i>Vaccinium myrtillus</i>			5	4	2	2	3	3	4	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			4	4	2	2	4	3	4	4
<i>Veronica chamaedrys</i>	3									3
<i>Viburnum opulus</i>	3					2				3
<i>Vicia sepium</i>						2				
<i>Viola canina</i>										3
<i>Viola mirabilis</i>	3	3				2				

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по трофности, богатству азотом и кислотности местообитания этого контура отличаются наименьшими, а по влажности субстрата - наибольшими значениями среди всех выделенных контуров (рис. 5.12).

В этом контуре отмечается как минимальное общее число видов (77), так и минимальное число видов в каждом ярусе, причем если число видов деревьев и кустарников, по сравнению с первыми двумя контурами, сократилось незначительно, то число видов трав уменьшилось почти в 4 раза (табл. 5.10).

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что (в отличие от двух предыдущих контуров) здесь на первом месте по числу видов находится бореальная группа, на втором - неморальная, на третьем - боровая. Следует подчеркнуть, что наибольшее число боровых видов найдено именно в этом контуре.

Учет обилия не изменяет соотношения эколого-ценотических групп видов (табл. 5.11). Анализ константных видов (табл. 5.13) также подтверждает лидирующее положение бореальных видов в этом контуре: как в пятом, так и в четвертом классах константности господствуют бореальные виды: *Calamagrostis arundinaceae*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula pilosa*.

Подробный демографический анализ популяций деревьев в этом контуре не проводился. Анализ таксационных материалов позволяет сделать предварительное заключение, что сосна имеет здесь нормально-регрессивные популяции с высокой плотностью, березы - нормальные популяции также с высокой плотностью, а инвазия осуществляется за счет липы и ели. В качестве источников семян этих видов выступает небольшое число взрослых особей, сохранившихся при рубках и пожарах. Определение абсолютного возраста у особей разных видов деревьев показало, что сосна имеет особи, по крайней мере, трех поколений: 40-60, 80-100 и 120-140 лет; березы и осина - особи двух поколений: 40-60 и 60-80 лет, ель и липа имеют очень небольшое количество особей 40-60 лет, отдельные особи 80-90 лет и массовый подрост в возрасте от 5-10 до 20-25 лет.

В заключение можно отметить, что развитие древесной синузии в рассматриваемом контуре видимо приведет (как и во втором контуре) к формированию южнотаежного субклимакса. Отличительной особенностью данного контура является господство бореальных видов. Неморальные виды в данном контуре, по сравнению с двумя предыдущими, перемещаются на второе место. Кроме того, здесь значительно увеличивается доля боровых видов (табл. 5.11). Еще одной особенностью сукцессионных сообществ данного контура является низкий уровень видового разнообразия, особенно в синузиях трав. И в связи с небольшим радиусом распространения зачатков у большинства трав вряд ли следует ожидать полного восстановления видового разнообразия неморальных и бореальных видов в этом ярусе даже при формировании устойчивой структуры древесной синузии с господством зональных эдификаторов.

Следует также отметить, что наличие больших площадей лишенных взрослых особей зональных эдификаторов, приведет к тому, что восстановление нормальных популяций ели и липы на всей площади продлится в течение жизни не одного поколения R-видов, в первую очередь берез. Формирование последними нормальных популяций, в связи с отсутствием заноса семян зональных эдификаторов, будет способствовать сохранению лу-

гово-опушечной флоры до момента внедрения в разновозрастные березняки липы и ели. Возможность формирования нормальных популяций сосны весьма мала в связи с почти полным отсутствием подроста в настоящее время и малой вероятностью его появления в последующем

4 контур. Сосновые леса (в том числе и культуры) с вкраплениями березняков на морене в южной и юго-западной части заповедника.

Контур включает сосновые леса разного возраста: в южной части - кв. 35 (его восточная часть), 36 и 36а - это сосняки 80-90 лет, сформировавшиеся после рубок сосновых лесов и отчасти березняков, существовавших здесь в начале века (Каляев, 1969); в юго-западной части: кв. 34, 34а, 35 (его западная часть) - сосняки 30-40 лет, представляющие собой второе послерубочное поколение, сформировавшиеся, главным образом, по гарям 1918-20 г.г. В 1925 г. леса контура были отнесены к защитным и часть культур сосны, видимо, были посажены в это время.

Для данного контура, как и для предыдущего, характерно отсутствие зональных эдификаторов в древесном ярусе на большей части его территории (78.4%). В первом поколении зональных эдификаторов, осуществляющих инвазию, доминирует ель (17.1%); площадь, приходящаяся на выделы с участием одновременно ели и широколиственных видов минимальная (табл. 5.9). Как видно из карт размещения выделов с зональными эдификаторами в древостое, первоначально инвазия ели и липы началась в старых сосняках, расположенных в непосредственной близости с контуром 2, где имелись источники семян. В дальнейшем, судя по расположению выделов с зональными эдификаторами в подросте (рис. 5.10б), инвазия ели и ели с липой распространилась почти на все старые сосняки 35, 36 и 36 кварталов и на мелколиственные выделы в северной части контура.

Интересной особенностью данного контура является значительное увеличение в подросте по сравнению с древостоем площади совместного обитания ели и широколиственных видов (20.2% и 3.1% соответственно). Это свидетельствует о том, что наличие в древесном ярусе ели не препятствует внедрению широколиственных видов в подрост.

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по тропности, богатству азотом и кислотности местообитания рассматриваемого контура близки к третьему контуру, а по влажности субстрата - ближе ко второму, но отличия, как и в предыдущих случаях, минимальные (рис. 5.12).

В отличие от третьего контура, общее число видов здесь значительно больше (160), число деревьев и кустарников близко к таковому в 1 и 2 контурах, а по числу видов трав (138) контур 4 занимает промежуточное положение между контурами 1 и 2 с одной стороны и контуром 3 - с другой (табл. 5.10). Расчеты участия в составе флоры разных эколого-ценотических групп показали значительное сходство по этому признаку данного контура с третьим. Здесь также на первом месте по числу видов находится бореальная, на втором - неморальная группы. Лугово-опушечная и боровая группы занимают третье место и имеют примерно равное число видов. Эти же соотношения сохраняются и при учете обилия видов (табл. 5.11). По набору константных видов (табл. 5.13) этот контур также ближе всего к третьему контуру, так как в нем константами являются в основном бореальные виды: *Calamagrostis arundinaceae*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus* и др. Высокая константность единственного неморального вида - *Convallaria majalis* определяется его очень широкой экологической амплитудой и большими возможностями инвазии как семенами, так и вегетативным путем.

Подробный демографический анализ показывает, что в этом контуре, в отличие от предыдущих, нормальные популяции в настоящее время имеют не только березы, но и сосна. Однако, принципиальное отличие между популяциями этих видов заключается в том, что березы (при отсутствии липы и ели) способны формировать разновозрастные ценопопуляции в пределах одного выдела. В то же время разновозрастность сосны, до введения заповедного режима и, отчасти, после, поддерживалась за счет появления новых поколений в разных выделах вследствие пожаров и рубок. При исключении этих факторов каждая ценопопуляция будет постепенно переходить в регрессивное состояние и в результате популяция сосны в контуре также приобретет регрессивный характер.

В заключение следует отметить, что демуляции в лесах данного контура в общих чертах сходны с таковыми в третьем контуре. Здесь также идет развитие южнотасжного субклимакса с преобладанием борсальных видов над неморальными. Как и в третьем контуре, в связи с наличием больших площадей, не занятых зональными эдификаторами, инвазионные возможности ели значительно больше: у нее больше дальность разноса зачатков и выше семенная продуктивность. Вероятно в течение жизни двух-трех поколений деревьев ель будет играть значительно большую роль в древостое, чем липа и дуб. В течение одного-двух поколений деревьев на площадях, еще не занятых подростом ели и липы, возможно существование сообществ с разновозрастными популяциями берез.

5 контур. Мелколиственно-сосновые леса с елью на морене и известняках в среднем течении реки Паниковки.

Контур включает березняки и осинники 60-70 летнего возраста; сосняки (в том числе сосновые культуры) 50-100 лет, пойменные ольшаники в центральной части 29 кв., приуроченные к притеррасному понижению и долинам двух левых притоков Паниковки, небольшие участки пойменных (юг 24 кв.) и водораздельных ельников (юго-восточная часть 24 кв.). Большая часть выделенного контура в начале нашего века была занята сосновыми и сосново-еловыми лесами, а также вторичными березняками и осинниками по гарям прошлого века. Часть территории контура была пройдена пожаром в 1900-1917 г.г.

Среди всех контуров растительности пятый отличается тем, что на большей части его площади в составе древостоя присутствуют зональные эдификаторы (табл. 5.9). В древесном ярусе наибольшая доля (47.5%) приходится на выделы с одновременным участием ели и широколиственных видов, несколько меньшая - только ели (32%), а выделы с участием только широколиственных видов занимают незначительную площадь (7.3%). Как видно из карт размещения выделов с зональными эдификаторами, инвазия ели опережает инвазию липы и дуба, причем выделы с более молодым древостоем содержат преимущественно ель, а выделы с более старым древостоем - ель и широколиственные виды (рис. 5.9, 5.10). Таким образом, в подросте, по сравнению с древостоем, усиливаются позиции ели и ослабляются позиции широколиственных видов деревьев.

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур предельно близок ко второму контуру - растительности долины Таденки (рис. 5.12). Однако, в отличие от второго контура, общее число видов здесь значительно меньше (135 по сравнению с 250 во 2-м контуре). Столь значительное уменьшение видового состава произошло за счет сокращения числа видов трав (110 по сравнению с 218 во 2-м контуре), в то время как число деревьев и кустарников близко к таковому во 2-м контуре (табл. 5.10).

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что по числу видов в этом контуре неморальная и бореальная группа достаточно близки (с учетом обилия значимость неморальной группы возрастает), на третьем месте находится нитрофильная группа. Данный контур отличается от всех предшествующих также и тем, что в его флоре отсутствуют высококонстантные (4 и 5 класса) виды, в 3 классе константности присутствуют бореальные виды (*Calamagrostis arundinaceae*, *Maianthemum bifolium* и др.), боровой (*Rubus saxatilis*) и неморальный (*Convallaria majalis*) виды.

Подробный демографический анализ показывает, что сосна и осина имеют регрессивные популяции, а березы - нормально-регрессивные: максимум в спектре перемещается в сторону генеративных особей в связи с ослаблением процесса возобновления в результате интенсивной инвазии зональных эдификаторов - ели и липы с дубом. Одновременно процесс длительной инвазии привел к формированию нормально-инвазионных онтогенетических спектров ели и липы. Определение абсолютного возраста показывает, что старые ели (110-120 лет) и дубы (115-130 лет) относятся к тому же поколению, что и старые сосны (110-130 лет). Судя по разбросу абсолютного возраста взрослых особей в популяции ели (от 30 до 100 лет) инвазия продолжалась довольно большой промежуток времени (около ста лет), прерываясь рубками и пожарами. Наиболее активно инвазия ели начала осуществляться после организации заповедника, последние 40-50 лет. В связи с малой плотностью популяции

дуба и малой семенной продуктивностью этого вида (а также другими причинами), массовой инвазии дуба не отмечено. Однако в некоторых сообществах численность иматурного подростка довольно велика (до 7000 особей/га). Старых лип в рассматриваемом контуре не обнаружено. Возраст генеративных особей липы 30-40 лет, виргиниальных - 10-30 лет; учитывая большую численность последних можно заключить, что в настоящее время происходит весьма активная инвазия липы. Однако и по занятой площади, и по доле участия в древостое, ель занимает в данном контуре доминирующее положение, а широколиственные виды - подчиненное.

В заключение следует отметить, что по эколого-ценотической структуре флоры и другим признакам рассматриваемый контур наиболее близок к контуру 2, который также расположен в долине малой речки (второй контур в долине Таленки, пятый - в долине Паниковки). Демутации в лесах данного контура видимо приведут к формированию елово-широколиственного субклимакса. В связи с отсутствием высоко константных видов трудно предположить, какие виды в ходе демутаций будут занимать доминирующее положение, следует только подчеркнуть, что это будут как неморальные, так и бореальные виды.

6 контур. Широколиственно-мелколиственно-сосновые леса на известняках и мереле в северо-западной части заповедника.

Центральная часть контура (включая современную территорию зубрового питомника) сложена березняками и осинниками 70-90 лет с небольшими включениями старовозрастных участков широколиственных лесов (100-120 лет). По данным А.И.Каляева (1969) в начале текущего столетия эти площади были пройдены пожаром (1918-1920 г.г.) и существующие ныне березняки и осинники представляют собой первое послепожарное поколение (рис. 5.11). Периферия контура, наряду с мелколиственными выделами, состоит из выделов с сосновыми лесами, в среднем более молодыми, чем березняки и осинники центральной части. В начале века на этой территории были сосновые и сосново-еловые леса, вероятно представлявшие культуры и с тех пор многократно рубившиеся. В пределах контура имеются и отдельные фрагменты сосняков, возникших после рубок в конце прошлого - начале этого века.

По распределению площадей в древостое и подросте между зональными эдификаторами и прочими видами этот контур ближе всего к первому и второму контурам: около половины площади в древостое и четверть площади в подросте лишены зональных эдификаторов. В этом контуре заметную долю имеют выделы, состоящие только из широколиственных видов (15.6% в древостое и 12.1% в подросте), что сближает его с первым контуром.

Сравнение карт распределения зональных эдификаторов в древесном ярусе и в подросте показало (рис. 5.9, 5.10, табл. 5.9) что процесс инвазии ели опережает процесс инвазии липы и дуба. Так, если в древостое 8.2% площади контура имеют выделы с участием ели, то в подросте этот процент достигает 29.7. Причем, судя по отсутствию заметных изменений в соотношении долей смешанных и чисто широколиственных выделов в древостое и в подросте, увеличение доли ели в подросте идет за счет сокращения площадей еще не занятых зональными эдификаторами.

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по всем исследованным факторам - трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата местообитания рассматриваемого контура близки ко второму (долина Таленки) и пятому (долина Паниковки) контурам (рис. 5.12).

Общее число видов в этом контуре невелико - 121, распределение видов по сингузиям подобно таковому в контуре 5 (табл. 5.10). Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что по этому признаку данный контур очень сходен с контурами 5 и 2. Здесь по числу видов господствуют неморальная и бореальная группы, а с учетом обилия неморальная группа видов выходит на первое место. Данный контур, как и предыдущий, отличается тем, что в его флоре отсутствуют высококонстантные виды (4 и 5 класса), в 3 классе константности присутствуют бореальные (*Calamagrostis arundinacea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*), неморальные (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum*) и боровые (*Pteridium aquilinum*) виды.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции с высокой плотностью имеют липа и ель, со значительно меньшей плотностью - дуб; нормально-регрессивные - березы. Сосна и осина имеют регрессивные популяции (табл. 5.12).

Определение абсолютного возраста деревьев показывает, что пополнение популяции липы происходит наиболее активно последние 20-40 лет, а ели - последние 20-60 лет. В последние годы происходит активная инвазия рябины, бересклета, жимолости и других кустарников, однако популяции большинства видов подлеска имеют очень малую плотность и фрагментарные спектры. В подросте встречаются единичные особи клена остролистного.

В заключение следует отметить, что демулационные тенденции рассматриваемого контура наиболее близки к таковым в первом контуре. Здесь также можно ожидать формирование широколиственного субклимакса с участием ели и с господством в травяном покрове неморальной группы видов. Однако сукцессионные процессы происходят в этом контуре на более низком уровне видового разнообразия, чем в первом контуре, и при значительно большем участии ели и ее спутников.

7я контур. Сосново-березовые леса на морене в северо-восточной части заповедника.

Контур сложен в основном молодыми сосновыми и березовыми лесами (40-60-летними). Большая часть лесов контура сгорела в начале текущего столетия (гари 1918-1920 г.г.), а северо-восточная часть лесов контура сгорела в 1938 г. По периферии контура в начале века существовали сосняки (вероятно представленные культурами), вторичные березняки и осипники, возникшие на гаях в конце предыдущего века и с тех пор рубившиеся не один раз. Последние массовые рубки датируются 1941-45 г.г.

Рассматриваемый контур отличается от всех остальных максимальной долей площади в древостое (95.4%), на которой отсутствуют зональные эдификаторы. Наиболее близки к нему по этому параметру контуры 3, 4 и 7в (табл. 5.9). Вероятно такое соотношение площадей, занятых эдификаторными и пионерными или R (сосна, осина, березы) видами в древостое можно объяснить тем, что в этом контуре наибольшая доля площади занята молодыми гаями. Для подроста характерно иное, по сравнению с древостоем, распределение площадей, занятых зональными эдификаторами и свободными от них. За время, прошедшее с момента заповедания в подрост активно внедрялась ель: ее доля в подросте составляет 38% по сравнению с 0.9% в древостое. Доля выделов, где ель и широколиственными видами в подросте растут вместе составляет только 11.6%.

Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур наиболее близок к третьему и четвертому контурам (рис. 5.12), часть лесов которых также возникла на обширных гаях 1918-20 г.г.

Общее число видов в этом контуре значительно больше, чем в третьем (165 по сравнению с 77) и близко к таковому в 4 контуре (160), а число видов трав даже больше, чем в 4 контуре (табл. 5.10).

Расчеты количественного участия в составе флоры контура разных эколого-ценотических групп также показали его сходство с контурами 3 и 4. Все три контура (7а, 3, 4) имеют большое число бореальных и несколько меньшее -неморальных видов.

Константные виды в этом контуре те же, что в контурах 3 и 4, но класс их константности ниже. Здесь присутствуют бореальные виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium myrtillus* и др., а также неморальный вид - *Convallaria majalis*.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции с высокой плотностью характерны для берез: пушистой и бородавчатой. Осина, сосна, липа и ель имеют нормально-регрессивные популяции с небольшой плотностью, дуб - инвазионно-нормальные (табл. 5.12). У остальных видов спектры популяций - фрагментарные, что свидетельствует об эпизодических возможностях приживания особей.

Рассматриваемый контур по количественным параметрам анализируемых признаков наиболее близок к контурам 3 и 4. Здесь также формируется южнотаежный субклимакс с доминированием бореальных видов.

7я контур. Сосново-березовые леса с осиной на морене и известняках в юго-западной части заповедника

Контур сложен молодыми сосновыми, березовыми и осиновыми лесами (40-60-летними), в которые вкраплены небольшие участки более старых сосняков, широколиственных лесов и ельников (90-100 лет). По данным А.И.Калиева на территории двух кварталов контура (26 и 27) в конце XVIII века была пашня. Около половины контура в конце прошлого - начале текущего столетия была занята сосновыми лесами, вторичными березняками и осинниками по гарям. Небольшие площади в южной части контура представляют собой леса по гарям 1918-1920 г.г., кроме того, примерно половина контура в северной его части была пройдена пожарами в 1900-1917 г.г. Последние массовые рубки датируются 1941-45 г.г.

Данный контур имеет наибольшую площадь - 925,5 га. По соотношению площадей в подросте и древостое, занятых зональными эдификаторами, рассматриваемый контур близок к контурам 3, 4 и 7а. отличие проявляется лишь в несколько большей площади, занятой широколиственными эдификаторами в древостое. Как и во всех перечисленных выше контурах площадь, занятая зональными эдификаторами в подросте в 2,5 раза больше, чем в древостое (18,3% и 43,9% соответственно). Как и в 3, 4 и 7а контурах в подрост наиболее активно внедрялась ель (19,3% ели по сравнению с 4,4% широколиственных видов и 5,3% дуба). Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур наиболее близок к четвертому контуру (рис. 5.12). По общему числу видов и их распределению рассматриваемый контур близок к 4 и 7а, отличаясь лишь несколько большим числом кустарников и трав (табл. 5.10)

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что число бореальных видов в этом контуре несколько ниже, чем в 3, 4 и 7а, но эта группа все еще доминирует. Число неморальных видов напротив несколько выше, чем в перечисленных выше контурах.

Высоко константными видами (5 и 4 классы константности) в данном контуре являются: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. Большая часть из этих видов распространяется птицами, а остальные обладают значительной вегетативной подвижностью. вполне возможно, что они маркируют первые волны инвазии трав, кустарников и деревьев на площади, лишенные растительности в связи с пожарами или распашками.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции имеют березы: пушистая и бородавчатая и осина; сосна - нормально-регрессивные, а липа, дуб и ель инвазионно-нормальные (табл. 5.12). Определение абсолютного возраста показывает, что в популяциях липы и ели постоянно идет пополнение новыми особями (взрослые особи имеют возраст от 20 до 70-80 лет). Кроме липы и ели, в лесные сообщества контура активно внедряется рябина обыкновенная. Среди кустарников наиболее успешно инвазию осуществляет крушина ломкая, в меньшей степени - бересклет бородавчатый, жимолость, лещина.

В заключение следует отметить, что данный контур, по рассмотренным признакам занимает промежуточное положение между контурами 2 и 5, с одной стороны, и 3, 4 и 7а, с другой. В связи со значительным преобладанием в подросте выделов с елью, мы полагаем, что в ближайшем будущем здесь более вероятно формирование южнотаежного субклимакса.

8 контур. Сосново-осиново-березовые леса на морене в средней части водораздела между Пышниковкой и Гяденкой

В настоящее время большая часть контура сложена молодыми сосновыми, березовыми и осиновыми лесами (40-60-летними), в южной части контура находятся участки более старых сосняков, с небольшими вкраплениями ельников и широколиственных лесов. Большая часть контура 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 1900-17 г.г., в северо-западной части 25 кв леса сформировались по гари 1938 г. Большая часть контура была вырублена в 1941-45 г.г.

В этом контуре в древостое более половины площадей занято зональными эдификаторами, причем чисто еловые и смешанные по составу эдификаторов выделы представлены практически в равном соотношении (24.7 и 23.7% соответственно), достаточно велика и доля чисто широколиственных выделов (10.2%). В подросте усиливаются позиции ели, но не за счет освоения новых площадей (как это отмечалось ранее почти во всех контурах), а за счет перераспределения площадей, где присутствуют зональные эдификаторы. Причины ослабления темпов экспансии зональных эдификаторов пока непонятны.

Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур наиболее близок к шестому контуру (рис. 5.12).

По общему числу видов и их распределению рассматриваемый контур близок к 6 контуру и относится к группе контуров с небольшим числом видов, особенно трав (табл. 5.10). Все маловидовые контуры характеризуются большой долей площадей, на которых недавно были пожары.

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что и по этому признаку данный контур наиболее близок к пятому контуру. Здесь преобладают неморальные виды, а с учетом обилия доля их составляет более 50%. Высоко константными (5 и 4 классы константности) в данном контуре являются 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 *Pteridium aquilinum* в травяном покрове подтверждает данные А.И. Каляева о давнем присутствии в контуре сосновых лесов. В отличие от предыдущего контура в видовом составе трав имеются как быстро распространяющиеся виды начальных фаз экспансии лесного покрова на нарушенные территории, так и виды более поздних фаз (*Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* и др.).

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции имеют березы: пушистая и бородавчатая; нормально-регрессивные - осина, регрессивные - сосна. Липа, дуб и ель имеют инвазионно-нормальные популяции (табл. 5.12). Наиболее старые сосны имеют возраст более 120-130 лет, березы - более 100 лет, ели и дубы - около 80-90 лет, а липы - около 60-80 лет. В настоящее время в леса контура, помимо ели, липы и дуба, внедряются рябина обыкновенная, крушина ломкая и другие виды.

Значительное сходство рассматриваемого контура с пятым позволяет заключить, что здесь прослеживаются тенденции к формированию (в течение следующих двух-трех поколений зональных эдификаторов) широколиственного субклимакса с доминированием в травяном покрове неморальных видов и с заметным участием бореальных видов. Как и в предшествующих контурах, площади, занятые мелколистными видами и сосной будут сокращаться.

9 контур. Сосновые леса с елью и березой на морене в северо-западной части заповедника

Это самый небольшой по площади контур, расположенный вблизи села Данки. Лесные участки его часто распахивались. В настоящее время значительная часть контура сложена молодыми сосновыми лесами (40-60-летними), с небольшими вкраплениями более старых (70-80 лет) сосняков, ельников и широколиственных лесов. В составе контура находятся два сфагновых болота. Большая часть контура в конце прошлого - начале текущего столетия была лесной. Это были сосновые, сосново-еловые леса, березняки и осинники по гарям. Небольшие площади по периферии контура составляют леса, пройденные пожарами в 1900-1917 г.г.; леса, сформировавшиеся по гари 1918-20 г.г. (рис. 5.11). Большая часть контура была вырублена в 1941-45 г.г.

В древостое этого контура чуть меньше половины площади занято зональными эдификаторами, причем доминируют выделы с участием ели (26.4%), меньшую долю составляют выделы со смешанным составом эдификаторов (16.3%), а доля чисто широколиственных выделов минимальная (1.4%). В подросте значительно усиливаются позиции ели (62.1%) за счет освоения новых площадей (как это отмечалось ранее почти во всех контурах, кроме контура 8) и увеличивается площадь выделов со смешанным составом эдификаторов (31.6%), а выделы с широколиственными видами и только с дубом полностью отсутствуют.

Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам рассматриваемый контур наиболее близок к четвертому контуру (рис. 5.12). Среди всех исследованных контуров наименьшие значения баллов трофности и богатства азотом имеют 3, 4, 7а, к ним примыкает 9, а балловая оценка по pH в 9 контуре несколько выше, чем в остальных перечисленных. Однако практически все отличия находятся в пределах одного балла.

По общему числу видов и их распределению рассматриваемый контур так же, как и третий, относится к контурам с небольшим видовым богатством, причем, если число видов деревьев здесь сильно не убывает по сравнению с остальными контурами, то число видов трав уменьшится значительно (табл. 5.10). Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что этот контур по соотношению неморальных и бореальных видов наиболее близок к контурам 3, 4, 7а и отчасти 7в (где преобладают бореальные виды) и отличается от них лишь несколько большим участием лугово-опушечных видов. Среди высоко константных видов (5 и 4 классы константности) в данном контуре также больше бореальных *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, чем неморальных: *Convallaria majalis*, *Stellaria holostea* видов.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции имеют березы: пушистая и бородавчатая; нормально-регрессивные - осина и сосна. Липа, дуб и ель имеют инвазионно-нормальные популяции, причем плотность популяции ели выше как в молодой фракции, так и в зрелой (табл. 5.12). В настоящее время в лесах контура активно распространяются рябина обыкновенная, крушина ломкая и другие виды. Интересно отметить присутствие в этом контуре, как и в 5, единичных молодых и взрослых особей ясеня, так же как в 1, 6, 8 - клена остролистного. Это обстоятельство показывает, что деградация экотопа не является причиной отсутствия данных видов и при условии заноса зачатков видовой разнообразие древесной синузны может увеличиваться.

В заключение следует отметить, что рассматриваемый контур входит в самую большую группу контуров (3, 4, 7а, 7в и 9), для которых характерна наиболее мощная экспансия ели и бореальных видов, приводящая к формированию южнотаяжного субклимакса. Эта экспансия осуществляется при разном уровне видового богатства, однако ни в одном из контуров число видов не достигает максимальных значений. Для всех обсуждаемых контуров, кроме девятого, характерно наличие огромных площадей (более 80%), не имеющих зональных эдификаторов в древостое, что связано с недавними обширными пожарами.

Таким образом, проведенный анализ показывает, что, если на уровне сообществ и биотопов основные тенденции демулационных процессов позволяют (по крайней мере в течение жизни существующих поколений) ожидать значительных различий, проявляющихся в усилении позиций неморальных или бореальных комплексов, то на уровне территориальных комплексов растительности эти различия проявляются слабо. Такое положение объясняется очень мелкой мозаикой хозяйственного преобразования территории (в том числе и лесотаксационных выделов). Отдельные сообщества и биотопы, имеющие разный состав и структуру, вследствие, в первую очередь, антропогенных воздействий, соседствуют друг с другом и находятся в пределах радиуса репродуктивной активности основных ценозообразователей. Причем, в связи с особенностями репродуктивной биологии основных ценозообразователей, на первое место по интенсивности освоения всех вариантов сообществ (кроме сомкнутых липняков) выходит ель, а липа и дуб отстают от нее.

Учитывая, что наиболее значимым фактором в сукцессионных процессах на территории заповедника в настоящее время выступает экспансия ели, все рассмотренные контуры по интенсивности этого процесса можно разделить на 3 группы.

Первая группа включает контуры 1 и 6. Для них характерно минимальное участие ели и значительный перевес в лесной флоре неморальной группы видов. Демулационные процессы в этих контурах вероятно приведут к формированию лесного покрова в значительной степени приближающегося к зональному варианту широколиственных лесов с елью.

Вторая группа включает контуры 2, 5 и 8. Здесь участие ели больше, чем в первой группе, но широколиственные виды (в первую очередь липа) могут сохранить доминирующие позиции. Во всех контурах господствующее положение по числу видов и по обилию занимает неморальная группа.

Третья группа включает контуры 3, 4, 7а, 7в и 9. В этих контурах участие ели еще больше усиливается, она выходит в первом поколении в доминанты, одновременно неморальные виды сокращают свое присутствие, их позиции ослабляются. На первое место как по числу видов, так и по набору констант и доминантов выходит бореальная группа.

Учитывая потенциальную экологическую пригодность практически всех экотопов заповедника для произрастания как неморальных, так и бореальных видов, можно заключить, что описанное разнообразие групп контуров связано с разной периодичностью и длительностью тех или иных антропогенных воздействий. На территории заповедника антропогенное усиление роли ели определяется ее экологическими и биологическими преимуществами в освоении лесных сообществ, сформированных R стратегами (в первую очередь сосной и березами) по пожарищам и распахам.

Анализ флористического сходства контуров (табл. 5.14) показывает, что группы по флористическому сходству не совпадают с группами по степени доминирования ели, т.е. активная инвазия ели осуществляется при разном качественном составе флоры. Это свидетельствует о некоторой независимости отдельных синузий в растительном покрове и о разных путях и темпах демулационных процессов.

Таблица 5.14. Флористическое сходство контуров растительности (коэффициент Жаккара)

Floristic similarities of the vegetation contours (Jaccard coefficient)

		Контуры растительности							
	2	3	4	5	6	7а	7в	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					0.563	0.434	0.500	0.488	0.435
6						0.447	0.533	0.549	0.524
7а							0.546	0.4	0.442
7в								0.484	0.433
8									0.478

Общая структура флоры всех выделенных контуров показана на рис. 5.13. Видно, что лугово-опушечные (Hdg), боровые (Pn) и нитрофильные (Ntr) виды господствуют на небольшом числе площадок, в то время как неморальные (Nim) и бореальные (Bг) виды составляют стабильную основу выборки. Это подтверждает неоднократно высказываемые предположения о том, что сукцессионные процессы в лесах заповедника ведут к формированию разных вариантов хвойно-широколиственных субклимаксов практически на всей территории за исключением сфагновых болот и приручьевых черноольшаников. При этом следует ожидать существенного сокращения флористического разнообразия, особенно лугово-опушечных и боровых видов, которые в современном растительном покрове не имеют эндогенно поддерживаемых вариантов растительных сообществ.

Использование информационно-аналитической системы (Заугольнова и др., 1995) для оценки сукцессионного состояния контуров позволяет выделить контуры с разными флористическими и структурными потерями. Причем, уровень флористических и структурных потерь не коррелирует. Например, контуры 1, 2, 5, 7а имеют наименьшие флористические потери в синузии деревьев (в расчете от суммарного и от потенциального числа видов), что не вполне коррелирует с оценками потерь структурного разнообразия древесной синузии (табл. 5.15).

По признаку демографической полночленности рассмотренные контуры практически не отличаются друг от друга; по степени выраженности доминирования в древесной синузии близки контуры 1, 2, 6 и 8, по доле R видов - 1, 2 и 5. Таким образом степень близости древесной синузии к климаксу значительно различается по разным признакам. Из всей совокупности контуров наименьшей нарушенностью по исследованным признакам древесной синузии характеризуются контуры 1 и 2.

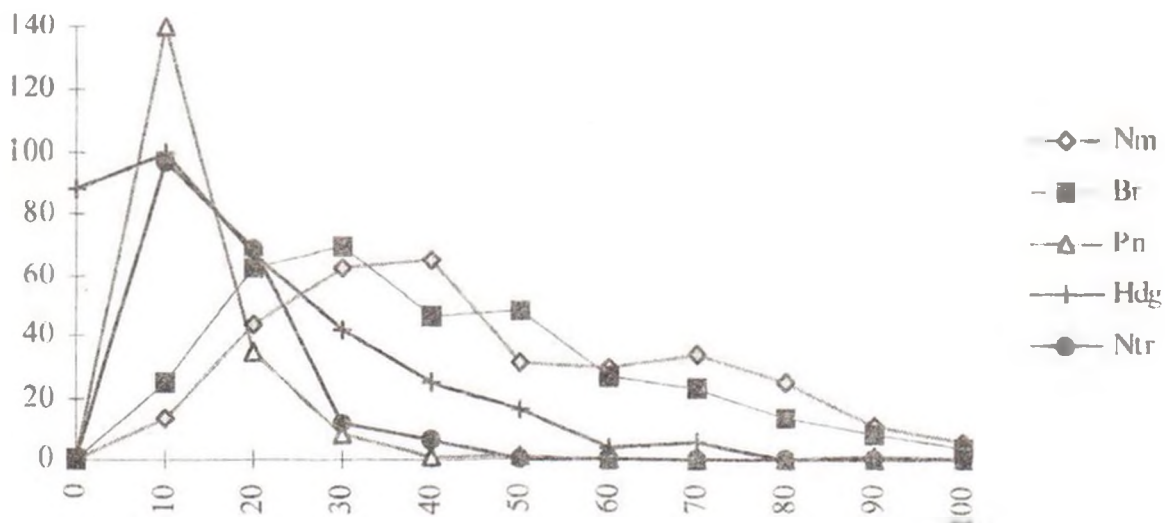


Рис. 5.13. Эколого-ценотическая структура флоры заповедника. По оси X - % участия видов группы в описании (ранжирован по 10% интервалу), по оси Y - число описаний с заданным уровнем долевого участия видов группы.

Fig. 5.13. Ecological coenotic structure of Nature Reserve's flora. X axis - % species of the description (arranged by 10% rate); Y axis - number of the description with indicated level of species portion.

Таблица 5.15. Оценка сукцессионного состояния контуров растительности

Assessment of the successional stage for the vegetation contours

Контуры	1	2	3	4	5	6	7а	7б	8	9
сингузия деревьев										
Число видов деревьев общее	13	17	10	10	12	11	12	10	11	10
в % от потенциального	61.9	70.8	45.5	47.6	57.1	52.4	57.1	47.6	52.4	47.6
в % от суммарного	72.2	85.0	55.6	55.6	66.7	61.1	66.7	55.6	61.1	55.6
% R-видов	59.9	44.3	92.5	81.5	42.4	62.6	90.5	91.8	64.7	80.9
Степень доминирования	29.1	29.4	48.3	5.9	33.6	22.2	32.6	30.2	21.4	36.7
Число содоминантов	4	5	3	3	6	5	5	5	4	5
Демографическая полночленность	53.8	47.1	50.0	50.0	50.0	63.6	41.7	60.0	54.5	50.0
сингузия кустарников										
Число видов кустарников общее	13	15	9	12	13	14	12	17	15	11
в % от потенциального	38.2	41.7	26.5	35.3	38.2	41.2	33.3	50.0	44.1	32.4
в % от суммарного	72.2	71.4	42.9	60.0	65.0	70.0	54.5	81.0	75.0	55.0
Степень доминирования	45.5	43.4	0	38.1	52.3	46.1	64.2	7.0	26.6	4.0
Демографическая полночленность	46.2	60.0	0.0	50.0	38.5	28.6	25.0	17.6	40.0	45.5
сингузия трав										
Число видов трав общее	217	218	58	138	110	96	141	152	95	75
в % от потенциального	31.3	31.5	8.7	20.1	16.4	14.3	21.7	22.3	14.1	11.2
в % от суммарного	74.6	71.0	24.1	48.3	40.6	35.7	51.1	53.5	34.9	34.2
Число площадок	54	69	19	46	31	40	22	47	32	15

Те же особенности характерны кустарниковой и травяной синузиям (табл. 5.15). Это свидетельствует о разной степени нарушенности синузий и о разных временах их восстановления, связанных, в первую очередь, с разной дальностью разноса зачатков тех аборигенных видов, популяции которых были уничтожены в пределах тех или иных локальных участков в результате антропогенных воздействий. В целом, флористический и структурный анализ лесов заповедника показывает, что, вне зависимости от характера подстилающих пород, демуляции ведут к формированию субклимаксов с антропогенно усиленной ролью ели (кроме коптуров 1 и 6) в древесной синузии и с разным сочетанием неморального и бореального флористических комплексов в остальных синузиях. Локально, вследствие особенностей антропогенных нарушений растительности и экотопа возможно формирование сообществ или их групп с абсолютным господством ели и бореальных элементов.

5.6. Заключение

Подводя итог обсуждения сукцессионных процессов в массиве заповедника, следует подчеркнуть, 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 нынешние разновозрастные липняки и ельники с неморальной или смешанной неморально-бореальной флорой. Больше времени займет восстановление разновозрастной структуры популяции древесных эдификаторов в смешанных дубо-ельниках и дубо-липняках. К сожалению, практически все современные сосняки не имеют шансов сохранить в своем составе популяции сосны и неизбежно будут замещаться другими типами сообществ.

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

1) для ценозов, 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 ценозов, где отмечено хотя бы минимальное количество подроста сосны и экотопическая ситуация благоприятна для возобновления этого вида, необходимо проводить интенсивные меры содействия естественному возобновлению. Одновременно для заповедника в целом необходимо пересмотреть нормы выпаса диких копытных (лось и кабан) в лесных ценозах,

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

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

Resume

The Prioksko-Terrasny Reserve is situated in 100 km to the south of Moscow, on the left bank of the Oka river. The area belongs to the coniferous-broad-leaved forest zone. Total area of the Reserve is about 5000 ha. The Reserve was organized in 1948 for preservation and study of Moscow region nature, especially for conservation of the "relic Oka-flora".

Preserved area occupied upper flood plains, terraces and watersheds. Terraces consist of moraine sandy-loam, lime, loam. They are covered by sand which has more 2 meters of the depth in the west of the Reserve.

All the Reserve territory is transformed by human activity during last few centuries. The signs of numerous cuttings, plowings, and fires are frequent in the Reserve. There are artificial pine forests in the extensive part of the Reserve.

Small sizes of land pieces with forests, meadows, and fields were typical for the area during XVIII-XIX centuries. Frequent changes of use ways of each land piece took place. These land use habitats together with bed rock spatial heterogeneity determined modern rich mosaic of wood and herb vegetation. Pine (*Pinus sylvestris*), birch (*Betula sp.*) and spruce-broad-leaved forests with *Picea abies* and *Tilia cordata* are well represented in the most part of the Reserve now. Age of the oldest trees is 160-180 years, age of the main part of the stands is 50-60 years.

Detailed phytocoenotic researches as well as study of population structure of the main tree species were done in the Reserve in 1991-1995. Computer map of the forest was developed. History of land use during the last 200 years was reconstructed by historical documents and special soil morphological researches. Ecological evaluations of biotops, plant species richness estimations, and comparative study of current and potential plant species biodiversity were developed. Main succession trends and a forecast of vegetation dynamics were developed.

It was shown, that tree, shrub and herb species composition as well as demographic structure of tree populations are changing according modern succession processes. Pine and birch forests are replaced by spruce and broad-leaved forests. Light-demanded grasses of pine and birch forests decrease their abundance. They are replaced by shade-tolerant species. Total floristic richness of herb and shrubs decreases.

We have concluded that some actions for supporting light-demanded flora are needed. Concrete recommendations were developed.

Глава 6. Центрально-Лесной заповедник

6.1 Характеристика региона и природные условия территории

Заповедник расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности в пределах главного Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины (56°26'-39'с.ш., 32°29'-33°01'в.д.) и охватывает 3 западные административные района Тверской области. В схеме ботанико-географического районирования территория заповедника размещается в самой южной части Валдайско-Онежской подпровинции в полосе южнотаежных лесов (Лавренко, Исаченко, 1976; Исаченко, 1980).

В целом территория заповедника представляет типичные моренные ландшафты Верхневолжского региона, включающего также Западновинский бассейн. Основными чертами современной растительности региона являются: относительно малая площадь сельскохозяйственных угодий (29 %), преобладание водораздельных еловых лесов преимущественно южнотаежного типа и верховых болот (рис. 6.1). Устойчивость экосистем региона определяется структурой ландшафтов отдельных речных бассейнов как элементарных единиц функционирования природных систем. При оценке степени устойчивости ландшафтов учитывается различный уровень резистентности структурно-функциональных и пространственно обособленных участков бассейнов, различных по типу и скорости вещественного обмена (Полынов, 1925) - так называемых автономной, транзитной и аккумулятивной зон (Лавренко и др., 1991). Картометрический анализ, основанный на изложенных принципах (табл. 6.1) показал, что по сравнению с прилегающими территориями бассейнов верхней и средней Волги, ландшафты Западновинского бассейна обладают наибольшей степенью буферности. Последнее определяется наличием таких стабилизирующих факторов, как высокая степень облесенности и сохранности территорий всех функциональных зон бассейна, большая площадь водораздельных верховых болот, наличие тяжелосуглинистой морены как почвообразующей породы.

Репрезентативность территории заповедника для Верхневолжского региона определяется комплексом признаков, характерных именно для обширной области моренных ландшафтов центральной части Русской равнины.

В геоморфологическом отношении территория заповедника представляет собой слабо всхолмленную водораздельную равнину, слабо расчлененную и заболоченную, с абсолютными отметками высот 230-270 м над уровнем моря. По своему геологическому строению она представляет собой структурную часть древнего плато, сложенного серпуховскими известняками нижнего карбона.

Коренные породы перекрыты мощным плащом (10 - 20 (50) м) - четвертичных отложений, полностью скрывающих древние формы рельефа (Сороченков, 1937; Соколов 1939, 1949) и состоящих из моренных, межморенных и надморенных отложений. Верхняя толща моренных отложений представлена валунными карбонатными опесчаненными суглинками средне- и тяжелосуглинистого механического состава. Карбонатная морена перекрыта светло-бурыми легкими крупнопыльчатыми лессовидными покровными суглинками или супесями мощностью от 0.3 до 2 м, реже - флювиогляциальными средне- и крупнозернистыми песками (2 - 6 м) (Кучинский, 1937; Соколов, 1949). Нередко покровные надморенные отложения отделены от карбонатной морены прослойками водно-ледниковых песков, супесей, ленточных глин. Все крупные депрессии заполнены толщей межледниковых и межстадиальных озерно-болотных отложений - глин, илов и торфов, достигающих 1 - 7 м мощности.

Доминирующее положение в структуре почвенного покрова заповедника занимают подзолистые автоморфные, подзолисто-полугидроморфные (болотно-подзолистые) и гидроморфные (болотные) почвы. Как показали исследования (Кучинский, 1937; Строганова и др., 1979) зональные для территории заповедника дерново-подзолистые почвы формируются в подчиненных местообитаниях (средне- и хорошо дренированные склоны) и занимают около 30% площади.

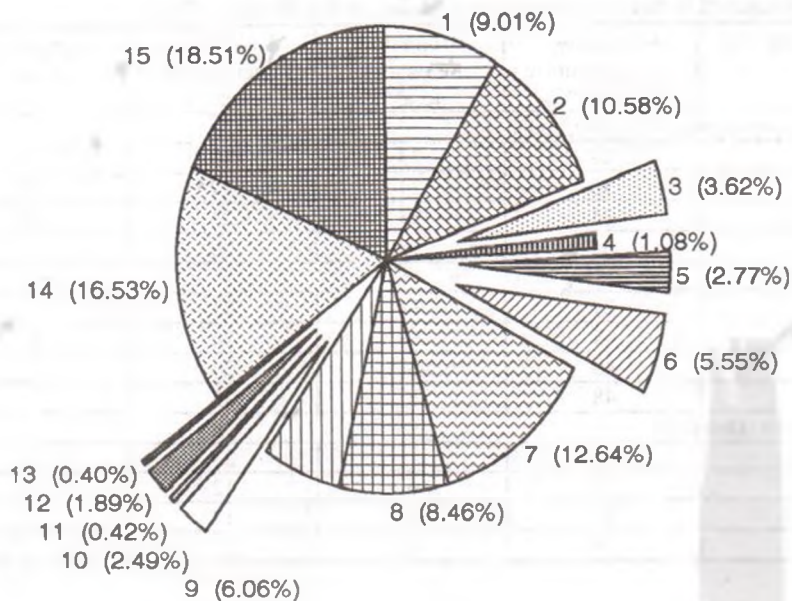


Рис. 6.1. Соотношение типов современной растительности водораздела западной части Тверской области.

Условные обозначения:

Еловые леса: 1 - южнотаежные леса из *Picea abies* и *Picea obovata*; 2 - Елово-широколиственные или подтаежные леса; 3 - неморальные и травяно-болотные елово-черноольховые леса. Сосновые леса: 4 - южнотаежные зеленомошные, бруснично-зеленомошные, чернично-зеленомошный, иногда длительно-производные; 5 - южнотасжные сосновые с березой долгомошные и сфагновые; 6 - южнотаежные кустарничковые в сочетании со сфагновыми переходными и верховыми болотами. Производные березовые, осиновые и сероольховые леса: 7 - на месте южно-таежных лесов; 8 - на месте елово-широколиственных подтаежных лесов; 9 - на месте южнотаежных сосновых лесов. Сфагновые верховые болота: 10 - северозападноевропейские, западнорусские, южнотаежные кустарничково-сфагновые со вторичными озерами и сфагновыми мочажинами; 11 - восточноевропейские, среднерусские, южнотаежные сосново-кустарничково-сфагновые со сфагновыми мочажинами на склонах и с периферийным рядом мезотрофных и евтрофных ассоциаций; 12 - восточноевропейские, среднерусские, южнотаежные сосновые пушицево-кустарничково-сфагновые с поясным распределением растительности. Травяные и травяно-гишновые болота: 13 - европейско-западносибирские, бореальные осоковые и осоково-гишновые иногда с участием сфагнов мезоевтрофные. Сельскохозяйственные угодья: 14 - на месте южнотаежных лесов; 15 - на месте подтаежных лесов.

Данные приведены по Карте растительности Европейской части СССР Л.:Наука, 1980; цифры в скобках - номера по легенде "Карты растительности...", 1980".

Fig. 6.1 Vegetation structure of the Main Watershed of Volga, Dnepr and Daugava territory (for the square of 5521,25 km²)

Spruce forests: 1 - southern taiga forests from *Picea abies* and *Picea obovata*; 2 - subtaiga and mixed forests; 3 - rich valley spruce forests from All. Alno-Padion Knapp 1942 and All. Alnion glutinosae (Malcuit 1926) Muller et Gors 1958.

Pine forests: 4 - southern taiga forests with green mosses and small shrubs; 5 - southern taiga forests with Sphagnum mosses; 6 - raised bogs and transitional mires with *Pinus sylvestris*.

Secondary birch and alder forests: 7 - after cutting of southern taiga spruce forests; 8 - after cutting of mixed and subtaiga forests; 9 - after cutting of southern taiga pine forests.

Sphagnum raised bogs: 10 - northerneuropean ombrotrophic mires with the secondary lakes and hummock-hollow complexes; 11 - easterneuropean with the hummock-hollow complexes and transitional and rich peripheral zones; 12 - easterneuropean and midlerussian mires with dominating of *Pinus sylvestris* and *Eriophorum vaginatum*.

Grass fens: 13 - European and easternsiberian grass fens with green mosses and sedges

Agriculture area: 14 - fields on the place of southern taiga forests; 15 - fields on the place of subtaiga forests.

Data and vegetation types according "The Vegetation Map of European Part of Russia", Leningrad: Nauka, 1980.

Таблица 6.1. Распределение земель некоторых бассейнов Русской равнины по типам растительности

Table 6.1. The distribution of lands in several river basins of the Russian Plain

Основные водосборные бассейны	Сельскохозяйственные земли, %	Вторичные лиственные леса, %	Хвойные и смешанные леса, %	Гигрофильные леса, %	Торфяники, %
Западнодвинский бассейн, верхнее течение, зоны					
автономная	29	23	19	5	22
транзитная	36	24	17	11	10
аккумулятивная	24	33	23	16	1
всего	35	29	20		
Верхневолжский бассейн					
автономная	24	34	23	7	11
транзитная	44	14	26	8	7
аккумулятивная	48	24	20	3	2
всего	48	20	23		
Средневолжский бассейн (Ополье)					
автономная	67		33		
транзитная	82	6	12		
аккумулятивная	12	66	17		
всего	78	10	12		

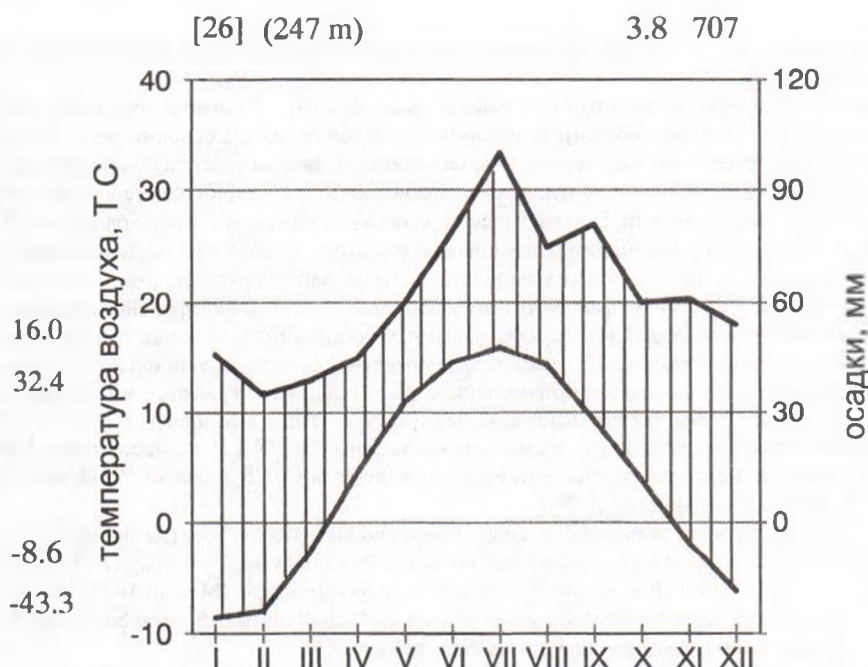


Рис.6.2. Климатодиаграмма Вальтера-Госсена за 26 лет по данным метеостанции "Лесной Заповедник"

Fig. 6.2. Gossen-Walter climograph for the last 26 years according the meteorological station "Lesnoj Zapovednik"

Климатические условия территории заповедника весьма типичны для районов с умеренно-континентальным климатом. Средняя многолетняя температура января $-8,6^{\circ}\text{C}$ (абсолютный минимум $-43,3^{\circ}\text{C}$), июля $+16^{\circ}\text{C}$ (абсолютный максимум $+32,4^{\circ}\text{C}$), безморозный период по среднемноголетним данным составляет 114 дней (колебания от 80 до 230). Число дней со снежным покровом от 122 до 176 (среднемноголетнее - 148). Высота снежного покрова на открытом месте 9 - 28 см (ср. 18 см), в лесу 31 - 78 см (ср. 56 см). Средняя многолетняя сумма

осадков 707 мм (в разные годы от 560 до 960) превышает суммарное испарение с водной поверхности. Высокий гидротермический коэффициент - 1.8 (летом 0,5-0,9) - указывает на положительный баланс влаги в ландшафтах территории, что считается одним из необходимых экологических условий развития сплошных массивов еловых лесов (Голмачев, 1954; Вальтер, 1974; Schmidt-Voght, 1977). Прослеживается высокая изменчивость соотношений между температурой воздуха, осадками и выраженностью цикличности гидротермического режима территории. В целом для территории характерны довольно неустойчивые режимы природной среды и критические погодные ситуации. Последнее значительно сужает экологическую емкость местообитаний в экосистемах заповедника и становится всдушим лимитирующим фактором.

Комплекс признаков физико-географической среды моренных ландшафтов центра Русской равнины, представленный на территории Центрально-Лесного заповедника, обуславливает структуру первичного растительного покрова водораздельных слабобрасчлененных равнин с преобладанием еловых лесов южнотаежного облика и выпуклых грядово-мочажинных болот. Щадящие условия природопользования, традиционно сложившиеся в данном регионе, позволяют нам наблюдать естественные сукцессионные процессы, характерные для первичного растительного покрова.

6.2 Использование земель и воздействие на природу Центрально-Лесного заповедника (конец 16 - начало 20 вв.)

Первый письменный источник, в котором упоминается территория современного Центрально-Лесного Заповедника - Повесть Временных Лет - летописный свод 10 - 12 в. В нем говорится об Оковском лесу, расположенном на Валдайском водоразделе - крупном лесном массиве, часть которого занимает в настоящее время заповедник. Ко времени появления этого источника территория Оковского леса была уже в течение трех - четырех веков заселена племенами восточных славян - кривичей (Милюков, 1993), ассимилировавших и вытеснивших угро-финское население. Л. В. Алексеевым (1974) проанализирован археологический, летописный и актовый материал 10 - 16 вв. по Оковскому лесу и дан подробный очерк занятий населения, составлена схема Оковского леса летописи (рис. 6.3). Территория заповедника расположена в северной части изображенного на ней леса, и охраняемые природные комплексы относятся к остаткам этого доантропогенного массива. Жители, населявшие Оковской лес, занимались рыболовством и лесными промыслами. Земледелие не было их основным занятием. На большое значение рыболовства указывает Л. В. Алексеев (1974). Через Оковской лес пролегал один из важнейших торговых путей того времени - "из варяг в греки", и жители лесных поселений вели торговлю с проезжими, работали на волоках и строительстве речных судов. Л. В. Алексеев указывает на зафиксированный актами устойчивый характер волокового промысла и его большое распространение, на его регламентацию в актах, строгую очередность среди "волочан". Он приходит к заключению о большой роли волоков в экономике территории Оковского леса. Хотя на карте не показаны волоки на территории заповедника, они могли существовать между истоками р. Межа - приток Западной Двины и рек Жукопа, Тюдьма и Молодой Туд - притоками Волги¹. В 11 - 12 вв. на этих землях уже существовало относительно высокоразвитое хозяйство, основанное на рыболовстве, лесных промыслах, торговле с проезжающими купцами и обслуживании волоков, с подчиненным земледелием. Этим территория Оковского леса отличалась от других земель Центральной России, где произошел более ранний переход от промыслового хозяйства к переложному земледелию. И в это время, и позднее, расселение происходило по рекам и берегам верхневолжских озер и не связывалось с земледелием. Лишь по мере постепенного упадка водного пути, соединявшего Балтику со Средиземноморьем, начинают доминировать другие виды деятельности, а значение территории в экономике Русского государства уменьшается.

¹Топонимическая реконструкция по волоковой лексике позволяет дать общую схему волоков, без точной географической привязки.

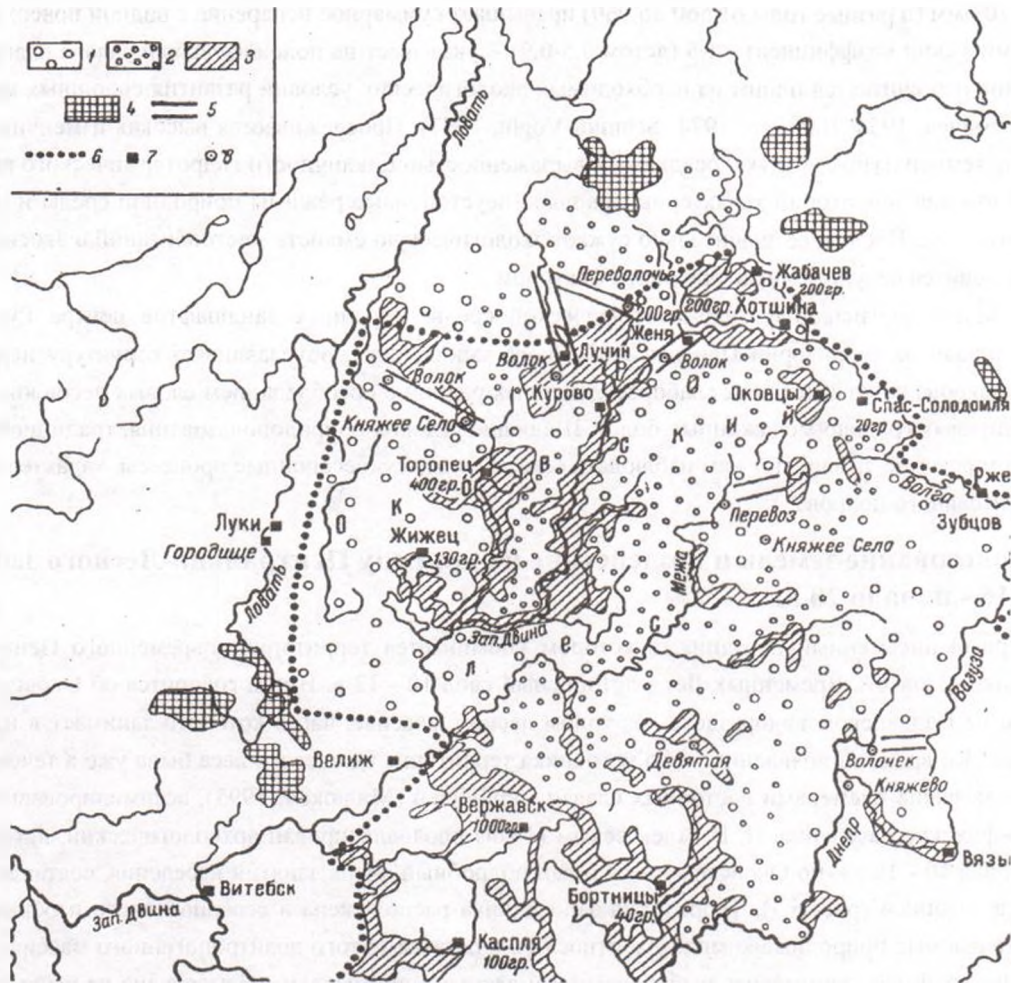


Рис. 6.3. Карта Оковского леса (из Алексеев, 1974)

Fig. 6.3. The map of "Okovskij Forest" (from Alekseev, 1974)

Условные обозначения: 1 - реконструируемая часть Оковского леса; 2 - рудименты Оковского леса, сохранившиеся в XIX в.; 3 - скопления поселений Смоленской земли (по распространению курганов); 4 - скопления несмоленских поселений (по распространению курганов); 5 - реконструкция волоков Оковского леса; 6 - граница Смоленской земли (по Н.А.Насонову); 7 - феодальные центры Смоленской земли, возле которых есть остатки городищ (цифрами указано количество гривен, которое эти центры выплачивали смоленскому князю по грамоте Ростислава 1136 г.); 8 - современные топонимы смоленской земли.

1 - the reconstructed part; 2 - the remains of the Okovskij Forest, found in the XIX th century; 3 - the Smolensk Land settlements; 4 - the nonsmolensk settlements; 5 - the reconstruction of the portages; 6 - the boundary of the Smolensk Land (According N.A.Nasonov); 7 - the feudal centers with the remains of ancient towns (figures mean the number of "grivna" paid to Smolensk prince according Rostislav Charter, 1136); 8 - the present toponyms of the Smolensk Land

По мнению ряда исследователей, топонимические данные летописи свидетельствуют о большом количестве озер и родников в Оковском лесу. Более поздние источники также указывают на значительную увлажненность Валдайского водораздела в 17 - 18 вв.: относящееся к 1680 г. описание "Древняя Российская Гидрография", изданное в 1773 г. просветителем Н. Новиковым содержит упоминание: "а Днепр река течет из мха из болота..." О том же свидетельствуют данные ряда атласов (Прил I NN 7, 8). Любопытно, что на картах последней территория заповедника относится к Новгородской губернии. Судя по этим упоминаниям, заболоченность Валдайского водораздела в течение исторического периода оставалась неизменно высокой, что предопределяет со-

ответствующий видовой состав лесной растительности. В 15 - 17 вв. Оковской (или Волконский², как его еще называют) лес, представляет собой огромный трудно проходимый заболоченный лесной массив, один из тех, которые поражали воображение путешественников. В 16 в. Волконский лес упоминается у Герберштейна (1908), который весьма подробно описывает вытекающие из него реки и болота. В это время территория заповедника входит в состав Волговской волости Ржевского уезда.

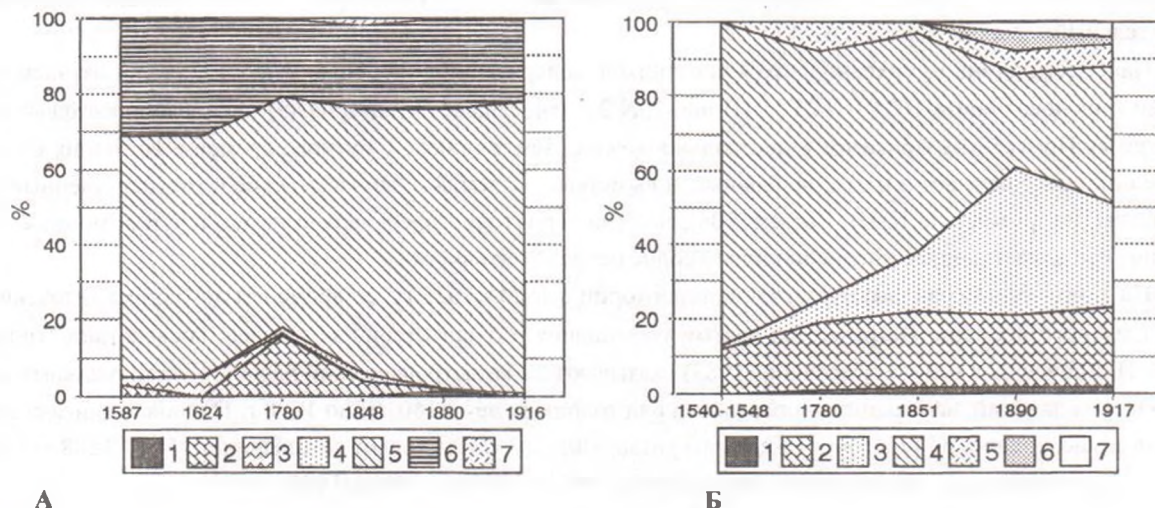


Рис. 6.4. Лесной тип (А) и сельский тип (Б) истории землепользования
 Fig. 6.4. The forest type (A) and rural type (B) of landusing history

А (Центрально-Лесной заповедник): 1 - усадьба; 2 - пашня; 3 - перелог; 4 - сенокос; 5 - лес; 6 - лес по болоту; 7 - неудобья.

Б (Тверская губ., бассейн Волги): 1 - усадьба; 2 - пашня; 3 - сенокос; 4 - лес; 5 - неудобья; 6 - вырубки; 7 - выгон.

А (Central Forest Nature Reserve): 1 - homestead; 2 - arable land; 3 - fallow land; 4 - hay-mowing land; 5 - forest; 6 - bogged up forest; 7 - wasted lands.

Б - (Tver'skaja gubernija, Volga basin): 1 - homestead; 2 - arable land; 3 - hay-mowing land; 4 - forest; 5 - wasted lands; 6 - forest cutting areas; 7 - pasture.

История использования земель Оковского леса очень отличается от истории землепользования на основной территории Центральной России, где сельское хозяйство развивалось на более дренированных, расчлененных, менее заболоченных землях, в пределах крупных речных бассейнов. В 16 - начале 20 вв. в Центральной России сменилось несколько систем земледелия. В начале изучаемого этапа (16 в.) господствует трехпольное пашенное земледелие с применением перелога. В этой системе почвенное плодородие поддерживается регулярными севооборотами и периодическим (раз в 10 - 15 лет) забрасыванием выпашанных угодий и переселением на близлежащее место. По мере роста плотности населения сокращается срок оборота земель, перелог начинает использоваться почти так же интенсивно, как и регулярная пашня, что приводит к истощению земель (конец 16 - начало 17 вв.)³. С ростом земельного дефицита появляется необходимость увеличивать продуктивность сельского хозяйства интенсивным путем. В это время увеличивается поголовье скота, который начинает использоваться для получения удобрений, происходит переход к регулярному трехполю со все возрастающим внесением удобрений (вторая половина 18 в.). В конце 19 - начале 20 вв. в связи с земельным дефицитом и ростом малоземелья по мере роста плотности населения вновь возникает необходимость в повышении продуктивности и принци-

² Этимологию этого названия большинство исследователей связывает с волоками. В 16 - 18 вв. в Оковском лесу известна Волговская волость, выходящая на оз. Волго. Связано ли название озера и реки с волоками?

³ На рисунке 6.4Б не показана доля переложных земель, т.к. в изученных нами писцовых книгах отсутствует эта информация. По нашим предположениям, доля перелога примерно соответствует доле пахотных земель в конце 18 в.

альной интенсификации сельского хозяйства. В это время в севооборот внедряются новые культуры, в первую очередь - кормовые травы, что позволяло эффективно восстанавливать почвенное плодородие. С начала 20 в. происходит постепенный переход к многопольной системе. Подобный тип истории землепользования (рис. 6.4Б) мы назвали сельским (в отличие от пригородного, выявленного нами на примере Московской губернии). Анализ источников по территории Центрально-Лесного заповедника свидетельствует о существенных отличиях истории землепользования на Валдайском водоразделе, что позволяет выделить историю землепользования этого региона в отдельный "лесной" тип (рис. 6.4А)

Наиболее ранний из сохранившихся источников, содержащий подробную информацию по изучаемой территории - писцовая книга 1624 - 1625 гг. (Прил. 1, N 2), относящаяся к материалам писцовых и межевых работ, проводимых Поместным Приказом в центрально-русских землях после Смутного времени. Источник содержит данные по поместным, вотчинным, церковным и выморочным землям. Монастырские и государственные земли не описаны, но по мнению Ю. В. Готье (1906), на этой территории преобладало поместное и вотчинное землевладение, что делает данные писцовой книги вполне репрезентативными.

Писцовая книга сравнивает состояние территории в 1624 - 1625 гг. со временем до "войны литовских людей" - Смутного времени. Встречаются частые упоминания и о запустении земель как последствия "голодных лет". Е. П. Борисенков и В. М. Пасецкий (1983) указывают на катастрофический характер экстремальных метеорологических явлений, вызвавших непрерывный ряд голодных лет с 1601 г. по 1608 г. Писцовая книга содержит отдельные упоминания об описании Ржевского уезда Андреем Салтыковым со товарищи 1587 - 1588 гг., сокращенные копии которого использовались при описании 1624 - 1625 гг. (Готье, 1906).

В писцовой книге приводятся названия населенных пунктов и пустошей и описываются принадлежащие к каждому населенному пункту или к пустоши угодья, сельскохозяйственные и лесные. В историко-географической литературе редко используются древнерусские описания и не существует однозначного соответствия между средневековой и современной номенклатурой, поэтому мы считаем необходимым пояснить принимаемые нами значения. В сельскохозяйственных угодьях выделяются: "пашня паханая" (пашня в живущем) - постоянно используемое пахотное угодье, "перелог" - пахотное угодье, запущенное в перелог для естественного восстановления плодородия, "пашня лесом поросла" - в контексте источника - заброшенное пахотное угодье⁴, "сено" - сенокосное угодье, "сено лесом поросло" - в контексте источника - заброшенное сенокосное угодье⁵, "лес пашенный" - поросшие вторичным лесом давно запущенное в перелог угодье⁶. Лесные угодья - "лес непашенный" (в десятинах) - расположенные вблизи деревни небольшие лесные угодья, где ведется интенсивное лесопользование: рубка дров, строевого леса, сбор валежника, выпас, "поверстный лес"⁷ - крупные лесные массивы, где ведется экстенсивное лесопользование (сбор грибов и ягод, охота), не преобразующее облика лесов. Отдельно приводятся площади лесов (непашенного и поверстного) по болоту. Указывается возраст растительности на пашнях и сенокосах "лесом поросли в кол, в жердь и в бревно", т. е. 10 - 25 лет. Это свидетельствует об одновременном запустении территории вследствие голода и разорения в Смутное время, а не о рутинном процессе ротации земель и локальных миграций крестьян в ходе переложного хозяйства. В 1625 г. совершенно отсут-

⁴ все три измеряются в четвертях (мера сыпучих тел), четверть соответствует объему высеваемой семенной ржи на полдесятина (Здесь и далее средневековые меры из: Кочин, 1965).

⁵ измеряется в копнах, в зависимости от качества сенокоса с десятины собирается 10 - 15 коп. Мы приняли 1 дес. соответствующей 12.5 коп.

⁶ измеряется в десятинах, но в сошном письме объединяется с пашней в живущем, перелогом, пашней лесом поросла, т. е. облагается налогом наравне с пахотным угодьем - показатель принадлежности не к лесу, а к сельскохозяйственным угодьям.

⁷ измеряется верстами вдоль и "поперст", т. е. фигура неправильной формы приводится к прямоугольнику. Несовершенство геометрических измерений приводит к значительным ошибкам: площадь измеренных так лесов Волговской волости превышает площадь по карте в 2.8 раза. Площадь поверстного леса получена нами вычитанием площади хозяйственных угодий из общей площади по карте. Площадь заболоченного леса вычислялась как доля общей площади по соотношению "леса" к "лесу по болоту" из писцовой книги.

вуют починки - недавно построенные деревни - свидетельства интенсивного переложного хозяйства. Большинство населенных пунктов и пустошей располагалось по оз. Волго и впадающим в него рекам Дубенке и Жукопе с притоками Тюдьмой и Ветожеткой, по ручьям.

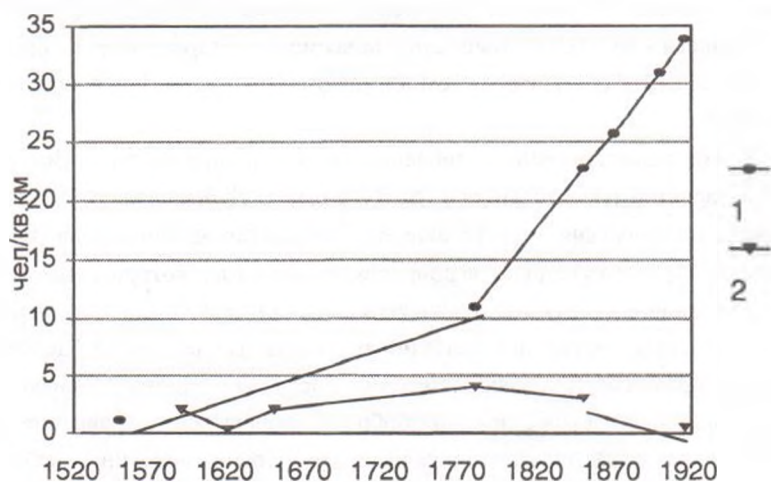


Рис. 6.5. Динамика плотности населения для районов с различным типом истории землепользования: 1 - сельский тип; 2 - лесной тип.

Fig. 6.5. The dynamic of population density of the regions with the different types of land using: 1- rural type; 2 - forest type.

Сравнение данных писцовой книги по Волговской волости Ржевского уезда, относящихся к 1587 г. с итогами описаний 1540 - 1548 гг. Тверского уезда (Корчевской уезд, совр. Конаковский район Тверской области) показывает большие различия (Рис. 6.4, 6.5). Если в Тверском уезде при плотности населения в 1.15 чел./км². распаханность составляет 17%, то в Волговской волости - при вдвое большей плотности населения - 2.03 чел./км². - распаханность - 2.7% (с пашенным лесом - 4.5%). Высокие цифры плотности населения в эту эпоху - свидетельство сохранения роли верховьев Волги как важного регионального центра торговли и коммуникаций и следствие сравнительной труднодоступности Оковского леса в годы опричного разорения. Эти цифры свидетельствуют о подчиненном значении земледелия и об активном использовании лесных ресурсов: занятиях охотой, сбором грибов, ягод. Особо важным источником пищи служила рыбная ловля, ведшаяся по устьям рек, впадающих в оз. Волго, на озере и у села Селище у места вытекания р. Волга из озера (последние зафиксированы в писцовой книге). Рыбные ресурсы вообще служили важным подспорьем для крестьян Центральной России, их большое значение отражено в Экономических примечаниях Генерального межевания, где исключительно подробно описан состав ихтиофауны в каждой реке, ручье или озере.

Основную часть территории заповедника занимали в 1587 г. еловые леса (92%), из них ельников на болоте - 33%. Эти леса не подвергались вырубкам, выпасу и т.п. интенсивным формам антропогенного воздействия. Сосновые леса на верховых болотах занимают 2.9%. Общая площадь лесов, подвергавшихся интенсивному антропогенному воздействию (выборочные рубки дров и строевого леса, выпас, сбор хвороста) составляет всего 0.9%, из них по болотам - 0.1%. В этих лесах доля мелколиственных вторичных пород была выше. Леса интенсивного пользования располагались дисперсно, вблизи деревень участками по 10 - 15 га., редко доходя до 50 га. Обычно вокруг деревни располагалось несколько отдельных лесных массивов.

Мелколиственной вторичной растительностью, березовыми и осиновыми лесами, были целиком заняты земли, запущенные в перелог (лес пашенный) - 1.8%. Площадь сельскохозяйственных угодий составляет: пашни - 2.7%, сенокоса - 0.2%. Малая площадь сенокоса говорит о незначительном поголовье скота (около 700 голов на волость - 0.5 головы на км²). Полное отсутствие пашенных сосновых боров подтверждает достоверность описа-

ния, т. к. бедные, интенсивно промывающиеся супесчаные почвы сосновых местообитаний крайне редко возделывались в эпоху трехпольно-переложного хозяйства.

Голодные 1601 - 1608 годы и Смутное время повлияли на экономику волости. Из 267 населенных пунктов в 1624 г. жители остаются только в 23, плотность населения снижается до 0.03 чел./км². Доля "живущей пашни" сокращается до 0.1%, сенокоса - до 0.03%. Отмечается повсеместное зарастание пашни и сенокоса лесом "в кол, в жердь и в бревно" - березовым и осиновым лесом в возрасте 10 - 25 лет. Поросшие лесом сельскохозяйственные угодья составляют 2.6%.

Топонимические свидетельства немного добавляют к полученной картине. Встречаются отдельные топонимы, указывающие на характер растительности: р. Дубенка, д. Дубрава на р. Жукопе, д. Березовая у устья Тюдьмы. Обнаружен один топоним, связанный с ольхой. Любопытно название реки Велеса по имени славянского языческого бога. Практически отсутствуют угро-финские топонимы, которых значительно больше к северу и к востоку. Ряд топонимов свидетельствует об этнических особенностях (Кривуши), переложного хозяйства (Погорелая, Нивы, Гороватка). Практически нет указаний на состав фауны, кроме "деревни Боброва на ручье на Боброве" (видимо, правый приток в верховьях р. Песочня у истоков р. Ночная), однако ни упоминаний о бобровых гонах, ни других свидетельств существования бобра не обнаружено. Сравнение топонимики Волговской волости и волости Шеской уезд показывает, что в сельскохозяйственно освоенных районах Центральной России переложное земледелие было гораздо более распространено. Количество "подсечных" топонимов (Ляда, Гороватка, Гарь, Репище, Сорокопенье, Пенья) в несколько раз больше, чем в Волговской волости. То же относится и к топонимам, обозначающим широколиственную флору: Дубки, Липня, Дубровки. При сравнимом числе деревень и большей плотности населения малое количество таких топонимов позволяет судить о незначительной роли земледелия и отсутствии широколиственных лесов в Волговской волости.

Впоследствии Поместный приказ проводил еще несколько описаний Ржевского уезда (см. Приложение 1 N 3 - 6), одно из них - в рамках Валового межевания - крупнейшего сохранившегося описания земель Московского государства. Источники этого времени свидетельствуют, что экономика территории уже к 1646 г. оправилась от последствий Смуты.

В последней трети 18 в. происходит замена трехпольно-переложной системы классическим трехпольем с фиксированными границами земельных угодий и регулярной ротацией озимого, ярового и парового полей. К этому периоду относится пик сельскохозяйственной освоенности территории, входящей в это время в Грылевскую волость Осташковского уезда.

Источниками для изучения территории послужили материалы Генерального межевания: уездный атлас, планы дач и Экономические примечания - подробное статистическое описание населения, экономики и состояния природы (Приложение 1, N 9 - 13). Источники Генерального межевания освещены в историко-научной литературе (Гедымин, 1960, Милов, 1965, Постников, 1989).

Структура земельных угодий (Рис. 6.6) близка к структуре землепользования сельского типа использования земель (Рис. 6.4Б). Распаханность достигает максимальных значений, доля сенокосных угодий также соответствует аналогичному этапу эволюции сельского типа использования земель. Труднее говорить о болотах, т. к. погрешности измерений в 16 в. не дают возможность точно определить изменение их площади. В связи с увеличением распаханности, повышением дренированности территории и ускорением стока присутствовала определенная тенденция к снижению доли болот. Увеличение доли сенокосов за счет выкашивания прежде заболоченных и закустаренных пойм рек и ручьев также способствовало осушению территории заповедника. Осушение территории совпало с общим иссушением Русской равнины в 18 в. (Пасецкий, Борисенков, 1983).

Несмотря на сходство структуры земельных угодий с "сельской", плотность населения остается значительно ниже, в отличие от экспоненциального прироста населения на территориях "сельского" типа. Низкое почвенное плодородие уже в этот период ограничивает численность населения, а продуктивность лесных и рыбных

промыслов достигла предела уже в прошлую эпоху. Все это позволяет говорить об особенностях истории освоения земельных ресурсов заповедника и сохранении "лесного" типа использования земель в 18 в.

Антропогенное воздействие во второй половине 18 в. привело к осушению территории и сокращению площади болот. Это сопровождалось формированием еловых и сосновых лесов более высокого бонитета на месте низкобонитетных лесов по болотам. Выкашивание пойм приводило к их осушению, уменьшению площади влаголюбивых пойменных кустарников и замене влаголюбивых осок более сухолюбивыми злаками, повышению качества сенокосов.

К середине 19 в. система землепользования на территории заповедника коренным образом меняется. По всей Центральной России в этот период происходит интенсификация сельского хозяйства за счет увеличения доли сенокосов, роста поголовья скота и усиленного внесения органических удобрений. На изучаемой территории естественный (весьма небольшой) предел расширения сенокосных угодий был достигнут уже в конце 18 в. Даже в более обеспеченных сенокосами сельских местностях Центральной России крестьяне были вынуждены покупать сено, здесь же дефицит кормов был слишком велик. Поэтому сельское хозяйство сохраняется исключительно как подсобное, а общая площадь сельскохозяйственных земель сокращается до 5.8%.

Основными источниками по истории землепользования середины 19 в. послужили материалы военно-топографических съемок Центральной России генерал-майора Менде, широко применявшиеся во второй половине 19 в. для гражданских целей. Использовался хромо-литографированный атлас Осташковского уезда (Прил. 1 N 15), военно-статистические описания Осташковского уезда (Прил. 1, N 14). История и методика съемок А. И. Менде освещены в исследовании А. В. Постникова (1989).

Упадок сельского хозяйства и сокращение сельскохозяйственно используемых земель оказало существенное воздействие на экосистемы заповедника. Отмечается рост заболоченности: если на картах Генерального межевания отмечены отдельные массивы болот и заболоченных лесов, то на картах Менде 1848 - 1851 гг. почти все леса на территории заповедника показаны как "лес по болоту" (рис.6.7). Существовавшие в 1780 г отдельные болотные массивы сливаются, на месте пахотных и сенокосных угодий появляются заболоченные неудобья. Этот процесс связывается с уменьшением дренированности из-за уменьшения распаханности и выкашивания. Можно предположить, что на месте высокобонитетных сосняков и ельников, сформировавшихся к концу 18 в. на высохших болотах, формируются низкобонитетные болотные леса. Ельники по суходолам превращаются во влажные сфагновые ельники. Повсеместно зарастают и заболачиваются поймы рек. Видимо, территория возвращается к состоянию в 16 - 17 вв.

В 1843 г. в пяти верстах ниже оз. Волго по р. Волга была устроена плотина (бейшлот) высотой 5.5 м. и образовано водохранилище вместимостью 388 000 м³. В трудах Тверского губернского земства (Историко-статистическое..., 1879-1880) упоминается о влиянии бейшлота на гидрологический режим прилегающих территорий: при закрытой плотине площадь зеркала оз. Волго увеличивается почти втрое, ширина р. Жукопа у д. Тиенца - с 21 м. до 1.3 км, как во время весеннего половодья. При открытии плотины уровень воды в Волге повышался вплоть до Рыбинска. Водоохранилище накапливало запас воды в весеннее половодье, который расходовался в летний межень для поддержания судоходного уровня Волги ниже по течению (обычная практика функционирования старинных российских водных путей). Бейшлот представлял собой внушительное сооружение того времени, и, видимо, оказал некоторое воздействие на обводнение Валдайского водораздела. Однако, в отличие от современных волжских водохранилищ, оно реально существовало, постепенно уменьшаясь, лишь в течение трех - четырех месяцев, поэтому его влияние на гидрологический режим территории заповедника не было столь значительным.

Отмена крепостного права в 1861 г., стимулировавшая животноводческую специализацию Нечерноземья, формирование товарного сельского хозяйства и отток населения из нечерноземных губерний усилила упадок сельского хозяйства на территории заповедника. Материалы земских кадастровых исследований свидетельствуют, что сельскохозяйственные угодья в 1880 г. составляют меньше 1% территории. Подобный характер сельское

хозяйство сохраняет и в последующие годы. В первые десятилетия 20 в. сельское хозяйство на территории заповедника играло третьестепенную роль.

Основные занятия населения помимо земледелия - местные и отхожие промыслы. Весной и осенью коновалы Грылевской волости обходят сотни деревень Тверской и Смоленской губернии, возвращаясь к полевым работам. Крестьяне работают на судах в Кронштадте и Петербурге, ведут рыбную ловлю на озерах Олонецкой губернии. Местные промыслы: рыбная ловля на верхневолжских озерах, изготовление деревянных клещей для хомутов, плотницкий промысел. Многие крестьяне работают летом на валке и сплаве леса, зимой - на его возке, занимаются смолокурным промыслом, используя сосновые пни на вырубках.

Особо остановимся на истории лесопользования. Об эксплуатации лесов в дореформенное время существует лишь отрывочная информация. В первой половине 18 в., в ходе описания и картографирования строевых и корабельных лесов согласно петровскому указу 1703 г., инструкциям и постановлениям центральной администрации 1720 - 1730 гг., были составлены описания и карты строевых и корабельных лесов Европейской России. Некоторые из них составили известный в литературе (Постников, 1989) "Генеральный атлас сочиненной из имеющихся при Адмиралтейской чертежной разных годов описей всякого рода лесам 1782 года." (Приложение 1, N 16). Хотя в атласе содержатся сведения о строевых и корабельных лесах, прилегавших к дачам заповедника⁸ лесные массивы самого заповедника не рассматривались как объект лесопользования ввиду их удаленности от сплавных путей. Место заповедника на соответствующей карте занято таблицей условных знаков. Однако мы не исключаем возможность того, что сведения об этой территории могут содержаться в материалах, послуживших для составления карты или в фондах Лесного аудиториата Адмиралтейства (Архив Военно-морского флота). О малом значении территории для лесопользования свидетельствуют данные рукописного атласа⁹, показывающего корабельные леса Тверской губернии и изученный нами в РГИА материал¹⁰, содержащий статистические погубернские ведомости корабельных лесов различных пород Европейской России (лл. 79 - 81), в т. ч. дубовых корабельных роц (лл. 119 - 128). По свидетельству академика Озерецковского (1817), в начале 19 в. жители Осташковского уезда строили суда и отправляли их по Волге с грузом рыбы и леса.

В первой половине 19 в. дачи заповедника остаются частным владением, на которое не составлялось особых карт и описаний лесных ресурсов, как это делалось для казенных и удельных дач. Сведения же об эксплуатации лесов близлежащей удельной дачи показывают, что в это время проводились лишь незначительные рубки строевого леса. Рубились лишь самые крупные деревья (10 - 20 м, толщиной от 22 см) на строительство речных судов.

Между 1851 и 1861 гг. западная дача заповедника перешла во владение лесопромышленника Ромейко, который вел разработку лесов Осташковского уезда. По данным Тверского земства, в пореформенный период объем рубок в Осташковском уезде значительно вырос, однако вырубались в основном леса вдоль сплавных путей. В даче заповедника, удаленной от крупных рек, коммерчески оправданы были только выборочные рубки строевого леса ввиду низкой стоимости дровяного. Время весеннего разлива Тюдмы, по которой велся сплав, ограничивало объем рубок. За 60 - 80 -е годы известна лишь одна попытка сплава дровяного леса. Период наиболее активных беспорядочных рубок - 1861 - 1874 гг. После стабилизации цен на лес около 1874 г. объем рубок понижается. Видимо, около этого времени проходит первое лесоустройство. Тогда же проводится устройство западной Давыдово-Ранцевской дачи будущей территории заповедника, а в 1881 году производится съемка по квартальной сети 4x4 версты. Следующая съемка была произведена в 1893 году по сетке 1x1 версты, но позднее, в связи с экстенсивным хозяйством, переведена на сеть 1x2 версты, которая остается и по настоящее время. В

⁸ В атласе пронумерованы массивы строевых и корабельных лесов, а в таблице приведены занимаемые ими площади, примерное число деревьев, общие характеристики древостоя - высота, толщина в комле, породный состав.

⁹ РГИА, ф. 380, оп. 32, л. 54.

1897 году на территории дач отмечены крупные пожары. Вследствие описанного лесопользования характер растительности изучаемой территории меняется, в частности формируются небольшие массивы вторичных и березовых лесов. Однако коренного преобразующего воздействия на природу заповедника не происходит и в последние годы перед революцией. Последняя лесотаксационная съемка перед организацией заповедника проведена в 1925 году. Данные по нарушенности лесов Жукопской (западной) дачи территории заповедника (табл.6.2) свидетельствуют о высокой степени сохранности лесного массива в это время.

Таблица 6.2. Доля нарушенных угодий на территории Жукопской дачи в 1925 г.

Table 6.2. Percentage of the disturbed lands on the territory of the western part of Zapovednik in 1925

прогалин и сенокосов	1.36 %
сплошных рубок	0.76 %
выборочных и беспорядочных рубок	4.24 %
необлесившихся гарей	2.1 %
прогалин, дорог и просек	6.35 %
площадь дачи	21404 га

Сравнение данных по истории использования земель Валдайского водораздела, на примере Центрально-Лесного заповедника, с другими регионами Центральной России, показывает, что на плоских, слабодренированных болотистых поверхностях водоразделов формируется глубоко своеобразный "лесной" исторический тип использования земель, близкий к землепользованию в северной таежной подзоне (Олонецкая, Архангельская, Вологодская губернии), сходством с природными условиями которой обладает природа заповедника. В отличие от "сельского" и "пригородного" типа землепользования, ему свойственна малая доля сельскохозяйственных угодий, подчиненное значение сельского хозяйства, ориентация на использование лесных, рыбных ресурсов, большое значение отхожих промыслов. Формированию "лесного" типа истории землепользования способствуют заболоченность и низкое почвенное плодородие, удаленность от сельскохозяйственных рынков, упадок коммуникаций.

Существующие исторические источники на территорию заповедника позволяют проделать историко-географическую реконструкцию с конца 16 в. На основании анализа писцовых книг поддается восстановлению доля земель, на которых велось переложное (подсечно-огневое) земледелие. Это позволяет точно оценить действительное воздействие перелога на лесную растительность заповедника. В большинстве случаев подобная реконструкция возможна и для многих других территорий в пределах средневековой Руси. По нашему мнению, изучение средневековых кадастровых описаний дает ключ к анализу этой актуальной проблемы.

За историческое время на территории Центрально-Лесного заповедника не происходило существенных изменений состояния природы, в частности, видового состава лесов. Современные охраняемые природные комплексы стоят в одном ряду с доисторическими комплексами Валдайского водораздела. Антропогенное же воздействие на природу в пределах крупных речных бассейнов Центральной России ("сельский" тип истории землепользования) было значительно более глубоким и интенсивным.

Выделение лесного типа истории землепользования на водоразделах является аргументом в пользу мнения В. О. Ключевского о ведущей роли речной сети в формировании системы расселения на Русской равнине. Крупные водоразделы являлись естественными рубежами, административными и экономическими, между отдельными землями Русского государства. В экономическом отношении территории водоразделов ориентировались, прежде всего, на добывающее хозяйство, торговлю и промыслы. Вследствие этого там сформировался особый экономический уклад, сохраняющий древние природные комплексы, и особый тип взаимодействия с природой, основанный на использовании естественных ресурсов.

¹⁰ РГИА, ф. 1524, оп. 1, д. 561. Дело об утверждении... (1806 - 1827 гг.)

Изучение истории землепользования Центрально-Лесного заповедника показывает важную историко-экологическую, средоохранную роль крупных водоразделов. На протяжении веков они являлись своего рода естественными резерватами, где природные комплексы развивались при весьма незначительных антропогенных нагрузках, сохраняя первоначальный облик, видовой состав флоры и фауны и играя важную роль в сохранении биологического разнообразия, являясь компонентом устойчивого развития на Русской равнине.

Приложение 1. Источники для историко-географического изучения территории Центрально-Лесного заповедника

1. РГАДА, ф. 1209. Поместный приказ. оп. 1 (часть 3), д. 373. Писцовая и межевая книга Ржевского уезда, письма Скобельцина. [1624 - 1625 гг, оригинал].
2. РГАДА ф. 1209. Поместный приказ. оп. 1 (часть 1), д. 206. Писцовая и межевая книга поместных и вотчинных земель... Оковецкой... письма, меры и межевания Иова Нестеровича Дачинова и подьячего Георгия Семснова. [1624 - 1625 гг, копия 18 в.]&
3. РГАДА, ф. 1209. оп. 1 (часть 1) д. 372. Переписная книга г. Ржева и Ржевского уезда, переписи Загряжского. [1646 г.]
4. РГАДА, ф. 1209. оп. 1 (часть 2), д. 12367. Переписная книга г. Ржева Володимерова и уезда, переписи Д. М. Телегина. [1678 г.]
5. РГАДА, ф. 1209. оп. 1 (часть 2), д. 12365. Перечневая книга с переписных книг г. Ржев-Володимеров и уезда... волости... Оковецкая... [1710 г.]
6. РГАДА, ф. 1209. оп. 1 (часть 2) д. 12373. Переписная книга поместных и вотчинных крестьян, церковнослужителей... Оковецкой волости Ржевского уезда. За скрепой ландрата Челишева. [1716 г.]
7. Ко БАН. Атлас Всероссийской империи, в котором все ее царства, губернии, провинции... -СПб, 1737.
8. Ко БАН. Сборный Российской империи атлас собрания И. Трускота и Я. Шмита. -СПб., Между 1772 и 1776 г.
9. РГАДА ф. 1354, оп. 503(ч. 1), ед. хр. Г38(кр). План дачи 698 (д. Гороватка с деревнями и пустошами генерал-поручика Василия Грушевского).
10. там же. ед. хр. П84(кр). План дачи 673. (Подарки деревня с деревнями подполковника князя Николая Долгорукова).
11. РГАДА ф. 1355 оп. 1, д. 1719. Экономические примечания на 1617 дач.
12. РГАДА ф. 1356 оп. 1, ед. хр. 6000. Уездная карта Осташковского уезда. Масштаб 8 верст в дюйме. [До Генерального межевания].
13. РГИА ф. 1350 оп. 312 ед. хр. 42. Осташковский уезд Тверской губернии. Масштаб 2 версты в дюйме. [Ок. 1780 г.]
14. РГАДА ф. 1357 оп. 1, д. 361. Межевые ведомости о состоянии дач по Генеральному межеванию и ко времени составления последних сведений по Осташковскому уезду. 1853 - 1856.
15. там же. оп. 2, ед. хр. 319. Топографическая межевая карта Осташковского уезда. 1848 - 1849. Масштаб 2 версты в дюйме. Аналогичный атлас в Ко РГБ, ед. хр. Ко 13/IX - 6
16. ОР РНБ, Эрмитажное собрание, ед. хр. 610. Генеральный атлас сочиненной из имеющихся при Адмиралтейской чертежной разных годов описей всякого рода лесам 1782 года.
17. РГИА ф. 380, оп. 32, ед. хр. 54. Атлас планам Тверской губернии. 1798 г.
18. Покровский В. И. Сборник статистических сведений по Тверской губернии. т. 12 Осташковский уезд. вып. 2. -Тверь., 1895.
19. Сборник материалов для оценки земель Тверской губернии. т. 2., Осташковский уезд. -Тверь., 1913.

20. ГАТО ф. Р485, оп. 1, д. 617. Таксационное описание Павловской лесной дачи Ранцевского лесничества. 1925 г.

21. ГАТО ф. Р485, оп. 1, д. 632. Геодезический журнал съемки окружной границы, планшетных рамок и квартальных просек.

Список сокращений:

ГАТО - Государственный архив Тверской области.

Ко РГБ - Отдел картографии Российской государственной библиотеки.

Ко БАН - Отдел картографии Библиотеки Академии наук, Петербург.

ОР РНБ - Отдел рукописей Российской национальной библиотеки, Петербург.

РГАДА - Российский государственный архив древних актов.

РГИА - Российский государственный исторический архив.

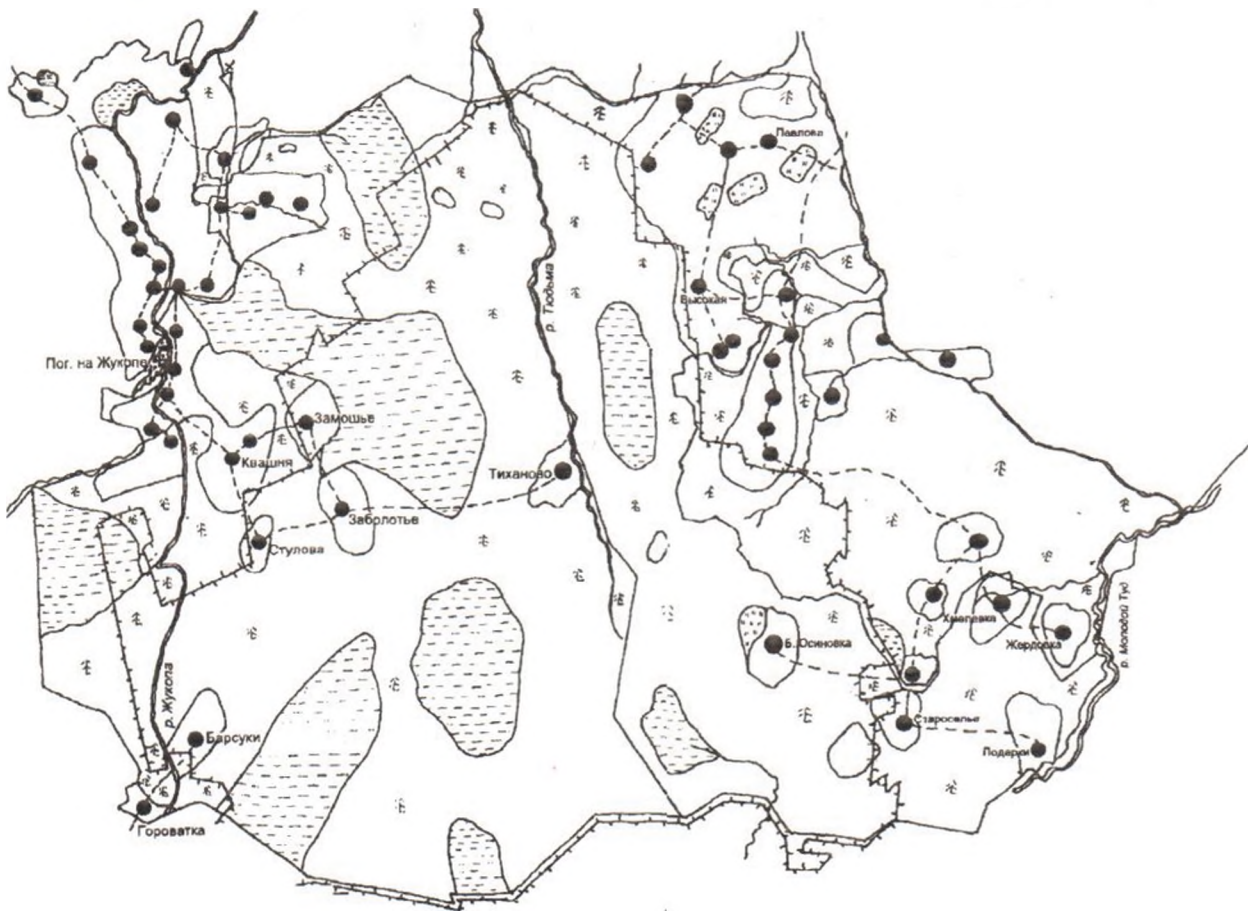


Рис. 6.6. По плану Генерального межевания (1774 г.)
Fig. 6.6. From the plan of the General Land-surveying (1774).

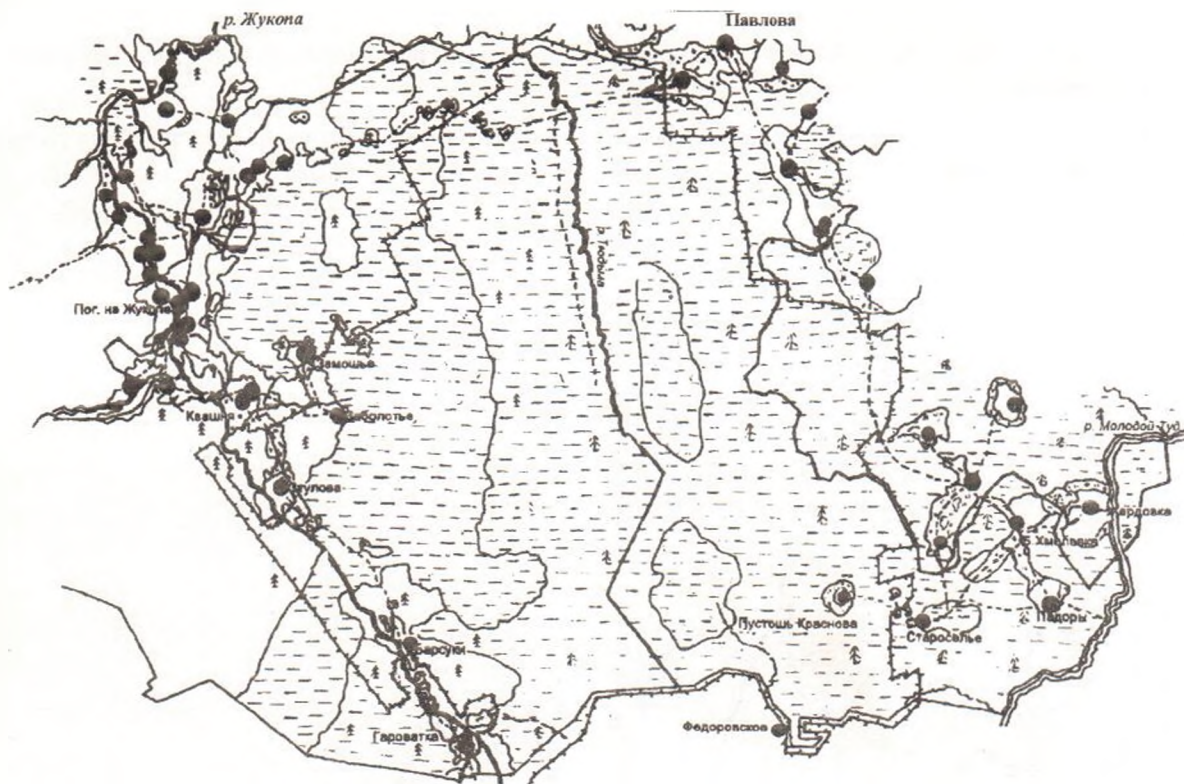
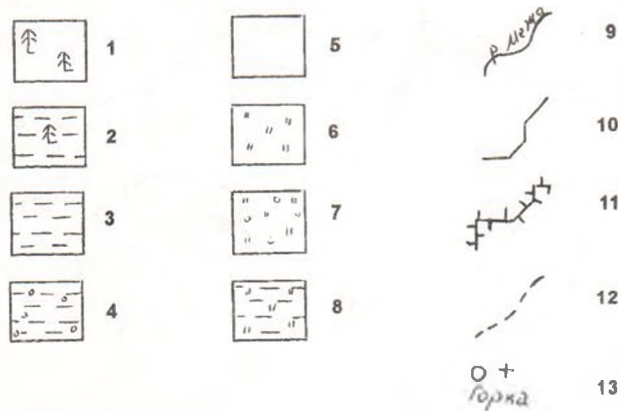


Рис. 6.7. По специальной карте Европейской части России Стрельбицкого 1856-1916 гг.
 Fig. 6.7. From the special map of Europe



Условные обозначения к рис. 6.6 и 6.7

1 - строевой лес с преобладанием ели; 2 - строевой лес по болоту; 3 - чистое болото; 4 - закустаренное болото; 5 - пашня; 6 - сенокосный луг; 7 - закустаренный луг; 8 - мокрый луг; 9 - реки, ручьи; 10 - административные границы губерний, уездов, межевых дач; 11 - современная граница заповедника; 12 - дороги; 13 - населенные пункты.
 1 - forests of timber trees; 2 - paludificated forests of timber trees; 3 - open bog; 4 - bog with shrubs; 5 - arable land; 6 - hay mowing meadow; 7 - meadow with shrubs; 8 - wet meadow; 9 - rivers, streams; 10 - administrative boundaries; 11 - the contemporary border of the Nature Reserve; 12 - roads; 13 - settlements.

6.3 Структурное, видовое и типологическое разнообразие лесных сообществ ЦЛБГЗ

6.3.1 Условия формирования флоры и растительности

Процесс формирования современной флоры территории завершился в конце послеледникового периода, а именно в межстадиальные периоды беллинга и аллереда (Миняев, Конечная, 1976). В аллереде (11-12 тыс. лет назад) здесь уже были широко распространены еловые леса из *Picea abies*, проникшей сюда из верхнего Поволжья со свитой видов паневропейского флористического комплекса. Все дальнейшие изменения в структуре растительного покрова заповедника протекали за счет перераспределения видов по экотопам и типам сообществ в процессе селектоценогенеза и многовековых сукцессий лесных формаций территории.

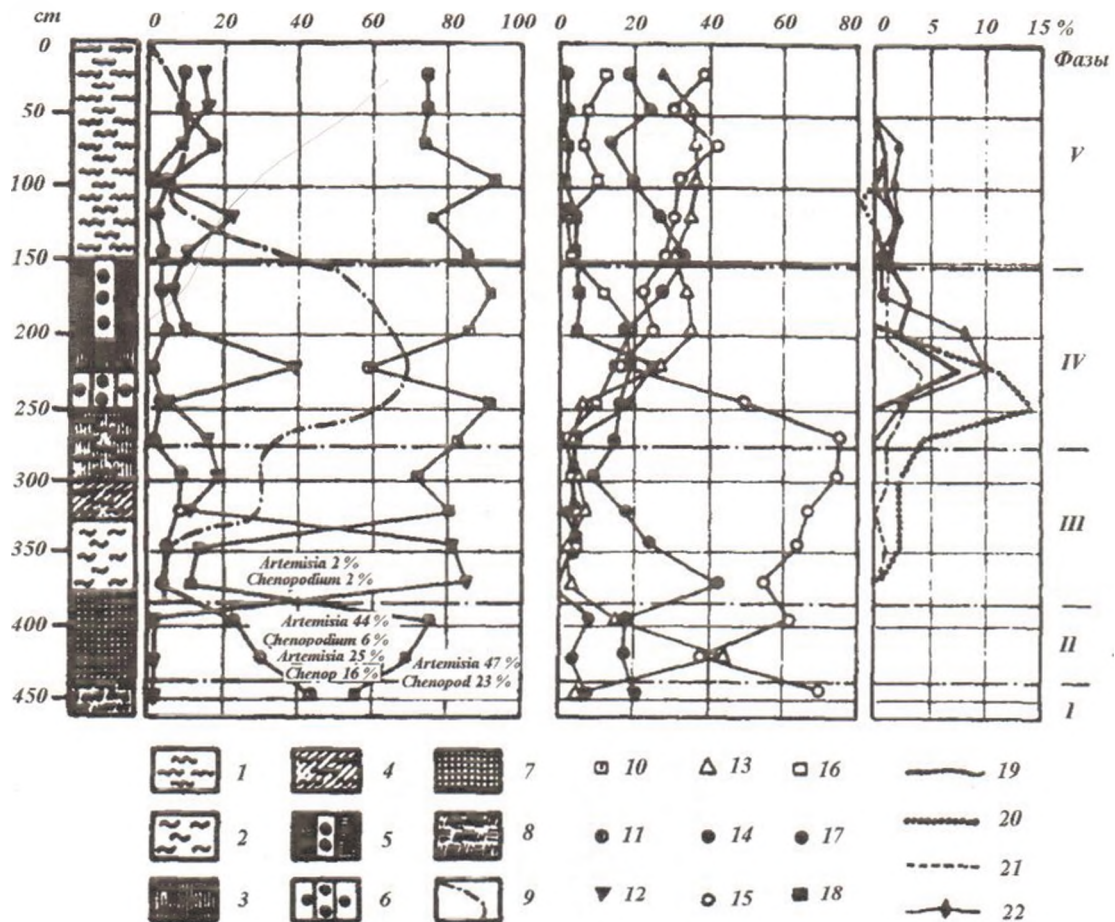


Рис. 6.8. Споро-пыльцевая диаграмма торфяника "Старосельский мох" (из Пьявченко, 1955). Условные обозначения: 1 - мелиорум торф; 2 - сфагновый низинный торф; 3 - сфагново-пушицевый торф; 4 - осоково-сфагновый переходный торф; 5 - сосново-пушицевый торф; 6 - сосновый торф; 7 - сапропель; 8 - суглинок; 9 - кривая степени разложения торфа; 10 - древесная пыльца; 11 - травяная пыльца; 12 - споры; 13 - пыльца ели; 14 - пыльца сосны; 15 - пыльца березы; 16 - пыльца ольхи; 17 - пыльца ивы; 18 - пыльца широколиственных пород; 19 - дуб; 20 - вяз; 21 - липа; 22 - лещина.

Fig. 6.8. The spore-pollen diagram from the raised bog "Staroselskij moh" (from Pjavchenko, 1955). 1- medium peat; 2 - sphagnum fen peat; 3 - sphagnum and cotton-grass peat; 4 - sedge-sphagnum transitional peat; 5 - pine - cotton grass peat; 6 - pine peat; 7 - sapropel; 8 - loam; 9 - the curve of peat decay rate; 10 - trees' pollen; 11 - spores; the pollen of: 13 - *Picea abies*; 14 - *Pinus sylvestris*; 15 - *Betula* spp.; 16 - *Alnus* spp.; 17 - *Salix* spp.; 18 - the sum of broadleaved trees; 19 - *Quercus robur*; 20 - *Fraxinus excelsior*; 21 - *Tilia cordata*; 22 - *Corylus avellana*.

Пыльцевые диаграммы (рис.6.8) и формационный анализ флоры фиксирует две крупные перестройки структуры растительного покрова, которые определили современный флористический состав и строение сообществ словых лесов (Пьявченко, 1953, 1955а, 1982; Миняев, Конечная, 1976). Значительное потепление климата в атлантический период (7700-4500 лет назад) привело к деградации и локализации еловых лесов в ограниченном числе местообитаний. В это время на территории господствовали широколиственные и елово-широколиственные леса из липы мелколистной, вяза, ильма, клена остролистного, ясени со свитой богатого по видовому составу неморального флористического комплекса. Как показал Н.И. Пьявченко (1955а), дуб на территории заповедника появился только к началу более сухого суббореального периода, в течении которого (4500-2500 лет назад) здесь, возможно, встречались участки чистых дубовых лесов (Миняев, Конечная, 1976). В следующий субатлантический период с прохладным и влажным климатом произошло разрушение ассоциаций широколиственных и елово-широколиственных лесов. Ель активно внедрилась в широколиственные леса и заняла практически всю территорию, в пределах которой сформировала сообщества в самых различных местообитаниях и экотопах, исключая переувлажненные торфяники.

Как показал анализ современной флоры (Трофимов, 1940; Миняев, Конечная, 1976), доминирующее положение во флористическом составе занимают зональные таежные элементы, среди которых ведущая роль принадлежит широко распространенным в таежной зоне голарктическим и евроазиатским видам. В меньшей степени представлены виды сибирского таежного комплекса (*Aconitum septentrionale*, *Carex globularis*, *Cinna latifolia*, *Galium triflorum*, *Strepis sibirica* и др.) и виды неморальных флористических комплексов, которые имеют здесь явно суженные синэкологические ареалы и ассоциируют с слью в ограниченном числе экотопов и типов еловых лесов на более богатых подзолистых гумусированных и дерново-подзолистых почвах.

По сравнению с другими районами Валдайской возвышенности и смежными районами Псковской и Новгородской областей, флора сосудистых растений здесь беднее и включает 546 видов сосудистых растений, относящихся к 275 родам и 88 семействам, однако она весьма типична для конкретных флор бореальной флористической области (Миняев, 1965; Малышев, 1972; Толмачев, 1970). Собственно лесные виды составляют менее 35 % флоры (рис. 6.9).

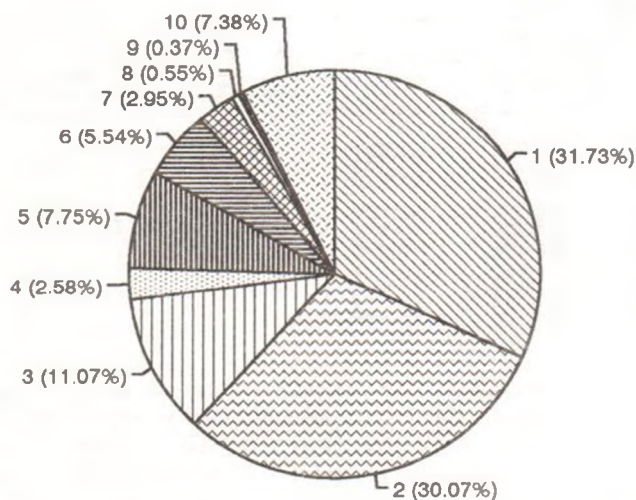


Рис. 6.9. Формационный состав флоры территории ЦЛБГЗ. Условные обозначения: 1 - лесные виды; 2 - луговые виды; 3 - прибрежные виды; 4 - водные виды; 5 - виды болот; 6 - сегетальные; 7 - рудеральные; 8 - одичавшие; 9 - адвентивные; 10 - прочие виды.

Fig. 6.9. The formation structure of flora in CFBNR. 1 - forest species; 2 - meadow species; 3 - coastal species; 4 - water species; 5 - mire species; 6 - segetal species; 7 - ruderal species; 8 - wilding species; 9 - adventive species; 10 - other species.

Незначителен вклад в настоящее время адвентивных, рудеральных и заносных видов, которые обнаруживаются лишь на территории заброшенных деревень и кордонов и не внедряются в лесные сообщества. В лесах на массовых ветровалах отмечается очень редко внедрение мать-и-мачехи, кипрея железистостебельного и пикульника обыкновенного. Необходимо отметить тенденцию к внедрению новых более южных сорных видов в посевах в охранной зоне заповедника. Так с 1995 года в посевах на сопредельных с заповедником территориях отмечаются никогда ранее не обнаруженные просо, белена, конопля. Отметим, что при одинаковой исходной структуре лесов заповедника и сходных лесных территорий наблюдается значительное участие сорно-луговых видов травяно-кустарничкового яруса в антропогенно-нарушенных лесах (Коротков, 1991; Коротков, Морозова, 1988) и неизменный набор типично лесных видов в сочетании с видами пионерных стадий сукцессий в ненарушенных лесах (Шапошников, 1988). В целом резистентность лесного массива к внедрению адвентивной флоры свидетельствует о высокой степени сохранности и устойчивости лесов заповедника.

Согласно сложившимся представлениям, установившееся господство консервативных экосистем еловых лесов и верховых болот на водоразделах региона в период фазы "верхней ели" определяет структуру потенциального растительного покрова предположительно доисторического периода. Начало возможного значимого антропогенного влияния на структуру растительного покрова относится к периоду существования фатьяновской культуры ок. 5000 лет назад, когда угро-финские племена в южно-таежной полосе перешли к производящему хозяйству (скотоводство, земледелие). 3500-4000 лет назад в прилегающих с юга-востока районах уже достоверно применялось подсечно-огневое земледелие, требующее сведения значительных площадей леса. Конкретные археологические данные для этого периода по району заповедника не анализировались, поскольку такие находки не известны.

При разделении споро-пыльцевой диаграммы болота "Старосельский мох" по принципу присутствия пыльца таксонов-индикаторов антропогенной деятельности в работе Н.А.Бобылевой (1993) определена граница между двумя зонами на глубине 200 см. С этой глубины постоянно встречается пыльца *Centaurea cyanus* и *Plantago lanceolata*, повышено содержание пыльца *Rumex acetosa* с пиком в верхней части диаграммы. Постепенное снижение доли пыльцы *Picea* и увеличение доли пыльцы *Betula* в верхней части диаграммы является косвенным свидетельством деятельности человека. Выше (137 см, 825 лет) присутствует пыльца хлебных злаков (ячмень, овес), *Plantago major/media* и *Rumex acetosella*. Пыльцевые зерна *Secale* встречены не были, но находки пыльцы *Centaurea cyanus* прямо свидетельствуют о выращивании ржи на данной территории. Объективные данные споро-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования, полученные Н.А.Бобылевой, позволяют утверждать, что сельскохозяйственное освоение территории района заповедника началось в VII-VIII вв н.э., хотя сельское хозяйство в целом в регионе, как указывалось, начало развиваться значительно раньше. При факторном анализе данных споро-пыльцевого состава колонки торфа, отобранной на лесном болоте в массиве заповедника (3000 лет, 150 см), не удалось выделить антропогенную составляющую (устное сообщение М.Б.Носовой).

Проведенная оценка потерь потенциальной флоры методом экологических шкал показала достаточно противоречивые результаты: установлено превышение потенциальной флоры над реальной в два раза. Это связано с высокой степенью дифференцированности типов местообитаний на фоне единого климатического пресса. Наличие многочисленных стадий переживания для неморальных видов в виде карстовых элементов рельефа, выходов карбонатной морены, минеротрофных болот и пр. расширяет синэкологический потенциал территории. Однако господствующие на водоразделах экологические условия определяют преобладание флористически замкнутых маловидовых сообществ еловых лесов.

Таким образом, в настоящий момент трудно объективно оценить степень трансформации ландшафтов, потенциальной растительности и флоры территории в течение доисторического периода. Тем не менее, основываясь на анализе хода формирования флоры и растительности, а также на приведенных данных по истории землепользования, можно с высокой степенью достоверности констатировать, что в течение последних 400 лет большая часть территории лесного массива заповедника были предоставлены процессам естественного развития.

6.3.2 Типологическая структура и флористическое разнообразие растительных сообществ ЦЛБГЗ.

Современная растительность территории Центрально-Лесного заповедника характеризуется следующими соотношениями. Доминирующее положение в структуре растительного покрова занимают еловые леса, представленные целостным, относительно ненарушенным массивом (47 %) (рис. 6.10). Кроме еловых лесов коренными формациями являются сосновые леса сфагновой классификационной группы (10 %), а также черноольховые леса (1 %), приуроченные к логам, долинам ручьев и рек. Растительность олиготрофных и осоковых мезотрофных болот занимает 4 % площади заповедника. Очень небольшую роль в структуре растительного покрова играет луговая растительность, представленная как пойменными, так и вторичными суходольными лугами (1 %), а также прибрежная и водная растительность. Существенно усложняют структуру растительного покрова вторичные мелколиственные леса, возникшие в результате ветровалов, отчасти распада перестойных древостоев, пожаров, а также рубок имевших место в 20-е годы и в период закрытия заповедника (1951-1960 гг.). Производные леса из березы пушистой, осины и реже ольхи серой занимают около 42 % всей территории. В типологическом отношении они представлены всеми основными сериями вторичных лесов южной тайги. Флористическую основу состава этих лесов составляют те же виды что и в коренных формациях, хотя количественные соотношения между ними сильно изменяются в сторону преобладания светолюбивых и опушечных видов. Таким образом, именно еловые леса являются основой динамических рядов лесных сообществ заповедника. В типологическом отношении еловые леса отнесены к четырем группам ассоциаций согласно классической лесной типологии (Шапошников, 1988) или к трем классам и пяти ассоциациям в рамках классификации по флористическим критериям (Шапошников и др., 1988; Морозова и др., наст.сб.).

В целом синэкологический состав еловых лесов своеобразен и представлен главным образом сообществами типично таежной структуры и экологии, широко распространенными в подзонах южной и средней тайги Русской равнины. Так, доминирующее положение в структуре еловых лесов (60 %) занимают ельники кисличные и черничные. Они занимают плакорные местообитания с комплексом подзолистых почв (от белоподзолистых оторфованных до палеоподзолистых различной степени гумусированности). Сообщества отличаются относительно простой структурой древостоя, равномерным и однообразным по видовому составу ярусом подлеска и стабильной численностью подроста. Основу нижних ярусов составляют виды таежных флористических комплексов. Вместе с тем в типологическом отношении они отличаются значительным разнообразием. Так, среди черничных ельников здесь встречаются как типичные для средней тайги ельники черничные III класса бонитета с хорошо выраженным моховым покровом, так и их южнотаежные варианты: ельники хвошево-папоротниково-черничные, кислично-черничные. Существенно, что типичный ельник кисличный как зональный тип южной тайги на территории заповедника встречается редко, небольшими участками и фрагментами. На слабо дренированных участках с замедленным внутripочвенным стоком они замещаются сообществами более бореального характера: ельниками чернично-кисличными с палево-среднеподзолистыми слабогумусированными грунтово оглеенными почвами. На повышенных хорошо дренированных элементах рельефа они замещаются ельниками кисличными, в которых отмечается устойчивое присутствие неморальных видов. Эти высокопродуктивные лесные сообщества с более благоприятными режимами почвенной среды выделяются в достаточно распространенную (15 % еловых лесов) своеобразную в экологическом отношении группу неморально-кисличных ельников. Последняя является переходной к зональным ассоциациям неморальных ельников. Именно в сообществах неморально-кисличных ельников с елью ассоциируются виды паневропейского неморального флористического комплекса на восточном и северном пределах своего распространения (Горчаковский, 1968). Неморальные ельники, являясь зональным типом сообществ полосы хвойно-широколиственных лесов, в условиях водораздельной равнины смещены с плакорных водораздельных местообитаний в нижние части хорошо расчлененных склонов, где преобладают дерново-палеоподзолистые почвы, формирующиеся в условиях близкого залегания карбонатной морены. Они представлены ограниченным числом типов сообществ и составляют также не более 17 % всех ельников. Структура

древостоя усложнена за счет неравномерного размещения стволов и формирования второго подъяруса из деревьев широколиственных пород, которые, однако, не выходят в первый ярус. Подрост и подлесок достаточно густой и также образован неморальными видами. Видовое богатство нижних ярусов уступает лишь травяно-болотным ельникам (рис. 6.11). Именно эти сообщества наиболее уязвимы для ветровальных процессов, обеспечивающих непрерывные циклические структурные перестройки всех ярусов. Типичными для обширных моренных равнин таежной зоны являются различные интразональные типы заболоченных лесов. Ряд олиготрофного заболачивания представлен здесь сфагново-черничными и сфагновыми ельниками (15% площади еловых лесов). Экотопы этих сообществ совпадают с экологическим рядом сообществ водораздельных пространств и занимают положения от обширных выровненных участков до крупных депрессий мезорельефа. Ельники сфагновой группы отличаются чрезвычайно простой структурой и видовым составом. В крайних вариантах при смещении равновесия эдифицирующая роль переходит от ели к сфагновым мхам, ускоряется процесс торфонакопления и древостой ели разрушается, еловые леса сменяются заболоченными соняками или березняками.

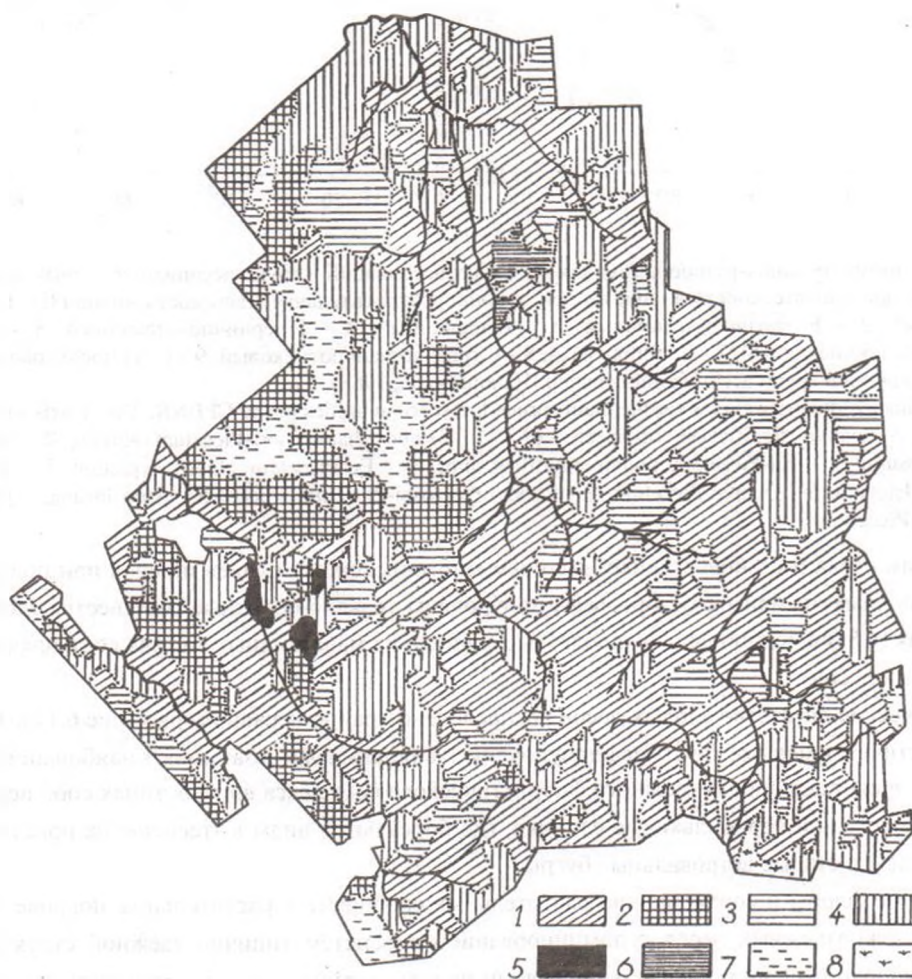


Рис. 6.10 Формационный состав растительности ЦЛБГЗ. Условные обозначения: 1 - еловые леса; 2 - сосновые леса; 3 - осиновые леса; 4 - березовые леса; 5 - черноольховые леса; 6 - сероольховые леса; 7 - верховые болота; 8 - луга.

Fig. 6.10 The formation structure of CFBNR vegetation. 1 - spruce forests; 2 - pine forests; 3 - aspen forests; 4 - birch forests; 5 - black alder forests; 6 - grey alder forests; 7 - raised bogs; 8 - meadows.

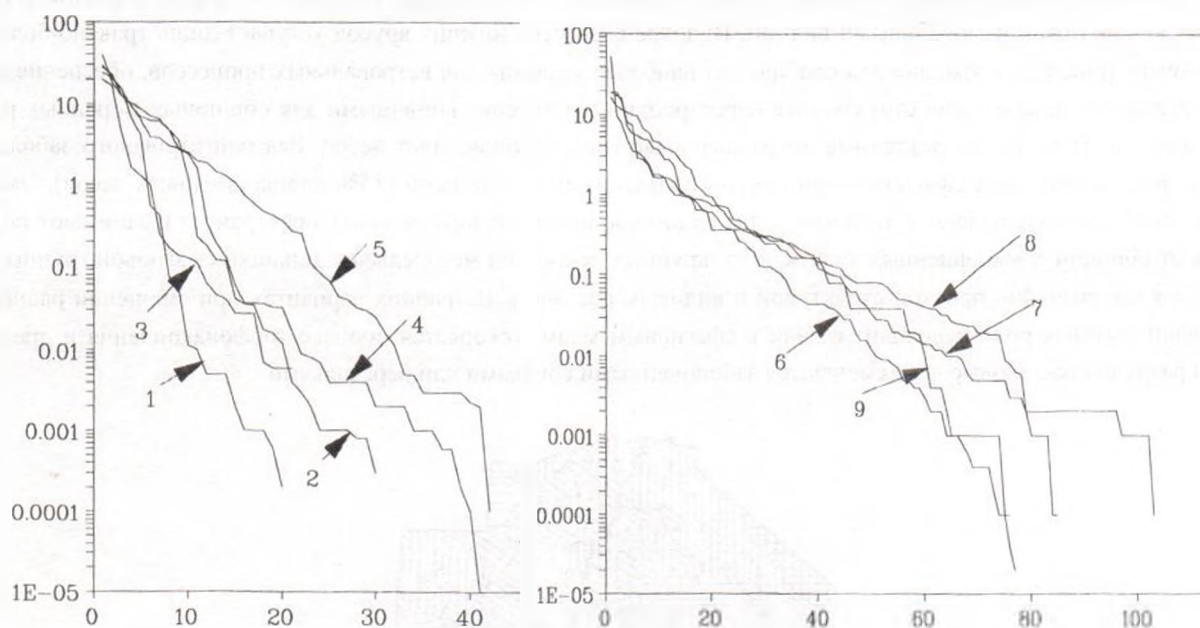


Рис. 6.11. Кривые доминирования-разнообразия для основных ассоциаций и групп ассоциаций еловых лесов ЦЛБГЗ. По оси абсцисс - последовательность видов; по оси ординат - относительная значимость видов (%). 1 - Ельник осоково-сфагновый, 2 - Е.сфагново-черничный, 3 - Е.черничный, 4 - Е.чернично-кисличный, 5 - Е.кисличный, 6 - Е.неморально-кисличный, 7 - Е.липняковый, 8 - Е.травяно-папоротниковый, 9 - Е.черноольхово-таволговый (названия ассоциаций и групп ассоциаций даны по Шапошников, 1988).

Fig. 6.11. The dominance-diversity curves for the main spruce forest communities of the CFBNR. The X-axis - the species sequence; Y - axis - relative significance of species (%). 1 - *Rubo chamaemori-Piceetum abietis*; 2 - *Eu-Piceetum abietis sphagnetosum*; 3 - *Eu-Piceetum abietis myrtilletosum*; 4 - *Eu-Piceetum abietis typicum*; 5 - *Eu-Piceetum abietis dryopteridetosum*; 6 - *Quercu-Piceetum*; 7 - *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*; 8 - *Alno incanae - Piceetum abietis*; 9 - *Climacio-Piceetum*.

К ложбинам стока и слабоврезанным долинам многочисленных ручьев и речек при подтоке питательных веществ с повышенных элементов мезорельефа приурочены травяно-болотные сообщества еловых лесов на минеральных почвах (6 %) и черноольхово-таволговые ельники на маломощных торфах составляющих не более 7% от площади еловых лесов

Флористическое богатство еловых лесов распределено крайне неравномерно (рис.6.11). Закономерно, что наиболее флористически бедные типы леса приурочены к водоразделам и занимают наибольшие площади. Отметим устойчивую представленность таежного флористического комплекса во всех типах сообществ, включая сложные, травяно-болотные и черноольховые ельники, где бореальные виды вытеснены на приствольные повышения, гниющий валеж и старые ветровальные бугры.

По структуре флоры и соотношению растительных сообществ в растительном покрове заповедника преобладают черты южнотаежных лесов с доминированием экосистем типично таежной структуры и экологии. Многие из них широко распространены за пределами полосы хвойно-широколиственных лесов в подзонах южной и средней тайги. В плакорных условиях доминирующее положение занимают еловые леса зеленомошной группы, соотношения между ассоциациями которых определяются климатическими и почвенно-грунтовыми условиями, в частности широким развитием процессов заболачивания.

Таким образом, формационно-типологическая и синтаксономическая структура современного растительного покрова и приуроченность его элементов к зонально определенным ландшафтными комплексам, видовой со-

став и генезис биоты территории заповедника позволяет говорить о том, что мы имеем дело с крупным малонарушенным массивом южнотаежных лесов, типичных для водораздельных пространств обширной области моренных ландшафтов Русской равнины. Леса Центрально-Лесного заповедника могут рассматриваться как эталон коренного растительного покрова таежных равнинных территорий Восточной Европы.

6.3.3 Синтаксономический анализ растительности еловых лесов ЦЛГЗ

В результате классификации, выполненной по флористическим критериям, еловые леса Центрально-Лесного заповедника отнесены к трем классам лесной растительности. Еловые леса зеленомошной группы и сообщества олиготрофного ряда заболачивания отнесены к классу хвойных бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea*. Ельники неморальной группы и приручьевые ельники минерального питания входят в класс *Quercio-Fagetea*. Травяно-болотные ельники на маломощных торфах и проточного ряда увлажнения отнесены к классу *Alnetea glutinosae*. Всего на территории заповедника выявлено 8 ассоциаций лесной растительности.

Продромус

Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядок *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967

Союз *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Подсоюз *Eu-Piceenion* K.-Lund 1981

1. Acc. *Eu-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962
 субасс. *myrtilletosum*
 субасс. *typicum*
 субасс. *dryopteridetosum*
 субасс. *sphagnetosum*

Подсоюз *Sphagno-Piceenion* K.-Lund 1981

2. Acc. *Rubo chamaemori-Piceetum abietis* K.-Lund 1962
 субасс. *typicum*
3. Acc. *Sphagno girgensohnii - Piceetum* Polak. 1962

Подсоюз *Melico-Piceenion* K.-Lund 1981

4. Acc. *Quercio-Piceetum* (Mat. 1952) Mat. et Pol. 1955
 субасс. *galeobdoletosum* Minaeva 1988

Класс *Quercio-Fagetea* Br.-Bl. 1931

Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawl. in Pawl. et al. 1928

Союз *Carpinion betuli* Issler 1931 em. Mayer 1937

5. Acc. *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Korotkov 1986
 субасс. *asperuletosum* Minaeva 1988

Союз *Alno-Padion* Knapp 1942

6. Acc. *Alno incanae - Piceetum abietis* Bjorndalen 1980

Класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943 em. Myller et Gurs 1958

Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937 em. Myller et Gurs 1958

Союз *Alnion glutinosae* (Malc. 1929) Mejer Drees 1936

7. Acc. *Climacio-Piceetum* Korotkov 1986
 субасс. *mercurialietosum* Minaeva 1988
8. Acc. *Carici elongatae-Alnetum medioeuropaicum* (Koch 26) Tx. et Bodeux 55
 субасс. *calletosum* Smirnova 28 ex Laivish 85.

Бореальные ельники занимают значительную часть территории Центрально-Лесного заповедника. В зависимости от степени увлажнения, проточности и богатства местообитания они отнесены к четырем различным ассоциациям класса Vaccinio-Piceetca:

1. Ассоциация Eu-Piceetum abietis.

Ассоциация Eu-Piceetum дифференцируется *Dryopteris dilatata*. В Норвегии, где она выделена впервые, ее отличают также *Barbilophozia lycopodioides*, *Obtusifolium obtusum* (Kielland-Lund, 1981). Однако, в более континентальных районах, где находится центр ареала бореальных еловых лесов, эти виды встречаются реже. В южной части Валдайской возвышенности, куда входит территория заповедника, представлены четыре субассоциации бореальных ельников, объединяющие сообщества еловых лесов зеленомошной классификационной группы согласно традиционной лесной типологии (Шапошников, 1988)

Субассоциация myrtilletosum объединяет ельники черничные и чернично-зеленомошные. Сообщества этой субассоциации отличает невысокая сомкнутость травяно-кустарничкового яруса, доминирование черники и значительное покрытие *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberii* и, в понижениях фрагментами, *Sphagnum girgensohnii*. В ряду сообществ ассоциации ельники с черникой занимают влажные биотопы на минеральной почве, в них практически отсутствуют *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, очень мало видов тасжного мелкотравья *Trientalis europaea* и *Maianthemum bifolium*. В лесах субассоциации высоким постоянством отмечены *Goodyera repens*, *Dicranum rugosum*, что сближает их с сообществами бореальных сосняков Vaccinio-Pinetum.

Субассоциация turpicum включает кисличные и кислично-черничные ельники. К этой группе относятся типичные бореальные ельники с преобладанием *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis*, хорошо развитым покровом из зеленых мхов и с постоянным присутствием, черники и брусники. Практически это весь набор видов этих сообществ, лишь единично могут встречаться неморальные виды *Galeobdolon luteum* и *Stellaria holostea*.

К субассоциации dryopteridosum отнесены ельники хвощево-папоротниково-черничные и бедные варианты папоротниково-кисличных ельников. Это наиболее богатая видами субассоциация бореальных ельников, представленных в ЦЛГЗ. Дифференцируют еловые леса этой группы *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinaceae*, *Solidago virgaurea* и значительное участие кислицы. Повышенное обилие папоротников и опушечных видов объясняется более неоднородной структурой древесного полога, чем в других типах сообществ той же ассоциации.

Субассоциация sphagnetosum объединяет сфагново-черничные и кислично-сфагново-черничные ельники. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с доминирующей в этих сообществах черникой, заметное участие принимают *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. Мощный моховой покров состоит в основном из *Sphagnum girgensohnii* со значительной примесью зеленых мхов, особенно обилён *Polytrichum commune*. Сообщества субассоциации близки к лесам из ассоциации Rubo chamaemori - Piceetum, однако преобладание типично лесных видов мхов и сосудистых растений и слабо выраженный процесс заболачивания в сообществах этого типа, позволили отнести их к ассоциации Eu-Piceetum.

География. Ассоциация Eu-Piceetum входит в подсоюз Eu-Piceenion, куда относятся настоящие зеленомошные ельники, простые по структуре, видовому составу и приуроченные к бедным местообитаниям. Они широко распространены в подзоне южной тайги и заходят также в полосу средней тайги (Растительность Европейской части СССР, 1980). В Европе зеленомошные ельники выделены в ассоциацию Vaccinio-Piceetum, описанную в Польше (Sokołowski, 1980). Польские сообщества значительно сильнее отличаются от Валдайских, они занимают более сухие местообитания и характеризуются отсутствием *Sphagnum girgensohnii* - постоянного спутника бореальных ельников ЦЛБГЗ, *Linnaea borealis* и *Dryopteris dilatata*. В Vaccinio-Piceetum чаще встречается *Calamagrostis arundinaceae*, значительно участие *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris carthusiana*, *Polytrichum attenuatum*, *Plagiochila asplenioides*, подрост ели и дуба.

2. Ассоциация *Rubus chamaemori-Piceetum*

В ассоциацию входят флористически бедные заболоченные ельники осоково-сфагновые с *Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum angustifolium* и *Sphagnum flexuosum*, приуроченные к локальным понижениям и плоским элементам рельефа на водораздельных участках различного порядка.

Древостой одноярусный из ели с примесью березы, изредка присутствует сосна. Подлесок очень редкий, образован единичными экземплярами рябины, иногда крушины. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с доминирующей в этих сообществах черникой и брусникой, заметное участие принимают *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. Могут появляться и болотные виды: пушица, кассандра, подбел. Мощный моховой покров состоит из *Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum flexuosum* с незначительной примесью *Sphagnum magellanicum* и *Sphagnum capillifolium*, а также *Polytrichum commune* и некоторых других зеленых мхов.

География. Ассоциация *Rubus chamaemori-Piceetum* описана в Норвегии (Kilelland-Lund, 1981), но она включает и заболоченные еловые леса континентальных частей Европы. Флористические различия сфагновых ельников южного Валдая и Скандинавии значительны. В скандинавских сообществах наряду с *Sphagnum girgensohnii* чаще встречается и более обильны *Sphagnum angustifolium* и *Sphagnum magellanicum*, а в травяном покрове изредка присутствуют *Calamagrostis purpurea*, *Carex vaginata*, *Lerchenfeldia flexuosa* и *Rubus chamaemorus*. Флористически близкие заболоченные ельники описаны в северо-восточной Польше (Sokołowski, 1980), где они выделены в субассоциацию *Sphagno-girgensohnii-Piceetum vaccinietosum myrtilli* Sokołowski 1980. Заболоченные леса южного Валдая гораздо беднее этих сообществ и отличаются флористически присутствием *Linnaea borealis*, большим участием *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Equisetum sylvaticum*, а также отсутствием *Sphagnum palustre*, *Bazzania trilobata*, *Polytrichum attenuatum* и меньшим участием *Dryopteris carthusiana*, *Lycopodium annotinum*, *Dicranum rugosum*. Осоково-сфагновые ельники широко распространены в зоне средней тайги (Растительность Европейской части СССР, 1980). В полосе южной тайги они занимают меньшие площади, и, вероятно, сообщества ассоциации *Rubus chamaemori-Piceetum* находятся здесь на южной границе своего распространения.

3. *Sphagno girgensohnii - Piceetum*

Ассоциация объединяет ельники хвощево - сфагновые, отнесенные ранее согласно традиционной типологии к группе ассоциации Ельники сфагновые. Рассматриваются как переходные сообщества к ельникам травяно-болотным от ельников сфагновых.

Древостой образован елью с устойчивой примесью березы пушистой, одиночно встречается сосна. Ярус подлеска отсутствует.

Характерной чертой данной ассоциации является сочетание сплошного покрова *Sphagnum girgensohnii* с примесью *Sphagnum russowii*, *Sphagnum warnstorfi* и *Sphagnum centrale*, а также видов мезотрофных переходных болот (*Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *Caltha palustris*).

Сообщества формируются в условиях дополнительного подтока и приурочены к сильно заболоченным небольшим депрессиям мезорельефа, водораздельной плоской равнины в начале водосбора ручьев и речек. Кроме того они окаймляют узкой полосой верховые болота на водоразделе.

География. Сообщества данной ассоциации описаны для Польши, Литвы, Ленинградской области (Korotkov et al., 1991). Это самый южный вариант сфагновых ельников, доходящий до южной границы распространения ели (Matuszkiewicz, 1984).

4. Ассоциация *Quercus-Piceetum*

В ассоциацию входят ельники неморально-кисличные и частично ельники папоротниково-кисличные, приуроченные к сравнительно хорошо дренированным повышенным участкам пологих склонов. Эти сообщества

широко распространены на территории юго-западной части Валдайской возвышенности и занимают 15 % площади еловых лесов заповедника. Почвы слабодерново-палевоподзолистые с признаками контактного и поверхностного оглеения.

Первый ярус древостоя образован елью с незначительной примесью березы и осины характеризуется высокими полнотой и сомкнутостью крон. Широколиственные породы сильно угнетены и представлены единичными деревьями высотой 12-14 м. Кустарниковый ярус имеет высокую сомкнутость (0,3-0,8) и состоит из *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, густого подраста липы и клена, реже встречается *Lonicera xylosteum* и *Frangula alnus*. Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо (общее проективное покрытие составляет 60-80%), мозаичен и дифференцируется на микрогруппировки с преобладанием *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Millium effusum* в сочетании с мелкими папоротниками *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*. На прикорневых повышениях увеличивается покрытие *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa* и зеленых мхов класса Vaccinio-Piceetea. В окнах обильны *Dryopteris dilatata* и *Athyrium filix femina*. Моховой покров выражен слабо и образован видами родов *Brachythecium*, *Mnium* при участии *Plagiochila porelloides*. В небольших депрессиях микрорельефа на месте старых ветровалов нередко образуется сплошной покров из *Sphagnum girgensohnii* с примесью *S. squarrosum* (Минаева, 1988).

География. Ельники с участием неморальных видов широко распространены в подзоне южной тайги и в бассейне р. Вятки, Ветлуги и Камы, то есть на южной границе средней тайги. Виды неморального флористического комплекса могут входить в состав лишь нижних ярусов: дубравно-травяные ельники Ленинградской области (Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1960), широколиственные в Приветлужье (Растительность Европейской части СССР, 1980), кислично-папоротниковые ельники (Рысип, 1961; Орлов и др., 1974). В южной части таежной зоны и в полосе хвойно-широколиственных лесов в этих сообществах формируется хорошо выраженный ярус подлеска из широколиственных пород и *Corylus avellana* (Соколов, 1931; Алехин, 1936).

По доминантной схеме ельники неморально-кисличные и папоротниково-кисличные относятся к группе ассоциаций Piceeta nemoraliosa (Карпов, Шапошников, 1983). В синтаксономической литературе бореальные ельники с заметным участием неморальных видов класса Quercio-Fagetea относят к подсоюзу Melico-Piceion союза Vaccinio-Piceion класса хвойных бореальных лесов (Kielland-Lund, 1981). Из описанных ассоциаций еловых лесов к сообществам Южного Валдая оказываются наиболее близки леса ассоциации Quercio-Piceetum (Sokolowski, 1980). Также как и польские сообщества этой ассоциации, леса Южного Валдая приурочены к относительно влажным местообитаниям. Несмотря на большое количество общих черт между польскими и валдайскими лесами существуют и флористические отличия, выражающиеся в несколько большем участии неморальных видов в польских сообществах ассоциации, тогда как в ельниках ЦЛГЗ больше видов класса Vaccinio-Piceetea. Они отличаются также присутствием *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Festuca altissima*, *Athyrium filix-femina*, что позволило выделить их в отдельную субассоциацию Quercio-Piceetum galeobdoletosum (Шапошников и др., 1988).

Наиболее богатые еловые леса неморальной структуры, или, согласно традиционной типологии, сообщества подгруппы ассоциаций ельники липняковые (Шапошников, 1988) относятся к классу Quercio-Fagetea. К этому же классу относятся богатые приречные ельники, ранее отнесенные к подгруппе ассоциаций ельники травяно-папоротниковые (Шапошников, 1988).

5. Ассоциация *Rhodobryo rosci-Piceetum abietis*

В ассоциацию входят ельники неморальной структуры с густым подлеском из широколиственных пород и хорошо развитым травяным покровом со значительным участием видов класса Quercio-Fagetea. Подобные леса менее распространены на территории заповедника, чем сообщества ассоциации Quercio-Piceetum и приурочены главным образом к нижним частям склонов водораздельной равнины как правило с близким залеганием карбонатной морены.

Древостой как правило состоит из двух подъярусов. Первый образован елью с примесью березы и осины, во втором подъярусе высотой 12-15 м характерны липа, клен, ильм, ольха серая. Кустарничковый ярус в основном образован широколиственными породами при участии лещины, рябины и крушины. Покрытие травяного яруса составляет 80-90%, мохового - не выше 10 - 15%. Высоким постоянством обладают виды класса *Quercus-Fagetum* (*Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Milium effusum*, *Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis*, *Legopodium podagraria*). Мхи представлены *Mnium affine*, *M. seligeri*, *Brachythecium starkei*. На прикорневых повышении постоянно встречаются *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, реже *Vaccinium myrtillus*.

В отечественной литературе богатые неморальные ельники относятся к группе ассоциаций *Piceeta tiliosa*, для территории заповедника в рамках этой группы ранее были выделены ассоциации ельник липняково-ясениновый, ельник кленово-зеленчуковый. Сюда же можно отнести и наиболее сухие варианты ельников ильмово-пролесниковых (Карпов, Шапошников, 1983). В системе единиц флористической классификации богатые неморальные ельники относятся к классу *Quercus-Fagetum*, исходя из наличия комплекса характерных черт класса неморальных лесов в нижних ярусах сообществ, очень слабой выраженности свойств класса *Vaccinio-Piceeta* и близкой к широколиственным лесам экологии (Bjorndalen, 1980; Sokolowski, 1980; Коротков, Морозова, 1986).

География. Ассоциация *Rhodobryu-Piceetum* впервые описана для северной части Валдайской возвышенности (Коротков, Морозова, 1986). В отечественной литературе сложные ельники упоминаются в рамках группы широколиственно-еловых лесов, распространенных от Прибалтики до Средней Волги с основными районами распространения в Латвии, северо-восточной части Литвы, Белоруссии, на Силурийском плато, Смоленско-Московской, Валдайской и Клиско-Дмитровской возвышенностях (Растительность Европейской части СССР, 1980). Леса южного и северного Валдая очень близки, и их можно рассматривать в составе одной ассоциации. Различия флористические и экологические связаны с несколько различной экологией сообществ. В лесах ЦЛГЗ в отличие от северного Валдая постоянно присутствует густой подлесок, образованный широколиственными породами, а в травяном покрове богатые ельники заповедника отличаются присутствием *Asperula odorata*, *Festuca altissima*, *Pulmonaria obscura*, *Phegopteris connectilis*. Существенные флористические и физиономические различия позволили выделить богатые ельники южного Валдая в отдельную субассоциацию *Rhodobryu-Piceetum asperuletosum* (Шапошников и др., 1988).

6. Ассоциация *Alno incanae - Piceetum abietis*

Ассоциация объединяет сообщества еловых лесов приуроченных к богатым дерново-глебовым с выраженным аллювиальным процессом почвам в долинах ручьев и рек и проточных логах, а также производные от них сероольховые леса в тех же местообитаниях. В традиционной классификационной схеме часть сообществ отнесена к наиболее влажным вариантам ельников ильмово-пролесниковых, основу же составляют сообщества подгруппы ассоциаций ельники травяно-папоротниковые. Флористическое ядро составляют виды *Picea abies*, *Oxalis acetosella*, *Alnus incana*, *Filipendula ulmaria*, *Matteuccia struthiopteris*, *Impatiens noli-tangere*, *Aconitum septentrionale* и другие. Диагностические виды не указаны авторами (Bjorndalen, 1980). Характерной чертой ассоциации является сочетание в описаниях видов союза *Alno-Padion* класса *Quercus-Fagetum* и видов класса *Vaccinio-Piceeta*.

Основной доминант древесного яруса ель европейская часто сочетается с вязом шершавым, который может образовывать собственный несомкнутый второй подъярус. Кроме вяза в образовании второго древесного подъяруса могут участвовать серая ольха, липа, клен, а также *Populus tremula*, *Betula pubescens*, *Salix caprea*.

Травяно-кустарничковый ярус имеет высокое видовое разнообразие, часто встречаются рябина, жимолость, калина, черемуха. Для травяно-кустарничкового яруса характерны виды травяно-болотного разнотравья, такие как *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleracium*, *Aconitum septentrionale*, *Geum rivale*, *Matteuccia struthiopteris*,

Athyrium filix-femina. В состав данной микрогруппировки входят многие влаголюбивые виды неморально-флористического комплекса: *Stellaria nemorum*, *Mercurialis perennis*, *Circea alpina*, *Aegopodium podagraria*. Микрогруппировки на повышенных формируют виды порядка Fagetalia и класса Querc-Fagetea: *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Milium effusum*, *Lathyrus vernus*. *Oxalis acetosella* приурочена к старому валежу, где произрастает среди мхов, характеризующих класс Vaccinio-Piceetea: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*. В целом травяно-кустарничковый ярус легко расчленяется на микрогруппировки, строго приуроченные к определенным элементам нанорельефа и структуре древостоя.

В отечественной литературе эти сообщества описывались как ельники травяно-болотные или болотно-травяные (Сукачев, 1931, 1934, Пьявченко, 1957), ельники травяные или высокотравяные (Цицзерлинг, 1932; Смирнова, 1936). В России подобная еловая ассоциация описана на северо-западе европейской части (Цицзерлинг, 1932), близкие ассоциации, с доминированием серой ольхи в древесном ярусе описаны для северо-западной части Московской области Т.А.Работновым и указаны для Смоленской, Киевской, Ярославской области (Работнов, 1939). В западной литературе ассоциация указана для части Норвегии, Швеции, Финляндии и Эстонии (Bjorndalen, 1980).

Богатые травяно-болотные ельники с примесью черной ольхи в древостое на торфяных, горбянистых и дерново-глебовых почвах относятся к классу черноольховых лесов *Alnetea glutinosae*. Сообщества этой классификационной группы ранее были объединены в подгруппу ассоциаций ельники черноольхово-таволговые с единственной одноименной ассоциацией. В данном случае традиционная ассоциация оказалась слишком широкой, и в схеме флористической классификации было обосновано выделение двух ассоциаций. В связи с тем, что черная ольха здесь находится вблизи от границ своего ареала, сообщества приурочены к достаточно узким экологическим условиям и занимают не более 3 % от площади еловых лесов заповедника.

7. Ассоциация *Climacio-Piceetum*

Сообщества ассоциации занимают пологие склоны и ложбины, где условия увлажнения и проточности делают возможным эвтрофное заболачивание, часто в непосредственной близости от низинных торфяников.

Ранее к данной ассоциации были отнесены все черноольхово-таволговые ельники ЦЛГЗ (Шапошников и др., 1988), так как в той или иной степени в этих сообществах присутствуют виды трех классов Querc-Fagetea, *Alnetea glutinosae* и Vaccinio-Piceetea. К данной ассоциации следует относить сообщества, где виды класса *Alnetea glutinosae* представлены достаточно широко, что говорит о возможном дальнейшем заболачивании лесного сообщества. Флористически сообщества ассоциации *Climacio-Piceetum* близки сообществам *Alno incanae - Piceetum*.

Древостой образован елью, березой с примесью ольхи черной и характеризуется низкой полнотой и сомкнутостью крон (0.3-0.6). Кустарничковый ярус состоит из *Lonicera xylosteum*, *Ribes nigrum*, *Frangula alnus*. В травяном покрове преобладают влаголюбивые виды: *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Mattencia struthiopteris*, *Cirsium oleraceum*. Всегда присутствуют виды класса Querc-Fagetea *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Stellaria nemorum*, *Festuca altissima*. В моховом покрове преобладают *Climacium dendroides*, *Calliergon cordifolium* (Шапошников и др., 1988).

В сообществах богатых заболоченных ельников довольно хорошо представлены виды черноольховых лесов (*Calamagrostis canescens*, *Alnus glutinosa*, *Ribes nigrum*, *Sphagnum squarrosum*, *Caltha palustris*), при этом постоянно присутствуют виды классов Vaccinio-Piceetea и Querc-Fagetea. Вероятнее всего, эти сообщества занимают местообитания черноольшаников, и, несмотря на переходный характер, они отнесены именно к классу черноольховых лесов.

Заболоченные богатые ельники встречаются в полосе широколиственно-хвойных лесов и в южной тайге. Аналогичные сообщества описаны в северной части Валдайской возвышенности (Коротков, 1991).

8. Ассоциация *Carici elongatae-Alnetum medioeuropaeum*

Сообщества данной ассоциации представляют собой черноольховые топи низинных торфяников. Для территории ЦЛГБЗ описаны по крайкам крупных верховых болот, в старых деградирующих долинах рек и по слабо-проточным логам. Мощность торфяной залежи редко превышает один метр. Основное условие формирования черноольховых топей - фактор постоянного подтока грунтовых вод. Ассоциацию диагностируют следующие виды: *Iris pseudacorus*, *Solanum dulcamara*, *Scutellaria galericulata*, *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Climacium dendroides*. Субассоциация *Carici elongatae-Alnetum medioeuropaeum calletosum* Smirnova 28 ex Laivinsh 85 объединяет облесенные торфяники небольшой площади с большим участием лесных видов в описании. Диагностические виды субассоциации: *Calla palustris*, *Lycopus europaeus*, *Carex elongata*, *Sorbus aucuparia*, *Filipendula ulmaria*. Кроме *Calla palustris*, почти все виды указываются как диагностические для ассоциации *Cariceto elongatae-Alnetum* Koch 1926, которая являлась исходной для последующего деления (Bodeux, 1955).

Для сообществ ассоциации на территории заповедника характерен типичный облик черноольшанников с крупнокочковатым микрорельефом, обусловленным приствольными повышениями, и топкими часто залитыми водой, межкочьями.

В древесном ярусе, сомкнутость которого 0.2-0.5 (чаще 0.3), преобладает *Alnus glutinosa*, составляющая 60-100%, к которой постоянны примеси березы пушистой при значительной участии ели во втором подъярусе древостоя. Высота древостоя порядка 20 м. В подлеске постоянны *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Ribes nigrum*, *Viburnum opulus*, *Salix cinerea*. В травяном ярусе преобладают *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, в межкочьях *Calla palustris*. На кочках и между ними пятна бриевых мхов, имеющих покрытие порядка 30 - 60 %, наиболее характерными являются *Calliergonella cuspidata*, *Brachythecium rivulare*, *Bryum pseudotriquetrum*. Сфагновые мхи в небольшом обилии встречаются на кочках или в их основании.

Ранее сообщества ассоциации описывались под следующими названиями (Боч, Смагин, 1993): *Betuleto-Alnetum uliginosum* (Смирнова, 1928), *Alnetum* var. *Thelypteris-Calla* (Kulczynsky, 1939, 1940), *Carici elongatum - Alnetum* fac. *calletum* (Dierschke, 1969), ольхово-папоротниковый черноольшаник (Брадис, Бачурина, 1969), *Cariceto elongatae - Alnetum* var. *Calla* (Лайвиньш, 1985), *Iris - Thelypteris* type (Makinen, 1979).

Таким образом, все типологическое разнообразие еловых лесов Центрально-Лесного заповедника в рамках эколого-флористической классификации описывается 8 ассоциациями трех классов. Относительная флористическая однородность на фоне пестроты экологических условий приводят к необходимости выделения большого числа вариантов, не выходя за рамки ассоциации, определяемой флористическими критериями. В целом синтаксономическое разнообразие территории следует признать достаточно бедным.

6.4 Типы и формы динамики лесов заповедного массива

6.4.1 Типизация форм динамики и принципы организации исследований сукцессионных процессов в лесах заповедника

Лесной массив Центрально-Лесного заповедника представляет собой сложный комплекс растительных сообществ, в структуре, динамике и пространственном размещении которых отчетливо прослеживаются, с одной стороны, влияние зонального и локального комплексов факторов физико-географической среды и, с другой стороны, воздействие природных и антропогенных факторов, инициирующих сукцессионные процессы различной глубины и интенсивности.

Современная динамика и сукцессионный статус конкретных участков и массива заповедного леса в целом определяется комплексом экзогенных природных и (в незначительной степени) антропогенных воздействий в сочетании с внутренними процессами развития популяций растений и животных во всем их разнообразии и взаимодействии. При этом основными типами и формами современной динамики лесов заповедника являются:

1. Эндогенные процессы формирования климаксовых абсолютно-разновозрастных ельников, сопряженные с циклической динамикой лесных экосистем, обусловленной периодичностью возобновительного процесса и распадов естественных поколений в ценотических популяциях ели, как главного эдификатора лесов территории. Именно этот тип динамики является фоновым эндогенно детерминированным процессом на основной части территории заповедника. К наиболее значимым формам проявления этого процесса, маркирующим его основные этапы, следует отнести:

- а) распады одноярусных условно-одновозрастных и условно-разновозрастных древостоев ели;
- б) распады высоковозрастных древостоев мелколиственных пород, сопровождаемые их заменой сляю в основном пологом, часто завершающие посткатастрофический собственно демулационный процесс;
- в) "взрывы возобновления" ели, сопровождающие локальные распады сомкнутых высоковозрастных древостоев в разномасштабных элементах мозаики лесного покрова территории;
- г) циклические сукцессии ветровальных комплексов единичных и групповых вывалов.

2. Катастрофические сукцессии лесных биогеоценозов, включающие стадии: собственно экстремального воздействия, приводящего к катастрофическим последствиям, и посткатастрофического развития. Для территории заповедника описаны следующие процессы данного типа:

- а) дигрессионно-демулационная динамика сообществ еловых лесов, связанная с массовым усыханием древостоев ели в результате воздействия климатических стрессов и спровоцированных ими массового размножения вторичных (стволовых) вредителей и развития заболеваний;
- б) прогрессирующее заболачивание лесных сообществ сфагновой группы на фоне и в результате деградации яруса древостоя инициируемого водным стрессом;
- в) сукцессии лесной растительности на площадях, подвергшихся сплошным ветровалам;
- г) пирогенные сукцессии.

3. Восстановительные (демулационные) сукцессии на антропогенно трансформированных площадях. Основными формами этого типа динамики растительных сообществ в заповеднике являются:

- а) зарастание вырубок;
- б) зарастание залежей;
- в) зарастание сенокосов.

4. Эндоэкогенетическое прогрессирующее заболачивание лесных сообществ в окраинных зонах верховых болот в результате нарастания мощности торфяной залежи.

В основу организации изучения многообразия форм динамики и сукцессионных процессов в лесах заповедника положен принцип комплексности и преемственности исследований, вытекающий из общей специфики и направленности научной деятельности в заповедниках.

За 65 лет существования Центрально-Лесного заповедника на его территории проведен широкий комплекс многолетних исследований, направленный на изучение структурной организации и функционирование южно-таежных экосистем и их компонентов в условиях заповедного режима. Эти исследования являются фундаментальной основой описания процессов динамики лесных экосистем, их механизмов, скорости и направленности, определяющих современное состояние и сукцессионный статус лесов заповедного массива. К числу таких базовых исследований относятся:

- многокомпонентная инвентаризация и оценка динамики флоры, фауны, растительных сообществ и почв в связи с современной динамикой растительного покрова;
- изучение экологии и биологии отдельных видов, включая типичные, пионерные и редкие, на различных стадиях динамики лесных экосистем;
- сравнительное изучение видового состава, структуры, продуктивности и режимов среды сообществ еловых лесов, занимающих различные позиции в экологических и динамических рядах;

- изучение ценопопуляции ели как главного эдификатора таежных лесов (возрастной структуры, семенной продуктивности, динамики численности и возобновления).

Другим важным принципом, вытекающим из специфики заповедников, является необходимость и возможность организации долгосрочных прямых наблюдений за динамикой конкретных сообществ и их компонентов. Использование системы постоянных пробных площадей для этих целей позволяет строить временные ряды высокой протяженности в целях исследования направленности и темпов сукцессионных процессов.

Созданная в 1972 - 1980 гг. система из сорока эталонных пробных площадей, отражающая типологическое и сукцессионное разнообразие еловых лесов, позволяет реализовать этот принцип на основе преемственности и стандартизации методов описания структуры, видового состава фитоценозов и режимов среды. В дополнение к системе постоянных пробных площадей при организации исследований многообразия форм динамики и сукцессионных процессов широко используется принцип сравнительных исследований на временных пробных площадях, ключевых участках, экологических профилях и маршрутах, позволяющий подобрать сообщества, занимающие самое разное положение в динамических и сукцессионных рядах.

Важным направлением исследований является интегральная оценка современного состояния и анализ динамики на уровне массива. Постановка и организация такого рода работ в заповедниках должна строиться на основе методов дистанционного зондирования в сочетании с использованием ГИС-технологий, включающих элементы экологического и фитоценологического мониторинга. В настоящее время такой подход для заповедников приходится рассматривать только в качестве перспективы. Первым шагом в этом направлении должно стать использование материалов лесоинвентаризаций, регулярно проводящихся в заповедниках.

В Центральном-Лесном заповеднике было проведено три тура лесоустройства (1939г., 1972г., 1984 г.) и внеочередная инвентаризация последствий массовых ветровалов (в 1990 г.). Базовым является лесоустройство, проведенное в 1984 году по специально разработанной программе с учетом специфики заповедника, максимально отвечающей его целям и задачам.

Изложенные принципы и методические подходы исследований позволяют подойти к анализу многообразия форм динамики и сукцессионных процессов лесных экосистем, их механизмов, направленности и скорости с достаточной полнотой. Изучение сложных и многообразных процессов динамики лесных экосистем требует многолетних регулярных комплексных исследований, некоторые результаты которых изложены в данном разделе. Несомненно, эти исследования будут продолжены в заповеднике. Они должны стать приоритетным направлением научной деятельности заповедника как основа постановки мониторинга состояния популяций, сообществ, экосистем и заповедного массива в целом.

6.4.2 Возрастная динамика древостоев и развитие лесных сообществ

Основная часть территории заповедника в течение последних 65 лет находится в состоянии покоя - здесь не ведется никакой хозяйственной деятельности. Только в 1951-60 гг. в период временного закрытия заповедника лесной массив был затронут рубками на площади около 500 га, а в западной части его обнаруживаются следы узколесосечных рубок начала века. Таким образом, типологическая, видовая, возрастная и пространственная структура сообществ, определяющая динамический статус лесного массива заповедника, сформировалась почти исключительно в результате эндодинамических процессов в сочетании с экзогенными воздействиями природного происхождения, т.е. в ходе естественных сукцессий. Здесь необходимо подчеркнуть, что под естественными авторами понимают все процессы в растительном покрове, происходящие без участия человека.

Естественный характер сложения лесов территории подтверждается всеми особенностями его структуры и динамики. Так, общий средний возраст древостоев заповедника составляет 102 года при диапазоне изменения по лесным формациям от 25 лет в кленовниках до 129 лет в сообществах еловых лесов (табл. 6.4).

На перестойные древостои VII и выше классов возраста в заповеднике приходится 64% лесопокрытой площади. Преобладание древостоев старших возрастов характерно и для производных формаций осинников и

березняков, которые находятся накануне или на стадии распада и активного внедрения ели в основной полог. Молодняки (I и II классов возраста) занимают всего 5.4% площади. Они сформировались на участках, где ранее проводились сплошные рубки леса, местах сплошного ветровала древостоев, в ходе зарастания прогалов и заброшенных земель из-под сельхозпользования. На остальной территории смена пород и поколений происходит без выраженной стадии молодняка. Участие в сложении массива заповедника широколиственных лесов из липы, клена, ясеня и ильма весьма незначительно: они сформировались на месте вывалов в результате разрушения неморальных ельников. Это неустойчивые вторичные сообщества, представляющие ранние стадии демулационного процесса ельников сложной группы типов леса. Их возраст не превышает V класса (рис. 6.12).

Таблица 6.3. Средние таксационные характеристики древостоев основных лесобразующих пород заповедника (по данным лесоустройства 1984 г.)

Table 6.3. The average stand characteristics of main trees species of Nature Reserve (according 1984 forest management survey data)

Преобладающие породы	Возраст, лет	Класс бонитета	Полнота	Запас, м ³ /га	Площадь	
					га	%
Ель	129	II.1	0.68	311	9228.8	45.7
Береза	75	I.1	0.88	273	5627.2	27.8
Осина	87	Ia.8	0.88	363	2826.3	14.0
Сосна	86	IV.6	0.67	149	2014.0	10.0
Ольха серая	48	I.8	0.77	157	266.9	1.3
Ольха черная	98	II.0	0.57	178	141.1	0.7
Липа	33	III.0	0.66	109	61.1	0.3
Клен	25	III.0	0.59	56	50.9	0.2
Среднее	102	I.9	0.77	287	-	-
Всего					20216.3	100.0

Спонтанное развитие лесного массива на протяжении нескольких десятилетий ведет к общему старению популяции и сдвигу распределения ели по классам возраста в область перестойных древостоев (7 класс и выше). В течение 45 лет, разделяющих инвентаризации лесов 1939 и 1984 гг. (рис.6.13), прослеживается устойчивая тенденция увеличения среднего возраста и доли высоковозрастных ельников при сокращении доли молодняков. И это при том, что анализируемая территория частично была охвачена хозяйственной деятельностью в период временного закрытия заповедника. Наиболее высокий возраст доминирующего поколения ели в 1984 году составлял 220 лет, возраст отдельных элементов леса (естественных поколений в составе древостоев) достигал 300 лет, а максимальный зарегистрированный возраст ели - 360 лет.

Начиная с 1987 г., когда леса заповедного массива были дестабилизированы ураганными ветрами, тенденция постепенного эволюционного развития лесов, сопровождавшегося ростом запасов и среднего возраста древостоев, увеличением доли старовозрастных лесов, снижением участия пионерных видов и т.д., была переломлена. Если в 1939 г. средний возраст ельников Южного лесничества был 83 года, в 1972 г. - 116 лет, 1984 г. - 131 год, то к 1990 году он снизился на 15 лет и составил всего 116 лет. Это произошло главным образом за счет избирательного вывала или усыхания наиболее высоковозрастных с пониженной устойчивостью деревьев в разновозрастных древостоях и гибели высоковозрастных ельников различной структуры при сплошных ветровалах. И, хотя при этом продолжался модальный дрейф распределений ельников по классам возраста в сторону их увеличения (рис. 6-14), он не подкреплялся пополнением центральных (6-го и 7-го) классов из более молодых древостоев. Напротив, пополнение шло в левую ветвь распределения (в блок молодняков 1-2-го классов и, в результате смены елью лиственных, - в 3-й класс возраста). Это предопределяет разрушение в ближайшие десятилетия древостоев доминирующих поколений и переход на очередную стадию формирования структуры для значительной части ельников заповедника.

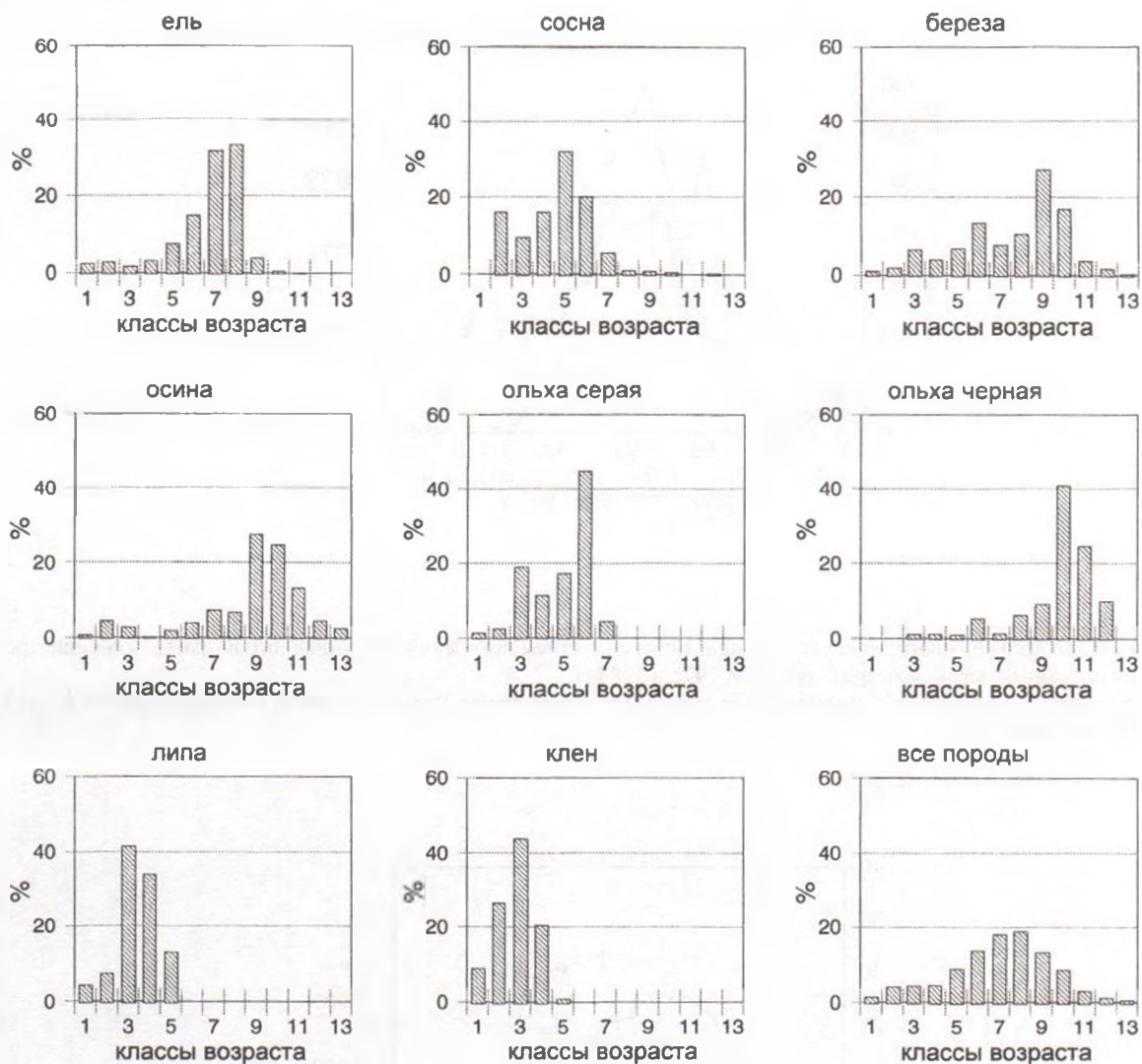


Рис. 6.12. Распределение площадей древостоев лесообразующих пород по классам возраста.
 Fig. 6.12. The age class distribution of main tree species stands' square.

Современное состояние лесов территории и их сукцессионный статус определяются положением сообществ в динамических рядах формирования климаксовых сообществ с абсолютно-разновозрастной (соответствующей нормальному полночленному онтогенетическому спектру: по Смирнова и др., наст. сборник) структурой ценопопуляций главного эдификатора территории - ели. Общая направленность эндогенного развития сообществ связана с преобразованием сравнительно просто организованных фитоценозов мелколиственных лесов и условно-одновозрастных или условно-разновозрастных ельников (соответствующих фрагментарному и нормальному прерывистому онтогенетическим спектрам соответственно: по Смирнова и др., наст. сборник) в абсолютно-разновозрастные со стабильным соотношением возрастных групп деревьев, непрерывным и относительно равномерным возобновительным процессом, характерных для климаксового состояния темных хвойных таежных лесов (Казимиров, 1971; Корчагин: по Комин, Семечкин, 1970; Манько, Ворошилов, 1978; Дыренков, 1984).

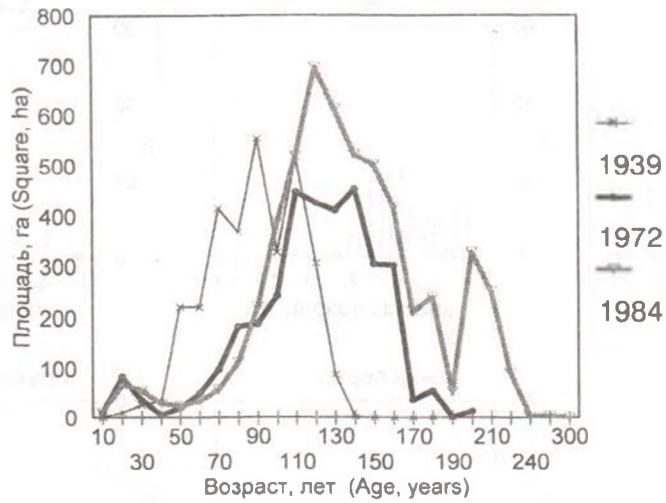


Рис. 6.13. Площади лесов Южного лесничества заповедника с участием поколений ели различного возраста в составе древостоя по данным лесоинвентаризаций 1939, 1972 и 1984 гг.

Fig. 6.13. The square of spruce stands of different age in southern part of Nature Reserve according forest management surveys of 1939, 1972 and 1984.

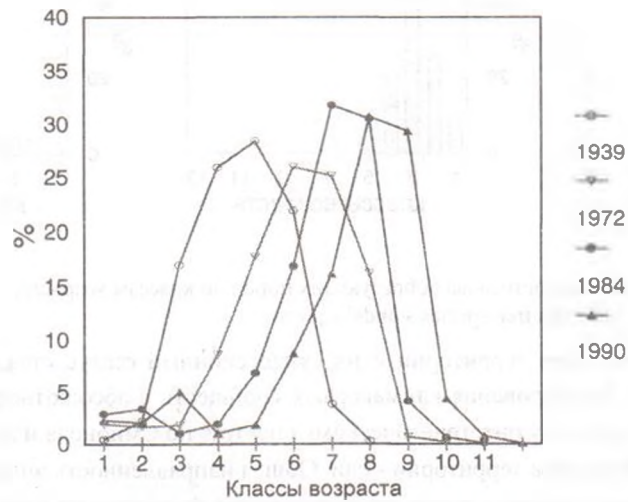


Рис. 6.14. Распределение еловых лесов Южного лесничества заповедника по классам возраста по данным лесоинвентаризаций 1939, 1972, 1984 и 1990 гг.

Fig. 6.14. Age class-square distribution of spruce stands in southern part of Nature Reserve according forest management surveys of 1939, 1972, 1984 and 1990.

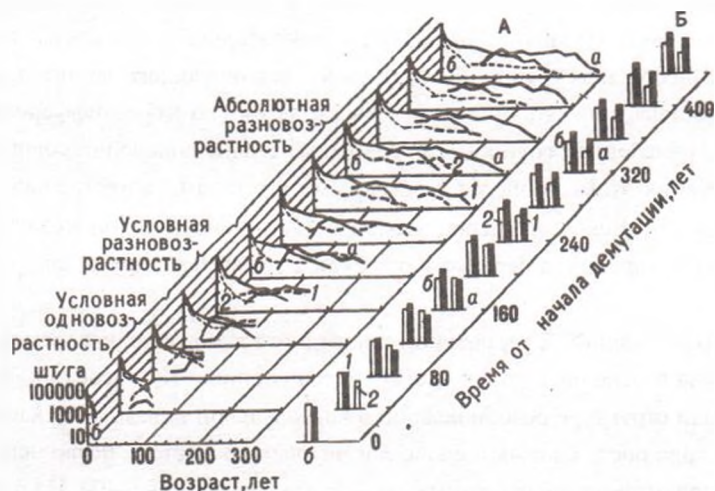


Рис. 6.15 Динамика возрастной структуры (А) и общей численности (Б) древостоев (а) и подроста (б) ели (1) и сопутствующих пород (2) в процессе развития абсолютно-разновозрастных ельников сфагновых ЦПЗ (по: Пугачевский, 1992).
 Fig. 6.15 The age structure (A) and numerosity (B) dynamic of spruce (1) and other species (2) adult stands (a) and young generations (b) in Sphagno-Piceetum forests of Nature Reserve (according Pugatchevskij, 1992).

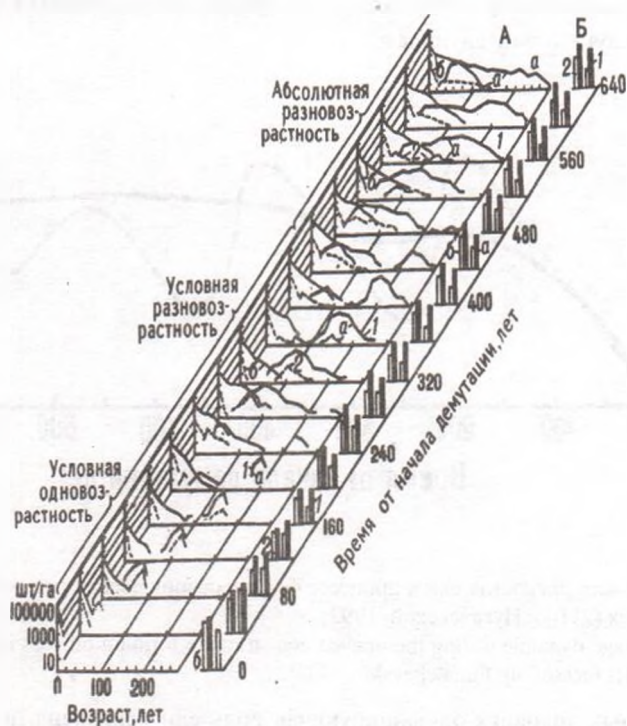


Рис. 6.16 Динамика возрастной структуры (А) и общей численности (Б) древостоев (а) и подроста (б) ели (1) и сопутствующих пород (2) в процессе развития абсолютно-разновозрастных ельников зеленомошных (по: Пугачевский, 1992).
 Fig. 6.15. The age structure (A) and numerosity (B) dynamic of spruce (1) and other species (2) adult stands (a) and young generations (b) in Eu-Piceetum typicum forests of Nature Reserve (according Pugatchevskij, 1992).

При этом эндогенное развитие структуры в большинстве случаев имеет мозаично-квантованный характер, когда в пределах каждого элемента мозаики совершаются элементарные акты смены поколений, в результате которого каждая особь либо небольшая группа (2-10) особей доминирующего полога заменяется вначале группой молодых растений из состава популяционного резерва, а затем (по мере дифференциации этой группы) - вновь одной особью или малочисленной группой. Нередко акты смены поколений совпадают и с актами смены видов. В случае стимулирования этого процесса экзогенными факторами катастрофического или стрессового характера происходит резкое увеличение размеров элементов фитоценотической мозаики мезоуровня и происходит единовременная смена поколений, а нередко и доминанта древесного яруса, сразу на многих гектарах леса.

Полученные в ходе исследований на территории заповедника данные по рождаемости и смертности ели на различных стадиях онтогенеза в основных типах еловых лесов (Карпов, Пугачевский, Трескин, 1983; Пугачевский, 1992), пространственной структуре возобновления и ветровальной динамике (Скворцова и др., 1983) в сочетании с анализом таблиц хода роста еловых и елово-лиственных древостоев позволили составить схемы формирования климаксовых абсолютно-разновозрастных древостоев (рис. 6-15 - 6-17). На одной из схем (рис. 6-15) показано развитие ценопопуляций древесных растений в сообществах сфагновой группы в экстремальных для ели условиях эдафотопов в течение 440 лет, на другой (рис. 6-16) - формирование климаксового ельника в условиях сообществ зеленомошной группы типов леса с близким к оптимуму комплексом условий произрастания. В обоих случаях стартовыми для развития сообществ являются первые годы демутационного цикла (вырубка, сплошной ветровал, залежь и т.п.), а развитие протекает в отсутствие катастрофических воздействий и при достаточном притоке семян основных лесообразователей (ели, березы, сосны, осины) от стены леса на начальном этапе и от материнского древостоя - в последующем.

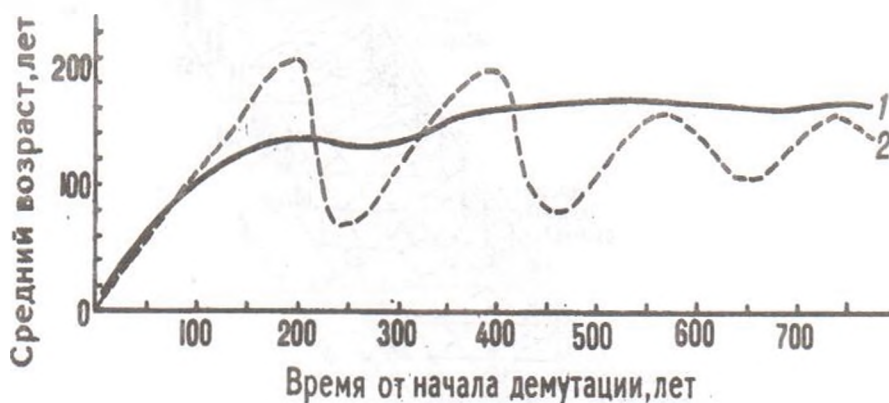


Рис. 6.17. Динамика среднего возраста древостоя ели в процессе формирования абсолютно-разновозрастных ельников сфагновых (1) и зеленомошных (2) (по: Пугачевский, 1992).

Fig. 6.17. The average spruce stand age dynamic during the uneven age structure forming process in Sphagno-Piceetum (1) and Eu-Piceetum typicum (2) forests (according Pugatchevskij, 1992)

В олиготрофных болотных условиях эдифицирующая роль ели ослаблена, и она не способна подавить собственное возобновление под пологом древостоя. Поэтому абсолютно-разновозрастная структура формируется здесь уже спустя 200 лет после начала демутации в условиях практически непрерывного, хотя и не равномерного возобновительного процесса ели. Доля сосны и березы на ранних стадиях формирования древостоя здесь даже выше, чем ели. Постепенно, по мере вытеснения пионерных видов, доминирующая роль переходит к ели, однако береза, а в некоторых случаях и сосна, удерживаются в составе древостоев благодаря удовлетворитель-

ной обеспеченности светом под разреженным пологом болотных ельников и на нарушенных участках фитоценоза.

В более благоприятных для роста и развития условиях зеленомошной группы (кисличных, кислично-черничных, черничных и т.п.) типов леса формированию абсолютно-разновозрастных древостоев предшествует смена как минимум двух "естественных поколений" ели. Участие лиственных пород в сложении древостоев постепенно снижается вплоть до стадии формирования абсолютно-разновозрастного ельника и с 440 лет после начала демутации стабилизируется на уровне 50-90 деревьев на гектаре (или 1-3 единиц состава). Такая численность лиственных пород поддерживается за счет возобновления в крупных ветровальных "окнах". Осина и береза в таких "окнах" способны к возобновлению благодаря повышенной теневыносливости и скорости роста в первые годы жизни в сочетании с ежегодным обильным плодоношением и способностью к вегетативному возобновлению. Сосна, всходы и подрост которой менее теневыносливы и плохо выдерживают конкуренцию с видами нижних ярусов, вытесняется из этих сообществ. Средний возраст древостоя в процессе формирования абсолютно-разновозрастной структуры растет до распада первого доминирующего поколения, а затем колеблется синхронно развитию каждого последующего поколения, постепенно стабилизируясь на уровне 160-170 лет по мере размывания границ между поколениями (рис. 6.17).

Эти схемы вполне согласуются с существующими представлениями, в соответствии с которыми формирование климаксовых абсолютно-разновозрастных ельников в таежной зоне охватывает весьма значительный период, составляя по разным оценкам от 400 до 600 лет (Воропанов, 1950; Казимиров, 1971).

При столь высокой продолжительности процесса формирования климакса вероятность прохождения полного цикла и достижения сообществом заключительной стадии развития крайне мала из-за довольно высокой повторяемости экзогенных явлений катастрофического характера (ветровалов, засух, массовых размножений вредителей и болезней и т.п.), прерывающих "нормальную" эволюцию структуры сообщества.

Исследования структуры древостоев, проведенные на территории заповедника (Карпов, Пугачевский, Трескин, 1983; Пугачевский, 1992; Стороженко и др., 1992) и результаты лесоустройства показали, что здесь преобладают относительно-разновозрастные ельники при значительном участии циклично-разновозрастных. Абсолютно-разновозрастные ельники встречаются относительно редко. Условно-одновозрастные древостои ели приурочены главным образом к периферийной части заповедного массива и представляют собой ранние фазы демутационной динамики ценопопуляций ели, связанной с зарастанием антропогенно трансформированных площадей и (реже) сплошных ветровальников.

Доминирование в составе еловых лесов условно- и циклично-разновозрастных древостоев обусловлено широким распространением в динамике сообществ циклических процессов типа "стабилизация - массовый отпад - взрыв возобновления" (термин Г.Е.Комина, 1963), соответствующих гар-процессу в западной литературе (Коротков, 1994). Это подтверждается и многолетними наблюдениями за состоянием еловых массивов и анализом распределений деревьев ели по возрастам в древостоях различной возрастной структуры. Распады особенно типичны для высоковозрастных древостоев, в которых накапливается значительное количество особей с пониженной вследствие высокого возраста сопротивляемостью внешним неблагоприятным воздействиям. Пониженная устойчивость ели высокого возраста обусловлена затрудненным, из-за больших размеров деревьев, водообменом (Абражко, 1988), высокой парусностью при повышенном положении центра тяжести деревьев и поверхностной корневой системе (Semander, 1936; Скворцова и др., 1983). При распаде условно-разновозрастных и условно-одновозрастных древостоев текущий отпад, как правило, не обеспечивается соответствующей компенсацией за счет притока новых молодых особей из резервной части популяции - подроста из-за мощного конкурентного давления со стороны материнского древостоя, подавляющего возобновительный процесс под пологом леса. В результате текущий отпад компенсируется (до вступления в стадию массового отпада) путем усиления роста крон и перераспределения жизненного пространства и ресурсов между оставшимися в живых деревьями.

Дальнейший ход восстановительной динамики сообществ зависит от количества, состояния, размеров и пространственного размещения подроста предварительного возобновления, интенсивности и характера процесса распада.

Распад древостоя, в отличие от низового отпада или случайной гибели отдельных особей основного полога, является необратимым процессом деградации древесного яруса, связанным с изменением качества среды. Свидетельством достижения древостоем или его элементом критического состояния, когда можно говорить о распаде, является гибель крупных деревьев (I-II классов Крафта) и особенно их групп. Групповые усыхания связаны с гибелью крупных елей и формированием вокруг них своеобразных центров распада, в который могут быть вовлечены и относительно молодые деревья. Рост "окон" обусловлен резким изменением режимов инсоляции, циркуляции и, как следствие, нарушением водообмена, частичным опадением хвои, а иногда - и локальными вспышками фитогенной инфекции и активизацией фитофагов. Распад древостоев может носить "взрывной" характер или растягиваться на многие десятилетия. В первом случае распаду часто способствует неблагоприятное сочетание метеофакторов (атмосферные засухи, избыточное увлажнение почв), а также штормовой порывистый ветер, вызывающий бурелом и ветровал, охлестывание, обрыв тонких корней. Можно считать, что ежегодное отмирание деревьев (отпад) до 1 % в год по запасу является нормой, до 2 % - допустимым отклонением от нормы, а отпад более 2% в год, повторяющийся в течение 2 и более лет - явным свидетельством вступления древостоя в фазу распада или (в случае низового распада) существенной перестройки структуры древостоя.

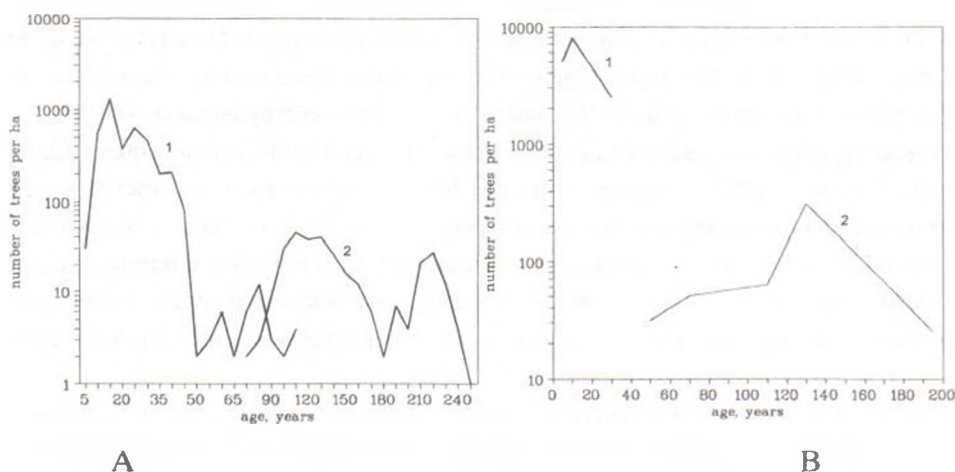


Рис. 6.18. Возрастная структура древостоев ели в ельнике липняково-ясенниковом (А) и неморально-кисличном (В): 1 - $D_{1,3} < 6$ см; 2 - $D_{1,3} > 6$ см.

Fig. 6.18. The spruce stands age structure in Rhodobrya-Piceetum (A) and Quercus-Piceetum (B) forests: 1 - $D_{1,3} < 6$ cm; $D_{1,3} > 6$ cm.

Распад древостоев, как связанный с возрастной динамикой процесс, типичен для высоковозрастных ельников всех типов леса, и широко распространен в лесном массиве заповедника. Наиболее ярко и многообразно явление возрастного распада древостоев представлено в сообществах ельников сложной группы типов леса. Для коренных неморальных ельников характерны высокие таксационные показатели древостоев, сложная вертикальная и горизонтальная структура, флористическая насыщенность. В зависимости от динамического статуса, истории развития сообщества и особенностей эдафотопы структура древостоя широко варьирует. Первый ярус древостоя образован елью с устойчивой примесью мелколиственных пород. Второй ярус сформирован елью младших поколений и крупными деревьями широколиственных видов; он часто разрежен, а в ельниках неморально-кисличных часто не выражен. Древостой отличается пониженной полнотой, неравномерной вертикаль-

ной структурой, связанной с разновозрастностью популяций ели и ее повышенной ветровальностью в этих условиях.

На рисунке 6.18 представлены два наиболее характерных для заповедника типа возрастной структуры ельников сложной группы. Мономодальная кривая возрастной структуры в ельнике неморально-кисличном имеет выраженный максимум в возрасте 120-160 лет (рис. 6.18Б). Форма и характер кривой позволяет классифицировать древостой как условно-разновозрастный с разрывом непрерывной цепи поколений (по Дыренков, 1984). Возраст подроста не достигает и 40 лет. Разрыв между блоками подроста и древостоя свидетельствует о нестабильности насаждения. Характерной особенностью возрастной структуры древостоя ельника липняково-ясменникового (рис. 6.18А) является наличие двух выраженных максимумов численности в возрасте 110-140 и 200-220 лет. Древостой классифицируется как циклично-разновозрастный. Возрастные спектры блоков подроста и древостоя широко перекрываются. Возраст подроста достигает 110 лет, а его численность в возрасте более 40 лет составляет 120 шт/га. Это делает возможным частичную замену отпада деревьев за счет крупного подроста. Характер кривой показывает, что структура древостоя подвержена здесь циклическим перестройкам, которые связаны с периодическими растянутыми на десятилетия локальными распадами господствующих поколений (Пугачевский, 1992), ведущими, в конечном итоге, к формированию климаксовой абсолютно-разновозрастной структуры.

Сложно организованные, разновозрастные, находящиеся в состоянии, близком к климаксовому, древостой ельников заповедника состоят из био групп разной возрастной и пространственной структуры: от одноярусных одновозрастных до вертикально сомкнутых абсолютно-разновозрастных и от чисто еловых до смешанных из 2-4 пород. Многообразие структуры таких био групп отражает разнообразие путей и темпов разрушения и смены элементов фитоценологических мозаик различного масштаба. С другой стороны, это многообразие является отражением высокой степени гетерогенности и гетерохронности внутривидовой динамики, позволяющей поддерживать и биологическое разнообразие экосистем еловых лесов южной тайги на постоянном стабильно высоком уровне.

6.4.3 Динамика сообществ еловых лесов в связи с единичными и групповыми вывалами

Сообщества еловых лесов южнотаежной структуры различных регионов объединяет общность механизмов реализации циклических смен в связи с возрастной структурой популяции лесообразующей породы. Наиболее распространенный тип нарушения древостоев ели европейской (*Picea abies* Karst.) - единичные и групповые вывалы. Этот тип естественных нарушений лесных сообществ детально изучен и, особенно в последние 20 лет, представлен как в отечественной, так и в зарубежной литературе. Показана интегрированность процессов распада и возобновления всех элементов сообщества в связи с вывалами в общую модель поддержания видового разнообразия в лесных экосистемах (Sernander, 1936; Watt, 1947; Koop, 1982; Schaetzel et al., 1989). Модель в частности приводится как один из примеров временных стадий переживания в теоретических построениях I.M. Johnstone (1986) по поводу инвазии видов в сообщества. Конкретных данных о роли вывалов как флористических коридоров для внедрения адвентивных видов нами в литературе не отмечено.

Наибольший интерес представляют работы, в которых приводятся результаты долговременных наблюдений демуляции после ветровалов (Hytteborn et al., 1991; Falinski, 1976, 1978; Fischer et al., 1990). Надо отметить, что в основном такие наблюдения проводятся в природных заповедниках.

Частота и степень нарушений единичными и групповыми вывалами зависит от условий почвенно-грунтовой среды, типа леса, возраста насаждения. В водораздельных переувлажненных еловых лесах Центрально-Лесного заповедника с преобладанием спелых и перестойных древостоев ветровальный процесс - ведущий экзогенный фактор формирования структуры сообществ. Исследования ветровально-почвенных комплексов (ВПК) показали, что единичный вывал (искорь) может занимать от 3-5 до 15-20 кв.м, а суммарная площадь вывалов составляет от 10 до 50-60 (80)% площади, занимаемой конкретным лесотаксационным выделом данного

типа леса (Карпачевский, Строганова, 1987). Для полного перемешивания верхнего слоя почвы лесных БГЦ необходимо 1 - 2 (5) тысяч лет. Следовательно, за четвертичный период почвенный покров лесных территорий мог от 2 до 5 раз подвергнуться полной ветровальной педотурбации, что указывает на весьма существенный вклад вывалов в генезис лесных почв. Ветровальный микрорельеф может сохраняться 500 - 600 лет и существенно влияет на почвообразование перераспределением между бугром и западиной осадков, опада и субстрата, формирующего поверхностные слои при вывале.

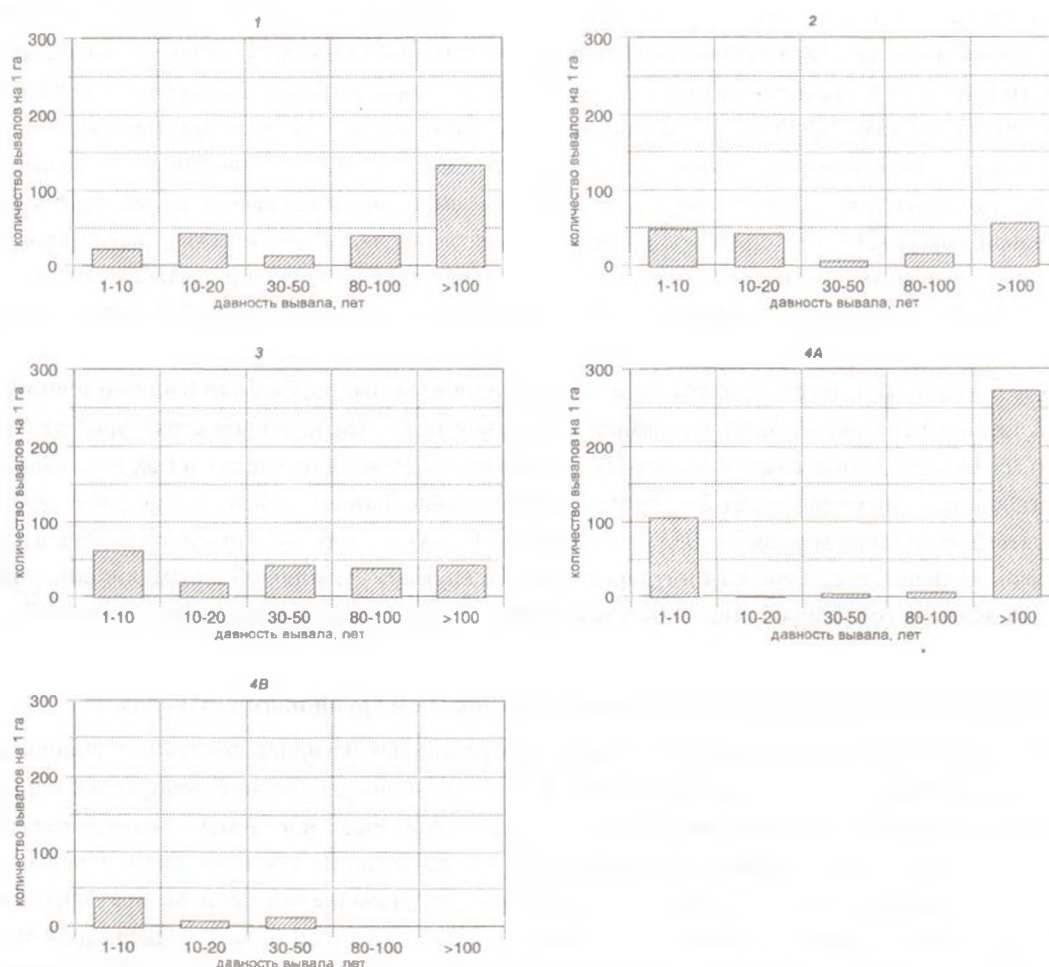


Рис. 6.19. Количество вывалов разного возраста в некоторых типах леса ЦЛГЗ (по Скворцова и др., 1983)
 вывалы ели: 1 - Ельничек лишняковый; 2 - Ельничек кисличный 3 - Ельничек черничный 4А - Ельничек березовый костянично-кисличный

Fig. 6.19. The number of windfalls of different age in some forest types in Nature Reserve (according Skvortsova et al, 1983)
 Windfalls of spruce: 1-Rhodobryo-Piceetum; 2 - Eu-Piceetum typicum; 3 - Eu-Piceetum myrtellitosum; 4A - Eu-Piceetum typicum secondary.
 Windfalls of birch: 4B - Eu-Piceetum typicum secondary.

Ветровальные явления активизируют латеральные процессы миграции веществ; резко меняют температурный, водный, кислотно-щелочной и окислительно-восстановительный режимы. В образовавшихся окнах полога древостоя увеличивается поступление осадков, повышается освещенность и прогреваемость почвы; снижается окислительно-восстановительный потенциал и подкисляется среда (Васенев, Таргульян, 1995).

Анализ встречаемости и частоты вывалов в зависимости от типологической принадлежности сообществ для территории ЦЛГЗ проведен Н.Г.Улановой (Скворцова и др., 1983). Отметим относительно высокую численность вывалов в ельнике липняковом при преобладании вывалов 10-12 лет и более 80 (рис.6.19). Высокая численность вывалов во вторичном ельнике, образовавшемся после массового ветровала около 200 лет назад, объясняется началом дифференцировки древостоя и массового отпада. В ельниках бореального ряда идет постоянный равномерный отпад с преобладанием вывалов давности от 1 до 10 лет.

Интенсивность средообразующего воздействия этих процессов различна в зависимости от типа леса. Так, например, в ельниках сфагновом и сфагнуво-черничном высокая плотность древостоев при небольших размерах деревьев обуславливает их аэродинамическую устойчивость к средним ветрам, что и определяет наличие в основном единичных вывалов в отличие от ельников сложных (табл. 6.4).

Таблица 6.4. Поврежденность ветровалами древостоев некоторых типов леса (по материалам лесоустройства 1990 г.)

Table 6.4. The windfall damage extend of stands in some forest types (according the forest management survey 1990)

Интенсивность ветровала	Типы леса:		
	Ельник липняково-ясенниковый	Ельник кисличный	Ельник сфагнуво-черничный
низкая	140/37.6 [*]	118/48.5	62 /21.6
средняя	39 /13.4	20/11.5	5 /0.9
сильная	72 /12.2	20/6.8	9 /1.0

^{*} в числителе - число выделов, в знаменателе - процент поврежденной площади от занимаемой типом леса во всем массиве.

Надо отметить, что именно в этих лесах все понижения микрорельефа зарастают кукушкиным льном (*Polytrichum commune Hedw.*) и сфагновыми мхами. Высокий прирост и продуктивность последних определяет направленность и темпы возобновительной сукцессии, исключая варьирование видового состава за счет нарушений. По данным Н.Г.Улановой (Скворцова и др., 1983) в ельнике черничном в ЦЛГЗ на различных стадиях зарастания ВПК зафиксировано 28 видов сосудистых растений и мохообразных. При этом устойчивая связь возобновления популяций в данных конкретных условиях исключительно с нарушениями почвенного покрова и наличием валежа обнаруживают лишь 5 видов сосудистых растений (*Aegopodium podagraria*, *Circaea alpina*, *Rubus idaeus*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*) и 2 вида мохообразных (*Plagiochila porelloides (Torrey ex Nees) Lindenb.*, *Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.Kop.*). Таким образом, незначительный размер нарушений и быстрая нивелировка элементов мозаики снижает ценозообразующую роль единичных вывалов в ельниках бореального ряда. Иная картина наблюдается в ельниках сложных.

На схеме трансекта в ельнике сложном (рис.6.20) показана неравномерность структуры сообщества, связанная с непрерывными процессами частичного распада древостоя, начавшегося около 100 лет назад (рис.6-20А, I-III). Распределение элементов гар-мозаики закономерно следует за структурной неоднородностью всех элементов сообщества. В данном случае выделяются участки: с одновозрастной (100 лет) биогруппой ели с крупными деревьями ильма во втором ярусе (II); биогруппа ели с выраженными двумя поколениями и разреженным вторым ярусом ильма и клена (I); новое окно с древостоем из 20-30-летних деревьев клена и ильма (III); и сохранившийся участок исходного сообщества с относительно разновозрастным древостоем с максимальным возрастом ели 230-240 лет и преобладанием липы во втором ярусе (IV). Ярус подлеска активно реагирует на изменения в верхних ярусах и почвенных условий (рис.6-20В). Видовое разнообразие нижних ярусов, поддерживаемое за счет циклических нарушений (табл. 6.5), обеспечивает стабильность видового состава и регенерационный потенциал популяций всех видов.

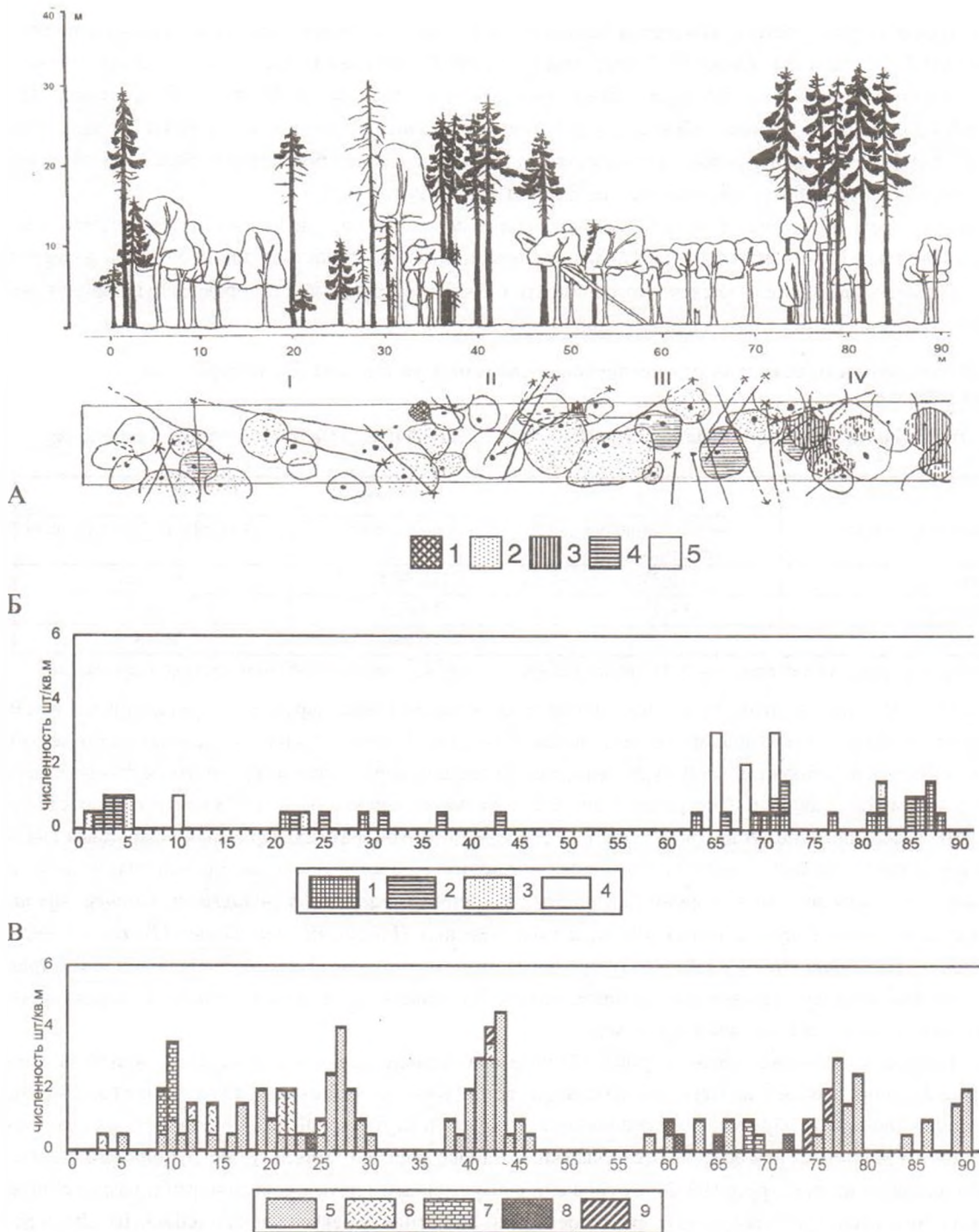


Рис. 6.20 – Fig. 6.20

А. Вертикальный профиль и проекция кроны древостоя сльняка сложного

A. The vertical profile and crown proection of the Rhodobrya-Piceetum stand.

1 – *Sorbus aucuparia*; 2 – *Ulmus glabra*; 3 – *Tilia cordata*; 4 – *Acer platanoides*; 5 – *Picea abies*.

Б. Распределение подроста и подлеска по трансекте в ельнике сложном.

B. Shrub layer species distribution along the transect in the Rhodobrya-Piceetum stand

1 – *Sorbus aucuparia*; 2 – *Acer platanoides*; 3 – *Ulmus glabra*; 4 – *Picea abies*; 5 – *Rubus idaeus*; 6 – *Lonicera xylosteum*;

7 – *Ribes nigrum*; 8 – *Corylus avellana*; 9 – *Padus avium*.

Таблица 6.5. Изменение некоторых показателей видового разнообразия видов нижних ярусов в различных элементах gap-мозаики (I-IV) в ельнике сложном

Table 6.5. The changes of some species diversity indexes in the Rhodobryo-Piceetum forest low layers in different elements of gap-mosaic (I-IV).

Index	I	II	III	IV
Number of species	44	43	45	39
Shannon diversity index	3.198	3.187	3.046	3.057
Pielou index	0.845	0.847	0.798	0.834
Simpson dominance index	0.0521	0.0502	0.0756	0.0617
Simpson diversity index	0.436	0.463	0.293	0.415

На уровне микромозаичности строение нижних ярусов определяется комбинацией нескольких основных элементов - дериватов ветровального комплекса, связанных между собой в сукцессионных схемах. Для ельника сложного нами выделены следующие элементы мозаики: ветровальные западины с доминированием пионерных видов; группировки крупных папоротников и малины, приуроченные к повышенным и ровным участкам в старых окнах; выраженные ветровальные бугры с группой опушечных видов; проточные депрессии микрорельефа, с которыми связаны нитрофильные виды; замкнутые старые ветровальные западины; элементы коренной парцеллы, к которым приурочены бореальные виды у прикорневых повышений и неморальные виды - в межкочьях. Различия в видовом составе элементов мозаики проявляются также и на уровне запаса жизнеспособных семян в почве.

Ход послеветровальной сукцессии как почвенного профиля, так и растительного покрова на локальных вывалах достаточно подробно описан в литературе большей частью на материале пространственных рядов. В нашу задачу входило изучение восстановления всего комплекса биогеоценоза на месте отдельных вывалов на материале хронорядов, с целью выявления механизмов формирования и поддержания видового состава и структуры сообществ. Особое внимание уделялось начальным стадиям восстановительной сукцессии.

Процесс развития почвенно-растительного комплекса на месте отдельных вывалов определяется пространственной структурой нарушений, характером почвенных пертурбаций, интенсивностью заселения нарушенных участков растительностью.

Вывал деревьев вместе с корневой системой и прилегающим почвенным комом приводит к разрыву, сдвигу, перемешиванию, изменению плотности и погребению различных почвенных горизонтов (Скворцова и др., 1983). При этом образуются характерные формы микрорельефа - бугры и западины, составляющие в целом так называемый ветровально-почвенный комплекс и характеризующиеся контрастными микроусловиями водно-теплового режима.

Развитие почвенных профилей, в конечном счете направленное на восстановление "фоновой почвы", характерной для коренной парцеллы, происходит неодинаково на различных элементах ВПК. В почвах бугров сдвигаются и перемешиваются верхние горизонты, меняется порядок их залегания, уменьшается плотность. Почвы западин имеют укороченный профиль со срезанным верхом, нарушенными минеральными горизонтами и несут в себе признаки повышенного гидроморфизма.

Для исследования типов профилей и генезиса почв ВПК был заложен пространственный аналог хроноряда в ельнике неморально-кисличном II-го бонитета (80-й квартал ЦЛБГЗ), расположенном на покатом среднедренированном склоне с мезоморфным типом увлажнения. Почвообразующая порода: покровный пылеватый легкий суглинок мощностью 0,4 м на тяжелом валунном карбонатном моренном суглинке. Рассмотрены ВПК трех возрастов: 30-50, 80-100 и 150-200 лет. Контролем служили фоновые слабодерново-палевосреднеподзолистые контактно осветленные грунтово оглеенные почвы ельника неморально-кисличного, для которых характерны: подстилка типа "mull-moder"; горизонт A1 - 4,1±2,3 см; горизонт A1A2 - 7,0±4,1 см; элювиальный горизонт палевого цвета - A2пал - 21,5±6,1 см; горизонт контактного осветления A2к.о. на границе с подстилающей поро-

дой; горизонт А2В мощностью менее 10 см; серия горизонтов В: В1--В2(г)--В3г, имеющих признаки грунтового оглеения. В нижней части профиля наблюдается вскипание карбонатов (150-160 см - слабое, пятнами; 180-200 - сильное; на глубине 230-250 см возможно сплошное вскипание - прослойки сильноветрившихся карбонатных валунчиков).

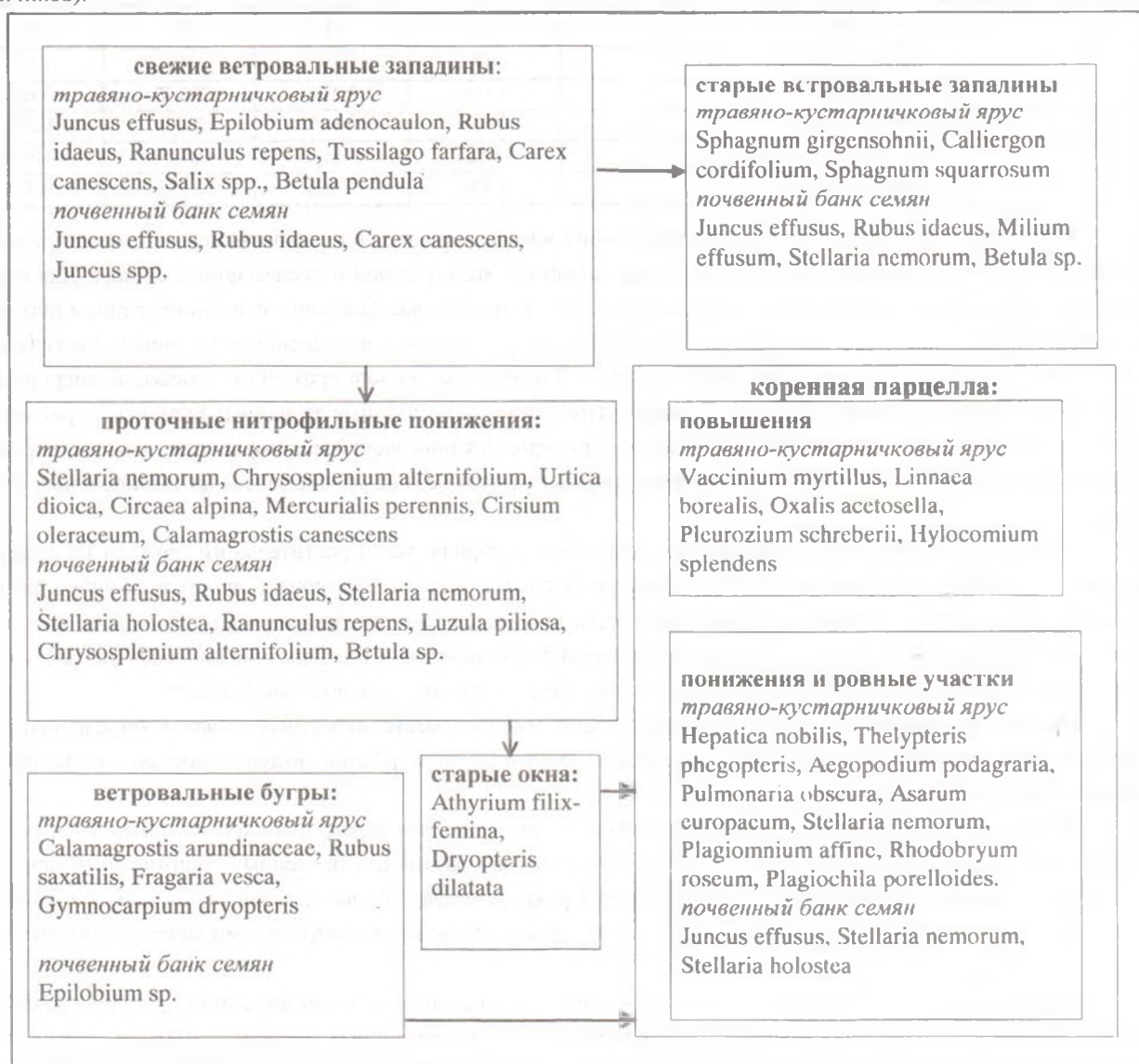


Рис. 6.21 Схема сукцессионных связей элементов мозаики в ельнике сложном.

Fig. 6.21 The succession scheme for low layer patches in the Rhodobryo-Piceetum forest.

К 20-30 годам происходит полное осыпание почвенного кома (или искоревой смеси) с корней дерева и формирование ветровального бугра.

К 50 годам на бугре успевает сформироваться только грубогумусная подстилка типа "moder". Рыхлая, обогащенная органическим веществом искоревая смесь не имеет морфологических признаков вертикальной дифференциации. В западине образуется оторфованная подстилка типа "mog" мощностью до 15 см. Нижележащие горизонты - частично срезанный А2пал, А2к.о. и А2В - осветляются, становятся легче по гранулометрическому составу, обесструктурируются, образуя элювиальный горизонт белого цвета - А2бел, характерный для торфянисто-подзолистых почв ельников сфагново-черничных и черничных водораздельных территорий. Потеря

зернами первичных минералов железистых пленок свидетельствует о сильном развитии поверхностного оглеения. В 30-50-летнем возрасте ВПК в почвенном профиле бугра не обнаруживается закономерного распределения признаков изменения аналитических свойств почвы, в то время как в западине обезыливается и подкисляется верхняя часть профиля и наблюдаются слабые признаки протекания альфегумусового процесса (рис. 6.22).

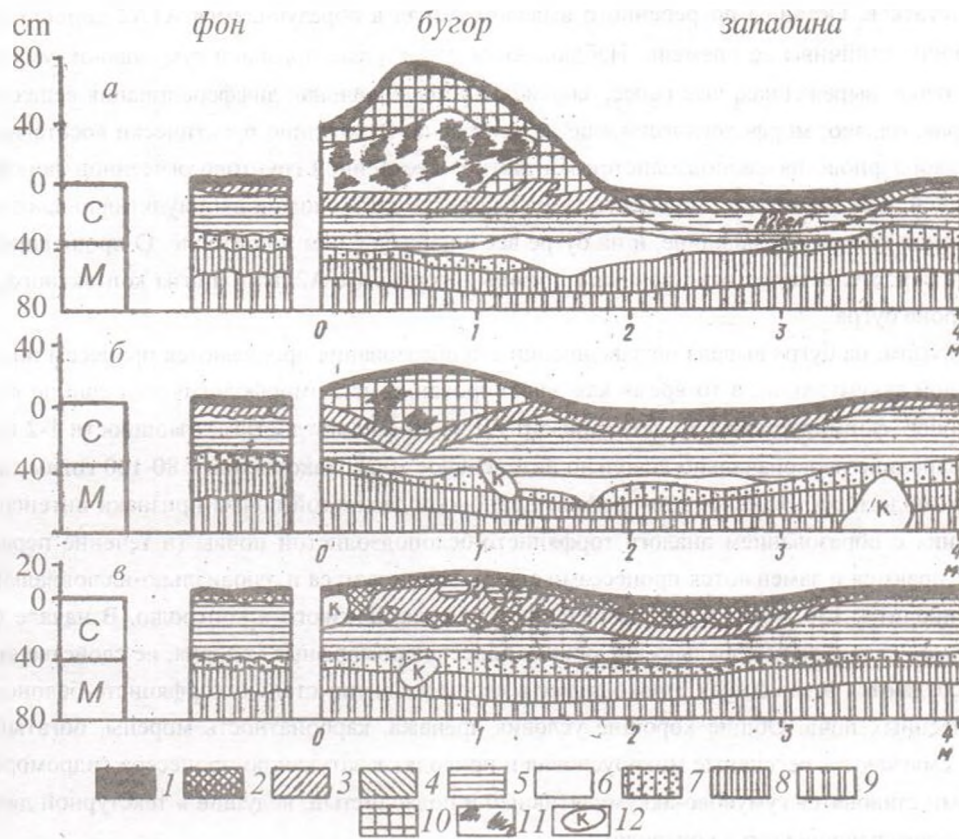


Рис. 6.22. Развитие почвенного профиля в ходе послеветровальной сукцессии (по: Строганова и др., 1985)
 а – 30-50 лет, б – 80-100 лет, в – 150-200 лет; 1 – горизонт O, 2 – A1, 3 – A1A2, 4 – A2A1, 5 – A2 палевоый, 6 – A2 контактно осветленный, 7 – A2B, 8 – B1, 9 – B2, 10 – искомая смесь, 11 – древесина, 12 – камень, C – пылеватый легкий суглинок, M – моренный тяжелый валунный суглинок.

Fig. 6.22. The development of soil profile during postwindfall succession (Stroganov et al, 1985)
 а – 30-50 years old, б – 80-100 years old, в – 150-200 years old; soil horizons: 1 – O, 2 – A1, 3 – A1A2, 4 – A2A1, 5 – A2 pale-yellow, 6 – A2 contact light, 7 – A2B, 8 – B1, 9 – B2, 10 – the soil mixture, 11 – wood, 12 – stone.

В 80 - 100 лет древесина на бугре находится в стадии "красной гнили". Под подстилкой типа "moder" формируется маломощный горизонт A1 (1-2 см) и начинается дифференциация смеси (снизу вверх уменьшается содержание органических остатков и усиливается осветление минеральной части). В погребенном осыпавшимся комом "старом" почвенном профиле исчезает подстилка и идет элювирувание погребенных горизонтов. Начинается образование гумусового горизонта и накопление гумуса, приводящие к некоторому снижению кислотности. Вместе с тем наблюдается начало элювиально-иллювиального перераспределения вещества. В западине снижается степень избыточного увлажнения, подстилка трансформируется в "гидромодер", сохраняя оторфованность, но под ней появляется грубогумусный горизонт A1A2. Увеличивается мощность A2, в нижней части которого заметны теплые палевые тона в окраске. Контактно осветленный горизонт при сохранении мощности

морфологически выражен слабее, в нем заметны светло-бурые куганы на верхней стороне непрочных агрегатов. Отмечены аккумуляция гумуса, уменьшение кислотности и затухание альфегумусового процесса.

К 150-200 годам на бугре полностью разлагается древесина. Под подстилкой типа "mull-moder" расположен горизонт А1 мощностью до 3-5 см. Искоревая смесь гомогенизируется в своеобразный горизонт А1А2, о ветровальном происхождении которого говорят рыхлое и микронеоднородное сложение, высокое содержание растительных остатков. Останцы погребенного вывалом А2пал в образующемся А1А2 хорошо идентифицируются и достаточно устойчивы во времени. Наблюдаются отчетливые признаки гумусово-аккумулятивного процесса, а также лучше выраженная, чем ранее, элювиально-иллювиальная дифференциация вещества ниже горизонта А1, которая, однако, морфологически еще не выражена. В западине практически восстанавливается полный профиль слабодерново-палевоподзолистой контактно осветленной грунтово оглеенной фоновой почвы при несколько большей, чем в контроле, мощности гумусово-аккумулятивного и аккумулятивно-элювиального горизонтов. Содержание гумуса и в западине, и на бугре все еще выше, чем в контроле. О прошедшей более гидроморфной стадии свидетельствуют осветленные морфоны в горизонте А2пал и линзы контактного осветления на внутренней стороне бугра.

Таким образом, на бугре вывала по завершении его образования проявляются процессы подстилкообразования и гумусовой аккумуляции, в то время как элювирование макроморфологически еще не выражено. Подстилка типа "moder" формируется за 50 лет, горизонт А1 за 80-100 лет достигает мощности 1-2 см и за 150-200 лет - 3-5 см. В западине первоначально довольно интенсивное торфонакопление к 80-100 годам сменяется образованием лесной подстилки. В усеченном профиле дерново-подзолистой почвы признаки интенсивного поверхностного оглеения с образованием аналога торфянисто-белоподзолистой почвы (в течение первых 50-80 лет) впоследствии стираются и заменяются процессами аккумуляции гумуса и элювиально-иллювиальной дифференциации, что приводит к 150 годам к восстановлению профиля, близкого к контролю. В начале формирования ВПК в экосистемах ельников неморально-кисличных более гидроморфные условия, не свойственные исходному БГЦ в целом, создаются в западинах, проходящих в своем развитии стадию торфянисто-белоподзолистых поверхностно оглеенных почв. Общие хорошие условия дренажа, карбонатность морены, богатый органикой и зольными опад смягчают агрессивные микроусловия и приводят к затуханию процессов гидроморфизма. Основными процессами становятся гумусово-аккумулятивный и подзолистый, ведущие к текстурной дифференциации профиля по пути возвращения его к контролю.

Преобразование бугра ВПК протекает замедленно. Морфологическая дифференциация почвенного профиля начинает проявляться лишь к 150-200 годам. Как в 50, так и в 100 лет мы можем констатировать здесь только "модерную" подстилку на смеси нарушенных и погребенных горизонтов фоновой почвы, хотя материал смеси к 100 годам и представляет собой, как показывают мезоморфологические и физико-химические анализы, слой, где началась элювиально-иллювиальная трансформация вещества. Это позволяет предположить протекание здесь, с одной стороны, подзолистого процесса, перераспределяющего элементы по элювиально-иллювиальному типу, а с другой - процессов гумусообразования и гумусовой аккумуляции, ведущих к накоплению в верхней части профиля органического вещества. В 150-200 лет на бугре ВПК формируется мультимодерный слабодерново-скрытоподзолистый профиль на погребенных горизонтах дерново-палевоподзолистой почвы. Полученные результаты показывают, что почвообразование в западинах вывалов за 150-200 лет формирует полнопрофильные типичные для БГЦ почвы, в то время как на буграх для этого необходим более длительный период.

Формирование элементов мозаики растительности нижних ярусов в ходе микросукцессий в ветровальных западинах описано на материале ЦЛГЗ для пространственных рядов Н.Г.Улановой (Скворцова и др., 1983). Изучение некоторых особенностей варьирования флористического состава и обилия видов на первых стадиях микросукцессии позволяет сделать предположения о механизмах формирования видового разнообразия нарушенных

местообитаний в еловых лесах. Для этой работы нами использованы данные наблюдений за 10 фиксированными ветровальными западинами в течение 9 лет (табл.6.6)

Таблица 6.6. Изменение растительности в ветровальных западинах в ходе восстановительной сукцессии

Table 6.6. The changes in vegetation of windfall depressions during the succession

Годы описаний:	1988	1989	1990	1991	1993	1996
Опп минерального грунта	41.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83
Опп мохового яруса	42.14	63.57	86.86	75.00	86.43	66.67
Опп травяно-кустарничкового яруса	23.57	46.43	67.14	69.29	65.71	70.00
Опп яруса подроста и подлеска	0.83	27.57	21.57	25.00	29.29	40.83
Ярус подроста и подлеска						
b <i>Betula pubescens</i> Ehrh.	0.00	5.71	5.71	8.57	7.71	18.52
b <i>Betula pendula</i> Roth	0.00	0.00	0.43	1.14	3.57	1.33
b <i>Corylus avellana</i> L.	0.00	0.00	0.01	1.43	4.29	3.37
b <i>Picea abies</i> (L.) Karst.	0.00	0.00	0.00	0.29	0.1	1.70
b <i>Rubus idaeus</i> L.	0.71	10.57	8.57	14.14	20.00	8.68
b <i>Salix caprea</i> L.	0.00	2.86	3.01	5.86	19.29	15.50
b <i>Salix cinerea</i> L.	0.00	0.00	0.43	1.43	0.86	0.33
b <i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.	0.00	0.00	0.00	0.14	0.71	2.50
b <i>Salix triandra</i> L.	0.00	0.00	0.14	0.01	0.29	0.00
b <i>Sorbus aucuparia</i> L.	0.00	0.00	0.03	1.43	2.17	2.17
b <i>Tilia cordata</i> Mill.	0.00	0.00	0.02	2.14	0.71	1.52
Травяно-кустарничковый ярус						
c <i>Aegopodium podagraria</i> L.	0.00	0.43	0.02	0.29	3.57	1.68
c <i>Agrostis canina</i> L.	0.00	0.00	1.14	0.86	1.71	1.67
c <i>Agrostis stolonifera</i> L.	0.00	0.00	0.86	0.57	1.71	3.50
c <i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	0.00	0.001	0.001	0.001	0.01	1.13
c <i>Asperula odorata</i> L.	0.00	0.01	1.14	0.57	1.43	0.52
c <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0.00	0.89	3.71	0.59	6.14	7.83
c <i>Betula pubescens</i> Ehrh.	3.57	2.14	0.29	0.01	0.00	0.00
c <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	0.00	0.14	1.14	0.29	2.14	1.33
c <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	0.00	0.00	0.57	0.86	2.86	3.33
c <i>Cardamine amara</i> L.	1.43	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00
c <i>Carex canescens</i> L.	1.43	0.16	0.30	0.01	0.01	0.00
c <i>Carex sylvatica</i> Huds.	1.43	3.71	3.86	4.00	2.14	1.50
c <i>Chamaenerion angustifolium</i> L.	1.87	5.00	3.00	1.57	4.14	7.17
c <i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	0.72	1.00	0.43	1.43	1.43	1.67
c <i>Cinna latifolia</i> (Trev.) Griseb.	2.57	8.29	16.14	10.00	10.57	9.17
c <i>Circea alpina</i> L.	2.86	0.43	0.00	1.03	0.73	0.83
c <i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	0.00	0.43	0.29	0.72	1.43	1.50
c <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	0.72	0.00	0.14	0.00	0.86	0.50
c <i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	0.00	0.00	0.29	0.01	0.00	1.33
c <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	0.00	0.00	0.14	0.00	0.71	0.17
c <i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	0.72	0.44	2.00	6.14	1.17	5.83
c <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	2.18
c <i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	0.43	3.01	2.14	1.14	2.59	0.02
c <i>Epilobium palustre</i> L.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.50
c <i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	0.00	0.44	0.00	0.00	0.71	0.83
c <i>Equisetum sylvaticum</i> L.	2.59	4.43	6.57	2.87	6.86	9.00

Таблица 6.6. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
c <i>Festuca altissima</i> All.	0.00	1.43	0.00	0.00	0.00	0.00
c <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.71	0.02
c <i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	0.00	0.72	0.29	0.00	0.00	0.00
c <i>Fragaria vesca</i> L.	0.00	0.00	0.14	0.14	0.00	0.00
c <i>Geum rivale</i> L.	0.00	0.00	0.00	0.00	1.71	1.50
c <i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Gorski	0.00	0.14	0.00	0.71	0.00	1.67
c <i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	0.01	0.29	0.29	0.29	1.43	1.52
c <i>Juncus bufonius</i> L. emend. V.Krecz. et Gontsch.	0.43	0.71	0.00	0.00	0.00	0.00
c <i>Juncus effusus</i> L.	4.02	14.86	17.71	14.71	15.71	6.18
c <i>Juncus filiformis</i> L.	0.00	0.14	0.00	0.29	0.00	1.35
c <i>Impatiens noli-tangere</i> L.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.71	0.02
c <i>Lamium galeobdolon</i> (L.) Ehrend. et Palatsch	2.30	2.86	4.14	3.43	4.43	6.67
c <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	3.29	3.86	5.57	2.29	4.57	6.67
c <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	0.00	0.00	0.00	0.00	0.86	0.03
c <i>Mercurialis perennis</i> L.	0.00	0.29	0.00	0.16	0.00	0.33
c <i>Milium effusum</i> L.	1.14	1.00	1.29	1.29	2.86	1.83
c <i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch.Bip.& F.Schultz	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
c <i>Oxalis acetosella</i> L.	1.00	6.72	8.29	12.71	8.43	7.17
c <i>Poa palustris</i> L.	0.00	1.45	0.00	0.00	0.46	0.50
c <i>Pulmonaria obscura</i> Dum.	0.00	0.00	1.43	0.14	0.03	0.33
c <i>Ranunculus repens</i> L.	1.57	5.00	7.86	8.29	20.43	10.00
c <i>Rubus idaeus</i> L.	9.29	2.14	1.00	1.71	0.00	0.00
c <i>Rubus saxatilis</i> L.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.71	1.00
c <i>Stachys sylvatica</i> L.	0.71	0.71	0.00	0.14	0.29	0.50
c <i>Stellaria holostea</i> L.	0.00	0.00	1.14	0.00	0.00	1.02
c <i>Stellaria nemorum</i> L.	4.14	7.86	9.14	15.29	17.00	5.33
c <i>Thelypteris phegopteris</i> (L.) Sloss.	0.01	4.02	4.86	3.29	4.43	1.00
c <i>Trientalis europaea</i> L.	0.00	0.01	0.00	0.02	0.72	0.50
c <i>Tussilago farfara</i> L.	0.00	0.73	2.14	0.00	0.72	0.00
Моховой ярус						
d <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) Beauv.	7.86	2.47	3.87	0.60	3.00	2.17
d <i>Brachythecium oedipodium</i> (Mitt.) Jaeg.	2.57	1.87	3.29	1.33	2.14	1.00
d <i>Brachythecium starkei</i> (Brid.) Schimp. in B.S.G.	1.14	0.71	2.86	0.73	2.86	0.02
d <i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	3.59	7.44	9.57	5.03	17.86	14.17
d <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	1.44	0.03	0.44	0.00	2.14	0.83
d <i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	2.16	1.60	2.59	0.74	4.86	4.17
d <i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	0.30	0.14	0.29	0.14	0.14	0.02

Таблица 6.6. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
d Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.	3.01	8.43	4.43	0.44	1.16	1.52
d Hylocomiastrum umbratum (Hedw.) Fleisch. in Broth.	0.00	0.30	0.71	1.00	0.00	0.83
d Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.	1.57	0.04	0.43	0.14	3.30	1.03
d Marchantia polymorpha L.	0.00	0.14	0.86	1.35	0.14	0.00
d Pellia neesiana (Gott.) Limpr	0.00	0.00	0.30	0.86	0.00	0.00
d Plagiochilla porelloides (Torrey ex Nees) Lindenb.	0.57	1.89	5.00	1.00	4.86	0.83
d Plagiomnium affine (Bland.) T.Kop.	2.71	5.00	4.30	4.89	3.86	5.17
d Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.Kop.	0.00	0.00	0.00	0.44	0.57	3.00
d Plagiomnium medium (Bruch et Schimp.in B.S.G.)T.Kop.	0.00	0.01	0.00	0.29	0.43	0.17
d Plagiothecium laetum Schimp. in B.S.G.	2.44	2.03	0.30	0.16	2.30	0.67
d Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	0.03	2.16	0.30	0.01	3.57	1.17
d Polytrichum commune Hedw.	1.31	33.57	57.14	57.14	39.29	39.17
d Polytrichum juniperinum Hedw.	0.00	2.14	0.74	0.01	1.57	0.18
d Polytrichum longisetum Sw. ex Brid.	0.16	0.00	1.16	0.30	0.43	0.67
d Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.Kop.	0.01	0.00	0.00	0.17	0.29	0.00
d Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.	0.00	0.03	0.00	0.01	0.29	0.00
d Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T.Kop.	0.14	0.01	2.86	0.30	0.73	0.00
d Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	1.30	0.33	0.03	0.17	0.43	0.00
d Sphagnum flexuosum Dozy et Molk.	0.00	0.00	0.00	0.00	1.43	8.00
d Sphagnum girgensohnii Russ.	0.00	0.43	1.29	2.01	3.14	0.83
d Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw.	0.00	0.00	0.00	0.01	0.29	0.50
d Sphagnum squarrosum Crome	0.43	1.01	1.01	0.73	3.01	1.88
d Trematodon ambiguus (Hedw.) Hornsch.	0.30	1.43	0.00	0.01	0.00	0.00

Условные обозначения к таблице 6.6: опп – общее проективное покрытие; в – ярус подроста и подлеска; с – травяно-кустарничковый ярус; d – моховой ярус. Определение мохообразных – Е.А.Игнатовой. Гербарий МГУ.

А также встречаются:

В ярусе подроста и подлеска: *Acer platanoides* L. (1993 - 0.01, 1996 - 0.02); *Lonicera xylosteum* L. (1990 - 0.01); *Salix pentandra* L. (1989 - 0.71; 1993 - 0.71); *Ulmus glabra* Huds., non Mill. (1991 - 0.14); *Viburnum opulus* L. (1990 - 0.17, 1991 - 0.71).

В травяно-кустарничковом ярусе: *Aconitum septentrionale* Koelle (1991 - 0.001); *Acer platanoides* L. (1993 - 0.01); *Angelica sylvestris* L. (1996 - 0.02); *Carex digitata* L. (1990 - 0.001, 1991 - 0.001); *Hepatica nobilis* Mill. (1996 - 0.02); *Hypericum maculatum* Crantz (1996 - 0.17); *Juncus compressus* Jacq. (1989 - 0.14); *Picea abies* (L.) Karst. (1990 - 0.02); *Plantago major* L. (1991 - 0.001); *Poa compressa* L. (1990 - 0.29); *Poa nemoralis* L. (1993 - 0.01); *Prunella vulgaris* L. (1989-0.001); *Salix caprea* L. (1988 - 0.02); *Salix pentandra* L. (1988 - 0.001); *Solidago virgaurea* L. (1990 - 0.01); *Taraxacum officinale* Wigg. (1991 - 0.01); *Urtica dioica* L. (1990 - 0.14); *Vaccinium myrtillus* L. (1990 - 0.01, 1991 - 0.01); *Veronica officinalis* L. (1989 - 0.29); *Veronica serpyllifolia* L. (1989 - 0.14, 1990 - 0.43). В моховом ярусе: *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) Schimp. in BSG (1988 - 0.29); *Brachythecium velutinum* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. (1991 - 0.01, 1993 - 0.43); *Callicladium haldanianum* (Grev.) Crum (1991 - 0.01); *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske (1989 - 0.14, 1996 - 0.83); *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. (1993 - 0.01; 1996 - 0.02); *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Vain. (1989 - 0.14; 1996 - 0.02); *Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout (1988 - 0.14; 1989 - 0.01; 1996 - 0.02).

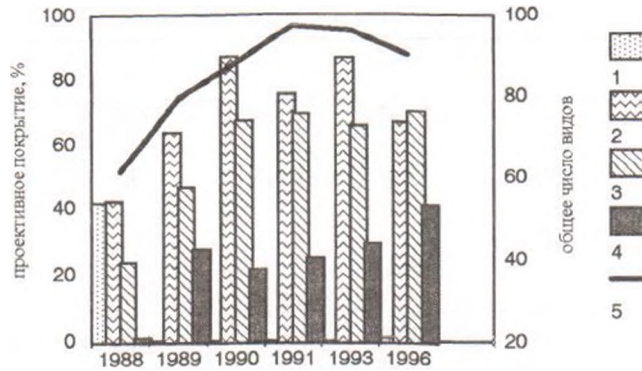


Рис. 6.23. Изменение проективного покрытия ярусов и видового разнообразия в растительном покрове ветровальных западин в ходе восстановительной сукцессии.

Условные обозначения: 1 – минеральный грунт, 2 – моховой ярус, 3 – травяно-кустарничковый ярус, 4 – ярус подраста и подлеска, 5 – общее число видов всех ярусов.

Fig. 6.23. Changes of different layers cover and species diversity in the vegetation of windfall depressions during the succession. 1 – mineral ground; 2 – moss layer; 3 – grass layer; 4 – shrub layer; 5 – number of all species.

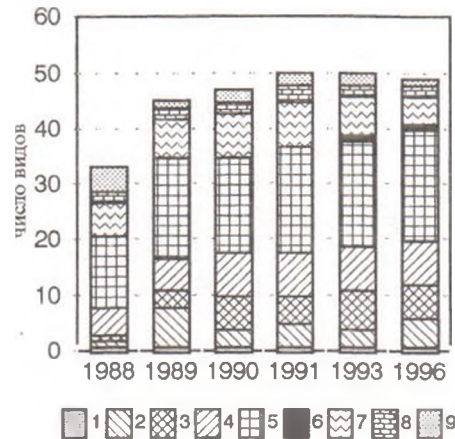


Рис. 6.24. Изменение формационного состава видов травяно-кустарничкового яруса ветровальных западин в ходе восстановительной сукцессии.

Условные обозначения: 1 – адвентивные виды, 2 – прибрежные виды, 3 – опушечные виды, 4 – лесные бореальные виды, 5 – лесные неморальные виды, 6 – луговые виды, 7 – рудеральные виды, 8 – сеgetальные виды, 9 – прочие виды.

Fig. 6.24. Changes in species composition of grass layer in windfall depressions during succession.

1 – adventive species, 2 – species of river banks, 3 – secondary forest species, 4 – virgin boreal forest species, 5 – virgin nemoral forest species, 6 – meadow species, 7 – ruderal species, 8 – segetal species, 9 – other species.

В первый год восстановительной сукцессии значительная часть ветровальной западины по-прежнему не занята растительностью (рис. 6.23), затем пространство активно заселяется мхами, которые позднее сокращают свое покрытие в виду растущего пресса травяно-кустарничкового и кустарничкового ярусов. Присутствие обнаженного минерального грунта на восьмом году развития комплекса объясняется началом активного осыпания почвы с ветровального комля. Максимум видового разнообразия наблюдается на четвертом году восстановительной сукцессии, что отмечено нами и в сообществах на месте вырубок и массовых вывалов. Именно через 3-4 года демультикации можно обнаружить как вновь заселяющиеся виды коренных сообществ, так и позднее вытесняемые виды

пионерных группировок. Разнообразие местообитаний за счет различных нарушений позволяет расширить спектр видов как в отношении формационного состава (рис.6.24), так и жизненных форм (6.25).

В ходе сукцессии число рудеральных и сегетальных видов-эксплерентов сокращается, при этом появляются более склонные к пациентности луговые виды. Доля лесных бореальных и неморальных видов растет пропорционально. Увеличение числа прибрежных видов в 1989 году связано с высоким уровнем осадков. Позднее число как прибрежных, так и опушечных видов стабилизируется. Доля растений различных жизненных форм изменяется достаточно пропорционально. (рис. 6.25). Отметим лишь увеличение на 4-й год доли длиннокорневищных и стержнекорневых многолетников. К восьмому году наблюдений закономерно увеличивается вклад самой распространенной в еловых лесах жизненной формы – столонообразующих и ползучих травянистых многолетников.

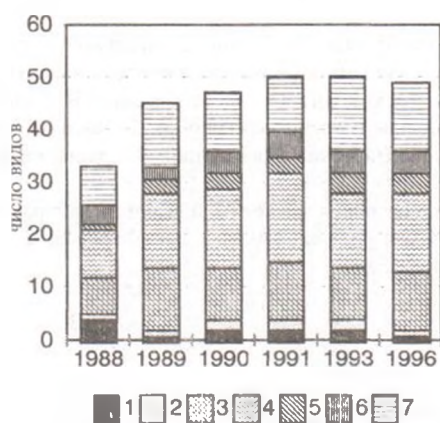


Рис. 6.25. Изменение соотношения видов различных жизненных форм в травяно-кустарничковом ярусе ветровальных западин в ходе восстановительной сукцессии.

Условные обозначения: 1 – деревья и кустарники высотой менее 20 см, 2 – однолетники, 3 – плотно- и рыхлокустовые травянистые многолетники, 4 – длиннокорневищные дерновые травянистые многолетники, 5 – кистекорневые и короткокорневищные травянистые многолетники, 6 – стержнекорневые травянистые многолетники, 7 – столонообразующие и ползучие травянистые многолетники.

Fig. 6.25. The changes of species composition of different living forms in grass layer of windfall depressions during the succession.

1 – trees and shrubs h<20 cm; 2 – annuals; 3 – tussock-forming perennials; 4 – long rhizomatous perennials; 5 – species with brush-like roots and short rhizomes; 6 – tap root perennials; 7 - stoloniferous and creeping plants.

По нашим наблюдениям ветровальные западины в ельнике сложном могут быть разделены на три группы по типу зарастания: сухие богатого питания (с преобладанием неморальных видов); влажные богатого питания (с преобладанием нитрофильных видов); влажные бедного питания (с преобладанием кукушкиного льна и сфагновых мхов). Различия в ходе формирования структуры и видового состава каждого типа западин определяет разнообразие элементов мозаики – дериватов ветровального комплекса и в основном проявляются в течение первых пяти лет сукцессии (рис. 6.26, 6.27). Виды пионерной микрогруппировки быстро теряют свои позиции во влажных богатых проточных местообитаниях, где преобладают типичные нитрофилы и некоторые виды неморальной группировки, как правило, столонообразующие с выраженными чертами эксплерентности, что и позволяет им конкурировать с пионерными видами. Типичные неморальные виды (*Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Orobus veris*) заселяют лишь сухие местообитания и постепенно вытесняются из влажных. Мощное развитие мохового покрова из кукушкиного льна и сфагнумов в олиготрофных бессточных западинах препятствует заселению местообитаний популяциями сосудистых растений.

А

Б

В

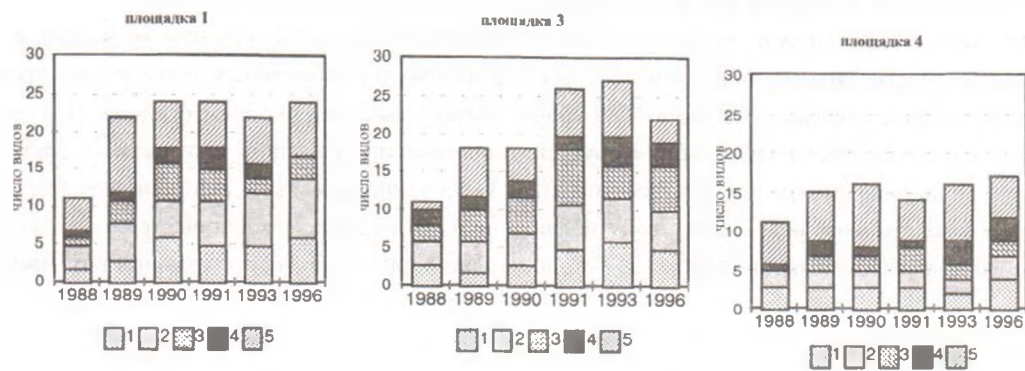


Рис. 6.26. Изменение участия видов-доминантов некоторых элементов растительной мозаики в видовом составе сосудистых растений в различных типах ветровальных западин в ходе восстановительной сукцессии.

А – влажные богатые местообитания, Б – сухие богатые местообитания, В – влажные олиготрофные местообитания; 1 – виды повышенной коренной парцеллы (бореальная группа), 2 – виды влажных бессточных понижений, 3 – виды ровных участков коренной парцеллы (неморальная группа), 4 – виды старых «окоп», 5 – виды пионерных микрогруппировок.

Fig. 6.26. The changes in the abundance of main vascular plants species of different mosaic patches during succession. А - wet rich drained habitats, Б – dry rich habitats, В – wet poor habitats; 1 – boreal species, 2 – nitrophilious species, 3 – nemoral species, 4 – species of old gaps, 5 – pioneer species.

А

Б

В

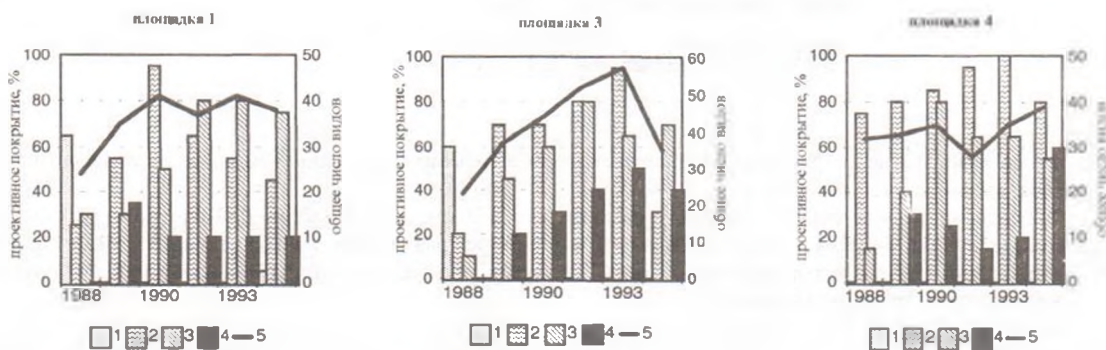


Рис. 6.27. Изменение проективного покрытия ярусов и видового разнообразия в растительном покрове различных типов ветровальных западин в ходе восстановительной сукцессии. А – влажные богатые местообитания, Б – сухие богатые местообитания, В – влажные олиготрофные местообитания; 1 – минеральный грунт, 2 – моховой ярус, 3 – травяно-кустарничковый ярус, 4 – ярус подроста и подлеска, 5 – общее число видов всех ярусов.

Fig. 6.27. Changes of different layers cover and species diversity in the vegetation of windfall depressions of different types during the succession. А - wet rich drained habitats, Б – dry rich habitats, В – wet poor habitats; 1 – mineral ground; 2 – moss layer; 3 – grass layer; 4 – shrub layer; 5 – number of all species.

Теоретически формирование видового состава растительности ВПК происходит за счет следующих источников диаспор: разрастание вегетативно подвижных видов, пополнение пула всходов за счет почвенного банка семян, распространение семян видов ненарушенных элементов мозаики и сопредельных сообществ.

Потенциально практически все лесные виды имеют высокую энергию размножения (табл.6.7). Однако наибольший успех в освоении популяциями нарушенных местообитаний имеют виды широкой экологии как вегетативно подвижные, так и со смешанным размножением, а также споровые растения.

Табл. 6.7. Некоторые характеристики потенциального и реализованного распространения видов сосудистых растений в ельнике сложном в ходе ветровальной сукцессии.¹⁾

Table 6.7. Some characteristics of potential and realized distribution of vascular plants in the Rhodobryo-Piceetum forest during after windfall succession

	Скор. вег. разрастания, см/год	Потенц. продукт. вег. зач. зач./особь	Потенц. прод. семя-зачатков сем/поб.	Глубина залегания корн. сист., см	Проект. покр.% через 9 лет	Лимитирующие факторы ²⁾
Вегетативно-подвижные виды коренной парцеллы						
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	25-35	3-8	2000-3000	5-12	1.68	
<i>Asperula odorata</i> L.	80-100	20-40	50-100	2-4	0.52	К
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) Ehrend. et Palatsch	60-120	10-20	50-100	3-5	6.67	
<i>Mercurialis perennis</i> L.	20-30	4-6	20-50	6-15	0.33	Б, Ув
<i>Milium effusum</i> L.	10-20	3-5	150-300	8-12	1.83	
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	2-40	*	0.9-7.3	3-4	0.03	Ос, Ув, К
<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.	2.5-3.5	1-3	50-100	6-10	0.33	Ос, Ув
<i>Stachys sylvatica</i> L.	50-70	10-20	200-350	4-8	0.5	Б, Ув, К
<i>Trientalis europaea</i> L.	1-40	3-4	7	3-4	0.5	Ув
Виды коренной парцеллы с преобладанием семенного размножения						
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	0	0	*		0	Б, Ув
<i>Angelica sylvestris</i> L.	0	0	*		0.02	Ос, Ув
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth					1.33	Ос, Ув
<i>Carex digitata</i> L.	0.8-1.5	0.5-1	100-150	6-12	0	Ос, Б
<i>Carex sylvatica</i> Huds.			300-400	7-12	1.5	Ос
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	2-4	*	*	1-3	1.33	Ув
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	0	0	250-400	8-15	0.02	Ос
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	0.56-0.53	0	20-64	вертик	0.02	П, Ос
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	*	0	7-44.9	*	6.67	
<i>Poa nemoralis</i>	1-2	0	1000-2000	8-12	0	Ос
<i>Solidago virgaurea</i> L.	5-15		*	3-8	0	
Виды коренной парцеллы со смешанным размножением						
<i>Circaea alpina</i> L.	10	*	*	*	0.83	Б, Ув, Ос
<i>Oxalis acetosella</i> L.	7-23	*	9-11	*	7.17	
<i>Stellaria nemorum</i> L.	2-20	*	*	5-15	5.33	Б, Ув, П
<i>Stellaria holostea</i> L.	50-100	20-40	50-100	2-10	1.02	Б, Ув
Вегетативно-неподвижные споровые растения коренной парцеллы						
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	10	*	*	0-5	7.83	Б, Ос, Ув
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	10-30	0	*	5-10	2.18	Ос
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	*	*	*	*	5.83	Ос
Вегетативно-подвижные споровые растения коренной парцеллы						
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm	10-100	*	*	3-4	1.52	Б, Ув
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	30-100	*	*	10-15	0.83	Ув, Ос
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	20-150	*	*	5-8	9.0	Ув

* - нет данных

¹⁾ - Использованы литературные данные: Вахрамеева, Малева, 1990; Смирнова, 1987; Грызлова, Вахрамеева, 1990; Смирнова, Горопова, 1976; Новиков, 1980; Рысин, Рысина, 1987; Вахрамеева, Денисова, Никитина, 1978; Уланова, 1995; Черненко-ва, Шорина, 1990; и собственные данные О.В.Чередниченко.

²⁾ Б - богатство, Ув - увлажнение, Ос - освещенность, П - проточность, к-конкуренция

Очевидно, что весомым фактором, определяющим успех расселения видов с преобладанием семенного размножения является выживаемость всходов. Изучение выживаемости всходов проводилось на фиксированных

трансектах на участке группового вывала в ельнике неморально-кисличном и в ельнике сложном на постоянных площадках в местах отбора проб почвы на содержание жизнеспособных семян. Наименьшая смертность всходов отмечена для видов с широкой экологической амплитудой (кислица обыкновенная, береза), а также для позднелетнецветущего вида с преобладанием семенного размножения - *Angelica sylvestris*. Очевидно, общий феноритмотип вида определяет позднее прорастание семян, что и предохраняет всходы прежде всего от весенних засух, которые являются наиболее действенным стрессовым фактором для всей лесной биоты заповедника.

Из всех видов этого типа по нашим наблюдениям только ожике волосистой удается сформировать устойчивую популяцию. При этом семенная продуктивность этого вида невелика, однако запас жизнеспособных семян в почве весьма значителен. Закономерно предположить, что успех в распространении популяций определяется также и содержанием жизнеспособных семян в почве. В частности, поддержание популяций видов пионерных стадий в большой степени зависит от почвенного банка семян, который на 60-80 % состоит именно из этих видов и сохраняется достаточно долго после восстановления коренной структуры (табл. 6.9).

Таблица 6.8. Численность проростков на участке группового вывала в ельнике неморально-кисличном (кв. 95), шт./м².

Table 6.8. Seedlings numerosity in the windfall area of the Quercus-Piceetum forest, ind/m²

Виды	Трансект 1		Трансект 2, западина		Трансект 2, бугор	
	май	август	май	август	май	август
<i>Aegopodium podagraria</i>	--	0.3	--	--	--	--
<i>Angelica sylvestris</i>	--	--	14.3	35.3	1.7	2.3
<i>Asarum europaeum</i>	--	--	--	--	0.3	0.3
<i>Betula sp.</i>	--	--	3.3	2.7	1.1	--
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	--	--	25.7	19.3	2.0	0.3
<i>Epilobium sp.</i>	0.3	--	1.0	6.0	--	0.3
<i>Hepatica nobilis</i>	--	--	--	--	0.3	0.3
<i>Impatiens noli-tangere</i>	20.8	6.5	34.0	16.0	6.6	0.3
<i>Oxalis acetosella</i>	3.2	2.3	4.0	3.3	2.9	1.7
<i>Pulmonaria obscura</i>	1.3	0.3	--	--	--	--
<i>Ranunculus repens</i>	--	--	0.7	--	0.6	0.6
<i>Rubus idaeus</i>	1.3	--	6.7	35.3	3.7	1.4
<i>Sorbus aucuparia</i>	--	--	--	--	0.3	0.3
<i>Stellaria holostea</i>	4.0	0.5	--	--	0.6	0.6
<i>Stellaria nemorum</i>	2.0	0.5	7.3	0.7	0.9	--
Неопред. двудольные	2.3	0.8	14.0	0.3	2.9	--

В целом, степень реализации потенциала семенного возобновления видов в различных элементах мозаики – дериватах ветровального комплекса - невелика (табл. 6.10).

Таким образом, вегетативное разрастание и размножение можно признать как основной способ поддержания численности популяций, а семенное размножение как механизм поддержания видового и генетического разнообразия сосудистых растений еловых лесов.

Динамика сообществ еловых лесов, связанная с циклическим восстановлением ветровальных окон и с массовыми вывалами, определяет гетерогенность среды обитания беспозвоночных. Наблюдения за беспозвоночными проводились на ветровальном и контрольном участках. В августе 1987 г. в ельнике сложном (ппп 60) произошел массовый вывал древостоя ели. В 1988 г. были заложены пробные участки в ветровальных западинах, где учитывались беспозвоночные биоценометром, ловушками и энтомологическим сачком. Почвенные пробы (1/16 м², эклекторная обработка) отбирались на западинах ветровалов - локальных выходах минерального грунта

на поверхность. Материалы учетов сопоставлялись с характеристиками структуры и динамики комплексов беспозвоночных, полученными в те же сроки для фоновой, ненарушенной части пробной площади.

Таблица 6.9. Участие почвенного банка семян в поддержании популяций сосудистых растений в ходе циклических сукцессионных смен в ельнике сложном.

Table 6.9. The input of soil seed bank into the maintenance of vascular plants' populations during the cyclic successions in the Rhodobryo-Piceetum forest.

Элемент мозаики	число семян на 1000 см ³ по глубинам, см					число видов	доля семян в семенном запасе видов:		
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10		современных	пионерных	коренной парцеллы
свежие ветровальные западины	18.75	32.5	25.0	15.0	-	4	0.95	1.0	0
проточные понижения	7.5	32.5	20.0	5.0	7.5	8	0.71	0.68	0
бессточные понижения	3.75	5.0	1.25	3.75	54.0	5	0.46	0.76	0.2
коренная парцелла	12.5	7.5	27.5	65.0	-	3	0.84	0.67	0.13
ветровальные бугры	-	5.0	-	5.0	-	2	0	0.5	0.5

Таблица 6.10. Участие видов семенных растений в семенном банке (СБ), травяно-кустарничковом ярусе (ТКЯ) и пуле проростков (ПР) ельника сложного.

Table 6.10. The input of spermatophytes in the species diversity of soil seed bank (СБ), grass layer (ТКЯ) and pool of seedlings (ПР) in the Rhodobryo-Piceetum forest.

	ветровальные западины	нитрофильные понижения	сфагновые западины	ветровальные бугры	неморальные группировки
Общее число видов (ТКЯ+СБ+ПР)	32	34	30	33	30
Число видов ТКЯ	29	32	25	30	24
Виды СБ, %	31.2	29.4	46.7	30.3	16.6
Весенний пул ПР, %	46.9	44.1	46.7	63.6	66.6
Осенний пул ПР, %	21.9	23.5	20	30.3	30.0
Доля видов с устойч. сем.размн., %	46.6	53.3	42.9	47.6	45.0
Виды, отмеченные только в СБ, %	3.1	2.9	6.7	6.1	3.3

По данным таблицы 6.11, на ранних стадиях регенерации ветровалов (данные 1988 г.) абсолютно доминируют гигрофильные личинки двукрылых семейств хирономид и зеленушек. Полностью отсутствуют в пробах наземные моллюски, многоножки: диплоподы и литобииды, ряд типичных для фона семейств двукрылых и жесткокрылых (Elateridae, Hydrophilidae, Sciaridae, Tipulidae). В трофической структуре очень незначительна доля фитосапрофагов, первичных разрушителей растительных остатков; преобладают в сапрофильном комплексе микрофитофаги.

На 3-х летних вывалах (данные 1990 г.) численность большинства видов и групп остается ниже фоновых значений. Исключение составляют доминирующие на ветровалах адаптированные к переувлажненной олиготрофной среде формы двукрылых - личинки хирономид, зеленушек, бабочниц. Заметно постепенное восстанов-

ление численности стафилинид, эмпидид, галлиц, болотниц. Характерно появление в пробах активных сапротрофов - диплопод, моллюсков, мокриц.

Таблица 6.11. Групповой состав и численность (экз. на м²) почвенной мезофауны на ветровальном участке в ельнике сложном (ппп N 60).

Table 6.11. The group composition and numerosity (ind. per m²) of soil mesofauna on the destroyed by windfall part in the Rhodobryo-Piceetum forest (perm.plot No 60).

Группа мезофауны	Годы			
	1988	1990	1992	1994
Олигохеты:				
Lumbricidae	10	14	42	38
Многоножки:				
Julidae		2	4	8
Polydesmidae		2	10	6
Polyzonidae		2		
Strongylosonidae			1	
Lithobiidae			3	10
Жесткокрылые:				
Carabidae (i, l)		7	5	2
Staphilinidae (i, l)	4	21	30	30
Hydrophilidae (l)		13	11	22
Cantharidae	2	3	13	18
Byrridae (i)		3		
Двукрылые:				
Rhagionidae (l)	3	6	19	6
Empididae (l)	1	6	9	28
Dolichopodidae (l)	68	52	47	8
Tabanidae (l)	7	3	1	
Chironomidae (l)	276	330	352	1010
Cecidomyiidae (l)		14	9	96
Limoniidae (l)	6	37	41	202
Helcidae (l)		15	9	62
Psychodidae (l)		26	8	6
Tipulidae (l)		43	7	8
Cylidrotomidae (l)				4
Sciaridae (l)		1	2	172
Fannidae (l)		1		4
Cyclorrhapha (l)		16	16	62
Моллюски:				
Zonitidae		7	12	10
Vertiginidae		1		
Euconulidae			2	
Cochlicopidae				4
Общая численность	377	639	725	1866
Число таксонов	19	42	54	44

Дальнейшие изучения (данные 1992, 1994 гг.) связаны с возрастанием доли в комплексе люмбрицид, диплопод, мокриц, стафилинид, личинок мягкотелок. Суммарное обилие мезофауны восстанавливается, однако структурное отличие от фоновых характеристик по-прежнему очень значительно и особенно заметно для групп мезофауны с экологическим оптимумом в ельниках зеленомошных (Elateridae, Cantharidae, Lithobiidae). В трофической структуре резко возрастает доля фитосапрофагов.

Общий ход сукцессии связан с возрастанием численности и биомассы, трофического и таксономического разнообразия почвенных беспозвоночных, замещением временных форм (двукрылые) постоянными обитателями почвенного яруса (люмбрициды, многоножки, моллюски, мокрицы). По мере восстановления нарушенных

участков возрастает значение активно перерабатывающих растительные остатки форм беспозвоночных. Функционально развитие сапрофильного комплекса мезофауны по-видимому соответствует накоплению в почве элементов биогенов и более эффективному их использованию в системе растительность – почва.

Беспозвоночные травяно-кустарничкового яруса на ранних стадиях регенерации ветровалов встречаются в незначительных количествах (табл. 6.12), только за счет беспозвоночных, обитающих в травостое вокруг вываленных участков. В основном встречаются пауки - тенетники. В последующие годы постепенно видовой и численный состав возрастает. Так в 1992 - 1994 гг. кроме пауков - тенетников, встречаются и пауки, не плетущие сети. В основном преобладают виды, характерные для неморального ельника.

Таблица 6.12. Видовой состав и общая численность (экз./взм.сачком) пауков в ельнике сложном (шпш 60)

Table 6.12. Species composition and general numerosity of spiders in the Rhodobryo-Piceetum forest

Виды	Ветровал				Ельник сложный			
	1988	1990	1992	1994	1988	1990	1992	1994
Fam. Dictynidae								
Dictynidae	1	2			2	6	3	3
Fam. Mimetidae								
Ero furcata					4	1	2	
Fam. Salticidae								
Salticidae					1			
Fam. Anyphaenidae								
Anyphaena accentuata							1	1
Fam. Sparassidae								
Micrommata roseum					1			
Sparassidae	2				2	19	4	1
Fam. Thomisidae								
Misumena vatia		1						
Oxyptila sp.								2
Tibellus sp.		1						
Xysticus audax			2		4	3	9	9
X. ulmi			4	1	4	1	2	
X. sp.		3			3	13		2
Thomisidae					6	1	1	3
Fam. Clubionidae								
Clubiona caerulescens		2	1		3	2		3
C. lutescens			2			5		
C. subsultans						1		
C. sp.		5			2	5		1
Clubionidae		1	1		3	1	8	
Fam. Theridiidae								
Enoplognatha ovatum		1	1	1		3	5	5
Robertus scoticus			1				1	
Theridium bimaculatum						2		
T. impressum						2		
T. instabile						2		
T. pictum			3	1	1		3	3
T. sp.		3	6		3	3	19	8
Theridiidae		4	2	2	49	36	18	17
Fam. Pisauridae								
Dolomedes fimbriatus			2				2	
Dolomedes sp.		1		1	4		2	2
Pisauridae								1
Fam. Araneidae								
Araneus marmoreus			1					
A. sp.		5		4	12	26	13	7

Виды	Ветровал				Ельник сложный			
	1988	1990	1992	1994	1988	1990	1992	1994
<i>Cyclosa conica</i>		1		2	5	6	8	3
<i>C. sp.</i>				1	4		2	
<i>Meta segmentata</i>	8	78	66	21	234	241	218	94
<i>S. sp.</i>							1	
Araneidae					17	4	1	
Fam. Tetragnathidae								
<i>Pachygnatha clercki</i>			6			2	2	1
<i>P. listeri</i>			1				1	1
<i>Tetragnatha extensa</i>						1		
<i>T. pinicola</i>		3	8	4		3	17	3
<i>T. sp.</i>		8	12	7	6	38	17	17
Fam. Linyphiidae								
<i>Bathyphantes nigrinus</i>	1				14	2		2
<i>Bolyphantes alticeps</i>			1		32	5	3	22
<i>B. luteolus</i>								6
<i>B. sp.</i>				1		6	4	16
<i>Drapetisca socialis</i>					1			
<i>Floronia buculenta</i>					3			8
<i>Helophora insignis</i>	4	2	6	2	429	141	102	136
<i>Lepthyphantes alacris</i>	10	4	7	1	25	19	10	1
<i>L. sp.</i>	1	4	1	1	38	23	18	17
<i>Linyphia emphana</i>	1	1	1		3	10	1	9
<i>L. hortensis</i>		25	27	3	6	60	73	31
<i>L. montana</i>			3	2	22			10
<i>L. triangularis</i>								1
<i>L. sp.</i>		13	10	2	13	30	21	8
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>		3			1	5	1	
<i>Poecilonea variegata</i>						1		
Linyphiidae	5	3	7	5	67	42	53	41
Fam. Erigonidae								
<i>Colobocyba pallens</i>			1				6	1
<i>Hypomma bituberculatum</i>		4				23		
Erigonidae	1					14	3	3
Общая численность	32	180	183	72	1024	806	615	499
Число видов	9	26	27	19	35	39	37	38

В 1992-93 гг. в ельнике сложном (пробная площадь 60) на фоновых и ветровальных участках были отобраны образцы на определение запасов лесной подстилки, в которых также была исследована фауна раковинных амёб.

Восстановление горизонта лесной подстилки на ветровальных участках за 6-7 лет доходит до стадии начала формирования подгоризонта F, который еще трудно отделим от листового слоя, особенно в конце лета, до начала интенсивного листопада. Определение запасов углерода подстилок показало, что за этот период накапливается 5-15% от фоновых значений. Поскольку подстилка выполняет функцию "жилища" для почвообитающих организмов, численность и структура населения последних в значительной степени определяется степенью восстановления подстилки после ветровального нарушения.

В дерново-палевоподзолистой глубокоглеевой почве на завалуненной карбонатной суглинистой морене (ельник сложный) сообщество раковинных амёб было исследовано в двух местообитаниях - подкрановое и межкрановое пространства. Грубогумусная подстилка (опад хвои) под 150-летней елью населена наиболее богатым по видовому составу сообществом тестаций - 72 вида и инфравидовых форм. Плотность также чрезвычайно высока - 1997,38 млн.экз/кв.м. Основная масса тестаций сосредоточена в ферментативном и гумусовом слоях

подстилки - 66 видов и инфравидовых форм. В ферментативном слое доминирует сфагново-моховой вид *N.parvula* (10,7%), в гумусовом слое - *Phryganella acropodia* (10,5%), *Euglypha laevis* (11,4%), в переходном горизонте АОА1 - *Plagiopyxis declivis*, *E.laevis*.

Характер минорной группировки предполагает наличие благоприятного водного режима для раковинных амёб в почве подкроновой зоны ели. Среди минорных видов в подгоризонтах подстилки F и H выделяются *Heleopera petricola* с вариантами *H.petricola var.amethystea* (сфагново-водный) и *H.petricola var.humicola* (почвенный). Находки в собственно гумусовом слое (здесь практически исключена возможность случайного заноса) таких видов как *Diffugia oblonga* (водный) и *Amphitrema wrightianum* (сфагновый) подтверждают это предположение. В межкроновой зоне видовое богатство тестаций снижается до 50 видов и инфравидовых форм, почти в 8 раз падает их плотность. Из минорной группировки выпадают сфагно- и гигрофильные виды.

Комплекс доминирующих видов, характерный для ельников южной тайги, составляют, согласно литературным данным (Гельцер и др., 1979; 1980) представители родов *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Plagiopyxis*, *Euglypha*, *Trinema*, *Coryphion*. Полученные данные по составу сообществ тестаций сфагновых и сложных ельников позволяют дополнить этот список родами *Nebela*, *Trigonopyxis*, *Phryganella*, *Pseudodiffugia*, *Tracheleuglypha*. Видовое богатство в ельнике липняковом (сложном) меняется в пределах от 30 видов и инфравидовых форм (Гельцер и др., 1979, данные с ппп 12) до 72 по нашим данным (ппп 60, в подкроновом пространстве).

В двух (N1 и N2) из трех исследованных 6-летних ветровалов структура сообществ тестаций была близкой. Доминантные виды в обоих местообитаниях относятся к родам *Centropyxis* и *Plagiopyxis*. Это типичные терробионты - *Centropyxis sylvatica* и *Plagiopyxis declivis*. Число видов на ветровале N2 - 41, на ветровале N1 - 34. При этом плотность тестаций на ветровале N1 была более чем в 7 раз выше, в основном, за счет значительно более высокой плотности доминантных видов. Сообщество раковинных амёб ветровала N3 отличается от предыдущих числом видов и вариантов - 55 и структурой - доминируют тестации родов *Centropyxis*, *Nebela*, *Euglypha* и *Tracheleuglypha*. Большая часть найденных видов относится к подстилочным видам. Плотность относительно невысокая - 97,74 млн.экз/кв.м. В формирующейся почве всех трех вывалов, как и в ненарушенном местообитании, найдены в составе минорных группировок *D.oblonga* и *T.acolla*. В связи с карбонатным характером почвообразующей породы в биологический цикл вовлекается значительное количество кальция, который, вероятно, модифицирует условия микробиотопов в благоприятную для этих видов сторону. Формирование сообществ раковинных амёб на ветровальных нарушениях в южнотаежной подзоне в каждом конкретном случае имеет свои особенности. Эти особенности определяются: 1) характером почвенного субстрата, оставшегося на месте вывала, 2) пулом амёб в самом начале сукцессии, 3) возможностью и скоростью заноса тестаций из окружающих ветровал ненарушенных местообитаний, 4) разнообразием этих местообитаний, обуславливающих таксономическое разнообразие сообщества раковинных амёб, 5) гидрологическим режимом почв, формирующихся на месте вывала и содержанием элементов питания, 6) составом и количеством органического вещества, поступающего на ветровальные образования с опадом. Характер почвенного субстрата обуславливает особенности инициального этапа сукцессионных изменений сообщества, определяя в общих чертах характер самой сукцессии (первичная или вторичная). Структура сообщества тестаций формирующихся почв на ветровальных нарушениях определяется в значительной мере процессами формирования ферментативного и гумусового слоев подстилки.

В развитии населения тестаций выделяются и общие закономерности. В первую очередь это относится к структуре сообщества раковинных амёб: доминантные виды на ветровальных нарушениях на стадии, когда преобладают непочвенные процессы (до 30-50 лет), как правило, относятся к терробионтам (*Centropyxis sylvatica*, *Plagiopyxis declivis*,) или видам-убиквистам (*Phryganella acropodia*, *Trinema complanatum*, *T.lineare*, *Euglypha laevis*). Особенности экологических условий, обусловленные характером почвообразующего субстрата и гидро-

логическим режимом, находят отражение в структуре сообщества тестаций, в основном в составе минорной группировки.

6.4.4. Стрессовые и катастрофические естественные воздействия на лесные экосистемы

6.4.4а Массовое усыхание древостоев ели.

Массовое усыхание древостоев ели в результате водного стресса обычно для лесов заповедника, что обусловлено геоморфологическими особенностями и почвенно-грунтовыми условиями территории, а также неустойчивостью климатических параметров. С одной стороны, процесс связан с заболачиванием сообществ во влажных местообитаниях при избытке осадков, а с другой стороны, с недостатком влагообеспеченности почв и нарушением водного режима на дренированных местообитаниях в периоды засух. В первом случае сукцессионный процесс может быть необратимым и направленным вплоть до формирования верховых болот. Во втором случае процесс может вести к распаду древостоев, аналогичному возрастным сменам. Часто картина усложняется за счет вспышек размножения стволовых вредителей.

Из анализа материалов последовательных лесоустройств следует, что наиболее широкое явление массового усыхания древостоев ели отмечено в 1939 году, совпавшего с периодом острой засухи. Более 60 % таксационных выделов было затронуто в той или иной степени процессом усыхания древостоев (табл. 6.13). Причем усыхание проходило не только в выделах неморальных ельников, но и отмечено в кисличных и, в некоторых случаях, в черничных ельниках (Трофимов, 1939). Усыхание носило куртинный характер, причем площадь куртин достигала 1 га. О масштабах этого явления свидетельствует тот факт, что общий запас сухостоя по южному лесничеству составил 15 % от общего запаса древостоев.

Анализ распределения сухостоя по площади показывает, что в 1939 году основную часть таксационных выделов, затронутых процессом усыхания древостоев, составили выдела с запасом сухостоя 20-60 м³/га, при максимальном запасе сухостоя 160 м³/га (рис. 6.28). Засуха 1972 года также вызвала процесс массового усыхания древостоев ели и общие закономерности этого процесса сходны с закономерностями засухи 1939 года. Однако масштабы этого явления значительно меньше. Запас сухостоя составил 3,5 % от общего запаса древостоев.

Процесс массового усыхания древостоев могут вызывать не только достаточно редкие острые засухи (такие, как засухи 1939, 1972 г.г.), но и, так называемые, «атмосферные засухи», обычные ранней весной (конец апреля – начало мая). Резкое повышение температуры воздуха в сочетании с дефицитом осадков в этот период вызывает интенсивный процесс транспирации, в то время как температура почвы остается еще низкой для нормальной работы корней ели. Происходит нарушение водного режима древостоев, пожелтение хвои и частичное ее осыпание, а затем и отмирание деревьев (Абражко, 1988). Усыхание в этом случае носит локальный характер. Усыхают либо отдельные деревья, либо небольшие группы деревьев. Именно это явление отражают материалы лесоустройства 1984 года. Преобладают выдела с запасом сухостоя 10-30 м³/га.

Способствовать массовому усыханию древостоев ели могут и сильные ветра. При ураганном ветре, если даже не происходит вывала деревьев, имеет место разрыв тонких физиологически активных корней ели, и, таким образом, могут быть повреждены довольно большие группы деревьев. Механическое повреждение корневых систем в сочетании с неблагоприятными погодными условиями чрезвычайно ослабляет физиологическое состояние деревьев. Это явление, наряду с естественной вспышкой стволовых вредителей после сильного ветровала, привело к массовому усыханию древостоев ели, последовавшему за ураганом 1987 года. Так например, в 1990 году общее количество выделов, затронутых процессом усыхания древостоев составило 68 %, запас сухостоя в которых составил 10-60 м³/га. Суммарный запас сухостоя по южному лесничеству составил 6,2 % от общего запаса древостоев.

Таблица 6.13. Динамика усыхания древостоев на территории заповедника по данным последовательных лесоустройств

Table 6.13. The dynamic of stands drying on the Nature Reserve territory according forest management survey data

Годы	Площадь выделов, затронутых усыханием, га / доля от общей площади лесничества, %	Запас сухостоя, куб.м/га / доля от общего запаса, %	Общий запас, куб.м/га
1939	6121,6 / 62	17324,2 / 15,2	114119,9
1972	3549,45 / 36	9110,0 / 3,5	258333,0
1984	5946,5 / 59	9229,0 / 3,3	283050,0
1990	6797,5 / 68	14339,0 / 6,2	229778,0

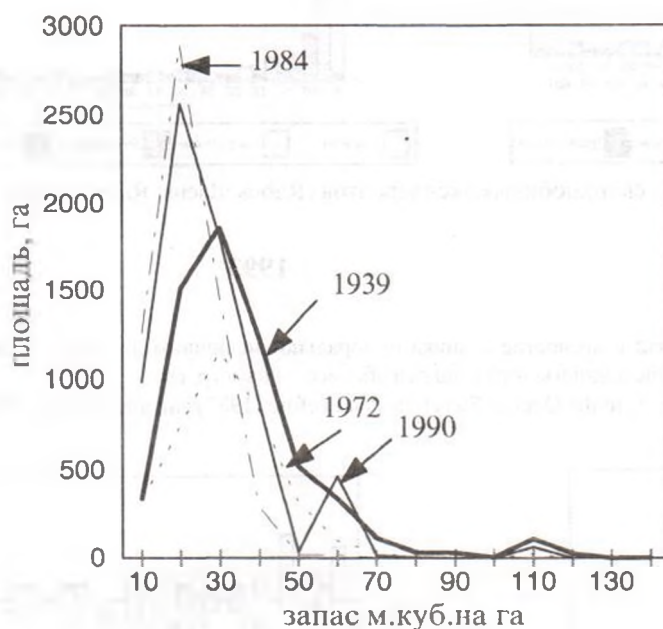


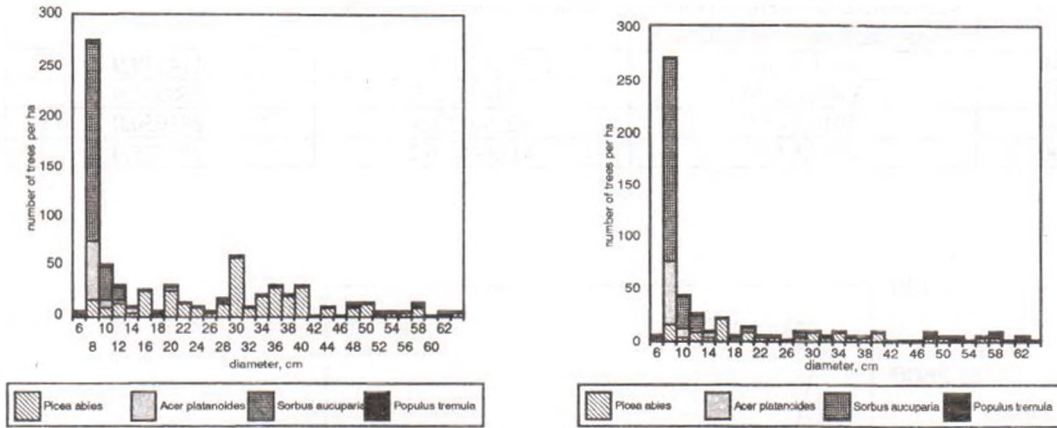
Рис. 6.28. Распределение запаса сухостоя по площади на территории южного лесничества заповедника.

Fig. 6.28. The distribution of the volume of dry wood (x-axis) on the square (y-axis) in the southern part of the Nature Reserve territory.

Рассмотрим изменение структуры сообщества в ходе усыхания и распада древостоев на примере неморально-кисличного ельника (пробная площадь № 60). Процесс усыхания ели начался сразу после урагана 1987 года и завершился к 1990 году. Площадь, затронутая этим процессом составила 0,5 га.

Исходная структура древостоя весьма типична для неморально-кисличных ельников (Минаева, 1988) и относится к условно-разновозрастному типу с преобладанием поколения 120-160 лет (рис. 6.18Б) и отличается выраженным II несомкнутым подъярусом из клена, рябины и липы (рис. 6.31). Усыхание началось с наиболее крупных деревьев, и затем, в течение двух лет охватило весь древостой ели, вне зависимости от возраста и ранга деревьев. Процессу усыхания способствовала вспышка массового размножения стволовых вредителей. К 1993 году в древостое остались лишь единичные живые деревья (рис. 6.29), и начался массовый отпад сухостоя ели (рис. 6.30) и переход его в категорию валежа.

Разрушение древесного яруса приводит к изменениям экологических условий: к увеличению освещенности, снятию конкуренции за ресурсы со стороны ели. Это приводит к перестройке нижних ярусов. Увеличивается сомкнутость II подъяруса древостоя в связи с улучшением условий роста и перехода ранее угнетенных особей клена, липы, рябины из яруса подлеска в ярус древостоя. В связи с этим численность основных видов подлеска



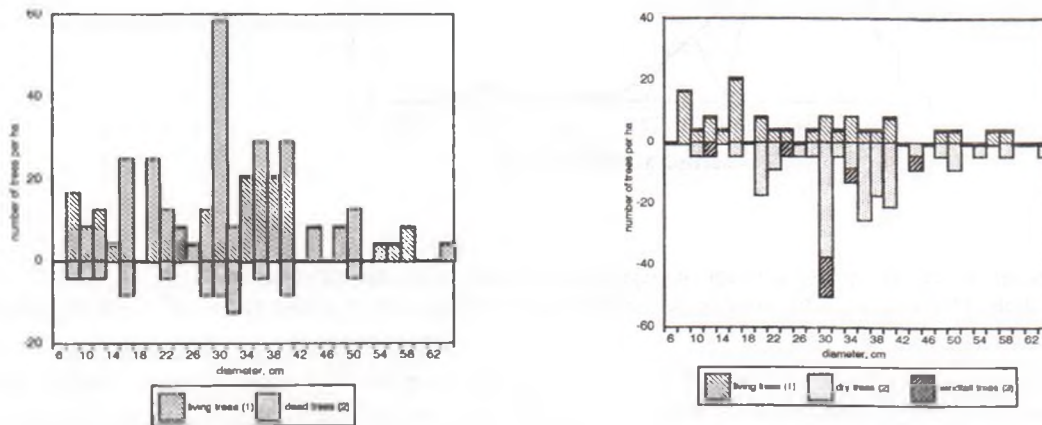
падает (табл. 6.14), за исключением светолюбивых эксперентов (*Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*, *Lonicera xylosticum*).

1987

1993

Рис. 6.29. Численность основных пород в древостое сляника неморально-кисличного до (1987) и после (1993) массового усыхания. По оси ординат – численность, шт/га; по оси абсцисс – диаметр, см.

Fig. 6.29. Numerosity of main trees species in the *Querco-Piceetum* stand before (1987) and after drying (1993).

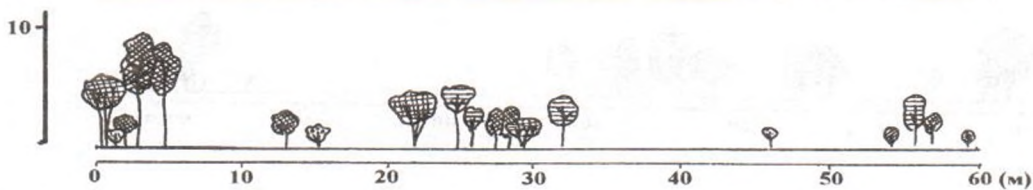
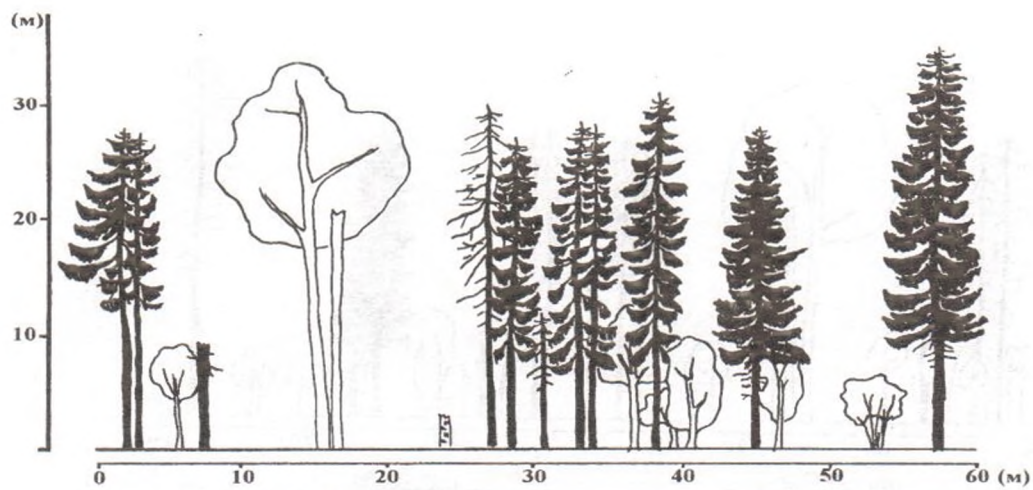


1987

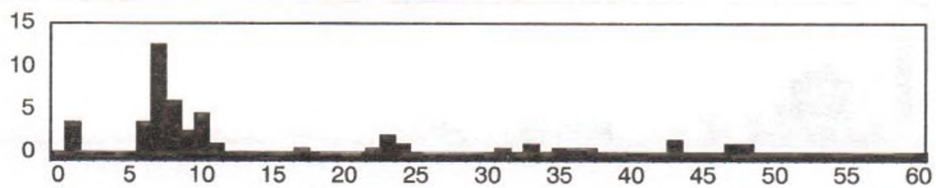
1993

Рис. 6.30. Динамика отпада популяции ели в результате массового усыхания древостоя. Условные обозначения: 1 – живые деревья, 2 – сухие деревья, 3 – ветровальные деревья. По оси абсцисс – диаметр, см; по оси ординат – численность шт/га.

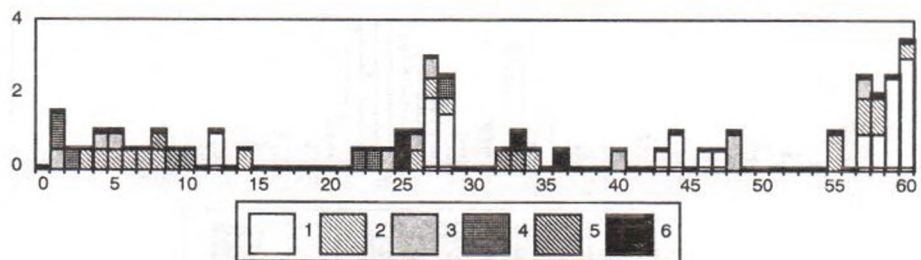
Fig. 6.30. The spruce trees mortality as a result of drying.



А

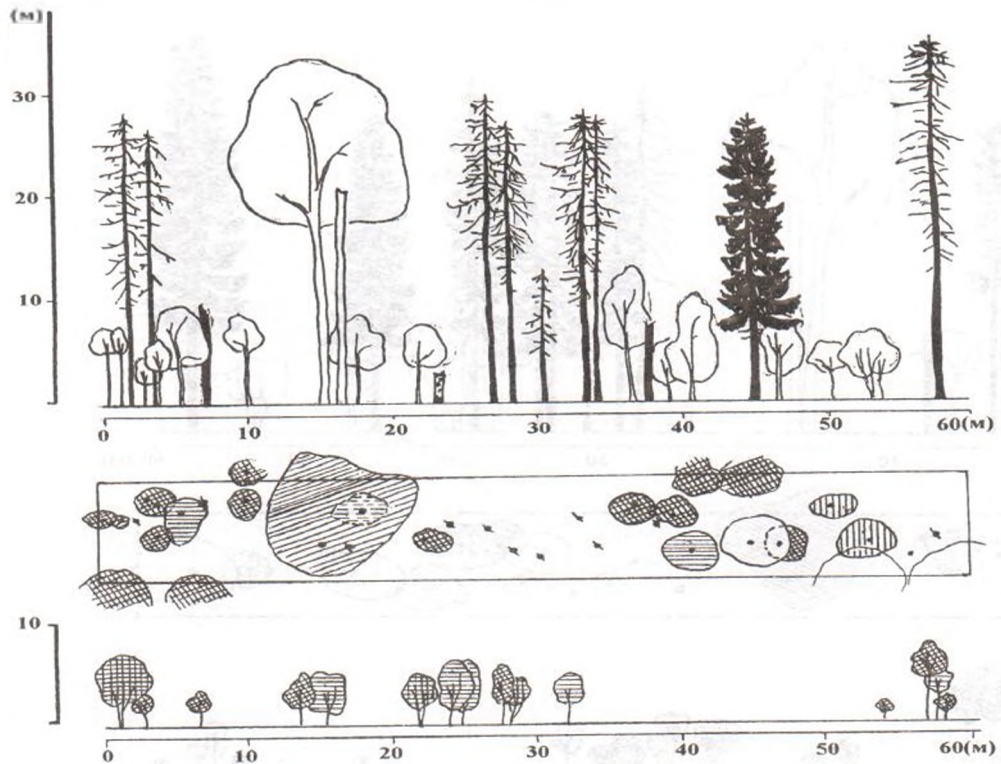


Б

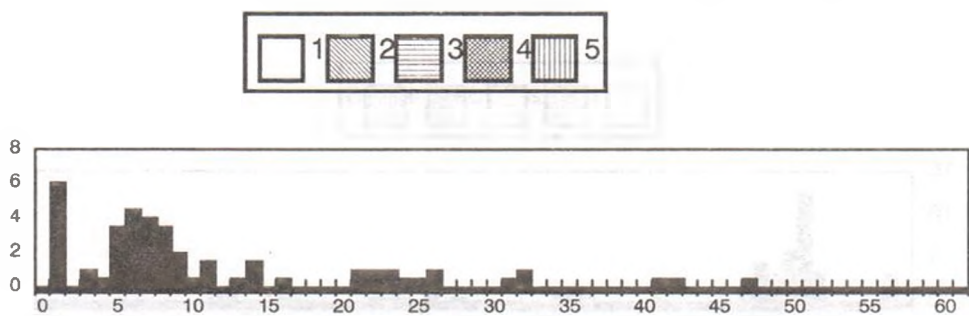


В

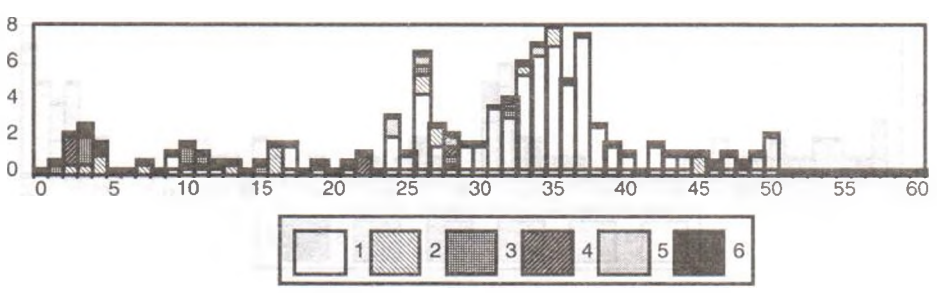
Рис. 6.31



А



Б



В

Рис.6.32

Рис. 6.31; 6.32. Условные обозначения.

А. Вертикальный профиль, проекция крон древостоя и схема размещения крупного подроста для ельника неморально-кисличного до (1987 – рис. 6.31А) и после (1993 – рис. 6.32А) массового усыхания древостоя.

Ширина картируемого трансекта: вертикальный профиль древостоя – 5 м, проекция крон – 10 м, вертикальный профиль крупного подроста и подлеска – 2 м.

1 – *Picea abies*, 2 – *Populus tremula*, 3 – *Sorbus aucuparia*; 4 – *Acer platanoides*, 5 – *Tilia cordata*

Б. Распределение подроста ели по трансекте шириной 2 м в ельнике неморально-кисличном до (6.31Б) и после (6.32Б) усыхания древостоя. По оси ординат – численность, шт/м².

В. Распределение подроста и подлеска по трансекте шириной 2 м в ельнике неморально-кисличном до (6.31В) и после (6.32В) усыхания древостоя. По оси ординат – численность, шт/м². Условные обозначения: 1 – *Rubus idaeus*, 2 – *Sorbus aucuparia*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Acer platanoides*, 5 – *Corylus avellana*, 6 – *Viburnum opulus*.

Fig. 6.31; 6.32.

A – Cross section, tree layer crown projection and distribution of large shrub layer individuals in the *Querco-Piceetum* forest before (1987 – fig. 6.31A) and after (1993 – fig. 6.32A) tree layer drying. Transect width: vertical tree layer section – 5 m, crown projection – 10 m, shrub layer – 2 m. Species: 1 – *Picea abies*, 2 – *Populus tremula*, 3 – *Sorbus aucuparia*; 4 – *Acer platanoides*, 5 – *Tilia cordata*.

B – distribution of spruce young generation along the transect in the *Querco-Piceetum* forest before (1987 – fig. 6.31B) and after (1993 – fig. 6.32B) tree layer drying. Y-axis – numerosity, ind/m².

V – distribution of shrub layer species along the transect in the *Querco-Piceetum* forest before (1987 – fig. 6.31B) and after (1993 – fig. 6.32B) tree layer drying. Y-axis – numerosity, ind/m².

Species: 1 – *Rubus idaeus*, 2 – *Sorbus aucuparia*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Acer platanoides*, 5 – *Corylus avellana*, 6 – *Viburnum opulus*.

Табл. 6.14. Динамика численности подроста в ельнике неморально-кисличном в результате усыхания древостоя

Table 6.14. The dynamic of shrub layer species numerosity as a result of stand drying in the *Querco-Piceetum* forest

Вид	Численность, шт/га	
	1987	1993
<i>Rubus idaeus</i>	6919	11583
<i>Sorbus aucuparia</i>	3916	2140
<i>Populus tremula</i>	875	916
<i>Acer platanoides</i>	791	500
<i>Corylus avellana</i>	750	668
<i>Betula pubescens</i>	334	168
<i>Viburnum opulus</i>	125	168
<i>Tilia cordata</i>	125	83
<i>Ribes nigrum</i>	83	168
<i>Lonicera xylosteum</i>	41	168

Проективное покрытие практически всех видов травяно-кустарничкового яруса падает, что определяется сильным прессом со стороны малины и других видов подлеска, а в первые годы – массовым опаданием хвои ели. Видовое разнообразие нижних ярусов увеличивается за счет видов пионерных группировок. Наибольшим образом страдают и без того немногочисленные популяции типичных неморальных видов. Интересно отметить увеличение встречаемости при уменьшении покрытия черники, и относительную стабильность характеристик обилия мелких таежных трав (кислица, майник, седмичник, звездчатки). Вероятно, это связано со снятием конкуренции со стороны ели.

При разрушении древесного яруса подрост ели практически не нарушается, а напротив, реагирует улучшением роста. Кроме того, по мере разложения древесины, создаются благоприятные условия для возобновления ели, вопреки мощной конкуренции со стороны лиственных пород. Именно активное возобновление ели в разрушенных в результате усыхания сообществах еловых лесов определяет направленность сукцессионного процесса в сторону формирования разновозрастных древостоев без смены пород.

Таблица 6.15. Динамика травяно-кустарничкового яруса в ельнике неморально-кисличном в результате усыхания древостоя

Table 6.15. The dynamic of grass layer in the *Querco-Piceetum* forest as a result of stand drying

Виды:	1987		1993	
	A ¹⁾	K ²⁾	A	K
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	I-2	16.6	I+	+
<i>Anemone nemorosa</i> L.	I-1	+	+	+
<i>Asperula odorata</i> L.	I-1	+	R	R
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	I-3	3.6	I-1	0.3
<i>Angelica sylvestris</i> L.	I-3	+	I-1	+
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	II-2	3.3	II-2	1.4
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	I-1	+	I-1	+
<i>Carex digitata</i> L.	I-2	+	R	R
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	-	-	I+	+
<i>Cinna latifolia</i> (Trev.) Griseb	I-1	+	I-1	0.1
<i>Circaea alpina</i> L.	II-2	8.4	II-2	2.4
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	I-2	0.5	R	R
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	I-1	+	+	+
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	III-2	7.7	II-2	3.1
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	-	-	I+	+
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	I-2	1.7	II-1	1.8
<i>Festuca altissima</i> All.	I-3	1.1	R	R
<i>Fragaria vesca</i> L.	-	-	R	R
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	III-2	3.2	II-1	1.8
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	I-1	0.5	R	R
<i>Huperzia sellago</i> (L.) Bernh. Ex Schrank et Mart.	I-3	+	R	R
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	III-1	0.5	I+	+
<i>Juncus effusus</i> L.	-	-	I-1	0.1
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) Ehrend. et Palatsch	IV-5	5.9	II-1	1.0
<i>Linnaea borealis</i> L.	I-1	0.1	I+	+
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	II-1	1.3	I-1	0.3
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	I-2	0.5	I-1	+
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	IV-2	4.4	IV-2	3.6
<i>Milium effusum</i> L.	I-2	1.0	I-1	0.1
<i>Oxalis acetosella</i> L.	V-2	17.8	V-3	19.4
<i>Paris quadrifolia</i> L.	I-1	0.1	I+	+
<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.	I-3	1.5	R	R
<i>Rubus saxatilis</i> L.	I-2	0.4	II-1	0.4
<i>Solidago virgaurea</i> L.	I-2	0.5	I+	+
<i>Stellaria holostea</i> L.	III-2	2.8	III-2	4.4
<i>Stellaria nemorosa</i> L.	II-2	2.1	II-2	2.0
<i>Thelypteris phegopteris</i> (L.) Sloss.	III-2	5.8	II-1	1.5
<i>Trientalis europaea</i> L.	II-2	0.1	II-1	0.5
<i>Urtica dioica</i> L.	-	-	I+	+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	I-2	2.5	III-1	0.9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	I-1	0.1	R	R

¹⁾А – встречаемость и обилие по шкале Браун-Бланке; А – frequency and abundance.

²⁾К – коэффициент фитоценопотической значимости К = покрытие, % * встречаемость, % / 100

К – fitosociological index K = cover, % * frequency, % / 100

Таким образом, проведенный анализ подтверждает тот факт, что массовое усыхание древостоев ели, вызванное естественными причинами, является характерным и широко распространенным явлением для лесного массива заповедника, определяющим дигрессивно-демутационную динамику сообществ еловых лесов. Однако, анализ пространственного размещения участков леса, подвергшихся усыханию древостоев ели, показывает, что этот процесс не затрагивает больших площадей, а носит локальный, куртинный характер, и проявляется на уровне конкретных сообществ.

6.4.46. Процессы заболачивания в еловых лесах ЦЛГЗ.

Массовое усыхание и распад древостоев сообществ еловых лесов в условиях слабо-расчлененной моренной равнины часто наблюдается в результате избытка увлажнения. В некоторых ситуациях имеет место процесс олиготрофного лесного заболачивания. На интенсивность этих процессов на территории заповедника обратил внимание в 30-х годах В.В.Станчинский. Отчет ЦЛГЗ за 1940 год включает некоторые результаты по теме 7.2 «Выяснение хода заболачивания заповедного леса с целью установления мероприятий по ликвидации этого явления» в рамках Проблемы 2 «Научное обоснование мероприятий по сохранению и восстановлению природных комплексов ЦЛГЗ» под общим руководством Станчинского В.В. В рамках этой работы Крепец Г.М. изучались процессы очагового заболачивания, а Трофимовым Т.Т. процесс горизонтального роста верхового болота «Катин мох». Работы велись с 1937 и не были закончены. Позже те же исследования велись в рамках Проблемы 4: «Установление естественной продуктивности природных комплексов в связи с их динамикой» под рук. В.В.Станчинского, куда входили исследования по гидрологии, климату, продуктивности всех ярусов, микробиологической активности почв, численности беспозвоночных и пр. В.В.Станчинским была написана развернутая программа изучения процессов заболачивания. Частично эта программа была реализована группой А.А.Роде в рамках работ почвенной станции на территории Центрально-Лесного заповедника уже в 50-х годах. Такое внимание к предмету указывает на значительный вклад процессов лесного заболачивания в естественную динамику лесного массива.

Образование олиготрофных болот путем заболачивания автономных лесных экосистем под воздействием безнапорных грунтовых вод является предметом многолетних исследований в лесном болотоведении. С.Н. Тюремнов (1949) отмечал, что "вопрос о причинах заболачивания минеральных почв очень сложен: целый ряд разносторонних факторов, пока еще не полностью выявленных и изученных, оказывает как непосредственное, так и косвенное влияние на возникновение болотообразовательного процесса, являющегося одной из стадий развития общего почвообразовательного процесса. Непосредственной причиной болотообразовательного процесса в почвах, покрытых лесной растительностью, является изменение водно-воздушного режима в поверхностных горизонтах почвы, возникающее в известной стадии подзолообразовательного процесса в первую очередь в отрицательных формах рельефа". В целом изменениям почвенного покрова в результате переувлажнения посвящены достаточно обширные исследования (Караванова, 1982; Пьявченко, 1963). Изучение изменений в растительном покрове изучались в основном в связи с проблемами лесного хозяйства. (Кощеев, 1953, 1955; Пьявченко, 1954, 1963). На материале изучения лесов ЦЛГЗ мы попытаемся представить роль процессов заболачивания в естественной динамике мало нарушенных южнотаежных еловых лесов моренных ландшафтов.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: изучение изменений структуры растительного покрова территории в целом; детальное исследование структуры и функционирования рецентных растительных сообществ; реконструкция структуры и хода развития палеоценозов. Здесь будут кратко представлены результаты работ в основном в рамках двух первых разделов.

Метод оценки изменений структуры растительного покрова территории в целом - пространственный и количественный анализ изменения площади контуров заболоченных лесов за последние 60 лет на базе материалов последовательных лесоустройств с 1925 по 1991 г.г. Различия в инструментальных подходах и методологии при картировании растительности не позволяет корректно выявить изменение границ конкретных заболоченных выделов. Однако присутствие в характеристике выделов такой традиционной таксационной характеристики как "Тип условий местопроизрастания" (ТУМ) позволяет оценить вероятность переходов характера местообитания в классы категорий различные по степени заболоченности. Степень детальности проведенных лесоустройств на территории заповедника и наличие на основе доступных материалов реляционной базы данных позволяет включать эти результаты в научный анализ (Minayeva et al. 1994), что практикуется достаточно редко в России и за рубежом. Анализировался ключевой участок Южного лесничества заповедника площадью 1500 га, ограничен-

ный изолинией 260 м над у.м. При анализе материалов последовательных лесоустройств 1939, 1972, 1984 и 1990 года выявлено, что 57,5 % выделов ельников сфагновых развились из ельников черничников в течение последних пятидесяти лет. В 44,5 % случаев переход типа условий местопроизрастаний отмечен на один класс по шкале увлажнения, в 13 % случаев – на два или три класса. В 25,9 % случаев процесс заболачивания привел к разрушению древостоя: в 7,2 % случаев произошла смена ели сосной, в 18,7 % случаев – смена ели березой. В 12,5 % случаев отмечен переход типа условий местопроизрастания к более сухому на один класс, т.е. имел место процесс разболачивания.

С целью выявления уровня перестройки сообществ и степени обратимости процессов в результате заболачивания проводилось изучение видового состава и структуры современных лесных сообществ на различных стадиях заболачивания стандартными методами (Полевая геоботаника, т.5), а также изучение функционирования современных сообществ и, в частности, процессов торфонакопления в лесных заболоченных экосистемах (Шапошников и др., 1991; Minajeva et al, 1995).

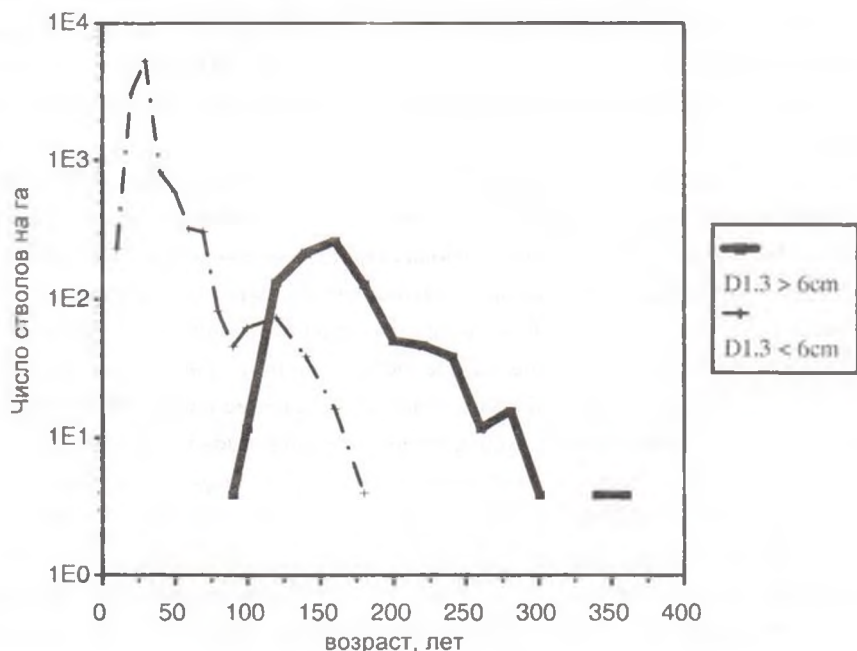


Рис. 6.33. Возрастная структура древостоя в ельнике пушицево-осоково-сфагновом.
Fig. 6.33. The spruce population age structure in the *Rubus chamaemori-Piceetum* forest.

Исследования проводились на постоянных пробных площадях № 15 (кв.92), а также на трех дополнительных (кв.94). Пробная площадь № 15, как постоянная, заложена в 1972 году и характеризует крайнюю стадию заболачивания еловых лесов (ельники пушицево-осоково-сфагновые). Сообщества этого типа занимают крупные депрессии мезорельефа и связаны с формированием комплекса торфяно-глеевых почв и маломощных торфяников. Древесный ярус сложен елью с небольшим (до 20%) участием березы пушистой и сосны. Древостой ели развивается по линии V класса бонитета. В этих экологических условиях ель формирует абсолютно-разновозрастные древостои (рис.6.33). Отдельные ее особи достигают здесь 330-360 лет, а ели старше 250 лет довольно обычны. Характерно, что абсолютно-разновозрастные ельники пушицевоосоково-сфагновые формируются сразу, без многократной смены поколений ели. Поэтому возрастные спектры блоков подроста и древостоя широко перекрываются (Пугачевский, 1988)

Это связано с тем, что в крайне неблагоприятных экологических условиях олиготрофных переувлажненных торфяников эдифицирующая роль ели ослаблена, и ее древостой не способен подавить непрерывно протекающий самовозобновительный процесс. Возобновлению более светолюбивых пород (сосны и березы) древостой ели эффективно препятствует. Для строения нижних ярусов характерна мозаичность, соответствующая высокой мозаичности почвенного покрова и выраженному микрорельефу. Основную роль дают сфагновые мхи и черника (табл. 6.16). В небольшом количестве присутствуют олиготрофные виды верховых болот.

Таблица 6.16. Изменения в нижних ярусах ельника пушицево-осоково-сфагнового в ходе заболачивания (А-постоянство, К-коэффициент фитоценологической значимости)

Table 6.16. The changes in the low layers in the *Rubus chamaemori*-*Piceetum* forest (A – frequency, K – phytosociological index)

ВИДЫ	1972		1988		1994	
	A	K	A	K	A	K
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	V-2	33.0	III-2	3.1	III-2	6.9
<i>Carex globularis</i> L.	V-2	8.6	I+	0.01	I-1	0.3
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	III-2	5.0	III-2	11.2	V-3	31.8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	III-1	2.0	III-1	2.3	III-2	3.8
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	I-1	0.01	I-1	0.07	II-1	0.2
<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.	I+	0.003	+	+	+	+
<i>Carex canescens</i> L.	I+	0.003	I-1	0.2	I-1	0.02
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	I+	0.001	+	+	I-1	0.2
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	I+	0.001	I+	0.01	I-1	0.5
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	I+	0.001	+	+	г	г
<i>Carex nigra</i> L.	-	-	-	-	I-1	0.01
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ.	V-4	51.6	+	+	I+	0.08
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	III-2	3.7	II-1	0.9	II-2	1.2
<i>Pleurozium schreberii</i> (Brid.) Miñ.	II-2	2.1	II-2	1.5	I-1	0.7
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Br., Sch. et Gmb.	I-2	0.25	+	+	I+	0.01
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	I-1	0.03	I-2	0.9	I-2	1.3
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	I+	0.01	I+	0.02	I-1	0.01
<i>Dicranum polysetum</i> Michx.	I+	0.01	I+	0.01	+	+
<i>Dicranella subulata</i> (Hedw.) Schimp	I+	0.01	I-1	0.02	I-1	0.03
<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.	I+	0.004	III-2	5.2	III-2	3.5
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russ.) C. Jens.	+	+	V-3	40.9	V-3	39.6
<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.	-	-	III-2	8.4	II-2	1.8
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy et Molk.	-	-	I-3	0.7	III-3	12.8
<i>Sphagnum nemoreum</i> Scop.	-	-	+	+	+	+

Основным экологическим фактором, определяющим структуру сообщества в целом является уровень почвенно-грунтовых вод. Многолетние наблюдения, начиная с 1968 года, за динамикой уровня почвенно-грунтовых вод показали устойчивую тенденцию его повышения, и как следствие прогрессирующее заболачивание этого участка леса (рис. 6.34). Толчком к массовому усыханию ели на этой пробной площади и изменению всей структуры сообщества явилось необычайно большое количество осадков, которое выпало в летние месяцы 1980 года - 374 мм (при норме 250 мм).

В итоге на продолжительный срок были заполнены все понижения и выровненные элементы микрорельефа, в результате чего сложилась крайне неблагоприятная для жизни жизнедеятельности и регенерации активных корней ели обстановка (Абражко, 1988), отмирание значительной части тонких корней, приведшее к нарушению водного баланса деревьев, повлекло за собой их общее ослабление, стала желтеть и осыпаться хвоя старших возрастов, а затем 1 и 2-х летняя. Ослабленные деревья подверглись нападению вторичных вредителей. Обилие дождей и деятельность насекомых в следующем, 1981 году еще более обострили ситуацию. В результате за первые два года усохло около 70 % общей численности деревьев ели. Усыхание происходило и в последующие годы. В

результате на месте ельников сформировался редкостойный, с полнотой 0.3, березняк с примесью ели и сосны при составе 6Б 3Е 1С (рис.6.35, 6.36).

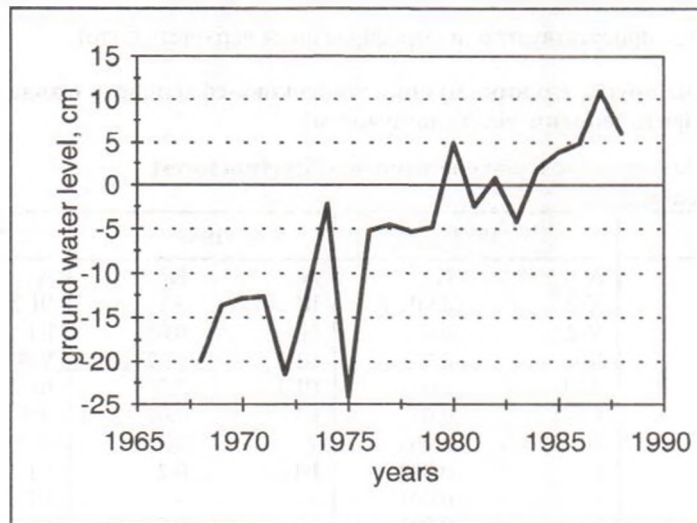


Рис. 6.34. Динамика уровня грунтовых вод в ельнике пушицево-осоково-сфагновом (по данным В.И.Абражко)
Fig. 6.34. Ground water level dynamic in the Rubo chamaemomum-Piceetum forest (data of V.I.Abrazhko).

Отпад ели, хотя и носил характер массового, на отдельных участках - тотального, все же был субселективным. Усыхание деревьев почти не было связано с их размером и сравнительно слабо зависело от их исходного состояния (величины текущего прироста по диаметру), хотя ели с более высоким приростом оказались несколько более устойчивыми к водному стрессу. С возрастом связь оказалась довольно значительной: деревья старше 200 лет отпали практически полностью, а у елей 100 - 180 лет отпад нарастал с возрастом, варьировал от 61 до 80 %, а среди деревьев до 100 лет усохло всего 33 % особей (Пугачевский, 1991). (рис. 6.35).

Коренные изменения экологической обстановки после распада древостоя привели к изменению структуры нижних ярусов и всего сообщества в целом. Проективное покрытие и встречаемость лесных видов уменьшились, в то время, как типично болотных видов увеличилось. В моховом ярусе произошла смена доминантов. Доминирование перешло к сфагновым мхам, характерным для верховых болот (табл. 6.16). Аспектирующим видом становится пушица влагалищная, вид типичный для сфагновых сосняков и верховых болот. Известно, что по мере заболачивания еловых лесов эдифицирующая роль ели снижается, в то время как роль сфагновых мхов возрастает, увеличивается их флористическое богатство и роль олиготрофных видов верховых болот возрастает. Описанные здесь процессы относятся к случаю, когда система находится в достаточно продолжительно длящемся равновесном состоянии лес-болото. Реконструкция смены палеоценозов по данным ботанического анализа торфа (6.37), а также результаты датировки методом ^{14}C (ИГ РАН, Чичагова О.А.), показали, что заболачивание здесь началось около 2000 лет назад, прошло мезотрофную стадию, и лишь в течение последних 700-800 лет наблюдается олиготрофная чрезвычайно подвижная стадия. В ходе последней дважды наблюдалось увеличение роли ели. При этом активное вытеснение черникой пушицы в верхних 20 см торфа указывает на явно продолжительную «лесную стадию» сообщества, предшествовавшую современному этапу заболачивания. В течение последних лет этой «лесной стадии» были выполнены первые наблюдения на данной пробной площади.

Для характеристики последовательных стадий более современных процессов заболачивания от ельников чернично-сфагновых до сфагновых был выбран пространственный ряд сообществ, которые отличаются по уровню почвенно-грунтовых вод, мощности и степени варьирования торфяного горизонта, составу древостоя.

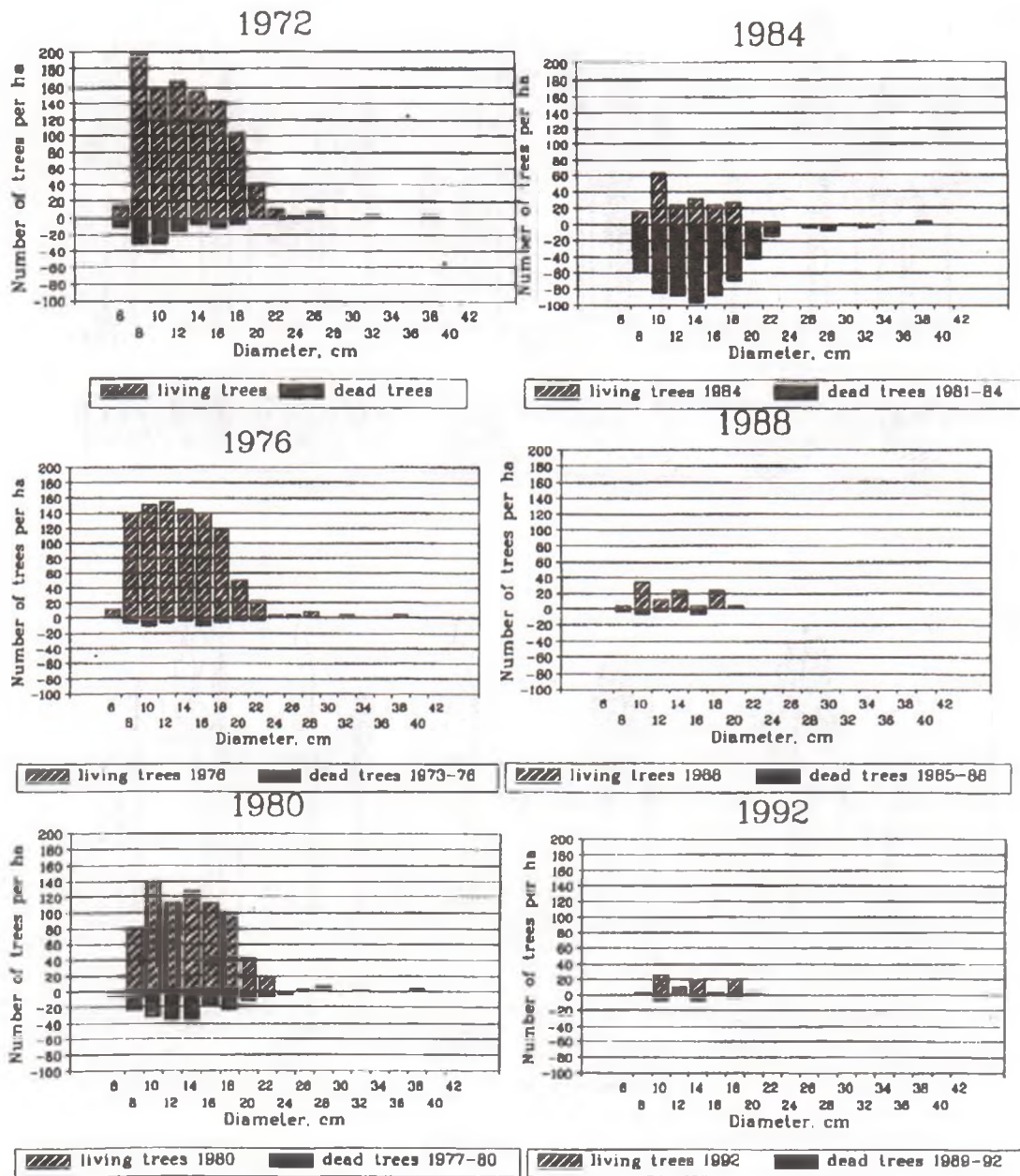


Рис. 6.35. Динамика отпада древостоя ели в ельнике пушицево-осоково-сфагновом. По оси абсцисс – диаметр деревьев на высоте 1.3 м, по оси ординат – число стволов на га. Положительные значения – живые деревья, отрицательные значения – отпад.

Fig. 6.35. Spruce trees mortality dynamic in the Rubo chamaemori-Piceetum forest.

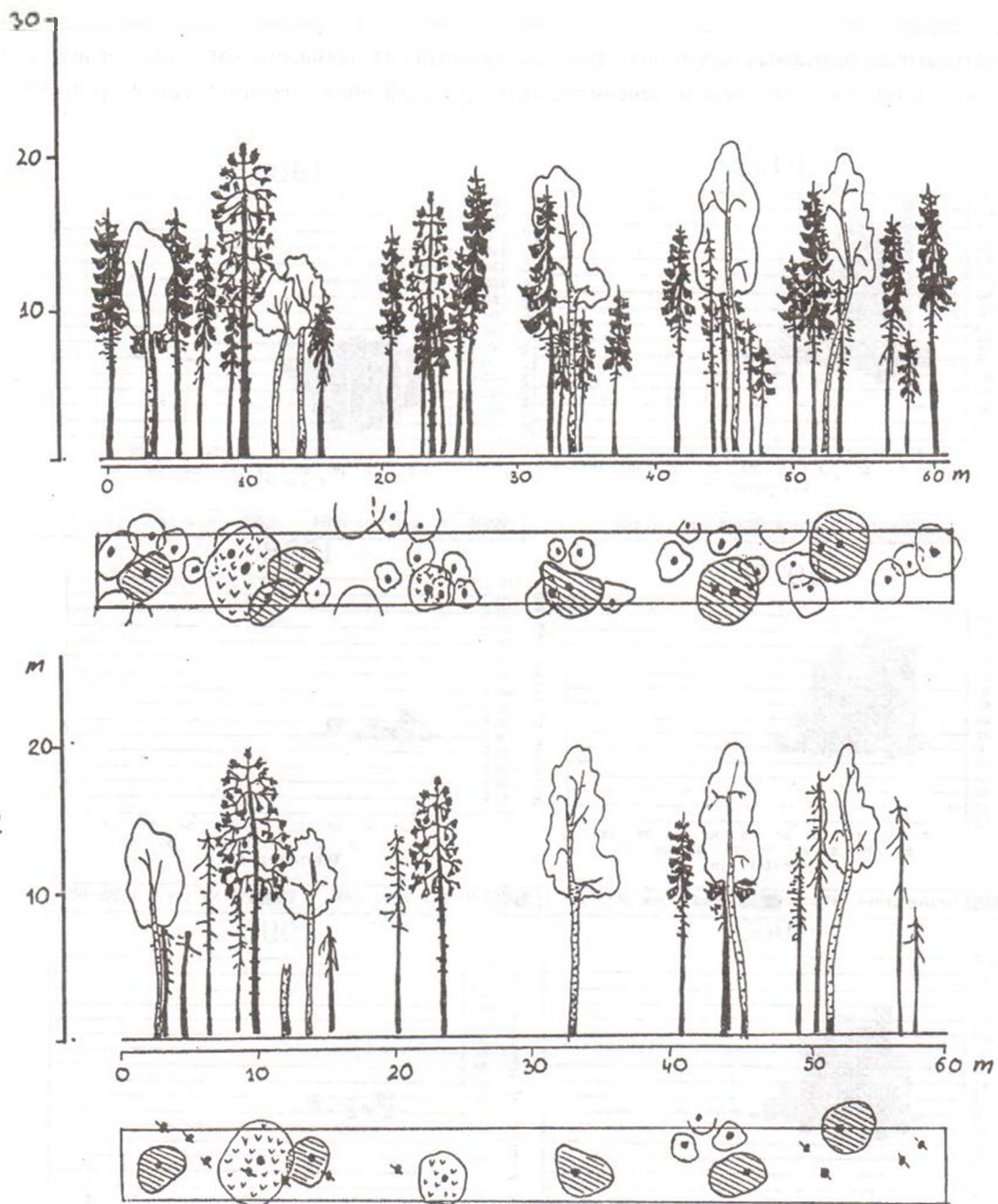


Рис. 6.36. Вертикальный профиль и проекция крон в ельнике пушицево-осоково-сфагновом до (1972) и после (1992) распада древостоя

Fig. 6.36. The cross-section and crown projection in the *Rubus chamaemori*-*Piceetum* forest before (1972) and after (1992) tree layer desintegration.

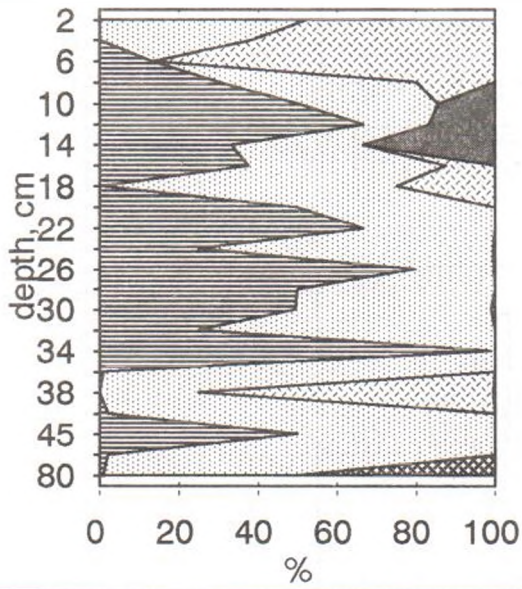
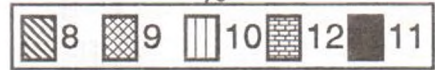
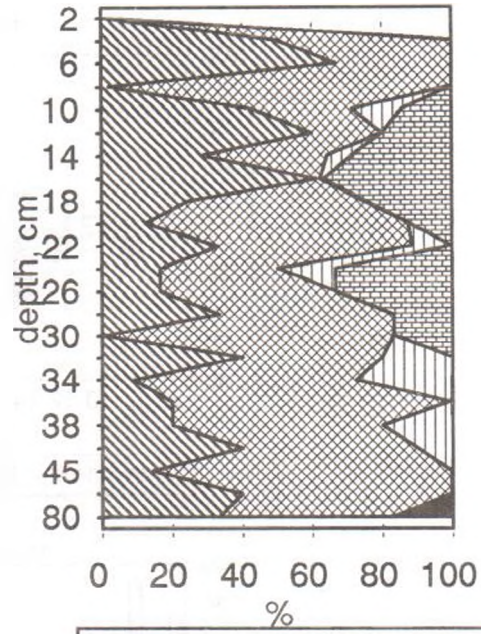
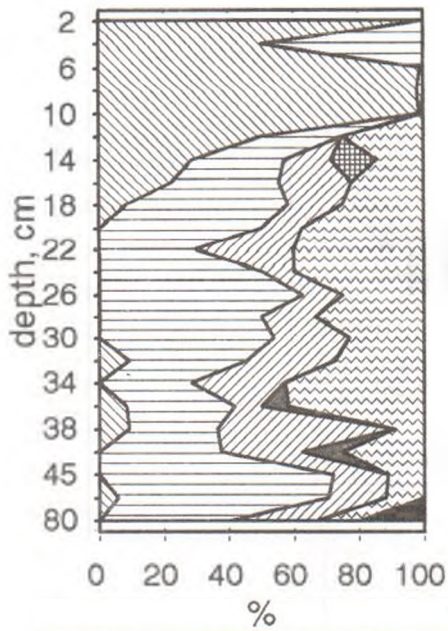


Рис. 6.37. Ботанический состав торфа в ельнике пупыцево-осоково-сфагновом.
 Fig. 6.37. Macrofossiles composition of peat in the *Rubo chamaemori-Piceetum* forest.

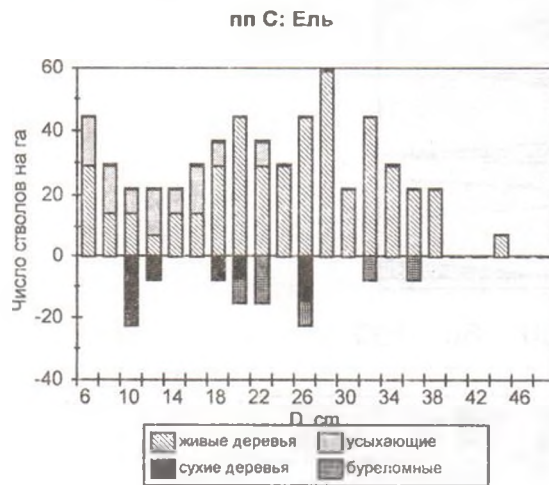
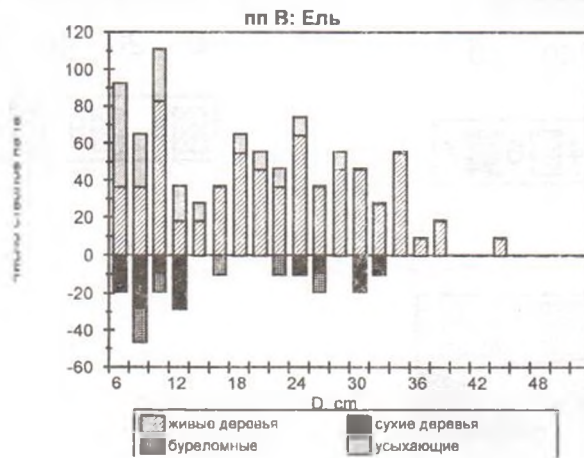
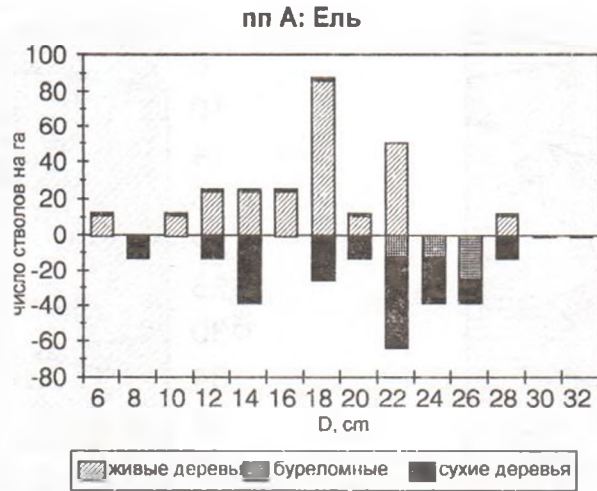


Рис. 6.38. Распределение по ступеням толщины живых деревьев ели и отпада на пробных площадях на различной стадии заболачивания (А, В, С – см. табл. 6.17)

Fig. 6.38. The diameter of living and dead spruce trees in the permanent plots on the different stages of paludification (for А, В, С – see table 6.17.)

Табл. 6.17. Изменение основных таксационных показателей на постоянных пробных площадях на различной стадии заболачивания (А – Е.осоково-сфагновый, В – Е.сфагновочерничный, С – ельник чернично-сфагновый)

Table 6.17. The changes in stand characteristics of the communities А - Sphagno-Piceetum В - Eu-Piceetum sphagnetosum, С - Eu-Piceetum myrtilletosum

пробная площадь	состав	число стволов на га	сумма площадей сечения м ²	Средний диаметр, см	Средняя высота, м
А	4П	263	6.5	17.8	18.5
	6Б	250	9.26	21.7	22.3
В	10Е	685	29.2	23.3	22.9
	Ед Ос	9	0.42	24.0	24.2
С	9Е	482	25.25	25.8	25.5
	1Б	37	1.9	25.6	26.2
	Ед Ос	7	0.39	25.5	

Табл. 6.18. Мощность торфа на трех пробных площадях: (А – Е.осоково-сфагновый, В – Е.сфагновочерничный, С – ельник чернично-сфагновый)

Table 6.18. The changes in peat depth in the А - Sphagno-Piceetum В - Eu-Piceetum sphagnetosum, С - Eu-Piceetum myrtilletosum

Пробная площадь:	А	В	С
число измерений	78	52	60
средняя мощность торфа, см	49.48	26.73	24.24
стандартное отклонение	6.88	4.7	6.03
стандартная ошибка	0.78	0.65	0.78
минимальная мощность, см	26	18	6
максимальная мощность, см	65	43.5	35
вбс - возраст залежи, лет*	920	177	146

*определение возраста: А – П. РАИ О А Чичагова, В, С – А. В. Михайлов, Минск, пересчет О А Чичаговой

Сопоставление данных по мощности торфяного горизонта и флористического состава сообществ показало, что при мощности торфа более 25 см начинается направленная смена сообщества в результате олиготрофного заболачивания. Группа лесных сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum russowii*, *Sphagnum Wulfianum*), постепенно вытесняется более олиготрофными видами (*Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum magellanicum*, *Sphagnum flexuosum*). По ходу заболачивания уменьшается роль зеленых мхов, снижается проективное покрытие и видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса. Отмеченные закономерности хорошо согласуются с результатами измерений глубины верховодки, проводившихся в течение 10 дней. Средние значения составили 10, 23 и 28 см для площадок А, В и С соответственно.

Здесь же изучалось изменение свойств почв в ходе заболачивания. Описанные сообщества характеризуются следующими почвами: торфянисто-белосильноподзолистая грунтово оглеенная под ельником чернично-сфагновым, торфяно-белосреднеподзолистая потечно гумусовая грунтово глееватая под ельником сфагново-черничным и торфяно-глеевая под ельником сфагновым.

Изучение морфологического строения почвенных профилей позволило выявить в указанном ряду почв ряд характерных особенностей:

1) Изменяются набор, мощность, окраска, структура и гранулометрический состав верхних минеральных горизонтов: в торфянисто-белосильноподзолистой грунтово оглеенной почве горизонт А2 мощностью 23 см имеет белесый цвет, плитчато-чешуйчатую структуру при супесчаном составе, в торфяно-бело-среднеподзолистой потечно гумусовой грунтово глееватой почве горизонт А2 (мощность 12 см), имеет сероватый оттенок, легкосуглинистый гранулометрический состав и мелко-чешуйчатую структуру, в торфяно-глеевой почве подзолистый горизонт уступает место глеевому горизонту G, имеющему характерный стальной цвет, среднесуглинистый состав и плитовидную структуру.

Табл. 6.19. Коэффициент фитосоциотической значимости нижних ярусов на трех пробных площадях на разной стадии заболачивания

Table 6.19. Phytosociological index of lower layers' species in the communities A - Sphagno-Piceetum B - Eu-Piceetum sphagnetosum, C - Eu-Piceetum myrtilletosum

	A	B	C
grass cover, %	28.2	38	54.2
Carex globularis			0.163
Goodayera repens			0.032
Dryopteris dilatata		0.003	1.105
Equisetum sylvaticum		0.005	0.005
Majanthemum bifolium		1.168	0.177
Oxalis acetosella	0.096	2.248	10.23
Linnaea borealis	2.972	2.790	4.838
Trientalis europaea	0.398	0.077	0.432
Vaccinium vitis-idaea	4.98	5.248	5.005
Vaccinium myrtillus	14.24	24	31.965
moss cover, %	98.2	93.8	70.2
Brachythecium oedipodium	0.008	0.0001	3.892
Brachythecium reflexum	0.014	0.002	0.007
Dicranum fuscescens	0.003		0.006
Dicranum scoparium	0.05	0.016	0.152
Dicranum polysetum		0.004	0.883
Hylocomium splendens	0.144		1.05
Lophocolea heterophylla			0.007
Plagiochilla porelloides			0.048
Plagiothecium denticulatum	0.019	0.016	0.09
Pleurozium schreberi	1.961	2.349	8.115
Polytrichum commune	4.723	0.084	0.052
Ptilidium pulcherrimum		0.005	0.09
Sphagnum angustifolium	5.616	0.016	0.6
Sphagnum centrale	0.072		
Sphagnum fallax	0.672		
Sphagnum flexuosum	17.01	1.96	
Sphagnum girgensohnii	8.36	67.92	22.089
Sphagnum magellanicum	2.088	0.038	
Sphagnum nemoreum	0.09	0.398	0.856
Sphagnum riparium	0.048		
Sphagnum russowii	0.256	0.902	0.042
Sphagnum wulfianum	0.696	0.841	0.026

2) Изменяются форма, размеры и плотность железистых новообразований, которые в торфянисто-белосильноподзолистой грунтовой оглеенной почве представлены диффузными пятнами и твердыми конкрециями диаметром 1-6 мм, в торфяно-белосреднеподзолистой потечно гумусовой грунтовой глееватой - конкрециями того же размера, но меньшей твердости, а в торфяно-глеевой почве сегрегационные формы железа в минеральных горизонтах вообще отсутствуют. Отмеченные выше особенности свидетельствуют о затухании в исследованном ряду почв процессов элювиально-иллювиальной дифференциации, в частности, процесса кислотного гидролиза, и возрастании роли процессов метаморфизации почвенного профиля, в первую очередь оглеения, при нарастании степени гидроморфизма, обуславливающего преобладание восстановительной обстановки.

3) Увеличиваются средние значения суммарной мощности торфяных и торфянистых горизонтов: 25, 26 и 47 см соответственно. Помимо увеличения суммарной мощности горизонтов, изменяется соотношение мощностей органогенных горизонтов по направлению увеличения доли горизонтов T2 и T3 : отношение T1:T2:T3 составляет 1 : 0,86 : 1,43 в торфянисто-белосильноподзолистой почве грунтовой оглеенной, 1 : 1,12 : 2,5 в торфяно-белосреднеподзолистой потечно гумусовой грунтовой глееватой почве и 1 : 1,88 : 2,89 в торфяно-глеевой

почве. Представленные цифры отражают изменение соотношения продукционного процесса и интенсивности минерализации органического вещества вследствие изменений водного режима в изученном ряду экосистем.

В соответствии с увеличением мощности органогенных горизонтов растут и запасы органического вещества: 26,3; 36,0 и 58,3 кг/кв.м соответственно, что в пересчете на углерод (принимая среднее содержание углерода в торфе 58%) составляет 15,2; 20,9 и 32,2 кг/кв.м. Определение содержания зольных элементов (K, Ca, Mg, P, S) и азота показало неодинаковое профильное распределение этих элементов и увеличение в целом запасов зольных элементов и азота в изученном ряду почв. Содержание калия оказалось минимальным в горизонтах T2 всех почв (табл. 6.19). Такое бимодальное распределение, вероятно, связано с биогенной миграцией этого элемента, к которому сфагнумы весьма требовательны (Пьявченко, 1963), из отмерших частей в вегетирующие побеги, в то время как в нижних горизонтах калий мог быть частично унаследован от прошлых стадий почвообразования.

Содержание кальция и магния во всех почвах несколько уменьшается с глубиной и увеличивается при усилении заболоченности. Это согласуется с данными по кислотности почв, свидетельствующими о подкислении водной вытяжки из органогенных горизонтов, и с литературными данными, указывающими на магнезиальность сфагнумов. Распределение азота в торфянисто-белосильноподзолистой грунтово-оглеенной почве имеет бимодальный характер с минимумом в горизонте T2, а в торфяно-белосреднеподзолистой почечно-гумусовой грунтово-глееватой и торфяно-глеевой почвах содержание азота несколько увеличивается с глубиной. По-видимому, это может быть связано с "невытребованностью" азота фитонензом при одновременном замедлении темпа минерализации органического вещества, что препятствует интенсивному выносу соединений азота за пределы органопрофиля. Кроме того, известно, что фенольные соединения, содержание которых обычно существенно выше в органическом веществе олиготрофных экосистем по сравнению с эвтрофными, ингибируют процесс нитрификации, что способствует удержанию азота экосистемой (Van Breemen 1992), поскольку подвижность нитратов выше, чем других форм азота. Распределение фосфора по органопрофилю торфяно-глеевой почвы является равномерным, в то время как в органопрофиле торфянисто-белосильноподзолистой грунтово-оглеенной почвы концентрация фосфора несколько убывает с глубиной. Запасы практически всех изученных элементов максимальны в торфяно-глеевой почве (за счет увеличения мощности торфяного слоя они возрастают более чем в три раза, см. табл. 6.21)

Данные подтверждают, что процесс заболачивания способствует запасанию элементов минерального питания в органогенных горизонтах вследствие замедленной минерализации органического вещества и особенностей физиологии сфагновых мхов, позволяющих им "перекачивать" зольные элементы из отмерших частей непосредственно в живые. Это в значительной степени сокращает потери элементов минерального питания, поскольку практически исключается их пребывание в почвенном растворе и возможность выноса. Огромная водоудерживающая способность торфа (до 1000% и более) замедляет скорость инфильтрации воды в почву при выпадении осадков даже при относительно высоких фильтрационных характеристиках минеральных горизонтов. Последнее затрудняет вынос биофильных элементов за пределы органогенного слоя. В более сухие годы происходит увеличение скорости разложения органического вещества при оптимизации условий увлажнения, возрастает доступность зольных элементов при весьма высоком их запасе, что обеспечивает замедление процесса заболачивания и увеличение видового разнообразия нижних ярусов за счет наиболее подвижных по своей стратегии видов. Известно, что в бедных питательными элементами экосистемах более приспособленными оказываются виды, менее требовательные к содержанию биофилов, которые, как правило, обладают высоким содержанием лигнина и других фенольных веществ, что, с одной стороны, увеличивает продолжительность жизни растений, а с другой – снижает скорость разложения опада, препятствуя повышенному выносу биофилов (Van Breemen, 1992).

Таблица 6.20. Зольность, pH и содержание зольных элементов и азота в органических горизонтах исследованных почв.

Table 6.20. Ash content, pH and chemical composition in the organic soil layers in A - Sphagno-Piceetum B - Eu-Piceetum sphagnetosum, C - Eu-Piceetum myrtilletosum forests

Название почвы	Горизонт	Зольность%	pHводн	К, %	Ca, %	Mg, %	N, %	P, %	S, %
Торфянисто-бело-сильно-подзолистая грунтово оглессная (C)	T1	2,58	3,88	1,23	0,11	0,03	1,30	0,07	0,08
	T2	3,03	3,63	0,67	0,07	0,02	1,09	0,05	0,07
	T3	4,25	3,66	0,98	0,06	0,02	1,29	0,04	0,05
Торфяно-бело-среднеподзолистая потечно гумусовая грунтово глееватая (B)	T1	2,41	3,79	1,10	0,12	0,03	0,99	н/о	0,08
	T2	2,35	3,68	0,54	0,13	0,02	1,20	н/о	0,09
	T3	2,93	4,03	1,06	0,09	0,02	1,37	н/о	0,07
Торфяно-глеевая (A)	T1	2,52	4,28	1,07	0,16	0,03	0,98	0,07	0,11
	T2	2,81	3,86	0,70	0,17	0,02	1,21	0,07	0,11
	T3	3,31	4,12	1,10	0,12	0,02	1,42	0,07	0,12

* н/о – не определялось

Таблица 6.21. Запасы органического вещества, углерода, азота и зольных элементов в органических горизонтах исследованных почв.

Table 6.21. The content of organic matter, carbon, nitrogen and ash elements in the organic soil layers in A - Sphagno-Piceetum, B - Eu-Piceetum sphagnetosum, C - Eu-Piceetum myrtilletosum forests

Название почвы.	Мощность монолита	Орг. в-во, кг/квм	C, кг/квм	К, кг/кв. м	Ca, кг/кв. м	Mg, кг/кв. м	N, кг/кв. м	P, кг/кв. м	S, кг/кв. м
Торфянисто-бело-сильно-подзолистая грунтово оглессная (C)	24 см	26,3	15,2	0,259	0,178	0,006	0,335	0,029	0,015
Торфяно-бело-среднеподзолистая потечно гумусовая грунтово глееватая (B)	29 см	36,0	20,9	0,365	0,035	0,008	0,472	н/о	0,026
Торфяно-глеевая (A)	47 см	58,3	32,2	0,620	0,472	0,012	0,805	0,097	0,669

Ход процессов заболачивания и «разболачивания» влияет на состояние древостоя, и достаточно отчетливо отражается на радиальном приросте отдельных деревьев. Особенную ценность представляет сопряженный анализ данных по дендрохронологии и количеству осадков. К сожалению, данные по количеству осадков для территории заповедника известны лишь за последние 50 лет. Тем не менее, ход кривых радиального прироста свидетельствует, что широко развитые на территории заповедника процессы поверхностного заболачивания, обусловленные длительным застоём влаги в почвенной толще, особенно отчетливо проявляются во влажные годы, когда количество осадков существенно превышает средние многолетние значения. Во время засух, напротив, наблюдаются процессы минерализации и аэрации верхних горизонтов почвы. На приросте деревьев эти процессы отражаются с некоторым отставанием. Если сопоставить кривые с датировками придонных слоев торфяной залежи (C – 146 лет, B – 177 лет, A – 920 лет), то становится понятным резкое падение прироста для B и C во второй половине прошлого века. Стабильно низкий прирост деревьев на пробной площади A указывает на долгосрочные равновесные процессы в заболоченном ельнике. При этом динамика погодных условий вызывает колебания

показателей прироста деревьев с меньшей амплитудой для сообществ, где процесс заболачивания привел к более глубоким перестройкам всех ярусов.

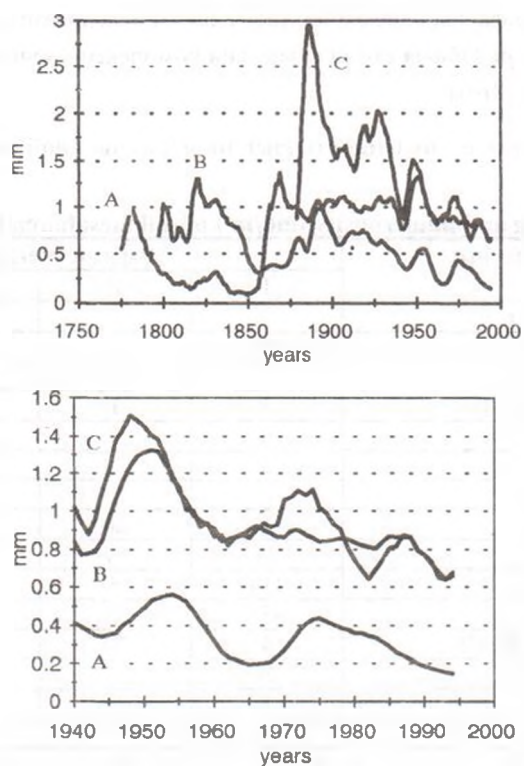


Рис. 6.39. Годичный прирост (пятилетия скользящая средняя) деревьев ели европейской (*Picea abies* Karst.) на пробных площадях на разной стадии заболачивания: А - *Sphagno-Piceetum* (12 деревьев), В - *Eu-Piceetum sphagnetosum* (8 деревьев), С - *Eu-Piceetum myrtilletosum* (9 деревьев)

Fig. 6.39. Annual radial increment (5-years moving average) of spruce trees in the А - *Sphagno-Piceetum* (12 trees), В - *Eu-Piceetum sphagnetosum* (8 trees), С - *Eu-Piceetum myrtilletosum* (9 trees) communities.

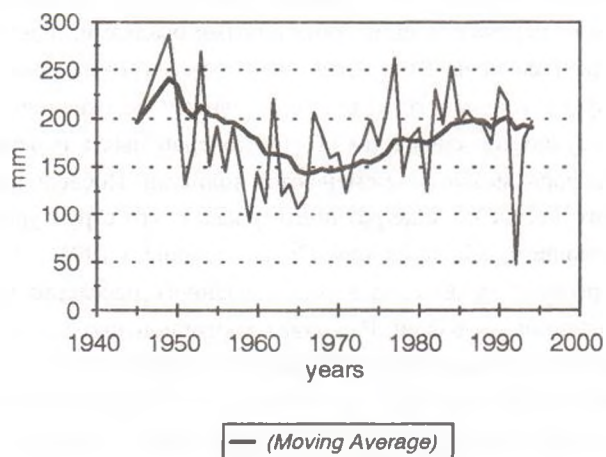


Рис. 6.40. Осадки на территории заповедника за последние 50 лет

Fig. 6.40. Precipitation on the Nature Reserve territory for the last 50 years.

Наблюдения за динамикой населения беспозвоночных на постоянной пробной площади 15 проводятся с 1974 г. В 1994 г. очередное обследование проведено на основном модельном участке заболоченного сльника и

на примыкающем участке облесенного сосной торфяника. Учеты почвенной мезофауны выполняются пробами 1/16 м² с извлечением беспозвоночных из проб в эклекторах. Представленные в таблице 6.22 данные по составу и численности комплексов мезофауны в целом подтверждают последовательный переход модельного участка в категорию верховых торфяников. Общая схема сукцессии комплексов почвенных беспозвоночных по многолетним данным имеет следующие черты.

Таблица 6.22. Групповой состав и численность (экз. на м²) почвенной мезофауны модельного участка (П.П. N 15)

Table 6.22. Species composition and numerosity (ind/m²) of soil mesofauna in the model stand

Группа мезофауны	Вариант учета, год			
	I	II	III	IV
Жесткокрылые:				
Carabidae (i, I)	4	2		
Dysticidae (i, I)		14		
Staphylinidae (i, I)	3	1		
Cantharidae (I)	6			
Elateridae (I)	2			
Двукрылые:				
Tipulidae (I)	1	20		
Limoniidae (I)	33	37	20	24
Cecidomyiidae (I)	114	5	24	44
Chironomidae (I)	437	35	22	21
Ceratopogonidae (I)	4	70	44	120
Empididae (I)	21			
Rhagionidae (I)	5			
Dolichopodidae (I)	5			

Примечание: Варианты: I - П.П. 15, 1974, 1975 гг.; II - П.П. 15, 1987, 1989 гг.; III - П.П. 15, 1994 г.; IV - верховой торфяник с сосной, 1994 г.

На первом этапе выбывают массовые для почв южно-таежных ельников группы жесткокрылых (Elateridae, Cantharidae, в меньшей степени - Carabidae, Staphylinidae) и двукрылых (Rhagionidae, Empididae). Как индикаторы эти признаки отражают переход за предельные для существования ели гидротермические условия при олиготрофном заболачивании. Сходные реакции комплексов мезофауны в сфагновых ельниках возникают при интенсивном временном переувлажнении избыточными осадками, причем эти реакции обостряются с увеличением степени гидроморфизма почв. Комплексы осоково-сфагновых ельников, в отличие от сфагново-черничных, показывают меньшую устойчивость к дополнительному увлажнению.

В дальнейшем развитии сукцессии снижается обилие толерантных к переувлажнению двукрылых, хиромид, галлиц и гигрофильные форы мезофауны сменяются водными. Последовательное снижение в ходе сукцессии разнообразия почвенного населения еще раз подтверждает, что структурные изменения мезофауны направлены по градиенту нарастающего заболачивания. Сопоставление в 1994 г. с характеристиками комплекса беспозвоночных верхового торфяника показывает выход почвенного населения модельного участка на "болотный" режим при общем замедлении сукцессии. В составе хортобионтных беспозвоночных на ранних стадиях заболачивания никаких изменений не происходит (таблица 6.23). Встречаются в основном виды, присущие данному типу леса; видов, характерных для верховых болот, выявлено незначительное количество.

Ризоподный анализ как метод изучения палеоэкологии болотных экосистем возник в самом начале 20-го века и связан с именем Лагерхайма (Lagerheim, цит. по Grospletsch, 1953). В 1901 г. Лагерхаймом были приведены первые описания субфоссильных раковинных амёб из торфов. В России, несмотря на многочисленные публикации, посвященные тестациям рецентных сообществ болот (Аверинцев, 1906; Тарноградский, 1959) впервые на возможность ризоподного анализа при изучении болотных почв указал М.С.Гиляров (1955). Однако эта публикация представляла собой литературный обзор и не содержала экспериментального материала. Тем не ме-

нее она явилась важным этапом в популяризации известного лишь узкому кругу прозоологов метода ризоподного анализа.

Таблица 6.23. Видовой состав пауков в ельнике пушицево-осоково-сфагновом и на верховом болоте

Table 6.23. Species composition of spiders in the *Rubo chamaemori-Piceetum* forest and on the raised bog

Виды	I	II
Fam. Dictynidae		
Dictyna sp.	+	
Fam. Salticidae		
Evarcha arcuata		+
E. laetabunda		+
E. sp.	+	
Salticidae	+	
Fam. Gnaphosidae		
Gnaphosa nigerrima		+
Fam. Thomisidae		
Coriarachne depressa	+	
Oxyptilla sp.	+	
Xysticus audax		+
X. obscurus		+
X. ulmi	+	+
Thomisidae	+	
Fam. Philidromidae		
Tibellus oblongus		+
Fam. Theridiidae		
Enoplognatha ovata		+
Robertus lividus	+	
Theridium impressum	+	
Theridiidae	+	
Fam. Hahniidae		
Hahnia pusilla	+	
Fam. Lycosidae		
Alopecosa aculeata	+	
A. cuneata	+	
Pardosa atrata		+
P. prativaga		+
P. pullata		+
P. hyperborea		+
P. sp.	+	
Pirata hygrophillus	+	
Trochosa terricola		+
Fam. Pisauridae		
Dolomedes fimbriatus		+
Fam. Araneidae		
Araneus alsine		+
A. diadematus	+	+
A. marmoreus		+
A. sp.	+	
Araniella saevus		+
Hypsosinga albobittata		+
H. sanguinea		+
Meta segmentata	+	+
Nuctenea patagiata		+

Таблица 6.23. (окончание)

1	2	3
<i>Singa nitidula</i>		+
Fam. Tetragnathidae		
<i>Pachygnatha clercki</i>	+	+
<i>P. degeeri</i>		+
<i>Tetragnatha pinicola</i>	+	+
Fam. Linyphiidae		
<i>Bolyphantes alticeps</i>	+	+
<i>Centromerus arcanus</i>	+	
<i>Drapetisca socialis</i>		+
<i>Floronia buccienta</i>	+	
<i>Lepthyphantes alacris</i>	+	
<i>Linyphia ntriangularis</i>	+	+
<i>Neriene emphana</i>		+
<i>N. montana</i>		+
Linyphiidae	+	
Fam. Erigonidae		
<i>Colobocyba pallens</i>	+	

Примечание: I - III 15, 1984 г., II - верховое болото, 1983-1984 гг.

Раковинные амёбы (Protozoa: Testacea) представляют собой полифилетичную группу одноклеточных организмов, объединённую на основе способности строить раковинку. Особенности строения раковинки паряду с морфологией клетки лежат в основе систематики этих одноклеточных животных. Сохранность гестаций в торфах и наличие определенных экологических преферендумов у разных видов способствовали развитию ризоподного анализа. Анализ проводился по стандартной методике (Harnich, 1948; Grospletsch, 1953). Число учитываемых раковинных амёб составляло от 100 до 300 экземпляров. С учетом атиквоты и влажности пробы производили пересчет на 1г абсолютно сухого вещества.

Население раковинных амёб заболоченного ельника сфагново-черничного (В) насчитывает 58 видов, вариететов и форм. По данным видового состава раковинных амёб в развитии болота выделяются три стадии.

Зона А (33-25 см). Структура сообщества тестаций характеризуется доминированием видов-убиквистов и видов-терробионтов (рис.6.41). Это *Plagiopyxis declivis*, *P.bathystoma*, *Trigonopyxis arcuata*, *T.arcuata v.mayor*, *Centropyxis orbicularis*, *C.sylvatica*, *Schoenbornia humicola*, *Phryganella acropodia*, *Trinema lineare*, *T.complanatum*. Такая группа видов обычна для грубогумусных почв автоморфных местообитаний (Chardez, 1965). По-видимому хроматические признаки оглеения (индикаторы почвенного переувлажнения) в этом слое, выделенном как почвенный горизонт А2gh, есть результат их наложения на более автоморфную фазу развития болота (собственно почвенную стадию). При этом хорошая сохранность раковинок некроценоза терробионтного сообщества может быть объяснена высокой скоростью обводнения почвенного профиля. Изменение условий гидрологического режима, возможно, происходило довольно быстро.

Зона В (25-0 см). Она подразделяется на две стадии - В1 (25-9 см) и В2 (9-0 см). Подзону В1 характеризует снижение плотности терробионтных видов, отличающих слой 35-23 см (рис.6.41) и возрастание численности группы сфагнофильных видов - в первую очередь представителей рода *Nebela*. Среди последних безусловным доминантом в структуре населения раковинных амёб на этом этапе болотообразования становится *N.militaris* - вид характерный для более или менее сухих лесных мхов или мхов с временным увлажнением (Hoogenraad, De Groot, 1935). Резкое снижение плотности *Schoenbornia humicola* на глубине 22-23см свидетельствует о довольно быстром затухании процессов деструкции органического вещества и начале интенсивного торфонакопления. Наступление относительно гидроморфной стадии прошло в короткий промежуток времени.

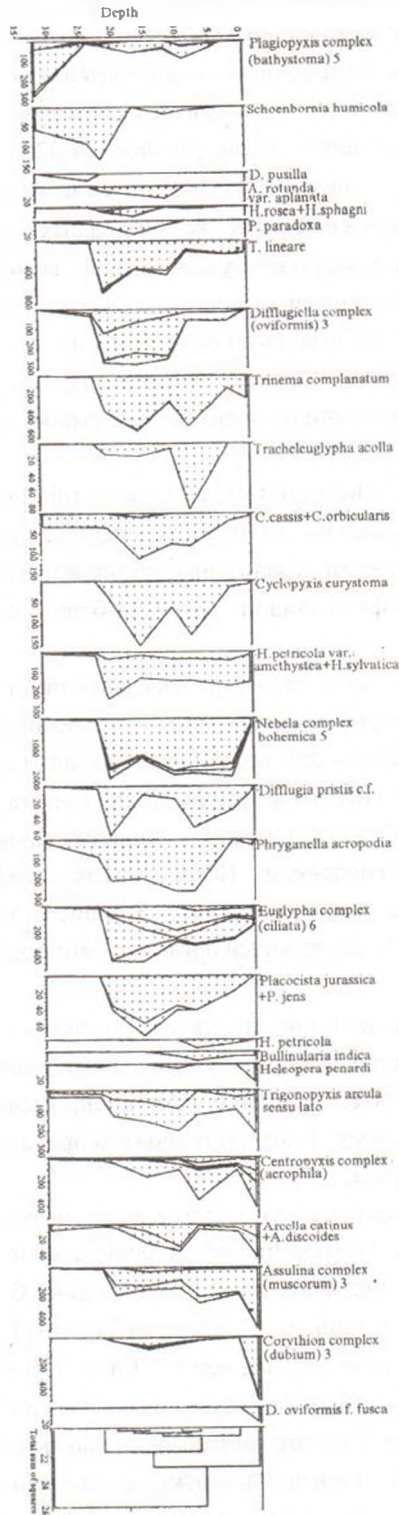


Рис. 6.41.

и привело к смене доминантов в слое небольшой мощности (до 2-х см). Радикальное изменение структуры сообщества раковинных амёб произошло на глубинах 22-23/24-36 см.

Подзона В2 представляет собой современную стадию развития болота. Об этом говорят находки раковин, содержащих живые клетки простейших. Их максимальная плотность приурочена к слою 0-3 см, хотя инцистированные клетки тестаций встречались и на глубине 24-32 см. Увеличение плотности *C.sylvatica*, *Trigonopyxis arcuata sensu lato*, *Assulina muscorum*, *A.minuta* c.f. и *Corythion dubium* на фоне резкого падения численности *N.militaris* говорит о наступлении более ксероморфных условий по сравнению с предыдущей стадией (Grospletsch, 1953). На это же указывает и присутствие такого ксерофильного вида как *Bullinularia indica*.

Сообщество раковинных амёб заболоченного ельника сфагнового (А) включает в себя 73 вида и инфравидовых формы. Данные кластерного анализа позволяют выделить два основных этапа развития болотной экосистемы (рис.6.42). При этом каждый из них в свою очередь подразделяется на несколько стадий. Общая картина изменений структуры некроценоза тестаций носит более сложный характер, чем в колонке В.

Зона А (55-45).

51-45 см - единичные находки *Nebela militaris* и *Schoenbornia humicola*. Одним из возможных объяснений практически полного отсутствия тестаций на этой глубине, а следовательно и особенностей данного этапа болотообразования, может быть активная минерализация органического вещества, которая, как правило, является следствием наступления ксероморфной стадии развития болотной экосистемы на фоне предшествующей более гидроморфной.

Следующий слой (глубина 45-41 см) по структуре населения ризопод несет на себе следы этого предполагаемого этапа развития - комплекс терробионтных видов (*Schoenbornia humicola* + *Plagiopyxis declivis* + *Centropyxis sylvatica*) и видов, характерных для ксероморфной стадии болотообразования (*Trigonopyxis arcuata sensu lato* + *Pseudodiffugia gracilis* var.*terricola* + *Euglypha ciliata* f.*glabra* + *Nebela bohémica*).

Глубина 40-36 см. Активизация болотообразования, сопровождающаяся затуханием процессов минерализации органического вещества и его накоплением. Некроценоз тестаций представлен 26 видами и инфравидовыми формами, доминирует *N.militaris*. Высокая плотность *S.humicola* указывает на наличие относительно ксероморфных условий, сопровождающихся деструкцией органики. Это предположение подтверждается находками ксерофильного вида *T.arcuata*.

Слой 35-31 см. Основные черты динамики населения ризопод - резкое возрастание видового богатства раковинных амёб - 47 видов, вариететов и форм, увеличение их плотности. Безусловное доминирование *N.militaris*. Весь комплекс видов и родов тестаций (*Corythion*, *Pseudodiffugia*, *Diffugiella*, *Schoenbornia*, *Euglypha*, *Assulina*, *Trigonopyxis*, *Plagiopyxis*, *Trinema*) говорит о продолжении относительно ксероморфной стадии развития лесной болотной экосистемы.

Слой 30-25 см. Видовой состав некроценоза остается практически без изменений. В составе доминантов кроме *N.militaris* по-прежнему остаются *Trinema lineare*, *Diffugiella oviformis* и *Phryganella acropodia*.

Слой 24-18 см. При сохранении видового состава практически без изменений происходит смена доминантов - в колонке впервые в качестве эудоминанта отмечена *Trinema lineare*. Плотность сфагнофильного вида *N.militaris* значительно снижается (в 2 раза меньше, чем у *T.lineare*). В число субдоминантов входят такие ксерофильные виды как *T.complanatum*, *Diffugiella oviformis* и *D.voegti*. В инфравидовом комплексе *Trinema lineare* появляются вариететы, например *T.lineare* var.*truncatum*, характерные для автоморфных местообитаний. Основной вывод, следующий из анализа изменений в структуре населения тестаций - усиление ксероморфизма.

Слой 17-14 см. Рост плотности сфагнофильного вида *N.militaris* (почти в 2 раза выше плотности *T.lineare*), который можно охарактеризовать как инверсию видов-эудоминантов по сравнению с нижележащим слоем, свидетельствует о возрастании гидроморфизма.

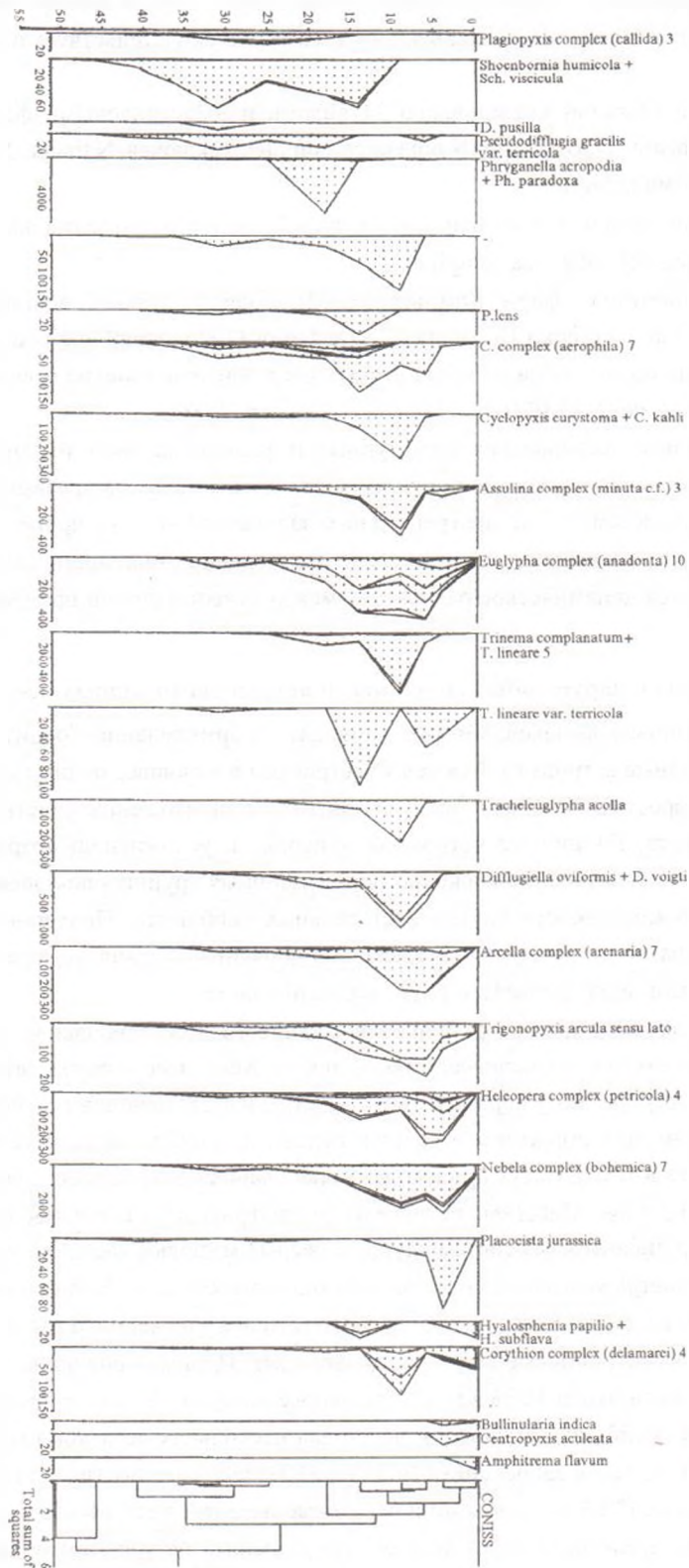


Рис. 6.42.

Слой 13-9 см. Резкое увеличение плотности *Trinema lineare*. При этом в составе доминантов остаются *N.militaris* и *D.oviformis*. Некоторое снижение видового богатства также свидетельствует о возможном ослаблении гидроморфизма.

Слой 8-6 см. Сообщество тестаций представлено 34 видами и инфравидовыми формами. Доминирует *N.militaris*, субдоминанты - *T.lineare*, *D.oviformis*, *N.bohemica complex* (включая *N.tincta*, *N.collaris*, *N.parvula*). Часто встречаются *T.arcula*, *E.ciliata f.glabra*.

Слой 5-4 см. Несколько увеличивается видовое богатство - 37 видов и инфравидовых форм. Доминант - *N.militaris*. В числе субдоминантов - *N.bohemica complex*.

Слой 3-0 см. 39 видов, вариантов и форм. Доминируют - *N.militaris*, *T.lineare*, единично встречаются виды *N.bohemica complex* и *T.arcula*. Согласно Hoogenraad и De Groot (1935) подобное сообщество раковинных амёб отличает затененные сырые почвы лесов и берега лесных озер. Близкие выводы можно получить и на основе анализа работ W.Schonborna (1963), O.W.Heal (1964) и K.Tolonen (1986).

Таким образом, комплексные исследования структурных и функциональных изменений в сообществах еловых лесов под влиянием избыточного увлажнения показывают, что несмотря на чрезвычайно глубокие перестройки во всех компонентах экосистем в ходе прогрессивного заболачивания, эти процессы могут носить реверсивный характер. В целом, в специфических условиях слабо расчлененной моренной равнины, на длительных временных интервалах наблюдается динамическое равновесие между естественными процессами заболачивания и осушения.

6.4.4.с. Демутационные процессы в нарушенных сплошными ветровалами еловых лесах

Кроме единичных и групповых вывалов, которые приводят к формированию "окон", для лесного массива заповедника характерны сплошные ветровалы. Массовые ветровалы в условиях заповедника вызваны ветрами ураганного характера со скоростью 20 м/сек и более, и приводят к уничтожению участков леса практически безотносительно границ сообществ. Единичные ветровалы приводят к усложнению возрастной структуры и формированию разновозрастных древостоев, обновлению популяционных группировок элементов растительности, способствуют поддержанию мозаичности внутри растительных сообществ. Почвенный покров при этом изменяется локально, внутри типа леса, образуется ветровально-почвенный комплекс, представляющий собой специфическое сочетание элементов микрорельефа и развитых на них почв.

Массовые вывалы обуславливают полное разрушение сообществ. Восстановление коренной структуры происходит через ряд сукцессионных стадий, включая и смену пород. Массовые вывалы, затрагивающие площади, соизмеримые с площадью водосбора, могут приводить к существенным изменениям на ландшафтном уровне. Как следствие, процесс восстановления структуры и состава исходных сообществ значительно замедляется. В зависимости от исходного типа леса также могут происходить специфические процессы, связанные с изменением водного режима локальных участков. Массовые ветровалы рассматриваются как наиболее значимый естественный средообразующий фактор динамики экосистем крупных лесных массивов таежной зоны.

За последние тридцать лет ветра ураганной силы, вызывающие массовый ветровал и бурелом, отмечались в 1969, 1987 и 1996 годах. Наиболее сильное нарушение лесного массива заповедника вызвал ураган 1987 года. Скорость ветра достигала 20-23 м/сек, основные ветра – юго-западные. Площадь сплошных ветровалов (категория погибших насаждений) составила около 10 % в целом по заповеднику, и 16 % - по северному лесничеству, где площадь отдельных участков погибших насаждений достигала нескольких десятков гектар. Всего было повреждено в различной степени 66 % лесов заповедника (рис. 6.43). Более всего пострадали осинные леса (74.5 % площади всех осинников), еловые (72.3 % ельников) и березовые леса (65.7 %). Менее всего – сосновые леса (8.2 %). По степени повреждения древесного яруса леса можно разделить на три категории. К первой (слабая степень повреждения) относятся леса, имеющие от 10 до 30 % запаса буреломных и ветровальных деревьев, ко второй (средняя степень повреждения) – имеющие поврежденных деревьев 31 – 50 % запаса, к третьей (сильная

степень повреждения) – имеющие поврежденных деревьев 51 % запаса и более до полного разрушения древесного яруса.

Среди поврежденных ветровалом участков леса первой группы составили 39 %, второй – 17.7 %, третьей группы – 6.1 %. Причем, во всех категориях повреждения преобладают еловые и осиновые леса (табл. 6.24).

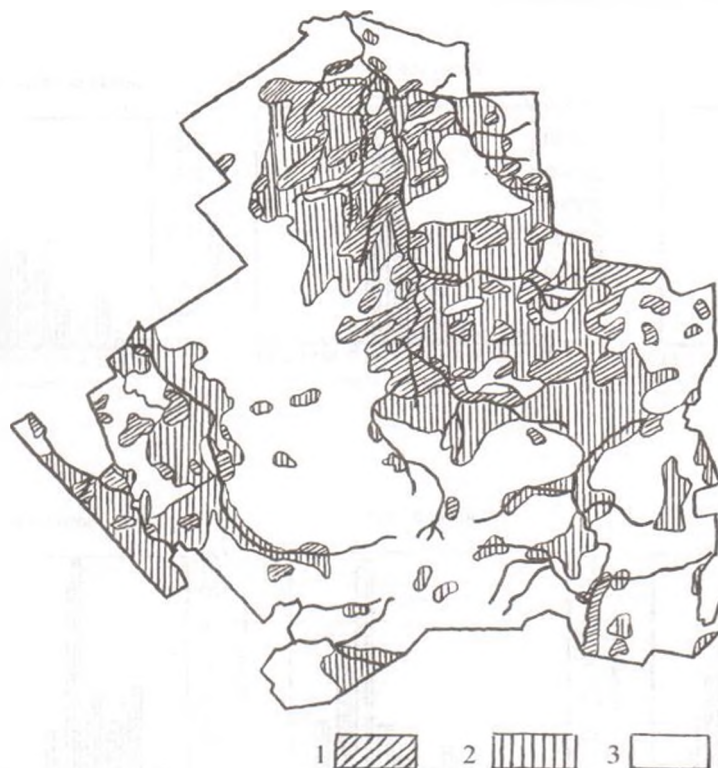


Рис. 6.43. Поврежденность ветровалами лесного массива заповедника на 1990 год.

1 – сильная степень повреждения; 2 – средняя степень повреждения; 3 – слабая степень повреждения и не нарушенные леса

Fig. 6.43. The degree of forest damage in the Nature Reserve in 1990.

1 – strong degree (volume of damaged trees ≥ 51 % from total); 2 – intermediate degree of damage (31 – 50 %); 3 – small degree of damage (10 – 31 %)

Таблица 6.24. Распределение площади лесов (в %) по степени поврежденности ветровалом.

Table 6.24. The square of different forest stands' types in the relation to the degree of forest damage

Лесообразующая порода Dominated species in tree layer	Степень поврежденности. % от площади лесов The degree of forest damage, % of forested area		
	I	II	III
<i>Pinus sylvestris</i>	8.1	1.0	0.1
<i>Picea abies</i>	42.2	23.1	7.0
<i>Populus tremula</i>	41.3	24.4	8.8
<i>Betula pendula et pubescens</i>	45.3	14.1	6.3
<i>Alnus glutinosa</i>	32.2	2.4	0.5
<i>Alnus incana</i>	42.7	10.3	5.8

Анализ изменений распределения площадей лесов по классам возраста (рис. 6.44) показал, что сокращение площади осинников (на 29.6 %), ельников (на 9.6 %), а также черноольшатников произошло за счет спелых и

перстойных древостоев. В то время как сокращение площадей березняков и сероольшатников произошло за счет молодняков и средневозрастных насаждений. При этом произошло некоторое увеличение площадей березняков с древостоями старших возрастов. Это объясняется тем, что при частичном разрушении осиновых лесов, имеющих в своем составе значительную долю березы, последняя, как более ветроустойчивая порода, сохранилась и стала преобладать в составе древостоя.

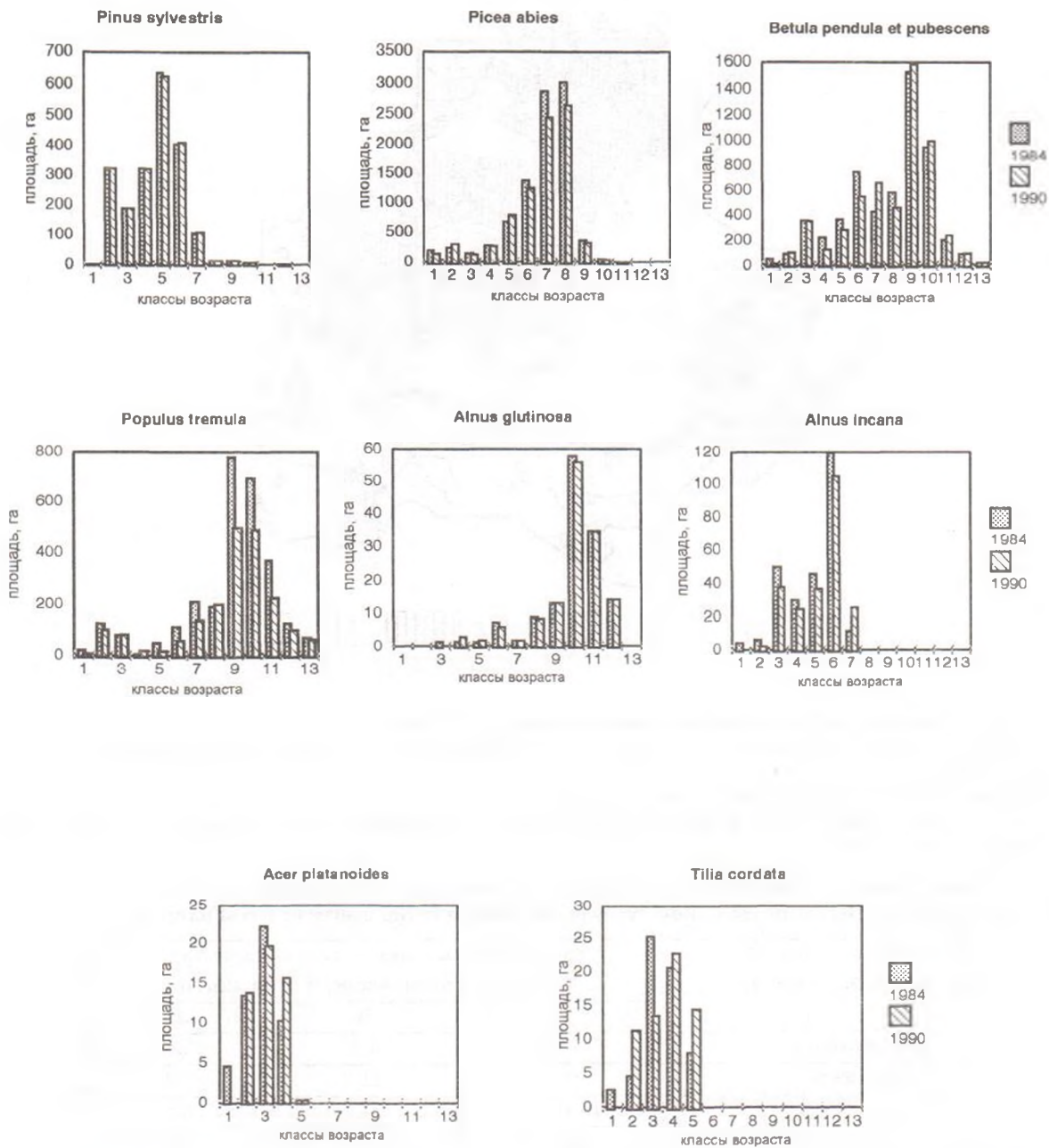


Рис. 6.44. Изменение распределения площади древостоев различного класса возраста для основных лесобразующих пород после массового ветровала.

Fig. 6.44. Changes in the area occupied by the main tree species stands of different age classes after the windfall

Распределение площади нарушенных древостоев в зависимости от типа леса и условий местопроизрастания (табл. 6.25) показывает, что нарушению подвергаются большей частью высокопродуктивные древостои богатых местообитаний (Ельники неморальные, неморально-кисличные), хорошо дренированных местообитаний (Ельники кисличные), влажных местообитаний (Ельники травяно-болотные) и вдоль русел рек (Ельники страусниковые).

Таблица 6.25. Распределение площади групп типов словых лесов в % по степени поврежденности ветровалом

Table 6.25. The area distribution (%) of the main associations in the relation to the damage degree

Группа типов леса	Степень повреждения в %		
	I категория	II категория	III категория
Ельники неморальные Rhodobryo-Piceetum	36,9	27,9	8,3
Ельники неморально-кисличные Quercu-Piceetum	39,7	31,3	12,4
Ельники кисличные Eu-Piceetum typicum	48,8	26,1	7,8
Ельники черничные Eu-Piceetum myrtillosum	43,2	22,3	4,5
Ельники сфагново-черничные Eu-Piceetum sphagnetosum	37,9	4,4	1,7
Ельники сфагновые Sphagno-Piceetum	28,8	9,5	3,4
Ельники травяно-болотные Climacio-Piceetum	46,7	21,9	6,8
Ельники страусниковые Alno incanae-Piceetum	7,5	48,9	-

Таким образом, ураган 1987 года стал мощным дестабилизирующим фактором, прервав эволюционное развитие лесного массива. Наряду с общим сокращением площади лесов и уменьшением на 30 % общего запаса древостоев, изменилась их возрастная структура, снизился средний возраст (табл. 6.26), резко снизилась доля старовозрастных лесов. В целом произошедшие изменения определили ход дальнейшей динамики лесов заповедника.

Таблица 6.26. Изменение площади ветровалов и среднего возраста ели в первом ярусе за период 1939-1990 г.г. на модельной территории

Table 6.26. Changes in the windfall area (1 – ha, 2 - %) and average age of spruce trees in the first layer (3) during the period of the years 1939-1990 on the model territory.

год	Площадь вывалов, га (1)	% от модельной территории (2)	Средний возраст ели в первом ярусе (3)
1939	14.30	0.30	82.5
1972	180.60	3.85	115.7
1984	326.36	6.68	130.6
1990	2591.06	52.17	116.2

Одна из задач многолетних наблюдений за естественной динамикой лесов является оценка степени и глубины изменений, вызываемых сплошными ветровалами на территории заповедника на уровне отдельных био-

геоценозов, выявление направления динамических смен, определение степени обратимости процессов. На сплошных ветровалах полное разрушение древесного яруса приводит к механическому повреждению и уничтожению части подроста и подлеска, нарушает и частично уничтожает растительность нижних ярусов. Здесь резко изменяются режимы среды (освещенность, тепловой и водный режим почвы). Формируется своеобразный рельеф, в котором сочетаются западины и бугры вывалов с небольшими участками ненарушенной или слабо нарушенной почвы. В этом случае почвенный покров будет представлен сразу тремя группами почв: ненарушенными, сохранившими свой габитус на различных позициях микрорельефа; скальпированными - в понижениях; насыпными, аномальными - на буграх. Важным фактором, влияющим на динамику растительности и почвообразовательный процесс, также является поступление большого количества органической массы в почву и обогащение верхних горизонтов дополнительным количеством таких элементов, как кальций, калий, частично фосфор, поступающих из нижележащих более тяжелых по гранулометрическому составу иллювиальных горизонтов почвы.

В совокупности все эти факторы нивелируют различия в лесорастительных условиях исходных типов сообществ и определяют общую направленность сукцессионных процессов в пределах более крупных синтаксонов. Вместе с тем, в пределах одного типа сообществ дифференциация и направленность сукцессий определяется исходной мозаичностью структуры и степенью сохранности подроста, подлеска и элементов нижних ярусов. При улучшении светового режима и снятия конкуренции со стороны древесного яруса, оставшаяся часть подроста и подлеска получает преимущества, и реагирует значительным улучшением своего роста. В то же время, реакция популяций видов травяно-кустарничкового яруса в большей степени определяется механическими повреждениями почвенного покрова, чем конкурентными взаимоотношениями.

На графиках (рис. 6.45-6.46) представлены изменения структуры и видового состава нижних ярусов на ранних стадиях послеветровальной сукцессии на примере сообществ неморально-кисличных ельников, в различной степени поврежденных ветровалом. В анализе использованы последовательные описания следующих постоянных пробных площадей: подверженных сплошному разрушению во время ветровала 1969 г. (пп № 7, на рисунке - А) и 1987 г. (пп № 32, рис. - В); с частично разрушенным древостоем (80 %) во время ветровала 1987 года (пп № 42, рис. - D), а также с разрушенным древостоем в результате единичных и групповых вывалов (60 %) и последующим полным разрушением в 1987 г. (пп № 37, рис. - С). Во всех случаях на первых стадиях (2-3 года) сохраняется ядро видов, характерных для неморально-кисличных ельников. Снижение проективного покрытия и встречаемости отдельных видов, фитоценотической значимости ЭЦГ происходит как за счет механических повреждений, так в результате изменений условий среды. Обычно это снижение сопровождается уменьшением видового богатства за счет выпадения теневыносливых и нитрофильных видов. Снижение фитоценотической значимости наблюдается и среди неморальных и бореальных видов.

Дальнейшее снижение проективного покрытия и встречаемости видов происходит за счет разложения ветровальных деревьев, осыпания хвои, коры и мелких веток. В местах концентрации опада образуются «мертвые зоны», где полностью подавляются травянистые растения и мхи. Здесь создаются и благоприятные условия для семенного возобновления ели и березы.

Максимум видового разнообразия приходится, как и в случае с единичными вывалами и вырубками, на третий год сукцессии, когда популяции пионерных видов получают условия для массового развития. Снижение видового разнообразия на пятый год сукцессии объясняется развитием подроста и подлеска, в том числе малины, а также массовым опаданием коры, веток, хвои, обсыпанием комлей вывалов. На пп № 37 эти процессы не так выражены, как на других объектах, поскольку заселение пионерных видов началось уже до полного разрушения древостоя в отдельных окнах. Увеличение видового разнообразия на 9-10 год наблюдений объясняется дифференциацией местообитаний в ходе формирования ярусов сообщества, хотя разнообразие ЭЦГ при этом снижается (рис.6.46). Например, сокращается или исчезает группа кислицы, теряют свою значимость крупные папоротники. В случае полного резкого разрушения древостоя, эти явления выражены еще более резко и явно.

Пионерные виды и крупные папоротники сохраняют свою значимость и после десяти лет сукцессии, однако общая фитоценотическая значимость видов остается низкой. Существуют здесь условия и для внедрения луговых и рудеральных видов. Долгосрочные наблюдения позволяют прогнозировать развитие сообщества на более продолжительные сроки. После 20 лет развития (рис. 6.45-46А) видовое разнообразие и покрытие нижних ярусов уменьшаются за счет выпадения пионерных и нитрофильных видов. По мере смыкания древостоя и вымывания накопленной органики, увеличивается фитоценотическая значимость видов относительно бедной кисличной группы и группы мелких папоротников. Видовое разнообразие увеличивается при уменьшении разнообразия ЭЦГ.

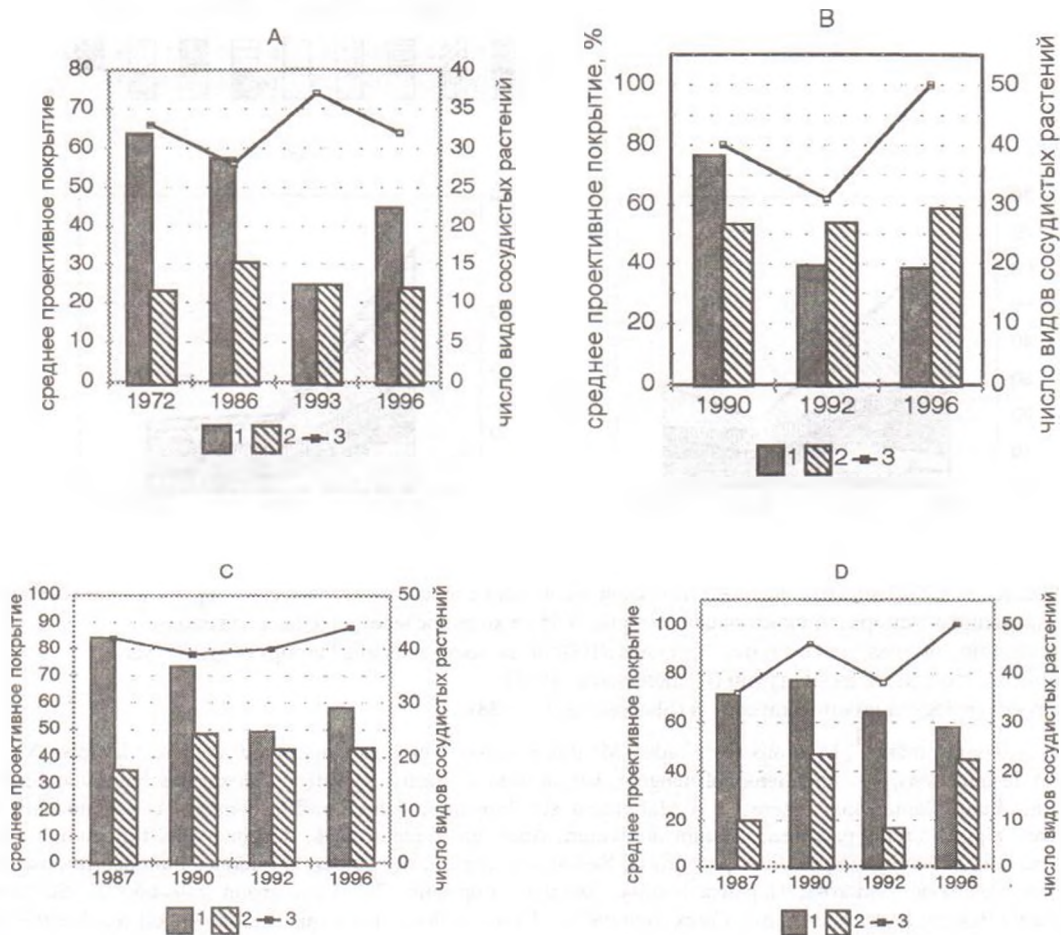


Рис. 6.45. Изменение проективного покрытия травяно-кустарничкового (1) и мохового (2) ярусов и числа видов (3) сосудистых растений в ельниках неморально-кисличных различной степени нарушенности в ходе послеветровальной сукцессии. А – древостой полностью разрушен в 1969 году, В – полностью разрушен в 1987 году, С – частично разрушен ранее и полностью разрушен в 1987 г., D – на 80 % разрушен в 1987 году. Описания С и D в 1987 году проведены до ветровала.

Fig. 6.45. Changes in the grass layer (1) and moss layer (2) cover (%) and number of vascular plants species in *Quercus-Piceetum* communities of different degree of damage during succession. A – totally destroyed during storm in the 1969; B – totally destroyed during storm in the 1987; C – partly destroyed before and totally destroyed in 1987; D – partly (80 %) destroyed in 1987. For the permanent plots C and D survey was done in the 1987 before the storm.

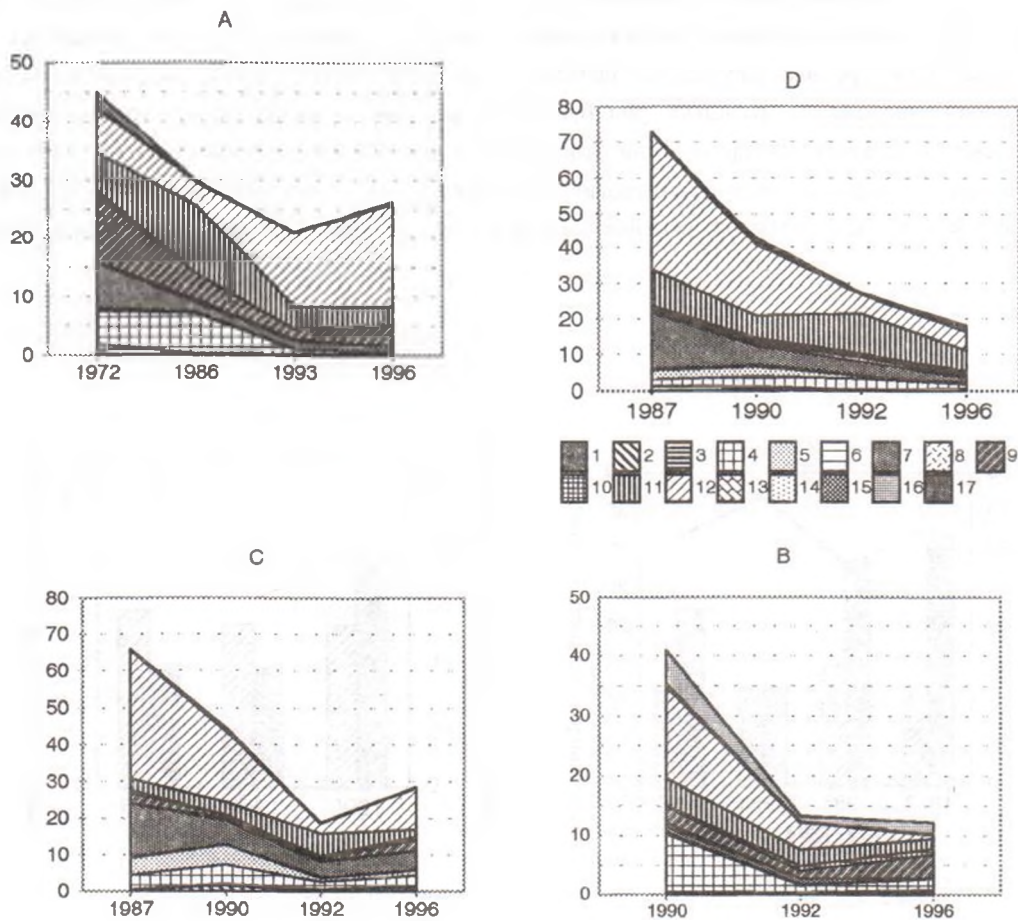


Рис. 6.46. Изменение коэффициента фитоценотической значимости эколого-ценотических групп видов сосудистых растений в ельниках неморально-кисличных (см. рис. 6.45) в ходе послеветровой сукцессии.

Fig. 6.46. The changing of Tuexen index (cover*frequency/100) of the socio-ecological groups of grass layer.

Состав эколого-ценотических групп (Шапошников, 1988):

The socio-ecological groups composition (Shaposhnikov, 1988):

1 – *Cardamine amara*¹¹, *Myosotis scorpioides*, *Mentha arvensis*, *Veronica longifolia*, *Campanula latifolia*, *Viola palustris*, *Carex brunnescens*; 2 – *Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*, *Stachys sylvatica*, *Adoxa moschatellina*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*; 3 – *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*; 4 – *Equisetum sylvaticum*, *Circaea alpina*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum*, *Aconitum septentrionale*, *Geum rivale*, *Filipendula denudata*; 5 – *Mercurialis perennis*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria nemorum*; 6 – *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Anemone nemorosa*, *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum*; 7 – *Lamium galeobdolon*, *Stellaria holostea*, *Milium effusum*, *Festuca altissima*, *Carex digitata*; 8 – *Cinna latifolia*, *Paris quadrifolia*, *Angelica sylvestris*, *Ranunculus cassubicus*; 9 – *Thelypteris phegopteris*, *Gymnocarpium dryopteris*; 10 – *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Fragaria vesca*, *Melica nutans*; 11 – *Dryopteris dilatata*, *D.carthusiana*; 12 – *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*; 13 – *Vaccinium myrtillus*, *Linnæa borealis*, *Vaccinium vitis-idea*, *Luzula pilosa*, *Pyrola rotundifolia*, *Goodyera repens*, *Orthilia secunda*; 14 – *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*; 15 – *Scirpus sylvaticus*, *Lysimachia vulgaris*, *Caltha palustris*, *Carex rostrata*, *Comarum palustris*, *Menyanthes trifoliata*; 16 – *Juncus effusus*, *Epilobium adenocaulon*, *Chamerion angustifolium*, *Carex canescens*, *Galeopsis bifida*, *Tussilago farfara*; 17 – *Deschampsia caespitosa*, *Hypericum perforatum*, *Galeopsis speciosa*

¹¹ Названия растений приводятся по Н.А.Миняев, Г.Ю.Конечная Флора Центрально-Лесного государственного заповедника. Л.:Наука, 1976. – 104 с.

Участки массовых вывалов отличаются высокой пестротой почвенного покрова на более продолжительных отрезках времени (в первые 100 лет), по сравнению с растительным покровом. Но уже примерно через 200 лет восстанавливается в общих чертах структура почвенного покрова, характерная для данного типа леса. Более длительный срок сохраняется сложный микрорельеф участка, по которому с достаточной долей вероятности можно диагностировать рассматриваемое явление. В профиле почв можно достаточно долго наблюдать остатки нарушений почвенной массы, следы ветровальных педотурбаций. Особенно долго сохраняются следы массовых вывалов лиственных древостоев, когда почвенная масса нарушена вплоть до горизонтов, вскрывающих верхнюю толщу моренных отложений. В общем случае для условий ЦЛБГЗ на участках, подвергшихся массовым вывалам, независимо от конкретного сукцессионного ряда, в конечном итоге формируются почвенные комбинации дерново-палевоподзолистых и палевоподзолистых в различной степени гумусированных почв (ряд нормального увлажнения) и серо- и белоподзолистых и торфянисто(торфяно)-серо- и белоподзолистых в различной степени оглеенных почв (ряд избыточного увлажнения).

Направленность и скорость восстановительной сукцессии определяется большим числом факторов, включающих: тип исходных местообитаний, размер нарушенных территорий, характер погодных условий, степень нарушенности, наличие источников диаспор растений различных групп (пионерных, рудеральных, луговых и пр.). В некоторых случаях возможна задержка развития сообщества на определенных стадиях. Например, в случае быстрого развития популяций дерновинных злаков, вероятен вариант наличия непродолжительной луговой стадии. В этом случае образуется дерново-луговая почва с горизонтом A_d . В случае климатически обусловленного начала процесса прогрессивного заболачивания возможно даже формирование полугидроморфных (болотно-подзолистых) почв. Однако, нами такие варианты описаны не были. В условиях хорошего дренажа и без переувлажнения на участке массового ветровала на месте подзолистой может образоваться дерново-подзолистая почва с четко выраженным гумусово-аккумулятивным горизонтом A_1 . Здесь могут развиваться элементы растительности с преобладанием неморальных видов. При восстановлении исходного типа леса эта почва постепенно перейдет в исходную подзолистую. В настоящий момент нет оснований констатировать наличие процесса неморализации лесов на местах массовых вывалов. В целом, могут быть выделены следующие естественные динамические процессы в лесных экосистемах в связи с катастрофическими ветровалами:

1. Массовый ветровал приводит к инициализации разнонаправленных процессов в экосистемах еловых лесов, проходящих на фоне отсутствия исходных границ сообществ.
2. Воздействие случайных процессов и многих факторов на экосистемы в ходе сукцессии приводит к различной степени проявления того или иного процесса, что приводит к формированию разномасштабной мозаичности, определяющей поддержание видового и ценотического разнообразия лесов.
3. Общая тенденция развития экосистем еловых лесов определяется сочетанием более консервативных черт ландшафта (геология, гидрология, геоморфология), что в итоге приводит к нивелировке воздействия ветровала и восстановлению коренной структуры еловых лесов.

6.4.4.d. Пирогенные сукцессии в еловых лесах

Лесные пожары, будучи неперiodическим явлением, рассматриваются как действенный экзогенный фактор современной динамики, определяющий локальные смены лесных биогеоценозов заповедника. Помимо прямого (полное или частичное выгорание древостоя, почвенного покрова, опада и подстилки, последующее выпадение отмерших стволов, образование пирогенного горизонта, состоящего из обуглившегося материала), пожары оказывают косвенное влияние на экосистему (изменение водного и теплового баланса БГЦ, приводящего, как правило, к поднятию уровня грунтовых вод, застою влаги на поверхности почвы вследствие уплотнения верхних горизонтов, что в совокупности вызывает развитие заболачивания; изменение химических свойств почвенного профиля в результате "пирогенного удара", - повышение pH, увеличение содержания зольных элементов

и др.). В случае полного сгорания органического вещества на поверхности почвы накапливается избыточное количество "мертвого" органического вещества и запускаются механизмы послепожарных сукцессий.

Изучение хода современных пирогенных сукцессий позволит понять процессы формирования почвенного и растительного покрова заповедника в прошлом. По историческим данным, лесные пожары являлись значимым фактором динамики экосистем еловых лесов изучаемой территории в период развития подсечно-огневого земледелия. С определенной точностью о масштабах этого явления в прошлом судить трудно из-за отсутствия документальных данных. При этом угли встречаются в почве повсеместно. В 20 веке документированы крупные пожары (до сотен гектар) в 1901 и 1939 годах. В другие сухие годы площадь пожаров не превышала 0,1 % территории заповедника. В настоящее время, согласно лесоустройству 1984 года, 77,7 % лесов заповедника относятся к 3-ему классу пожарной опасности, а остальная часть лесов ко второму классу. Опасность возникновения пожаров резко возрастает лишь в годы острых засух. Так, в засушливые 1938-39 годы площадь лесных пожаров составила около 2 % (338 га) территории заповедника. В последующие годы наблюдались отдельные случаи возгорания леса в период закрытия заповедника (1951-61). Последний пожар произошел в 1992 году в 75-м квартале Южного лесничества заповедника. Общая площадь пожара составила около 7 га. На примере этого случая в данном разделе приводятся некоторые результаты исследований почв (строения профилей, морфологии, химических свойств) и данные об изменениях комплексов почвенной мезофауны гари на ранних стадиях сукцессии.

Пожар затронул два лесотаксационных выдела - ельник сфагново-черничный на торфянисто-серосреднеподзолистой грунтово-глееватой почве и ельник неморально-кисличный на дерновопалевосреднеподзолистой старопашотной среднегумусированной грунтово-оглеенной почве. Гарь представляет собой бурелом с островками мертвых следов. За три года (1992-1995) выпало около 85% древостоя. Проективное покрытие валежа достигает 80%. Не выпавшие мертвые деревья локализованы в северо-восточной части гари. Поверхность под ними покрыта сплошным слоем хвои и веток. Около 20% свободного от валежа пространства занимают западины вывалов.

В соответствии с взаимным расположением фоновых типов леса были намечены две линии от края гари к ее центру, на которых были описаны фоновые почвы и различные участки гари: под валежом и на свободных от выпавших деревьев пространствах, в центре гари и по ее периферии.

Участок 1 (или серия 1) - ельник сфагново-черничный - фоновая торфянисто-серосреднеподзолистая грунтово-глееватая почва: T1--T2--T3--A2h--A2cep--A2Bg--Bg;

гарь - T1--Pr--T2--T3--A2h--A2cepг--A2Bg--BG.

Участок 2 (или серия 2) - ельник неморально-кисличный - фоновая дерново-палевосреднеподзолистая среднегумусированная старопашотная грунтово-оглеенная почва: L--F--AO--A1ст.пах--A1A2ст.пах--A2пал--A2B--B1г--B2г;

гарь - L--Pr--A1A2ст.пах--A2пал--A2Bg--B1г--B2г.

Для гари в целом характерны: мощный послепожарный горизонт L, сплошной слой опада на участке 2 и под сохранившимися фрагментами древостоя участка 1, наличие пирогенного горизонта Pr, представляющего собой спекшиеся и обугленные остатки органических горизонтов, допожарного опада и напочвенного покрова. Мощность Pr колеблется от 1,5 до 3 см, разложенность и плотность его выше на участке 2, где материал подвергался более сильному обжигу. Кроме того, здесь он практически гомогенен, не содержит крупных углей. Пористость органических горизонтов в почвах гари ниже, а плотность - выше, чем в фоновых разрезах.

Для оценки степени гидроморфизма почв различных участков гари и фона была исследована глубина начала оглеения профиля. Этот показатель четко показывает глубину, на которой начинается преобладание анаэробных процессов, характерных для длительно переувлажненных местообитаний. Сопоставление полученных данных для гари и фоновых участков показало, что уровень начала оглеения после пожара изменяется (повышается по сравнению с фоном) и остается таковым только при определенных условиях:

- Оглесение начинается непосредственно под органомогенными горизонтами там, где поверхность торфянисто-подзолистых почв в результате пожара лишена напочвенного покрова и засыпана опадом, который препятствует поселению растительности и затрудняет влаго- и газообмен между почвой и атмосферой. На этих участках возможно усиление торфообразования.
- В западинах вывалов и на пониженных участках оглесение в первые годы начинается практически под слоем опада и может опускаться вниз по профилю по мере образования новых органомогенных горизонтов и выщелачивания этих элементов микрорельефа.
- Оглесение подходит почти к самому органомогенному слою там, где при тушении пожара верхние горизонты были сдвинуты, деформированы и перемешаны. В данном случае налицо антропогенное усиление гидроморфизма.

Определение запасов органомогенных горизонтов почв фоновых и гаревых участков показало, что суммарные средние запасы примерно одинаковы в базовых фоновых и гаревых разрезах для каждой из двух исследованных серий (табл. 6.29). В серии 1 (ельник сфагново-черничный, торфянисто-сероподзолистая почва) запасы горизонта P_г в 1,9 раза ниже, чем фонового оцеса. Запасы нижележащих T₂ и T₃ на гари, напротив, в 1,3 раза выше. При этом средняя суммарная мощность органомогенного слоя в фоне серии 1 составила 17,9 см, а на гари - 8,3 см, т.е. средняя плотность его на гари в 2 раза превышает фоновую. Разница складывается из различий плотностей пирогенного и фонового оцесов (в 3 раза) и торфянистых горизонтов (в 1,4 раза).

Иная картина наблюдается при анализе данных по серии 2 (ельник неморально-кисличный, дерново-палевоподзолистая старопашотная почва). Запасы органического вещества здесь, как и следовало ожидать значительно ниже, чем на участке 1. В фоне они составили 36,57 т/га против 129,12 т/га в серии 1. На гари - 37,4 и 130,24 т/га соответственно. При этом средние запасы горизонта L на гари в 4,6 раза превышают фоновые. Это компенсирует малые средние запасы горизонта P_г, которые меньше суммы средних запасов F и АО в 1,7 раза. Большие запасы L складываются из опада погибших в результате пожара деревьев, этим же объясняется более высокая плотность этого горизонта по сравнению с фоновой (в 2,5 раза).

Таким образом, через три года после пожара наблюдается полное соответствие запасов органомогенных горизонтов почв фона и гари. Однако на двух рассмотренных участках это объясняется разными причинами. В торфянисто-сероподзолистой почве уплотняются все органомогенные горизонты, их доля в запасах увеличивается с 64 до 82%. В дерново-подзолистой почве резко возрастает количество L и его плотность, доля L в запасах увеличивается с 11 до 49%. В силу исходных различий структуры горизонтов для торфянисто-подзолистых и дерново-подзолистых почв определяющее значение имеют разные факторы. Если для торфянисто-подзолистой почвы это - предполагаемая деструкция верхней части оцеса, то для дерново-подзолистой гораздо важнее одновременное поступление большой массы опада.

Некоторые результаты химического анализа почв приведены в таблице 6.27. В серии 1 рН водн. и рНсол. органомогенных горизонтов на гари выше фоновых на 0,3-0,4 единицы рН. Напротив, минеральные горизонты на гари кислее на 0,9-1,1 (рНводн.). Эта разница существует и для рНсол. и сохраняется вниз по профилю вплоть до горизонта BG.

В серии 2 как постпирогенный опад, так и горизонт P_г, кислее фоновых органомогенных горизонтов (в L гари рНводн. меньше фонового на 0,6). В нижележащих горизонтах эта разница исчезает. Низкие значения рН в горизонте L на гари объясняются преобладанием после пожара кислого хвойного опада над нейтральным листовым.

Содержание углерода в пирогенном горизонте серии 1 составило 46-52%, в серии 2 - только 10,7%. В минеральных горизонтах серии 2 гари углерода меньше, чем в фоне, в 1,5 раза (A1A2) и в 4 раза (A2).

Таблица 6.27. Некоторые химические свойства почв грезлетней гари.

Table 6.27. Some chemical characteristics of the soils in the fire area after three years

Разрез	Положение	Горизонт	C%	N%	C/N	Зола%	Ч.зола%	pH _{H2O}	pH _{KCl}	H гидр.	Ca+Mg%	Ca%	Mg%
01\95	фон.	очес				6,09	3,21	4,70	3,80		0,42	0,33	0,10
	торфянисто	T 1				13,09	5,11	4,62	3,71				
	сероподзолистая	T2						4,71	3,82				
	грунтово глееватая	T 3					4,70	3,95					
		A2h'	6,50	0,19	34			5,40	3,83	10,50	0,20		
		A2h''	1,74	0,08	22			4,50	4,21	4,82	0,30	0,18	0,13
		A2	0,79	0,02	40			5,85	4,65	2,16	0,35	0,20	0,15
		A2Bg	0,33	0,04	8			6,15	4,76	1,46	0,40	0,30	0,10
		Bg						6,80	6,45	5,03	0,40	0,28	0,13
02\95	перспаханная	L+очес				24,55		4,80	4,00				
	полоса по краю	Omix	32,50	1,08	30			5,10	3,85				
	гари	A2hg	2,30	0,08	29			5,05	4,00				
		A2g						5,84	4,76	2,25			
		A2Bg	0,99	0,08	12								
03\95	гарь	очесPr	46,30	0,27		25,47	16,98	5,10	4,15		0,62	0,44	0,19
	торфянисто-	T2+T3		0,74		55,74	7,42	6,30	3,65		0,34	0,24	0,10
	пирогенная	A2h	4,40	0,16	28			4,84	3,82		0,30	0,15	0,15
		A2g	0,85	0,05	19			4,90	4,26	3,96	0,23	0,13	0,10
		A2Bg											
		BG						5,68	4,29	2,16	0,30	0,25	0,05
03A\95	прикопка	L				11,56		5,01	4,07				
	под упавшей	A Pr	50,60	1,28	40	26,48		4,85	3,95				
	елью	T3						4,69	3,85				
04A\95	западина	T2 Pr	57,57	1,65	35			5,20	3,71				
	вывала	T3 Pr	25,30										

Разрез	Положение	Горизонт	C%	N%	C/N	Зола%	Ч.зола%	pH _{H2O}	pH _{KCl}	H гидр.	Ca+Mg%	Ca%	Mg%
11\95	фон,	L				9,70	7,54	6,35	5,80		1,70		
	старопахотная	F				10,97	6,66	5,83	5,25		0,93	0,87	0,06
	дерново-среднеспод-	AO	34,40	1,45	24	43,67	10,25	5,01	4,32		0,67		
	золистая	A1A2	4,70	0,13	38			4,60	3,87		0,40	0,30	0,10
		A2h	3,70	0,13	28			5,25	4,40				
		A2B	2,40	0,11	22			5,50	4,58	3,56	0,38	0,25	0,13
		B1g	0,41	0,06	7			6,93	6,32	0,72	0,50	0,40	0,10
		B2g						7,77	7,65		0,38	0,30	0,08
12\95	гарь, торфянисто-	Ah A2gh	38,70	0,30				4,53	4,10				
	слабо-пирогенная												
		A2Bgh	2,70	0,10	27			5,15	4,46	5,48			
13\95	гарь, старопахотная	L				10,13	5,80	5,70	5,00		1,38	1,23	0,15
	пирогенная	A Pr	10,75	0,62	17	79,90	12,76	5,75	5,65		0,78		
		A1A2	3,20	0,16	20			4,80	4,05	8,28	0,25	0,20	0,05
		A2	0,56	0,04	14			5,30	4,55	2,80	0,31	0,30	0,01
		A2Bg						6,05	4,95		0,60	0,50	0,10
14\95	гарь, старопахотная	L+A Pr	22,60	1,04	22	61,42		5,65	4,55				
	пирогенная	APr с выв.	52,60	0,92	57			4,18	3,30				
		A2 с выв.	7,20	0,20	37			3,90	3,48				

Таблица 6.28. Зольный состав органических горизонтов почв трехлетней гари.

Table 6.28. Ash composition of the soil organic horizons in the fire area after three years.

Разрез	Положение	Образец	Зольн. %	Ч.зола %	Примеси %	R2O3	Si аморф.	P	K	Ca	Mg	Ca+Mg
01\95	фон. торфянисто- сероподзолистая	очес	6,09	3,21	2,88	0,83	следы	0,2	0,22	0,35	0,09	0,44
		T 1	13,09	5,11	7,98	0,75	следы	0,8	0,33			
		T2+T3	56,41	51,25	5,16	61,88	следы	0,3	0,22			
03\95	гарь торфянисто- пирогенная	очесPg	25,47	16,98	8,49	3,02	следы	0,1	0,21	0,49	0,14	0,63
		T2+T3	55,74	7,42	48,32	2,49	0,36	0,2	0,14	0,6	0,06	0,66
11\95	фон, старопахот- ная дерновоподзоли- стая	L	9,7	7,54	2,16	1,67	следы	0,3	0,45			1,74
		F	10,97	6,66	4,31	2,38	следы	0,4	0,26	0,9	0,07	0,97
		AO	43,67	10,25	33,42	1,89	следы	0,5	0,23			1,03
13\95	гарь, старопахот- ная пирогенная	L	10,13	5,8	4,33	0,5	следы	0,2	0,23	1,29	0,16	1,45
		A Pg	79,9	12,76	67,14	2,16	1,48	0,3	0,22	2,28	0,09	2,37

Содержание общего азота в Pг-горизонте ниже в 2,7 раза, чем в нижележащем, на участке, где Pг выходит на поверхность. Там, где он перекрывается опадом, содержание азота значительно выше. Профильное распределение азота в минеральных горизонтах примерно одинаково для фона и гари, однако, в дерново-подзолистой почве его несколько больше, чем в торфянисто-подзолистой. Величины C/N как для гари, так и для фона выше на участке 1 (торфянисто-подзолистая почва).

Таблица 6.29. Количественная характеристика органогенных горизонтов почв трехлетней гари

Table 6.29. The quantitative characteristics of the soil organic horizons on the fire area after three years

Разрез	Положение	Образец	Запасы, т/га	Мощность см	Плотн., кг/м.куб
01\95	фон,	очес. ср.	44,72	10,30	43,42
	торфянисто-	станд. откл.	12,59	2,44	6,90
	сероподзо-	T1 ср.	29,08	3,63	80,12
	листая	станд. откл.	17,73	1,89	55,97
		T2 ср.	41,33	3,00	137,75
		станд. откл.	19,43	1,83	99,96
		T2T3	13,99	1,00	139,92
		сумма ср.	129,12	17,93	
03\95	гарь тор-	очесPгср	24,08	2,00	120,41
	фянисто-	станд откл	8,51		
	сероподзо-	T2+T3ср	106,16	6,30	168,51
	листая,	станд. откл.	45,97	2,52	46,10
	пирогенная	сумма ср.	130,24	8,30	
03A\95	гарь,под	L	15,94	1,00	159,36
	вывалом	A Pг	24,36	2,00	121,80
		сумма	40,30	3,00	
11\95	фон,старо-	Lср	4,00	1,10	36,37
	пахотная	стандоткл	1,94	0,22	10,26
	дерново-	Fср	26,16	4,13	63,35
	подзолист.	станд. откл.	12,14	1,65	6,62
		АОср	6,41	0,63	101,71
		станд. откл.	3,64	0,25	79,54
	сумма ср.	36,57	5,86		
13\95	гарь,старо-	Lср.	18,56	2,00	92,78
	пахотная	станд. откл.	7,35		
	дерново-подз	APг ср.	18,84	2,00	94,20
	пирогенная	станд. откл.	9,12		
	сумма ср.	37,40	4,00		

Общая зольность органогенных горизонтов возрастает вниз по профилю (табл. 6.28). При этом зольность Pг в серии 1 в 4,2 раза выше зольности фонового очеса и в 2 раза выше зольности фонового T1. Но уже в T2 и T3 фона и гари общая зольность одинакова - 56,41 и 55,74 % соответственно. В серии 2 зольность Pг - 79,9 для повышенного и 61,42% для пониженного участка гари.

Анализ содержания основных зольных элементов подтвердил литературные данные о выносе из пирогенных горизонтов подвижных калия и фосфора и концентрации там в доступной форме кальция и магния. Особенно значительным оказался вынос фосфора. Его содержание упало в 2 раза по сравнению с фоном в пирогенном и нижележащем горизонтах серии 1 и в 1,25 раза - по сравнению с фоном в Pг серии 2. По калию вынос (содержа-

нис ниже в 1,6 раза) отмечен в Т2 и Т3 серии 1. И по калию, и по фосфору различаются горизонты L серии 2 из-за различной структуры опада. В пирогенных горизонтах обеих серий отмечено повышенное содержание кальция, причем в серии 2 - в 2,4 раза по сравнению с фоном. В серии 1 на гари выше, чем в фоне, содержание магния.

Параллельно с изучением почвенных профилей гари и фоновых участков ельника сфагново-черничного и сльника неморально-кисличного были отобраны образцы для анализа состава и плотности почвенной мезофауны. Изучение почвенной мезофауны проводили методом раскопок и ручной разборки почвы (Количественные методы в почвенной зоологии, 1987).

Пробы отбирали непосредственно над разрезом или рядом с ним. Число проб на гари брали в трехкратной повторности на каждой точке наблюдения, на фоновых участках - в пятикратной повторности.

Результаты можно суммировать следующим образом:

В оторфованной среднеподзолистой почве сльника чернично-сфагнового (серия 1, гидроморфная) в комплексе почвенной мезофауны доминировали представители Aranei - 58% от общей численности и Coleoptera. Кроме пауков, хищники были представлены также Coleoptera и Lithobiidae, сапрофаги - личинками Staphylinidae и Carabidae, Isopoda и единственным видом подстилочного дождевого червя *Dendrobaena octaedra*. Общая плотность составила 57 экз/м².

В расчищенной бульдозером полосе по краю гари (торфянисто-сероподзолистая грунтово глееватая антропогенно измененная почва) преобладали представители Coleoptera - 44%. Численность пауков осталась прежней, но их доля в комплексе снизилась до 33%. Появились фитофаги и фитосапрофаги из Chrysomelidae и Elateridae. Общая плотность достигла 108 экз/м².

Комплекс почвенной мезофауны торфянисто-сероподзолистой пирогенно-нарушенной почвы под гарью представлен теми же группами животных, что и на фоновом участке, но к ним добавились еще и находки Mollusca и Chrysomelidae. Доминировали по-прежнему представители Coleoptera и Aranei. Видовой состав пауков такой же, как на расчищенной бульдозером полосе, но отличен от фонового участка. Общая плотность мезофауны составила 52 экз/м².

Оторфованная серо-подзолистая почва (центр гари). Комплекс почвенной мезофауны в отличие от фонового участка характеризуется находками Mollusca и появлением среди пауков видов, характерных для луговых сообществ - *Xysticus bifasciatus* и *X. audax*. Общая плотность - 44 экз/м².

Почвенная мезофауна дерново-палевоподзолистой старо-пахотной грунтово оглеенной почвы под сльником неморально-кисличным (серия 2, ксероморфная) включает в себя представителей Coleoptera, Carabidae, Lithobiidae, Lumbricidae (*Dendrobaena octaedra*), Aranei. Кроме этих групп животных, характерных и для фоновой почвы гидроморфной серии, найдены также Diplopoda и Mollusca. Видовой состав пауков сходен с почвой ельника сфагново-черничного. Доминируют Coleoptera и Aranei. Плотность мезофауны составила 101 экз/м².

Дерново-сероподзолистая старо-пахотная пирогенно-нарушенная почва под гарью. В число доминантов входят Mollusca, Coleoptera, Aranei. Появляются представители Homoptera и Orthoptera. Среди пауков отмечены находки луговых видов, в том числе *Dictyna arundinacea*. Плотность - 77 экз/м².

Таким образом, на постпирогенных нарушенных участках отмечены целые систематические группы почвенной мезофауны (Homoptera, Orthoptera) и виды, в частности у пауков, (*Xysticus bifasciatus*, *X. audax*, *Dictyna arundinacea*), характерные для луговых сообществ. На перераспределение почвенной мезофауны оказывает влияние изначальное богатство фоновых фитоценозов. Так, менее богатый сльник чернично-сфагновый отличается от сльника неморально-кисличного значительно меньшим разнообразием фауны и меньшей плотностью некоторых групп. Это факт ранее был отмечен Е.Д.Коробовым (1979). Сапрофильный комплекс (Lumbricidae, Mollusca, Diplopoda) почвенной мезофауны довольно четко коррелирует с зольностью подстилки, содержанием азота и кальция, достигая максимальной численности в почвах с подстилкой из листового опада, обогащенного

кальцием и азотом. В целом по соотношению трофических групп преобладали хищники, но на ксероморфной серии почв доля сапрофагов и фитосапрофагов возросла.

Таким образом, изучение гари на ранних стадиях сукцессии позволяет сделать следующие предварительные выводы:

- Слабый пожар с последующим выпадением древостоя меняет стратификацию органогенных горизонтов дерново-палевоподзолистой и торфянисто-сероподзолистой почвы. Образовавшаяся система горизонтов специфична для каждой почвы.
- Морфологические различия почв различных участков гари, в том числе неоднородность пирогенных горизонтов, обусловлены исходными различиями фоновых участков.
- Через три года после пожара отмечено значительное уплотнение органогенных горизонтов.
- В пирогенном химизме дерново-палевоподзолистой почвы под ельником неморально-кисличным определяющую роль играет одновременное поступление большого количества кислого хвойного опада. Его подкисляющее действие может пересиливать подщелачивающий эффект пожара.
- Отмечен существенный вынос вниз по профилю фосфора и калия из пирогенных горизонтов.
- Поднятие уровня оглессения после пожара устойчиво только на мертвопокровных участках, где затруднен газо- и влагообмен с атмосферой.
- В составе почвенной мезофауны на начальном этапе постпирогенной сукцессии происходят существенные изменения, связанные, в основном, с появлением как целых систематических групп, так и отдельных видов животных, характерных для луговых сообществ.

Как показали проведенные исследования, пожары приводят к формированию пирогенного горизонта, постепенно погребяемого ежегодным опадом. Поскольку устойчивость обуглившегося материала к разложению существенно выше, чем растительного (особенно травянистого) опада, угли могут весьма долго (по крайней мере до нескольких сотен лет) сохраняться в нижней части подстилки, горизонтах A1 и A1A2 или торфянистых горизонтах.

Более того, часто при пожарах корни деревьев продолжают некоторое время медленно обугливаться (даже после прекращения поверхностного горения древостоя и органогенных горизонтов почвы) вследствие затрудненного доступа кислорода внутрь минеральных горизонтов. Поэтому следы пожаров могут обнаруживаться на значительной глубине (до полуметра и более) в течение длительного времени, тем более, что выгорают не только еловые, но и сосновые и лиственные древостои, имеющие, как известно, гораздо более глубокую корневую систему.

Кроме того, погребению пирогенных горизонтов способствует весьма распространенное в лесной зоне явление ветровальности, при котором происходит перемешивание и перемещение различных почвенных горизонтов. В районе ЦЛБГЗ при изучении старых еловых и осиновых вывалов мы неоднократно обнаруживали погребенные горизонтально расположенные слои органогенного спекшегося материала, содержащего крупные и мелкие угли, на глубинах 50-70 и даже 100 см, ниже горизонтов A2B, B1 и B2 современных почв ветровальных бугров.

Архивные материалы свидетельствуют о неоднократно имевших место в районе исследований в течение по крайней мере трех последних столетий пожарах различной интенсивности. Поэтому встречаемость углей в почвенном профиле далеко не всегда и необязательно свидетельствует, как это традиционно полагали, о существовании в прошлом на данной территории подсеčno-огневой системы земледелия, а вполне может быть объяснено пожарами различной давности, происходившими в том числе и по естественным, а не только антропогенным

причинам. Для однозначной диагностики, как пирогенных признаков, так и следов подсечно-огневой системы земледелия необходимы подробное рассмотрение комплекса морфологических и физических характеристик почвы, с помощью которых можно достаточно четко идентифицировать старопахотные горизонты, а также дальнейшее изучение точно датированных гарей различного возраста с привлечением разнообразных архивных материалов. В целом пирогенные сукцессии обусловлены сложным комплексом естественных и антропогенных факторов и являются важной составляющей общего процесса, определяющего динамику водораздельных южно-таежных словых лесов на Русской равнине в прошлом и настоящем.

6.4.5 Формы антропогенной динамики южнотаежных лесных сообществ

В заповеднике и на окружающих территориях наиболее распространены формы антропогенной динамики лесных сообществ, связанные с восстановительными сукцессиями на вырубках, залежах и сенокосах. В данном разделе приводятся некоторые результаты исследований, проведенных как в заповеднике, так и в охранной зоне, где еще до сих пор ведутся сплошные рубки леса с использованием мощной лесозаготовительной техники.

Основу современного лесопользования в северной части зоны широколиственно-еловых лесов и в южной тайге является заготовка древесины с применением концентрированных рубок. Метод ведения лесного хозяйства приводит к тому, что основой восстановления лесного покрова является естественное лесовозобновление. Принятый способ рубки, как правило, влечет за собой практически полное уничтожение растительного покрова. При восстановлении леса на вырубках А.К.Ибрагимовым и К.К.Полухтовым (1982) была предложена следующая схема выделения стадий и фаз развития сообществ, которая может быть принята и для изучаемой территории:

1. Мертвопокровная (открытых фитоценозов) - а) несомкнутых пионерных группировок (проценозы); б) смешанно-пятновых зарослей (семиценозы);
2. Травяная (мохово-травяная) - в) травяная (сорно-луговая); г) травяно-кустарниковая;
3. Древесно-кустарниковая (сомкнутых молодняков) - д) мертвопокровных молодняков (смыкание полога); е) разреживания древостоев (проникновение лесных видов);
4. Пионерной породы (дигрессивного эдификатора) - ж) пионерной породы; з) смешанных насаждений;
5. Главной породы (аутохтонного эдификатора) - и) условно-однообразных древостоев; к) относительно разновозрастных древостоев; л) абсолютно разновозрастных древостоев.

Характер прохождения и тип сообществ соответствующих каждой стадии определяется целым комплексом факторов (Мелехов, 1954): способом и периодом рубки, типом леса до рубки (лесорастительные условия), присутствием или отсутствием обсеменителей и сохранностью самосева после рубки, степенью нарушенности почвенного покрова и прочее. Именно поэтому невозможно однозначно предсказать тип формирующегося на вырубке сообщества по типу исходного коренного леса (рис.6.47). Наибольшее разнообразие типов растительных сообществ демутационного ряда наблюдается на первых стадиях восстановления, соответствующих фазам смешанно-пятновых зарослей, сорно-луговой и кустарниково-луговой.

Традиционная русская типология вырубков (Мелехов, 1965; Нилов, 1967; Обыденников, Кожухов, 1977) выделяет несколько устойчивых типов вырубков по доминантам в травяном покрове и типу лесорастительных условий на начальных стадиях демутации: вейниковые, кипрейные, кипрейно-вейниковые, долгомошные, малинниковые, таволговые, ситниковые, широколиственные и куртинно-боровые. Классификационные схемы, основанные на эколого-флористическом подходе, для растительности вырубков данного региона только разрабатываются.

Характер травяного покрова (степень задернения, скорость разложения и минерализации опада травостоя, фотооптические свойства полога и т.д.) на начальных стадиях демутации во многом определяет выживаемость самосева, успех возобновления древесных пород, а, следовательно, и стросние и темпы формирования древесно-

го полога (рис. 6.47). Однако, доминирующая пионерная порода также не вполне определяется видовым составом растительности на пионерной стадии. (рис.6.48).

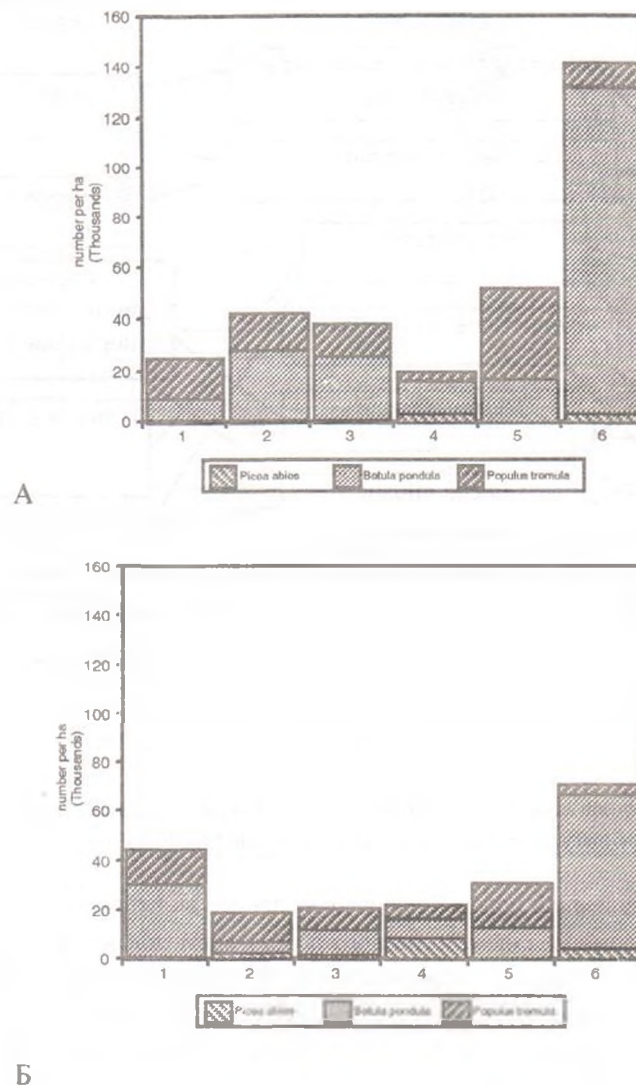


Рис. 6.47. Численность возобновления на вырубках разных типов в южно-таежной зоне (А - 3-4-летних, Б - 7-11-летних) по Нилову (1967). Условные обозначения. Типы вырубок: 1 - вейниковая, 2 - кипрейно-вейниковая, 3 - широколиственная, 4 - малишниковая, 5 - куртинно-боровая, 6 - кипрейная.

Fig. 6.47. Numerousity of regeneration in the clear-cuttings in the southern taiga (А - 3-4 years after cutting; Б - 7-11 years after cutting) according Nilov (1967). Clear-cuttings types by dominant species: 1 - Calamagrostis type; 2 - Chamaenerion-Calamagrostis type; 3 - broad-leaved grasses type; 4 - raspberry type; 5 - patched; 6 - Chamaenerion type.

Типологическое положение лесных сообществ на стадии пионерной породы, так называемых производных лесов, определяется лесорастительными условиями территории. Пионерными породами в производных елово-широколиственных и словых южнотаежных лесах являются береза, осина и ольха серая. Как березняки, так и осинники представляют довольно широкий спектр ассоциаций от неморальных: Rhodobryo-Piceetum, Quercopiceetum, до кисличников из Vaccinio-Piceetea. В неморальных березняках и осинниках значительно участие в подросте и древостое широколиственных пород. Леса из ольхи серой занимают наиболее богатые местообитания, где формируются сообщества из союза Alno-Padion, класса Quercopiceetea.

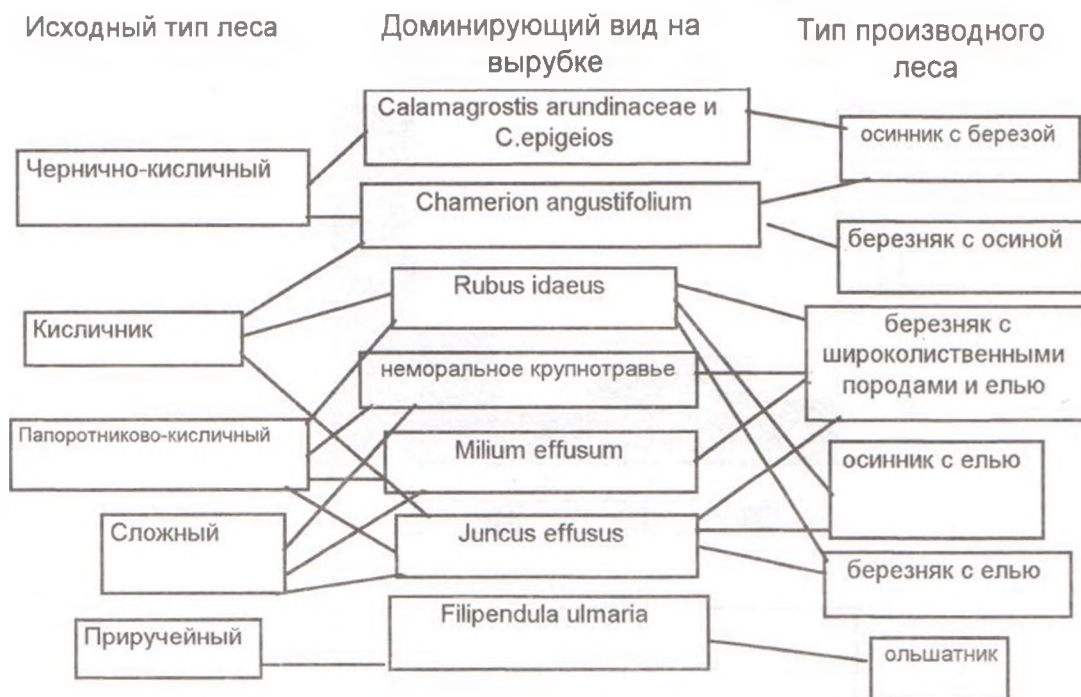


Рис.6.48. Соотношение коренных типов леса, типов вырубек и типов производных лесов на стадии пионерной породы.
 Fig. 6.48. Relationship between the primary forest type, clear-cutting type and secondary forest type.

В продолжение стадии пионерной породы, происходят процессы, направленные на восстановление коренной структуры сообществ. С формированием древесного полога лиственных пород и его дифференциацией на яруса, в первом ярусе древостоя начинает доминировать одна из лесообразующих пород и завершается стадия формирования вертикальной структуры сообществ производных лесов (Чмыр, 1977). Эта стадия демутации завершается к 20 годам (II класс возраста). На этой стадии окончательно формируется видовой состав. Из-за высокой плотности ценопопуляции лесообразующих пород и видов кустарников, внедрение новых видов сильно затруднено. В дальнейшем меняются лишь количественные соотношения видов и эколого-ценотических групп. Усиливается позиция видов, характерных для коренных лесов и постепенно снижается роль пионерных видов, некоторые из которых впоследствии выпадают или сохраняются в виде покоящихся диаспор.

Следующая стадия демутации связана с формированием горизонтальной структуры сообществ, проявляющейся в интенсивном процессе дифференциации и разрежения полога лиственных пород, сопровождающемся их отпадом (рис. 6.49), ростом и дифференциацией подроста ели (рис. 6.50). Интенсивность отпада, по которой можно судить о темпах дифференциации древостоев в разных сообществах, различна, но во всех случаях отпад происходит за счет основных лесообразующих пород. Наиболее интенсивно процесс отпада происходит в более богатых местообитаниях, где численность мертвых деревьев может составлять 70-90 % от численности живых (рис.6.49).

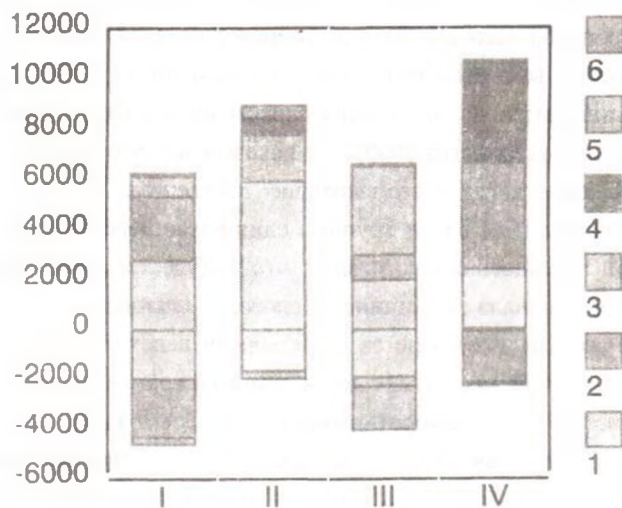


Рис. 6.49. Отпад пионерных видов лиственных пород в производных типах леса в Центрально-Лесном заповеднике (по Чмыр, 1977): I - Березняк неморально-кисличный, II - Березняк сложный, III - Сероольшатник, IV - Осинник неморально-кисличный, 1 - береза, 2 - осина, 3 - ива, 4 - клен, 5 - ольха, 6 - липа. Отрицательные значения - численность мертвых деревьев.

Fig. 6.49. The mortality of the deciduous pioneer tree species in the secondary forests in the Central Forest Nature Reserve (according Chmyr, 1977): I - birch stand with Rhodobryo-Piceetum species; II - birch stand with Querco-Piceetum species; III - gray alder stand; IV - aspen stand with Querco-Piceetum species; 1 - birch, 2 - aspen, 3 - willow, 4 - maple, 5 - alder, 6 - lime. The negative meanings - the numerosity of the dead trees.

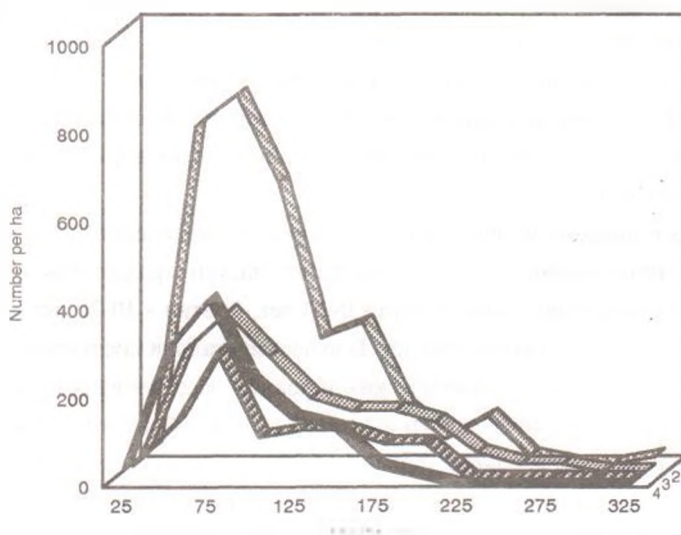


Рис. 6.50. Распределение по высоте подроста ели в различных типах производных лесов в Центрально-Лесном заповеднике (по Чмыр, 1977): 1 - Березняк сложный, 2 - Березняк неморально-кисличный, 3 - Сероольшатник, 4 - Осинник неморально-кисличный. По оси абсцисс - высота, см; по оси ординат - численность шт/га.

Fig. 6.50. The height distribution of the spruce regeneration in the secondary forests in the Central Forest Nature Reserve (according Chmyr, 1977): 1 - birch stand with Rhodobryo-Piceetum species; 2 - birch stand with Querco-Piceetum species; 3 - gray alder stand; 4 - aspen stand with Querco-Piceetum species. The X-axis - height, cm; the Y-axis - numerosity per ha.

Некоторые данные по демутационной динамике древостоев за последние 150 лет были получены при анализе архивных материалов и материалов лесоустройств на территории ЦЛБГЗ. По архивным данным в центре лесного массива в 40-х годах прошлого века выделяется участок около 900 га закустаренного луга по заброшенным пашням и вырубкам. Предположительно эта стадия зарастания идентифицировалась как 15-20 летние сомкнутые молодняки. Материалы лесоустройства 1939 года показывают, что после 80 лет зарастания, сообщество достигает стадии смешанных лесов, когда место выпавших лиственных деревьев занимают подрастающие из второго яруса 50-80-тилетние экземпляры ели и крупные единичные деревья сосны возраста 200-250 лет - бывшие форпосты зарастания луга. Наблюдения показывают, что сообщество может поддерживать такую структуру древостоя через 80-120 лет после начала зарастания. В сложных ельниках в процессе формирования относительно-разновозрастной популяции ели, наблюдается постепенный переход сообщества к структуре плавающей мозаики коренного типа, характерной для еловых лесов неморальной классификационной группы. В более бедных сообществах ельников кисличных и папоротниковых чаще всего наблюдается классический процесс смены пород описанный Г.Ф.Морозовым, связанный с распадом яруса лиственных пород и смыканием полога ели. Таким образом через 150 лет после начала процесса демутации устанавливается господство ели в первом ярусе и начинается формирование разновозрастной структуры. Анализ показывает, что стратосис и видовой состав сообществ на этой стадии соответствует коренной структуре еловых лесов. Однако исследования А.В.Пугачевского (1993) показали, что восстановление абсолютно разновозрастной климаксовой структуры древостоев происходит через 600 лет.

Почвенные исследования Е.Б.Скворцовой (1979), О.Ю.Барановой (1987) показывают, что через 150-180 лет при демутации на локальных нарушениях почвы (вывал) или при облесении луга и пашни, морфологический облик подзолистой почвы почти полностью восстанавливается, то есть профиль А_п-А₂-А_{2В}-В снова переходит в профиль О-А₂-А_{2В}-В. Но в течение процесса демутации существует промежуточный профиль типа О-А₁-А_{1А2}-А_{2В}-В, который по существующей классификации можно отнести к дерново-подзолистым почвам со специфичным горизонтом А_{1А2}, имеющим очень ровную нижнюю границу. Процесс восстановления подзолистых почв неоднозначен. Так, при длительном преобладании березы в древостое, почва может сохранить свою принадлежность к дерново-подзолистой, хотя профиль может несколько отличаться: А-А₁-А_{1А2}-А₂-А_{2В} и А₁-А_{1А2}-А_{2В}. При преобладании сомкнутых молодняков ели и березы мертвопокровного типа, для которых характерен профиль О₁-3-А₂(А_{1А2})-А_{2В}-В, процесс формирования подзолистой почвы пойдет очень быстро.

Ниже приводятся некоторые результаты изучения влияния антропогенного воздействия на основные компоненты южнотажных экосистем.

Изменение почвенного покрова на вырубках. Для изучения изменений почвенного покрова выруб (Тощева, 1988) использовался метод хронорядов. Были выбраны участки с различным возрастом нарушений, характеризующие каждый этап лесовозобновления: 1 этап - 0-10 лет, 2 этап - 10-20 лет, 3 этап - 20-40 лет, 4 этап - 40-60 лет, 5 этап - 60-100 лет, 6 этап - свыше 100 лет. В качестве эталона послужили ельники кисличные 100-120 лет. Все объекты находились в сходных экологических условиях. Исследования показали, что в процессе лесоразработок изменяется сложение верхних почвенных горизонтов, образуются специфические слои, которые представляют собой субстрат из смеси одного или нескольких почвенных горизонтов и порубочных остатков. Искусственно образованные почвенные слои (R) различаются по степени нарушенности сложения и глубине проникновения нарушений, по составу, а также по количеству порубочных и древесных остатков. В связи с этим выделяется четыре типа участков:

- лесовозный волок - наиболее нарушенная часть - с резкими перепадами высот (80 см и более), верхние почвенные слои содержат до 80% порубочных остатков, занимает 10-20% площади вырубки;

- трелевочные нарушения - перепады высот до 50 см, большое количество западин и рытвин, часто заполненных водой, количество порубочных остатков - 50% и более, площадь - до 20 %;
- средне нарушенные участки - занимают до 50% площади, содержат наименьшее количество порубочных и древесных остатков;
- ненарушенные участки - повышения у пней и участки с сохранившимися почвенными профилями, занимают до 10% площади вырубki.

Плотное сложение, низкая порозность, небольшая трещиноватость почв лесовозного волока и трелевочных нарушений способствуют избыточному увлажнению профиля и развитию процессов заболачивания. Под нарушенным слоем R формируются оглеенные горизонты и морфоны мощностью до 30 см. Их микроморфологическое строение характеризуется чередованием участков с осветленной или почти бесцветной плазмой и участков, окрашенных и пропитанных гидроксидами Fe. Растительные остатки углефицируются. Среди иллювиальных образований преобладают оглеенные глинистые натски, заметные как в турбационном слое, так и в трещинах сохранившейся части профиля. По мере появления и развития травянистой растительности (0-10 лет), в условиях лучшей освещенности и более благоприятного (по сравнению с контролем - ельником кисличным) температурного режима, возрастают корневая биомасса и биологическая активность почв. Ведущую роль начинает играть дерновый процесс. В средне нарушенных почвах этому способствуют порубочные остатки, расположенные на поверхности и внутри нарушенного слоя. К 10-и годам они в значительной степени гумифицированы, вокруг них внутри слоя R образуются гумусированные морфоны, в которых глинистая плазма пропитана органическим веществом. Сюда же приурочена основная масса растительных остатков, корней травянистых растений и гифов грибов. Эти участки становятся центрами формирования дернового, а затем гумусового горизонтов.

Почвы ненарушенных пространств (нередко с насыпанным на поверхность перемещенным с других мест материалом) сохраняют основные черты макро- и микростроения почв эталонных участков коренного леса. Во время травяно-лесной стадии (10-20 лет) продолжается глубокое преобразование турбационного слоя. В почвах средне нарушенных участков на фоне этого слоя формируется горизонт Ад мощностью до 12 см. Ниже фрагментарно выделяется хорошо оструктуренный горизонт A1A2/R. В нем сочетаются гумусированные и минеральные морфоны. Первые по характеру органического вещества приближаются к типу "модер" и слабо связаны с минеральной частью профиля. Гумифицированные участки, образовавшиеся на месте скопления порубочных остатков, постепенно осветляются. Под горизонтом A1A2/R залегает собственно элювиальный горизонт. В почвах ненарушенных участков под горизонтом Ад выделяется гумусовый горизонт, который к 20 годам становится мощнее, приобретает более темную окраску и более прочную структуру. На лесовозном волоке нарушенный слой оторфовывается, образуя горизонт R¹g, ниже которого находится сильнооглеенная толща турбационного слоя, переходящая в собственно глеевый горизонт. В менее увлажненных почвах трелевочных нарушений под оторфованным горизонтом A¹/R появляются признаки элювирования в виде осветленных педов в нижней части слоя R, а также значительное количество Fe/Mn стяжений.

В процессе формирования древесного полога (20-40 лет) происходит улучшение дренажа сильно нарушенных участков, что приводит к торможению процессов заболачивания. Нарушенный слой R приобретает признаки элювирования. В почвах трелевочных нарушений редуцируется оторфованный горизонт A¹, постепенно преобразуясь в Ад. В элювиальном горизонте наблюдается большое количество рыхлых и твердых Fe-Mn конкреций. В почвах средне нарушенных и ненарушенных участков замедляется дерновый процесс, большую роль приобретают элювирование и накопление лесного опада.

По достижении древостоем возраста 40-60 лет образуется лесная подстилка мощностью 2-4 см, дифференцированная на два слоя: L и F. Дерновые горизонты трансформируются в гумусово-аккумулятивные или гумусово-элювиальные. Они имеют хорошо развитую микроструктуру, благодаря чему приобретают рыхлое

сложение. Элювиальный горизонт также имеет типичную макро- и микроструктуру. Кроме того, профили, прошедшие стадию заболачивания, имеют хорошо выраженный горизонт A2орт (ортштейновый).

В возрасте леса 60-100 лет почвы вырубок еще заметно отличаются от почв естественных лесных БГЦ. В горизонтах A1 и A1A2 встречаются глинистые фрагменты гор. A2 и B размером 1,5x2,0 см, частично утратившие свою структуру и цвет. В почвах сильно нарушенных участков такие фрагменты сохраняются значительно хуже и часто служат центрами концентрации гидроксидов Fe при образовании крупных конкреций.

Полного восстановления исходной фоновой морфологии в почве вырубок за 160 лет выявить не удалось, к возрасту спелого леса почвы и почвенный покров в целом не закончили своего формирования.

На свежих вырубках большинство показателей химических свойств верхних горизонтов почв различаются по типам нарушений. В целом по сравнению с горизонтом A1A2 контроля наблюдается повышение содержания органического углерода, что связано с поступлением в почву большого количества порубочных остатков. Максимальные значения Сорг наблюдаются в горизонте A1A2 ненарушенных участков - 13,2%, в слое R средне нарушенных участков - на 2-3% меньше, а в R сильно нарушенных почв - около 6%. Содержание органического углерода в гор. A2 по типам нарушений не различается и составляет 0,7-1,0%. Изменений в групповом и фракционном составе гумуса в первые 5-10 лет не наблюдается. Фульвокислоты преобладают над гуминовыми. Стк:Сфк=0,72-0,77 (контроль - 0,70). Гуминовые и фульвокислоты представлены наиболее подвижными формами. Изменение содержания общего азота аналогично колебаниям Сорг. Оно повышается в слое R средне нарушенных участков - 0,36% - и в гор. A1A2 ненарушенных - 0,33% - по сравнению с A1A2 коренного леса (0,18%). На сильно нарушенных участках (слой R) содержание N общ=0,11-0,20%. Актуальная кислотность (рН) по типам нарушений меняется мало и колеблется от 4,7 до 5,3. Сумма обменных Ca и Mg увеличивается в верхней части R сильно нарушенных участков в 1,5-2 раза, средне- и ненарушенных - незначительно - по сравнению с участком контроля (11,7 мэк/100г). Изменения в накоплении обменных оснований связаны с характером размещения органического вещества и ила. Количество подвижного Fe увеличивается в 2-3 раза в элювиальных горизонтах сильно нарушенных гидроморфных участков (0,52%) по сравнению со средне- и ненарушенными почвами, а также горизонтом A2 контроля (табл. 6.30).

В процессе эволюции химические свойства почв вырубок приближаются к соответствующим значениям фоновых почв. К 60-80 годам рН исследуемых почв близка к рН коренного леса по всему почвенному профилю. В 60-100 лет показатели гидролитической кислотности, содержания обменных Ca и Mg не отличаются от аналогичных показателей эталонных участков естественных экосистем. Содержание Сорг в верхних горизонтах средне нарушенных и ненарушенных участков достигает максимума на третьем этапе лесовосстановления (20-40 лет), а затем снижается, не достигая, однако, к 160 годам значений коренного леса. К возрасту спелого леса содержание аморфного Fe (по Тамму) в горизонте A2 сильно нарушенных гидроморфных участков больше, чем в контроле, на остальных участках практически равно ему.

Таким образом, динамика химических свойств почв вырубок характеризуется изменением основных показателей по пути приближения их по мере лесовозобновления к фоновым значениям исходной почвы.

Молодые вырубки характеризуются техногенным типом структуры почвенного покрова с контрастными почвенными комбинациями. В составе почвенного покрова выделяются слабо-, средне-, сильно нарушенные слабо-, средне-, сильноподзолистые оглеенные и неоглеенные профили, подзолисто-глеявые сильно нарушенные почвы и слабо-, средне-, сильноподзолистые ненарушенные почвы.

Развитие травянистой растительности изменяет техногенный рельеф, активизирует дерновый процесс. Состав почвенного покрова усложняется, появляются слабодерново-подзолистые почвы и нарушенные подзолистые почвы разной степени гумусированности. Дальнейшее усиление задернованности приводит к некоторому снижению сложности структуры почвенного покрова. Он представлен нарушенными и ненарушенными дерново-подзолистыми и подзолистыми профилями.

К 60-100 годам сглаживается искусственно образованный микрорельеф. дифференциация проявляется в различной степени выраженности дернового процесса, оподзоленности, оглеенности, оторфованности. С увеличением возраста леса добавляются еще два важных фактора- естественная ветровальность и биогеоценологические поля вокруг дерева-эдификатора. К возрасту спелого леса структура почвенного покрова упрощается, однако, все еще не совпадает со структурой почвенного покрова коренных ельников.

Таблица 6.30. Некоторые химические свойства почв средние нарушенных участков вырубок.

Table 6.30. Some chemical soil characteristics of sites with intermediate level of damage

Возраст леса	Горизонт	Глубина, см	pH _{H2O}	pH _{KCl}	Гумус, %	Обменные основания, мэк/100г		Fe по Тамму %
						Ca	Mg	
контроль, ельник кисличный	A1A2	0-5	4,7	4,2	6,03	6,92	4,94	0,51
	A2	5-27	4,8	4,8	0,67	6,92	2,96	0,22
	A2B	27-48	4,7	4,8	0,31	7,93	3,45	0,38
	B	48-87	6,9	6,2	0,07	9,88	3,95	0,40
0-10 лет	R	0-20	4,8	3,9	5,36	9,85	5,24	0,13
	A1A2/R	20-28	4,8	4,0	2,30	9,88	5,93	0,15
	A2	28-35	4,9	4,1	1,24	5,93	4,94	0,29
	B	35-56	4,9	3,9	0,32	10,01	5,85	0,35
10-20 лет	R	0-13	4,4	3,6	6,67	8,51	4,36	0,16
	A1A2/R	13-18	5,0	4,1	1,57	7,34	2,96	0,25
	A2	18-32	4,8	4,2	0,90	8,32	4,08	0,60
	B	32-64	4,7	3,7	0,24	9,35	4,68	0,38
20-40 лет	A1/R	0-21	4,6	4,0	7,93	7,42	4,36	0,20
	A2	21-55	5,4	4,0	0,37	7,37	3,05	0,48
	B	55-85	6,2	5,2	0,30	7,00	4,94	0,38
	BC	85-91	6,4	5,2	0,09	8,41	5,93	0,30
40-60 лет	A1	0-11	4,7	3,9	7,74	7,05	4,87	0,21
	A1A2	11-22	4,9	4,1	2,75	6,94	4,87	0,36
	A2	22-28	5,0	4,3	0,80	6,55	1,98	0,60
	A2B	28-42	7,0	5,7	0,23	6,92	3,75	0,38
	B	42-55	8,0	7,3	0,12	8,29	4,07	0,46
60-100 лет	A1A2	0-12	4,7	4,3	6,85	6,94	4,81	0,49
	A2	12-23	4,7	4,8	1,05	5,93	3,28	0,38
	A2B	23-38	4,7	5,0	0,28	6,83	3,75	0,36
	B	38-53	6,6	5,9	0,04	8,95	4,11	0,42

Для изучения возрастных изменений при естественном зарастании пашни (Баранова, 1987), как и при исследовании вырубок, был применен метод хронорядов. Выделены следующие возрастные стадии: залежь, около 20 лет используемая под сенокос; 30-летний березняк с ольхой; 70-летний березняк со 2-м ярусом ели; 100-летний ельник; 170-летний ельник-кисличник. В качестве фона был выбран 180-летний ельник-кисличник.

Бывшие пахотные земли при естественном зарастании на 1-м этапе проходят стадию залежи. Реликтовый пахотный горизонт имеет мощность 25-30 см, комковатую структуру и ясно выраженную ровную нижнюю границу. В первые 20 лет в его верхней части образуется дернина мощностью до 10 см. Почва обогащена сильно разложившимися растительными остатками, которые вместе с гумусовыми сгустками заполняют пространство между минеральными зёрнами скелета, не образуя округлых агрегатов. Зоогенная переработка материала незначительна. Общее количество железистых новообразований в 3-5 раз ниже фонового, они менее разнообразны.

В стадии мелколиственного леса (30-40 лет) дернина постепенно разлагается. При этом старопашотный горизонт Arg сохраняет свою мощность, структуру, ровную границу и макроморфологическую однородность. На поверхности почвы формируется недифференцированная 1-2-см-я подстилка. В дальнейшем происходит увеличение ее мощности до 3-4 см и дифференциация на слои O1, O2 и O3. Резко увеличивается активность почвен-

ной мезофауны, возрастает количество экскрементов первичных деструкторов. Уменьшается объем сильно разложившихся растительных остатков, гумусовые образования приобретают округлую форму. Формируются условия, благоприятствующие появлению и росту железистых образований, появляются рыхлые и плотные стяжения в средней, а затем и в верхней части старопахотной толщи. Улучшается микроагрегированность.

В процессе зарастания постепенно изменяются структура и цвет бывшего пахотного горизонта: подвергаются эловинированию периферийные части структурных отдельностей (в первую очередь верхняя сторона пядов), приобретая более светлую окраску; в нижней части горизонта увеличивается количество Fe-Mn конкреций. В течение 100 лет происходит структурная дифференциация старопахотного горизонта на 2 части: Арг и АргА2; первая сохраняет комковатую структуру старопахотного горизонта, вторая приобретает комковато-пластинчатую структуру. В возрасте 70 лет наиболее ярко выражено разнообразие и обилие форм органического вещества, а также достигает наибольшего развития горизонтальная слоистость горизонта АргА2. После 100 лет АргА2 еще более осветляется, его верхнюю границу можно установить по цвету. При этом, нижняя граница сохраняется довольно ровной вплоть до 170-летнего возраста леса по пашне. По всей старопахотной толще встречаются диффузно расположенные угольки и останцы припаханного горизонта А2, частично утратившие структуру и цвет подзолистого горизонта. Окраска гумусовых образований становится более светлой, сгустки - менее выраженными. Уменьшается общее количество растительных остатков и экскрементов мезофауны, возрастает неоднородность их распределения. К 170 годам по всей исследованной толще увеличивается количество железистых новообразований разных плотности и размера, приближаясь к фоновым показателям. Отмечается ухудшение почвенной структуры и приближение ее к неагрегированному состоянию. Увеличивается общая площадь макропор, их ориентация меняется с преимущественно вертикальной на преимущественно горизонтальную.

Таким образом, при естественном зарастании почв старопахотный горизонт сохраняется до достижения лесом возраста 70-80 лет, после чего начинается его активная дифференциация. Преобразования могут происходить с различной скоростью в зависимости от множества факторов: изначальной степени окультуренности почв, истории их освоения, гранулометрического и химического состава почв и почвообразующих пород, характера зарастания (естественное или искусственное), различий в путях естественного лесовозобновления. По мере зарастания бывших пахотных почв лесом в нижней части старопахотного слоя формируется подзолистый горизонт, что подтверждается, в частности, изменением структуры АргА2, его осветленностью и появлением в его толще Fe-Mn конкреций.

Полного восстановления исходной фоновой морфологии в старопахотной почве за 150-170 лет выявить не удалось.

Через 70 лет зарастания намечается тенденция к дифференциации старопахотного слоя на два горизонта по содержанию илистой фракции. Она продолжится на последующих стадиях, при этом горизонт АргА2 по гранулометрическому составу приблизится к подзолистому горизонту А2.

Плотность старопахотного горизонта существенно выше плотности верхних горизонтов лесных почв: наименьшие величины отмечаются в верхних 0-7 см, наибольшие - в нижних 15-20 см. При возобновлении леса происходит уменьшение плотности сложения всей верхней толщи (0-35 см), однако, к 170 годам, гумусовый горизонт все еще имеет большую, а подзолистый - меньшую плотность, чем соответствующие им горизонты почв коренного леса. Содержание гумуса в старопахотном горизонте залежи - 1,5-3% в зависимости от глубины, в коренном лесу в горизонте А1А2 - до 3,5%. По мере зарастания пашни лесом содержание гумуса в верхних горизонтах сначала увеличивается (70 лет), затем несколько снижается, достигая в 170-летнем лесу величин, близких к фону (табл. 6.31).

Минимальным запасом гумуса в слое 0-50 см обладают почвы фона - 59 т/га, максимальным - старопахотные почвы под лесом 30-, 70-и и 100-летнего возраста - 106-110 т/га. Запас органического вещества на залежи - 83 т/га, в 170-летнем лесу по пашне - 79 т/га. В первые 20-30 лет для почв, прошедших стадию окультури-

вания, характерна менее кислая реакция и большие величины содержания обменных оснований Са и Mg, чем для лесных почв, однако, с увеличением возраста леса pH подкисляется, а количество обменных оснований снижается. Содержание аморфного железа (вытяжка Тамма) в верхней части профиля почвы залежи несколько меньше, чем в лесных почвах (0,29-0,33% и 0,34-0,46% соответственно); распределение несиликатных форм железа по профилю старопахотных почв указывает на его дифференциацию, которая более выражена в начале зарастания, а затем ослабевает, приближаясь к фону.

Таблица 6.31. Некоторые химические свойства старопахотных и лесных почв (Баранова, 1987)

Table 6.31. Some soil chemical characteristics of old arable and natural forests' areas (after Baranova, 1987)

Возраст леса, горизонт	Глубина см	Содержание обменных катионов, мэк/100 г почвы				pH	Гидрол. кис-сть, мэк/100 г	Гумус %
		Ca	Mg	Al	H			
Залежь 0-20 лет								
Арг	0-10	1,49	1,98	0,71	0,65	5,13	7,42	2,88
A2	10-25	1,65	1,16	0,75	0,50	5,16	6,73	1,55
A2B	25-35	1,65	0,99	0,33	0,50	5,28	3,92	0,64
В	40-50	2,14	1,48	0,92	0,50	5,43	5,70	0,41
	50-60	3,29	2,96	1,40	0,50	5,50	6,50	0,30
30 лет								
Арг	0-10	3,95	1,98	3,14	0,70	4,97	12,68	4,25
АргA2	10-25	3,95	2,31	2,69	0,54	5,07	9,32	2,80
A2	25-35	2,64	1,65	1,67	0,50	5,13	5,68	0,74
A2B	40-50	1,32	1,65	1,58	0,54	5,27	5,27	0,31
В	50-60	4,25	2,63	1,33	0,50	5,47	6,63	0,31
70 лет								
Арг	0-10	0,99	0,99	6,41	1,00	4,65	18,87	4,29
АргA2	10-25	0,99	0,99	3,16	0,75	5,02	14,60	1,93
A2	25-35	0,99	1,24	2,41	0,42	5,17	7,52	0,94
A2B	40-50	2,02	1,48	0,91	0,50	5,30	4,72	0,62
В	50-60	2,95	1,73	0,83	0,50	5,30	4,98	0,34
100 лет								
Арг	0-10	1,65	1,65	4,50	0,67	4,50	15,04	4,18
АргA2	10-25	0,99	0,99	2,87	0,50	4,50	10,28	2,23
A2	25-35	0,99	0,99	1,00	0,33	4,61	5,16	1,10
A2B	40-50	0,99	0,99	1,17	0,60	4,91	5,34	0,37
В	50-60	1,98	1,64	0,33	0,50	5,07	5,96	0,31
170 лет								
Арг	0-10	1,19	0,99	н.о. ^x	н.о.	4,36	н.о.	3,94
АргA2	10-25	0,99	0,99	н.о.	н.о.	4,64	н.о.	1,22
A2	25-35	0,99	0,99	н.о.	н.о.	4,76	н.о.	0,64
A2B	40-50	1,19	0,59	н.о.	н.о.	4,80	н.о.	0,32
В	50-60	1,29	1,38	н.о.	н.о.	4,90	н.о.	0,30
фон								
A1A2	0-5	1,98	1,98	5,16	0,75	4,10	15,09	3,64
A2	5-15	0,99	0,99	3,05	0,50	4,70	9,56	0,73
A2	15-25	0,99	0,99	1,59	0,60	4,90	6,77	0,58
A2B	35-45	1,32	1,12	1,92	0,50	5,05	6,45	0,42
В	50-60	1,65	1,65	0,33	0,50	5,21	4,81	0,33

н.о. - не определялось.

Таким образом, для различных аналитических свойств характерно различное время восстановления фоновых значений: для pH, гидролитической кислотности и обменных оснований требуется около 100 лет, а для плотности и запасов гумуса в слое 0-50 см недостаточно даже 170 лет.

Почвы в лесах по пашне отличаются от естественных лесных почв наличием старопашотного горизонта с ровной нижней границей, сохраняющейся, по крайней мере, до 170 лет. Наличие этого горизонта является основным критерием диагностики антропогенного прошлого лесного биогеоценоза.

В связи с рассмотренными вариантами антропогенной динамики лесных почв необходимо коснуться имеющих место в литературе и среди различных исследователей лесных экосистем двух основных точек зрения на проблему происхождения дерново-подзолистых почв и вообще почв с дерновым горизонтом в условиях южной тайги.

Поскольку рубки леса, пахота и другие виды человеческой деятельности в прошлом имели относительно широкое распространение в южнотасманной подзоне Русской равнины, в ряде случаев можно рассматривать профиль дерново-подзолистых почв как полигенетическое образование, в котором на исходную собственно подзолистую почву наложился дерновый процесс. Известна также точка зрения о том, что для подзолистых почв коренных еловых лесов характерно отсутствие гумусового горизонта, и большинство дерново-подзолистых почв южной тайги имеют антропогенное происхождение (Карпачевский, Строганова, 1987 и др.). Отметим тем не менее, что в зрелых еловых лесах Центрально-Лесного заповедника без каких-либо внешних признаков антропогенного воздействия в прошлом (что также подтверждается архивными данными) встречаются дерново-подзолистые, дерново-глеевые почвы и буроземы, в профиле которых сформирован хорошо выраженный горизонт А1. По нашему мнению, в ряде случаев этот горизонт вполне может иметь естественную природу, для чего необходимы следующие условия:

- хороший дренаж вследствие положения в рельефе или благоприятных водно-физических свойств почвообразующих пород;
- близкое к поверхности залегание карбонатных пород или внутрисочвенный подток жестких вод, что даже при затрудненном дренаже способствует аккумуляции гумуса;
- присутствие неморальных видов в напочвенном покрове и широколиственных пород во 2-м ярусе древостоя и подлеске как следствие первых двух факторов;
- высокая активность в результате действия предыдущих условий почвенной макро- и мезофауны, осуществляющей турбацию почвенной массы (полевки, бурузубки, кроты, дождевые черви, клещи и пр.) и высокая микробиологическая активность как следствие оптимального увлажнения и присутствия листовного опада.

Поэтому горизонт А1 формируется естественным образом как функция лесного биогеоценоза в следующих местообитаниях:

- средние и нижние части покатых и крутых склонов (даже на слабокарбонатных породах) под ельниками неморальной группы - дерново-палевоподзолистые оглеенные и неоглеенные профили;
- выпуклые перегибы крутых дренированных склонов также под неморальными ассоциациями - буроземы гумусированные;
- пологие склоны основного водораздела и водоразделы 2-го порядка - на участках с неглубоким залеганием карбонатной морены или при наличии подтока жестких вод - дерново-палево- и сероподзолистые глееватые почвы;
- в долинах лесных ручьев и речек, ложбинах временных водотоков и в водосборных понижениях - дерново-подзолисто-глеевые, перегнойно-подзолисто-глеевые, дерново-глеевые и перегнойно-глеевые почвы.

На плоских слабодренированных поверхностях основного водораздела под ельниками бореальной группы гумусово-аккумулятивный горизонт естественным образом не формируется. Здесь под мощной оторфованной подстилкой или под собственно торфянистым горизонтом залегает потечно гумусовый - А2h, темный цвет которого и достаточно высокое содержание гумуса (до 3,5-4%) вызвано присутствием подвижных фракций органических веществ и, по данным Л.М.Полянской (в печати), высоким содержанием грибной биомассы (до половины от общего углерода), имеющей в своем составе темноокрашенные пигменты-меланины.

В результате антропогенных нарушений структура почвенного покрова южнотасжных экосистем упрощается, снижается разнообразие почв. При этом, изменения морфологических и химических свойств почв сохраняются достаточно длительный период и могут иметь индикационное значение для мониторинга антропогенного воздействия на лесные территории.

Скорость возобновления видового состава и структуры ценопопуляций видов напочвенного покрова определяет интенсивность восстановительного процесса в экосистемах в целом. Основным доминантом и эдификатором травяно-кустарничкового яруса бореальной группы южнотасжных еловых лесов является черника, ценопопуляции которой охватывают значительные пространства.

Проводимые с 1990 года на территории ЦЛБГЗ сравнительные исследования строения ценопопуляций черники (*Vaccinium myrtillus* L.) в коренных южнотасжных ельниках и на территориях сплошных вырубок различной давности позволили получить материал по специфике ряда морфометрических показателей парциальных кустов черники в изученных сообществах.

Таблица 6.32. Критерий существенности различий (t) средних значений параметров кустов черники. Типы сообществ: коренной ельник (I); двухлетняя рубка (II); девятилетняя рубка (III). Типы экониш: a - ровные участки, b - микроповышения, c - повышенная освещенность, d - низкая освещенность.

Table 6.32. T-criteria for the average meanings of individual plants parameters (*Vaccinium myrtillus* L.). Types of communities: virgin forest (I); two year-old clearcutting (II); nine year-old clearcutting (III). Types of microhabitats: a – flat surface; b – hummocks; c – high illumination; d - low illumination.

Параметры кустов черники:	значение t по типам сообществ и локусам ценопопуляций											
	I-II				I-III				II-III			
	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
возраст	0.6	0.9	0.6	0.2	3.3	0.6	2.7	1.0	3.1	1.5	2.7	0.7
высота абсолютная парциального куста	4.3	7.6	4.1	0.6	4.2	3.6	7.4	1.1	1.0	5.9	5.4	2.6
высота относительная парциального куста	1.3	4.4	0.6	1.7	6.2	2.2	8.4	2.7	5.9	2.4	8.4	5.5
диаметр у основания побега	0.4	3.1	*	*	1.0	0.8	*	*	1.5	5.7	*	*
площадь крупного листа ¹	8.2	1.3	4.1	0.5	5.5	3.5	5.9	6.6	0.3	3.1	3.1	5.4
площадь малого листа	4.3	1.0	1.4	0.3	2.1	0.7	1.8	2.8	2.1	0.3	0.3	2.5
высота кроны	0.1	2.9	0.8	0.3	3.8	2.0	4.8	1.2	4.8	1.8	6.5	1.1
линейный прирост побегов за 1991 год	0.9	2.0	1.4	1.0	3.2	3.0	1.4	3.7	4.2	0.5	2.7	2.4
линейный прирост побегов за 1992 год	5.5	3.9	3.9	1.1	4.2	5.4	2.4	2.4	2.0	0.9	1.9	0.7

Как и на предыдущем этапе исследований (1975-1990 г.г.), на площадях, занятых изучаемыми ценопопуляциями, выделялись основные экониши, занятые черникой, и условно принятые нами за локусы данных ценопопуляций. На площадках 0.25 м² производилась сплошная срезка у шейки корня всех парциальных кустов черники, которые затем анализировались. Выборки (число кустов) колебались от 238 до 938 штук на пробной площади. Установлено, что достоверные различия средних охватывают большее число локусов (большее разнообразие экониш черники) по мере увеличения возраста рубки. Для всех девяти изученных параметров черники существенные различия средних между коренным ельником (I) и двухлетней рубкой (II) отмечено в тринадцать случаев, а для девятилетней рубки (III) - в двадцати пяти случаях (табл. 6.32).

¹ по методике В.Б.Гедых, 1973

При этом для всех параметров и экониш, кроме годового линейного прироста побегов черники на микроповышениях в 1991 г., на двухлетней вырубке отмечены достоверно меньшие значения, чем в коренном ельнике. Достоверные различия между контролем (коренной ельник) и вырубкой 9 лет отмечены для всех параметров также в сторону их уменьшения на вырубке. Исключение составляет опять только годичный прирост побегов за 1991 г. во всех изученных локусах ценопопуляций. Причины этого явления пока неясны. Достоверное уменьшение возраста кустов по мере старения вырубок можно связать с уменьшением относительной их высоты и объяснить отмиранием и обламыванием наиболее старых и рослых кустов черники с увеличением возраста вырубок (рис. 6.51. А, D). Это же косвенно подтверждается достоверным уменьшением диаметра стволиков в базальных их частях уже на втором году после вырубки леса (с 2.3 мм до 1.68 мм).

Об изменениях значений морфометрических характеристик черники на вырубках по мере увеличения их возраста можно судить по анализу распределения недостоверных различий критерия t по эконишам. Если на молодой (2-летней) вырубке такие параметры, как относительная высота кустов черники, площадь малых листьев и высоты крон в большинстве экониш различны с контролем еще недостоверно, то уже на 8-летней вырубке эти же и другие параметры кустов черники уже различны достоверно в большинстве экониш (табл. 6.32).

Наименее реактивным на резко изменившиеся условия эко и биотопа у черники являются диаметр у основания ее побега и площадь малого листа. Соответственно наиболее подвержены изменению через 8 лет после вырубки древостоя такие параметры черники, как относительная высота кустов (т.е. высота над уровнем мохового покрова), площадь большого листа и высота крон кустов. Анализ изменения доли достоверных различий параметров черники с увеличением возраста вырубок по выделенным локусам ценопопуляций позволяет утверждать, что наиболее резко изменяются параметры на плакорных, осветленных и затененных локусах, а наименее резко - на микроповышениях.

Интерпретация цифровых значений морфометрических параметров кустов черники по локусам ее ценопопуляций (рис. 6.51) позволяет сделать вывод, что на двухлетней вырубке (II) отмечаются оптимальные значения высоты крон кустов черники на плакорных участках; на микроповышениях оптимальные значения отмечены там же для годового линейного прироста побегов черники за 1991 и 1992 годы, на хорошо освещенных местообитаниях черники также на двухлетней вырубке оптимальные значения имеют абсолютная и относительная высота, а также высота крон и площадь малых листьев. Интересно, что на двухлетней вырубке в затененных условиях оптимум отмечен почти для всех параметров кустов черники (кроме высоты крон). Это косвенно указывает на негативное воздействие на жизненность черники резкого и интенсивного осветления ее в процессе сплошной рубки. На более старой вырубке восьми лет (III) аналогичное явление отмечено для микроповышений, где 6 из 7 учтенных параметров кустов черники имеют оптимальное значение. Также как на двухлетней вырубке, на вырубке 9 лет, при высокой освещенности оптимальное значение имеет только один параметр - прирост за 1992 год, а pessимальные значения характерны в этих условиях для большинства из учтенных параметров. Объяснение данному феномену следует искать, по нашему мнению, в изменениях радиационного и гидротермического режима, трансформации мохового и травяного ярусов на площадях вырубок по мере их старения. Стресс первых двух-трех лет после вырубки древостоя, выражающийся в резком иссушении и перегреве микроповышений и еще слабом заболачивании и заселении новыми видами трав на плакорных участках, приводит к заметному ухудшению габитуса черники на повышенных участках микрорельефа. В дальнейшем интенсивное усиление процесса заболачивания, рост сфагновых мхов и кукушкина льна, активное разрастание ситника (*Juncus effusus* L.) и дерновинных злаков, а также усиление затенения листовыми породами заметно ухудшает условия обитания черники на плакорных участках и она почти полностью концентрируется только на микроповышениях и сохраняет здесь относительно удовлетворительный габитус и жизненность (например цветение черники здесь очень обильно и число кустов на единице площади сохраняется высоким - соответственно до 400 и 100 шт. на 0.25 м²).

Исследования, проведенные в ЦЛБГЗ позволили охватить лишь небольшую часть возрастного ряда вырубок, поэтому по их результатам можно судить лишь о реакции черники на вырубку древостоя за первые десять лет. Представляет интерес продлить возрастной ряд объектов исследований с целью получения долговременной (в течение 60 - 80 лет) картины трансформации ЦП черники после сплошных рубок. Условия заповедного режима наиболее благоприятны в этом плане. Следует учитывать, однако, изменение технологии проведения лесосечных работ в период последних пятидесяти лет, а отсюда различный характер процессов восстановления и развития ЦП черники. Продление цикла подобных исследований будет способствовать также подтверждению мнения о высокой степени толерантности подземных органов этого вида к условиям резко изменившихся параметров эко- и биотопа (криптивное состояние вида по Т.А.Работнову, 1995).

Изменения комплексов почвенных беспозвоночных при восстановлении лесных экосистем на вырубках и залежах определяет ход восстановительных процессов как в почвенном, так и в растительном покрове. Работа выполнялась методом подбора участков зарастающих вырубок и залежей разного возраста, совмещенных по типу лесорастительных условий. Для оценки восстановительных процессов в таблицы включены данные по комплексам беспозвоночных коренных лесов. Почвенная мезофауна учитывалась эклекторными пробами 1 / 16кв.м ; напочвенные формы - стандартными ловушками. Фаунистическая специфичность характерна только для ранних, открытых стадий возобновления вырубок. Типичная для района исследований группа пионерных видов: *Gyrophorus fracticornis*, *G. angustatus*, *Olophum assimile*, *Oxytelus rugosus*, *Gabrieus trossulus*, *Qedius joyi* (Staphylinidae), *Clivina fossor*, *Pterostichus versicolor*, *Agonum sexpunctatum*, *Trichocellus placidus* (Carabidae), *Agriotes obscurus* (Elateridae), *Polydesmus denticulatus* (Diplopoda).

Общая численность мезофауны молодых вырубок сохраняется на уровне коренных экосистем ельников и отчетливо возрастает на промежуточных этапах сукцессии в мелколиственных лесах (табл. 6.33). Индекс разнообразия выше в начале восстановления и снижается в зрелых производных лесах и ельниках. Помимо компоненты видового богатства это связано с более равномерным соотношением таксонов по обилию на ранних этапах сукцессии. Распределение массовых таксонов в сукцессионном ряду вырубок, как правило, не контрастно и структурные изменения сводятся к умеренным перестройкам в соотношении видов.

Показатель доли в трофической структуре активных фитосапрофагов почти не снижается после рубки леса, но функциональные элементы перераспределяются в пользу групп, ускоряющих минерализацию растительных остатков (диплоподы, наземные моллюски, мокрицы). Возобновление вырубок листовыми породами отчетливо стимулирует группу первичных разрушителей растительных остатков. При этом развитие группы фитосапрофагов сбалансировано по функциональным элементам, что обеспечивает полноту детритных цепей в подстилке.

Общий ход восстановления (табл. 6.35) показывает возрастающее влияние на комплексы почвенных беспозвоночных смены древесных пород. Скорость сукцессии (интенсивность структурных изменений почвенного населения на единицу времени) максимальна на начальных этапах сукцессии и постепенно снижается с возрастом вырубки (табл. 6.36). Отдельные группы мезофауны показывают различную способность восстановления структуры после рубки (табл. 6.35). К стадии выхода ели во второй ярус большее приближение структуры к уровню климакса достигается жесткокрылыми и двукрылыми. Сравнительно медленнее восстанавливается соотношение видов моллюсков и диплопод.

Комплексы мезофауны ранних, травянистых стадий залежного ряда фаунистически почти не связаны с населением целинных лесных почв. Характерны: *Nicodrilus caliginosus*, *N. roseus*, *Agriotes obscurus*, *Adrastus nitidulus*, *Actenicerus sjaelandicus*, *Melolontha hippocastani*, практически отсутствуют многоножки (диплоподы, литобиниды) и большинство фоновых для южной тайги видов жесткокрылых. В отличие от вырубок своеобразие фауны сохраняется длительное время и достаточно полный набор обычных для лесных экосистем видов складывается только на уровне 50 лет после начала сукцессии.

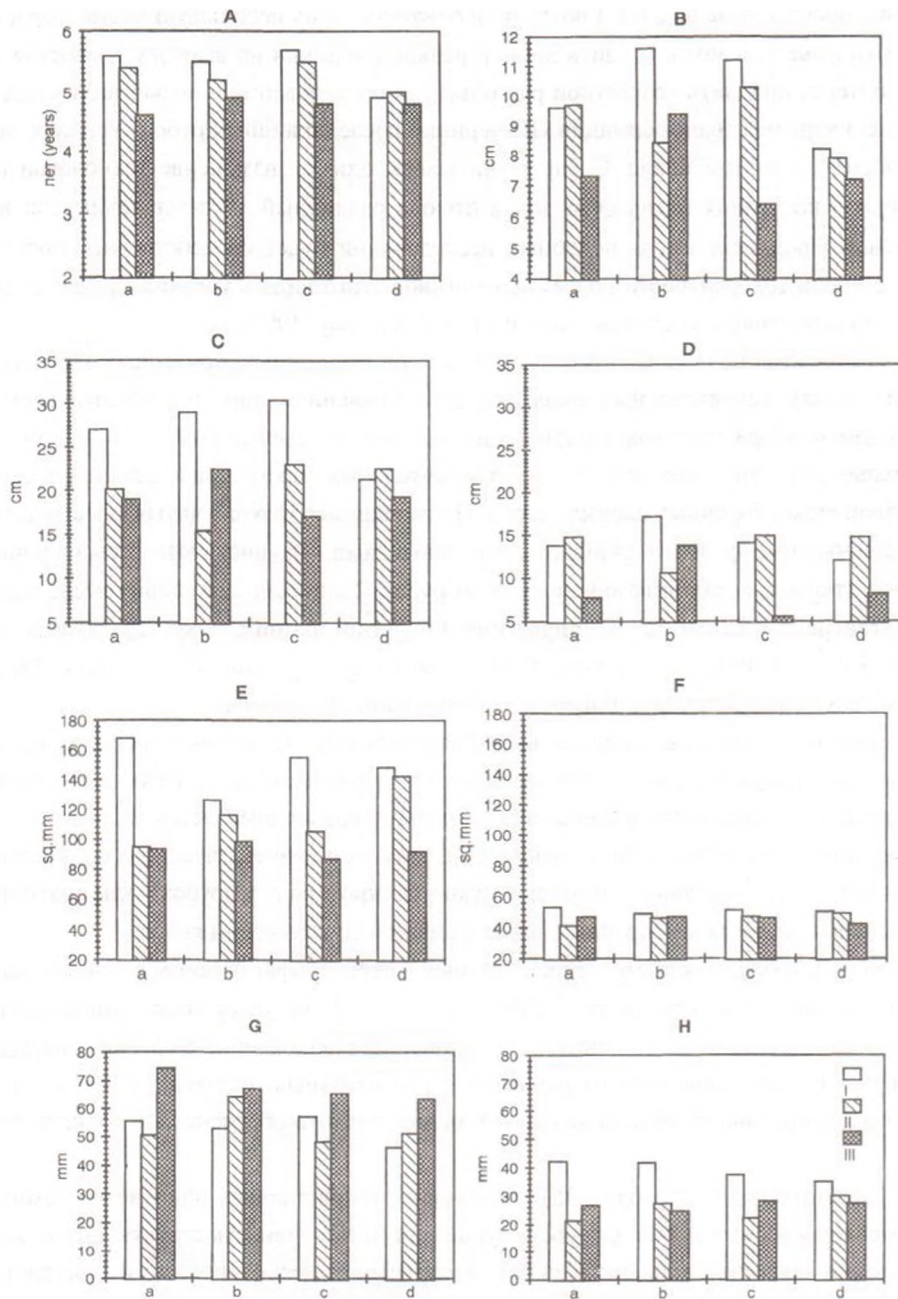


Рис. 6.51. Значение параметров парциальных кустов черники по пробным площадям и локусам ценопопуляций. А - возраст парциальных кустов черники (лет); В - высота крон парциальных кустов (см); С - абсолютная высота парциальных кустов (см); D - относительная высота парциальных кустов (см); E - площадь типичного листа молодой части кроны (мм^2); F - площадь типичного листа старой части кроны (мм^2); G - линейный годичный прирост побегов черники в 1991 г. (мм); H - линейный годичный прирост побегов черники в 1992 г. (мм)

Условные обозначения: постоянные пробные площади: I - контроль, II - вырубка двух лет, III - вырубка 8-9 лет; локусы ценопопуляций: а - ровные участки, б - микроповышения, с - высокая освещенность, d - низкая освещенность.

Fig. 6.51. Some parameters of blueberry ramets in different communities and habitats. A - age of ramet (years); B - height of crown (cm); C - total height of ramet (cm); D - relative height of ramet; E - square of typical leaf from the young part of crown (mm^2); F - square of typical leaf from the old part of crown (mm^2); G - annual linear increment of shoots in 1991 (mm); H - annual linear increment of shoots in 1992 (mm). Forest types and habitats types the same as in the table 6.32.

Общее обилие мезофауны по возрастным этапам ниже, чем на вырубках и в целом, возрастает в ходе сукцессии (табл. 6.34). Показатель таксономического разнообразия в залежном ряду последовательно увеличивается, в отличие от вырубок, где максимум приходится на ранние этапы возобновления. Дифференциация видов по обилию (компонента выровненности) относительно замедлена, что, вероятно, связано с более поздним, чем на вырубках приближением экосистемы к устойчивому состоянию. Распределение таксонов в возрастном ряду, как правило, контрастно с отчетливыми максимумами и минимумами.

В сапрофильном комплексе преобладают фитосапрофаги, но функциональное разнообразие их незначительно. Выбывающие в ходе сукцессии почвенные формы сапрофагов слабо замещаются подстилочными и полноценный сапрофильный комплекс не образуется даже на уровне 50 лет.

Таблица 6.33. Характеристика комплексов почвенной мезофауны в сукцессионном ряду вырубок (обобщенные за ряд лет данные, численность в экз. на м.кв.)

Table 6.33. Characteristics of the soil mesofauna complexes in the different clearcuttings (generalized data for several years, number of individuals per sq.m)

Таксон, показатель	Возраст залежи, лет Years from the beginning of succession				Ельник Spruce forest
	2-5	10-15	20-25	50-55	
(Oligocheta) Lumbricidae	15	11	24	48	42
(Myriapoda) Polydesmidae	24	24	18	20	2
Polyzonidae	5	32	31	89	17
Julidae	20	19	9	10	6
Lithobiidae	18	60	56	58	43
(Insecta, Coleoptera) Carabidae	10	4	2	2	1
Hydrophilidae	18	35	42	31	23
Staphylinidae	89	107	87	115	109
Cantharidae	27	57	29	27	39
Elateridae	5	50	29	34	30
Catopidae	6	5	31	23	5
(Insecta, Diptera) Limoniidae	1	6	24	33	7
Cecidomyiidae	102	182	127	90	169
Sciaridae	47	162	188	151	84
Chironomidae	90	135	56	34	64
Heleidae	6	13	32	13	24
Rhagionidae	55	46	43	51	48
Empididae	112	72	78	63	35
(Mollusca) Fuconulidae	13	3	7	8	5
Zonitidae	22	26	22	21	13
(Isopoda) Ligiidae	5	20	6	10	1
Общая численность	690	1070	941	931	767
Разнообразие*	3.25	3.20	3.55	3.00	2.80
Фитосапрофаги, %	22	28	30	38	22

* Использован индекс видового разнообразия Шеннона. Shannon index

По данным табл. 6.36 типичное для начала сукцессий интенсивное преобразование сообществ лучше выражено в залежном ряду. По сравнению с вырубками характерны низкие показатели общности между комплексами разновозрастных серийных березняков. Это показывает, что активное изменение структуры почвенного населения, в отличие от вырубок, идет и на более поздних этапах лесовозобновления и скорость сукцессии остается высокой. Общий ход восстановления более прямолинеен и последователен, чем на вырубках (табл. 6.35). Среди основных таксономических групп относительно полнее и быстрее восстанавливается в залежном ряду видовая структура диплопод и жесткокрылых, медленнее - наземных моллюсков. Однако и на уровне 50 лет восстановительные процессы в почвенном населении заметно отстают от вырубок. Таким образом, дли-

тельно влияние культурного происхождения почв вполне очевидно, если сравнивать мезофауну сходных возрастных этапов на вырубках и залежах. Почвы вырубков независимо от возраста сохраняют основные признаки строения и свойств, характерных для лесного почвообразования. В этих условиях почвенное население беспозвоночных приспособлено к формированию серийных экосистем и смене пород, а его структура и продуктивность восстанавливаются относительно полно и быстро, обеспечивая полноценное функционирование почвенной биоты.

Таблица 6.34. Характеристика комплексов почвенной мезофауны в сукцессионно-возрастном ряду залежей

Table 6.34. The characteristic of the soil mesofauna of the former arable lands and in the primary forest

Таксон, показатель	Возраст залежи, лет Years from the beginning of succession				Ельник Spruce forest
	3	12	25	50	
(Oligochaeta) Lumbricidae	167	123	63	51	78
(Myriapoda) Polydesmidae		10	8	2	4
Polyzonidae				2	9
Julidae				5	7
Lithobiidae				20	12
(Insecta, Coleoptera) Carabidae	11	13	6	14	17
Hydrophilidae	3	10	46	5	9
Staphylinidae	12	60	107	144	128
Cantharidae	12		15	4	32
Elatridae	44	7	22	55	29
Catopidae		13	7	19	
(Insecta, Diptera) Limoniidae	2	26	9		35
Cecidomyiidae	33	54	118	105	37
Sciaridae			4	4	12
Chironomidae	84	24	86	32	53
Heleidae	33		3	7	4
Rhagionidae	1	22	94	39	48
Empididae	44	5	92	27	22
(Mollusca) Euconulidae		2	2	2	2
Zonitidae	4	5	13	13	19
Общая численность	450	374	695	550	557
Разнообразие*	2.60	2.95	3.10	3.25	3.30
Фитосапрофаги, %	38	37	13	14	23

Примечание. *Использован индекс видового разнообразия Шеннона.

Для проведения работ по изучению изменения структуры аранеофауны под влиянием сплошных рубок еловых лесов в 1981 г. были заложены пробные площади на территории охранной зоны, включающие следующие биотопы: рубка 1978 г., березняк 10-20 лет, березняк неморально-кисличный 20-30 лет, березняк липово-ясенниковый 60 лет. Все площади объединяют сукцессионный ряд от неморального ельника. В качестве контрольного участка использовалась пробная площадь, расположенная в заповеднике в ельнике липово-ясенниковом.

Для изучения изменения структуры аранеофауны под влиянием сплошных рубок еловых лесов использовались следующие методы. Для учета герпетобийных беспозвоночных на всех пробных площадях устанавливались по 10 ловушек (0,5 л банки) через каждые 10 м и проверялись в течение весенне-летне-осенних сезонов периодически через 10 дней.

Учеты хортобийных беспозвоночных проводились в течение всего полевого сезона через каждые 10 дней обкашиванием растительности энтомологическим сачком (50 взмахов). Подстилочный слой - биоценометром (1/16 м²) (разборка ручная по 16 проб в серию).

Таблица 6.35. Показатели общности структуры комплексов мезофауны с заключительными стадиями сукцессий 1 – вырубки, 2 – пашни.

Table 6.35. Sjorensen-Tschekanovskij similarity indexes for mesofauna complexes between earlier and last succession stages 1 – clearcuttings, 2 – arable lands

Группа мезофауны, тип сукцессии		Возраст, лет			
		2-5	10-15	20-25	50-55
Комплексы в целом	1	0.49	0.66	0.71	0.64
	2	0.18	0.35	0.43	0.55
Диплоподы	1	0.36	0.49	0.44	0.33
	2	0.00	0.25	0.31	0.40
Жесткокрылые	1	0.61	0.77	0.74	0.82
	2	0.08	0.33	0.39	0.62
Двукрылые	1	0.56	0.74	0.75	0.72
	2	0.30	0.46	0.64	0.59
Моллюски	1	0.55	0.63	0.67	0.64
	2	0.28	0.30	0.38	0.38

Использован показатель общности Чекановского-Сьеренсена для количественных данных.

Таблица 6.36. Интенсивность структурных изменений комплексов мезофауны на отдельных этапах сукцессий 1 – вырубки, 2 – пашни.

Table 6.36. The intensity of mesofauna complexes structure changes on several succession stages 1 – clearcuttings, 2 – arable lands

Показатель, тип сукцессии		Возрастные этапы		
		I-II	II-III	III-IV
Степень изменений	1	0.45	0.24	0.21
	2	0.67	0.58	0.56
Скорость изменений	1	0.05	0.02	0.01
	2	0.07	0.05	0.03

Степень изменения - по индексу различия между комплексами; скорость - то же на единицу времени. I - (2-5) лет, II - (10-15) лет, III - (20-25) лет, IV - (50-55) лет.

Changes degree was defined by indexes of differences between complexes; Changes rate was defined by indexes of differences per time unit. I - (2-5) years, II - (10-15) years, III - (20-25) years, IV - (50-55) years.

Кроме того, проводились фаунистические сборы пауков на данных пробных площадях и на маршрутах как в заповеднике, так и в охранной зоне общепринятыми методиками.

В результате исследований на вырубке 1978 г. обнаружен 91 вид пауков, из них сем. Thomisidae - 14 видов. Пауки - бокоходы обитают в основном в травостое, предпочитают цветущие растения. Часто на растениях встречаются пауки-скакуны (Evarcha arcuata, E. lactabunda, E. falcata). Типичные представители открытых сухих биотопов - это Oxyopes ramosus.

Герпетобонтные формы пауков представлены семейством пауков-волков. Это пауки, не плетущие ловчие сети, они бегают по поверхности почвы в поисках пищи. Виды этого семейства также предпочитают открытые места, в данном биотопе зарегистрировано 13 видов. Многочисленны следующие виды: Pirata hygrophilus, Trochosa terricola, Pardosa amentata, P. lugubris, P. pullata. На территории вырубки около понижений, залитых водой, обнаружены влаголюбивые виды: Dolomedes fimbriatus и Micrommata roseum.

Типично лесных форм пауков, присущих коренному типу леса, в первые годы после рубки, обнаружено было мало. Это: Meta segmentata, Oxyptila trux, Linyphia hortensis, L. emphana, Helophora insignis,

Lepthyphantes alacris, *Bolyphantes alticeps*, *Theridium ovatum*, *Robertus lividus*, *Tetragnatha pinicola*, *Pachygnatha clercki*, *Micrommata roseum*, *Pirata hygrophilus*, *Trochosa tericola*, *Pardosa amentata*, *Pardosa lugubris*, *Clubiona caerulea*, *Colobocyba pallens*, *Centromerus dilutus*.

Таким образом, сплошные рубки леса оказывают большое влияние на видовой состав пауков. На вырубленных участках леса в первые годы появляются виды пауков, свойственные открытым биотопам. Березняк 10-20 лет и березняк 20-30 лет - биотопы по своей структуре приближаются к коренному типу леса. В березняке 10-20 лет зарегистрировано 52 вида пауков, в березняке 20-30 лет - 43 вида и в основном типично лесные формы пауков. Из сем. пауков-кругопрядов в первом биотопе - 6 видов, во втором - 4 вида. Из семейства линифид по 15 видов в каждом, семейство пауков-тенетников представлено 7 видами и 5 видами. Это все виды пауков, плетущие ловчие сети. Семейство пауков-бокоходов представлено единично. Герпетобионтных пауков в данных биотопах значительно меньше, семейство пауков-волков представлено в первом биотопе 7 видами, во втором 5 видами. Виды семейства тетрагнатид - влаголюбивые. Род пахигната (3 вида) обнаружен в березняке 10-20 лет, а в березняке 20-30 лет 3 вида тетрагнат и 1 вид пахигнат. *Tetragnatha pinicola* и *Pachygnatha clercki* - это представители лесных биоценозов и они встречаются в больших количествах в березняке 20-30 лет и в ельнике липово-ясенниковом. В березняке VI кл. возраста подлесок и травяно-кустарничковый ярус представлен теми же видами, что и в коренном типе леса. Видовой состав небогатый, всего обнаружен 21 вид. В основном встречаются пауки из семейства линифид - 10 видов, теридиид - 2 вида. Из семейства пауков-волков - 1 вид: *Pardosa lugubris* и в единичных экземплярах. Герпетобионтные виды пауков в лесах встречаются очень редко, практически за сезон в ловушки попадают единичные экземпляры. Семейство томизид в данном типе леса представлено одним видом *Oxurtila trux*. Это говорит о том, что виды, которые встречаются в больших количествах на вырубках, в березняке VI кл. возраста и в ельнике липово-ясенниковом очень редки. Постепенно с увеличением возраста древостоя и сомкнутости крон количество видов, присущих вырубкам, уменьшается, а количество лесных форм пауков увеличивается и в процессе сукцессии лесных биоценозов восстанавливается исходный видовой состав пауков (таблица 6.37).

Таблица 6.37. Индексы общности видовой состава пауков в сукцессионном ряду от ельника липово-ясенникового

Table 6.37. Similarity indexes for spiders species composition in the different successional stages for Quercus-Piceetum communities

Биотопы	Вырубка 1978 г.	Березняк 10-20 лет	Березняк 20-30 лет	Березняк VI кл. возраста	Ельник липово-ясенн.
Вырубка 1978 г	х	33,7	33,3	16,0	19,8
Бер. 10-20 лет		х	57,1	32,1	37,7
Бер. 20-30 лет			х	34,0	42,6
Бер. VI кл.воз.				х	44,4
Е. липово-ясм.					х

Продолжение таблицы 6.37. Видовой состав пауков на пробных площадях в заповеднике и в охранной зоне

Table 6.37. Spiders species composition on the permanent plots in the core and protected zone of the Nature Reserve

Виды	Вырубка 1978 г.	Березняк 10-20 лет	Березняк 20-30 лет	Березняк VI кл. возр.	Е. липово-ясенник.
Fam. Dictynidae					
<i>Dictyna arundinacea</i>	+				
Fam. Mimetidae					
<i>Ero furcata</i>	+			+	
Fam. Salticidae					
<i>Evarcha arcuata</i>	+				

Таблица 6.37. (продолжение).

1	2	3	4	5	6
<i>E. flammata</i>	+				
<i>E. lactabunda</i>	+				
<i>Synageles venator</i>	+				
Fam. Gnaphosidae					
<i>Gnaphosa muscorum</i>	+				
<i>Haplodrassus cognatus</i>	+				
<i>H. signifer</i>	+				
<i>H. silvestris</i>	+				
<i>Scotophaeus scutulatus</i>	+				
<i>Zelotes lutetianus</i>	+				
Fam. Anyphaenidae					
<i>Anyphaena accentuata</i>	+				
Fam. Sparassidae					
<i>Micrommata virescens</i>	+	+	+	+	+
Fam. Thomisidae					
<i>Misumena vatia</i>	+				
<i>Misumenops tricuspidatus</i>	+		+		
<i>Oxyptila blackwalli</i>	+	+	+		
<i>O. brevipipes</i>	+			+	
<i>O. praticola</i>	+	+	+		
<i>O. trux</i>	+			+	
<i>Philodromus emarginatus</i>	+				
<i>Tibellus maritimus</i>	+				
<i>T. oblongus</i>	+				
<i>Xysticus audax</i>	+				
<i>X. bifasciatus</i>	+				
<i>X. luctuosus</i>	+	+	+		
<i>X. obscurus</i>	+				
<i>X. ulmi</i>	+	+	+		
Fam. Clubionidae					
<i>Agroeca brunnea</i>	+	+			
<i>Clubiona caerulescens</i>	+				+
<i>C. lutescens</i>	+	+	+	+	+
<i>C. reclusa</i>	+				
<i>C. subsultans</i>	+				+
Fam. Zoridae					
<i>Zora spinimana</i>	+	+	+	+	
Fam. Theridiidae					
<i>Enoplognatha ovata</i>	+	+	+	+	+
<i>Robertus lividus</i>	+	+	+		+
<i>R. scoticus</i>	+	+	+	+	+
<i>Theridium bimaculatum</i>	+	+			
<i>T. impressum</i>			+		
<i>T. instabile</i>			+		
<i>T. pictum</i>	+	+	+		
<i>T. varians</i>	+	+			
Fam. Oxyopidae					
<i>Oxyopes ramosus</i>	+		+		
<i>O. heterophthalmus</i>	+				
Fam. Agelenidae					
<i>Cicurina cicurea</i>	+				
Fam. Hahnidae					
<i>Hahnia ononidum</i>	+				

Таблица 6.37. (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Fam. Lycosidae					
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	+	+			
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	+				
<i>Pardosa amentata</i>	+	+	+	+	+
<i>P. lugubris</i>	+	+	+	+	+
<i>P. nigriceps</i>	+				
<i>P. paludicola</i>	+				
<i>P. prativaga</i>	+				
<i>P. proxima</i>	+				
<i>P. pullata</i>	+	+			
<i>Pirata hygrophilus</i>	+	+	+		+
<i>Trochosa ruficola</i>	+	+	+		+
<i>T. spinipalpis</i>	+				
<i>T. terricola</i>	+	+	+		
Fam. Pisauridae					
<i>Dolomedes fimbriatus</i>	+	+	+	+	
Fam. Araneidae					
<i>Araneus alsine</i>	+	+	+		
<i>A. cucurbitinus</i>	+	+			
<i>A. diadematus</i>		+	+		
<i>A. quadratus</i>	+				
<i>A. marmoreus</i>	+				
<i>A. omoedus</i>					+
<i>A. sturmi</i>	+		+		
<i>Cyclosa conica</i>					+
<i>Cercidja prominens</i>	+	+			
<i>Hypsosinga heri</i>	+				
<i>H. pygmaea</i>	+				
<i>Meta segmentata</i>	+	+	+	+	+
<i>Singa hamata</i>	+	+			
<i>S. nitidula</i>	+				
Fam. Tetragnathidae					
<i>Pachygnatha clercki</i>	+	+	+	+	+
<i>P. degeeri</i>		+			
<i>P. listeri</i>		+			
<i>Tetragnatha dearmata</i>	+				
<i>T. extensa</i>	+	+	+		
<i>T. montana</i>			+		
<i>T. pinicola</i>	+	+	+	+	+
Fam. Linyphiidae					
<i>Allomengea vidua</i>	+				
<i>Bathyphantes nigrinus</i>		+		+	
<i>Bolyphantes alticeps</i>	+	+	+	+	+
<i>B. luteolus</i>	+	+	+		
<i>Centromerus arcanus</i>		+	+		
<i>C. bicolor</i>	+				
<i>C. dilutus</i>	+		+		
<i>C. sylvaticus</i>	+	+			
<i>Drapetisca socialis</i>	+				
<i>Floronia buculenta</i>		+	+		+
<i>Helophora insignis</i>	+	+	+	+	+

Таблица 6.37. (окончание).

1	2	3	4	5	6
<i>Lepthyphantes alacris</i>	+	+	+	+	+
<i>L. cristatus</i>			+		+
<i>L. minutus</i>		+		+	+
<i>Linyphia hortensis</i>	+	+	+	+	+
<i>L. clathrata</i>		+			
<i>L. emphana</i>	+	+	+	+	+
<i>L. montana</i>		+	+	+	+
<i>L. pusilla</i>	+		+		
<i>L. triangularis</i>		+	+	+	+
<i>Neriere marginata</i>	+	+	+		
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>	+		+	+	+
Fam. Erigonidae					
<i>Colobocyba pallens</i>	+	+	+	+	+
<i>Diplocephalus latifrons</i>	+				
<i>Gnathonarium dentatum</i>	+				
<i>Gonatium rubens</i>	+				
<i>Hypomma bituberculatum</i>	+	+	+		

Заключение.

Полученные результаты и изложенные здесь фактические материалы подтверждают тот факт, что на территории Центрально-Лесного заповедника сохранился крупный мало нарушенный лесной массив южно-таежных лесов, типичных для обширной области морского ландшафта Центральной части Русской равнины. В силу целого ряда причин на протяжении всего исторического периода этот массив не испытывал на себе существенного антропогенного воздействия. Поэтому типологическая, возрастная и пространственная структура сообществ, определяющая динамический статус лесного массива, сформировалась почти исключительно в результате эндогенных процессов в сочетании с экзогенными воздействиями природного происхождения. Лишь в конце прошлого, начале и середине нынешнего столетия имели место выборочные и локальные узколесосеменные рубки леса, не оказавшие существенного влияния на структуру и динамику лесов. Можно считать, что в ходе естественного развития лесного массива после заповедания (65 лет назад) полностью восстановились естественные динамические процессы. Исследования показывают, что здесь представлено все разнообразие типов и форм естественной динамики, свойственное спонтанному развитию таежных экосистем. Именно это многообразие форм динамики и сукцессионных процессов таежных экосистем при условии неизменности гидрологического режима территории и геохимических процессов на ландшафтном уровне определяет устойчивость лесного массива и является неперемным условием поддержания биологического разнообразия в самом широком смысле.

Современная структура лесного массива заповедника представляет сложный комплекс сообществ (экосистем), занимающих различное положение в динамических рядах формирования климаксовых сообществ. Общая направленность эндогенного развития экосистем связана с преобразованием сравнительно просто организованных сообществ мелколиственных лесов и условно одновозрастных или условно разновозрастных ельников в абсолютно разновозрастные со стабильным соотношением возрастных групп деревьев и относительно равномерным возобновительным процессом, что характерно для климаксового состояния темнохвойных таежных лесов.

Под воздействием экзогенных факторов, особенно катастрофического характера, процесс формирования климаксовой структуры сообществ может прерваться на любой стадии, возвращая сообщества на более ранние стадии демутиационного цикла.

В современной структуре лесного массива климаксовые сообщества с абсолютно-разновозрастными древостоями встречаются относительно редко, а преобладают субклимаксовые сообщества с относительно-

разновозрастными и циклично-разновозрастными древостоями. При формировании климаксовой структуры сообществ хорошо прослеживается временная разномасштабность этого процесса. Так, например, если для формирования видового состава, характерного для коренных еловых лесов необходимо несколько десятилетий, то стабилизация соотношений между эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) происходит в течение 100-150 лет. Для формирования абсолютно-разновозрастной структуры древостоя необходимо несколько сотен лет (до 600). Для восстановления структуры почвенного покрова также требуется не менее двухсот лет. Однако в реальных масштабах времени процесс формирования климаксовых типов сообществ, по-видимому, охватывает тысячелетия. Если учесть, что современный облик растительности территории заповедника существует всего лишь около 2,5 тысяч лет, то становится понятным, почему сообщества климаксовой структуры встречаются относительно редко. Современный лесной массив представляет собой арену активных динамических и сукцессионных процессов.

Важную роль в этих процессах играет ветровал различной интенсивности, в конечном итоге, способствующий формированию сообществ климаксовой структуры. Поэтому проведение разного рода лесохозяйственных мероприятий по уборке валежа и ветровала является недопустимым вмешательством в ход естественных процессов.

Основная стратегия по управлению территориями лесных заповедников должна заключаться в сохранении многообразия форм динамики, характерной для спонтанного развития лесных экосистем и массивов в целом. Для Центрально-Лесного заповедника гарантией сохранения всего многообразия форм естественной динамики и поддержания биологического разнообразия на высоком уровне является неизменность гидрологического режима территории. В этой связи важнейшей задачей, стоящей перед заповедником в настоящее время является расширение территории заповедника за счет прилегающих верховых болот, имеющих важнейшую водорегулирующую функцию.

Таким образом, изложенный выше фактический материал, хотя и не представляет все компоненты таежных экосистем, по типологической структуре, флористическому составу, разнообразию форм и типов естественной динамики позволяет рассматривать лесной массив заповедника как эталон не только южно-таежных лесов, но и Восточноевропейской тайги в целом.

Материал, вошедший в главу, собран и обработан благодаря финансовой поддержке программы «Экологическая безопасность России» 1993-95, РФФИ 1995-97, Фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96.

Resume

The territory of Tsentral'no-Lesnoj Nature Reserve presents the typical moraine landscapes of lowland watersheds. It is situated in the central part of main Caspian-Baltic watershed of Russian plain.

The analysis of archives and historical data showed that the area was not influenced significantly by human activity for last four centuries.

The structure and genesis of flora and vegetation of the area the same as typological and synecological structure of plant communities are typical for southern taiga virgin forests. Typological diversity is presented by boreal forests' communities located on the watersheds and forests of nemoral structure situated mainly in well-drained and rich habitats. In floristic classification schemes three classes and eight associations are defined.

The main types of forest dynamics in the Nature Reserve forests were found out as a result of long term investigations. The natural spontaneous dynamics defined the development of forests of main part of the area. The typology of forests' dynamics is the base for planning of investigations and territory management. The chapter presents descriptive data based on long term monitoring of natural processes in the virgin forests as: dynamics of stands caused by changing of age structure, windfalls of different size, drying of trees, bogging up of forests. The present structure of vegeta-

tion is based on complex influence on the territory of all natural processes. The maintenance of natural processes is provided by stability of hydrological regime of the whole area.

The special survey was done in the neighboring to Nature Reserve territories to describe the regeneration processes after anthropogenic disturbance of virgin forests. The investigations showed that biodiversity losses are not significant in the clear-cutting of the first generation. The further land using in the area should be managed taking to account significance of regulation function of the territory of Nature Reserve.

The analysis based on the descriptive materials brought us to the following conclusions:

- The vegetation of Tsentral'no-Lesnoj Nature Reserve can be considered as a model virgin lowland European southern taiga forests
- The maintenance of diversity of natural forest dynamics forms provides the conservation of biodiversity status of whole area.
- The forests of the Nature Reserve have very high regeneration potential and resistance to the anthropogenic impact and the area plays the key role for the forest biodiversity conservation in the Central Europe.
- The management of the territory should be based on the principles of maintenance of area water and gas balance regulation function including: the extension of protected territory and providing sustainable land using on the regional level.

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I^тЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных «эталонных» экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 p.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

ГЛАВА 7. ЗАПОВЕДНЫЙ ЛЕСНОЙ УЧАСТОК “САБАРСКИЙ”

7.1. Природные условия.

Исследования проводились на территории Артинского района Свердловской области (58°50' ВД, 56°30' СШ). Часть объектов находится в пределах Сабарского заповедного участка хвойно-широколиственных лесов (Артинское лесничество Артинского лесхоза); часть - на территории этого же лесничества, но в зоне активной эксплуатации лесов; и часть - на землях межколхозного лесничества в окрестностях поселка Арты (рис. 7.1).

Юго-западная часть Свердловской области имеет холмисто-грядовый рельеф, сильно расчлененный долинами и балками. Гряды высотой 50-100 м с округленными вершинами и гребнями, пологими склонами (2°-5°, местами 10°-20°). Долина реки Уфы большей частью с крутыми склонами. Максимальное превышение от уровня реки до вершин гряд 250-300 м. Грунты в долине реки Уфы суглинистые и супесчаные с примесью гальки, на остальной территории глинистые, суглинистые и щебеночно-суглинистые. Грунтовые воды залегают на глубине 3-9 м.

Климатические условия соответствуют умеренно континентальному типу. Зима холодная (ноябрь-март), средняя температура января -12°-15°С (мин. -47°С). Снежный покров устанавливается в середине ноября, толщина его к концу сезона достигает 60 см. Лето теплос, короткос (июнь-август). Температура воздуха днем 20-22°С, но по ночам при ясной погоде обычно опускается до 9-12°С. Ночные заморозки прекращаются только в мае, а начинаются уже в сентябре, реки замерзают в середине ноября. Во время вегетационного периода преобладают юго-западные ветры. Перенос и задержка воздушных потоков с Атлантики приводит к тому, что климат здесь теплее, чем на восточных склонах Уральских гор, а осадков выпадает больше по сравнению с западными равнинными территориями.

Характерной чертой растительного покрова можно считать неравномерное распределение покрытой лесом площади по левому и правому берегам реки Уфы. Вдоль правого берега на десятки километров простираются огромные лесные массивы, а вдоль левого берега крупные лесные массивы чередуются с не менее крупными безлесными пространствами. В наименее нарушенной части лесов района, к моменту образования заказника "Сабарский", 98% его территории (5416 га) занимали леса с доминированием ели сибирской (68%), значительно меньшие площади занимали пихтовые леса (10%) и 22% территории было занято молодыми производными древостоями с доминированием лиственных видов (Зубарева, Теринов, 1967). На остальной территории доля еловых лесов значительно меньше.

7.2. История освоения лесов региона.

Урал и особенно Предуралье относятся к давно заселенным регионам, но данные о начальных этапах их хозяйственного освоения весьма отрывочны. Однако каковы бы ни были особенности природопользования и уклада жизни немногочисленного местного населения, можно с уверенностью сказать, что к началу освоения Россией этих мест природные экосистемы здесь еще не были сильно трансформированы. Первое время Московское Государство осваивало Уральско-Сибирский регион в основном за счет "вольных людей", ссыльнопоселенцев и "эмиграции". До XVII века население Предуралья оставалось сравнительно немногочисленным. Исключение составляли лишь центры разработки горнорудных месторождений.

Первые заводы появились на Урале в начале XVII века, но резкое расширение производства стало возможным лишь со второй половины XVIII века после создания соответствующей производственной инфраструктуры. До основания г.Екатеринбурга (1722 год) на всем Урале действовало 13 заводов. Во второй половине XVIII века в Пермской губернии их было уже 65, а к 1824 году - на Урале действовало 155 заводов, причем на казенных заводах работало 39975 мужчин, а на частных - 104672 (РГВИА: ф. ВУА, д.18932). За эти 100-150 лет были созданы многие крупные поселения, рудники и заводы: 1631 г. - Ницинский завод, 1699 г. - Невьянский

завод. 1700 г. - Каменский завод, 1703 г. - Алпатьевский, 1727 г. - Шайтанский, 1729 г. - Черноисточинский и Уткинский, 1732 г. - Сысертский, 1742 г. - Верхнесергинский. 1751 г. - Кусье-Александровские рудники и заводы, 1785 г. - Лысьвенские, 1761 г. - Бисертский заводы, 1787 г. - Артинский казенный завод. Многие из этих заводов работают до сих пор.

Рудничные и заводские поселки создавались в безлюдных местах путем переселения сотен семей крепостных крестьян из центральной России. Такое освоение приводило к локальному, но многократному увеличению лесозаготовок в течение короткого периода. Площади вырубок за 30-50 лет увеличились в сотни раз. Местное население долгое время не проявляло заметного интереса к заводам и поселкам (не считая грабежей и набегов). Лишь в первой четверти XIX века отдельные башкирские поселения начали сотрудничать с заводами, добывая и доставляя на заводы медную руду.

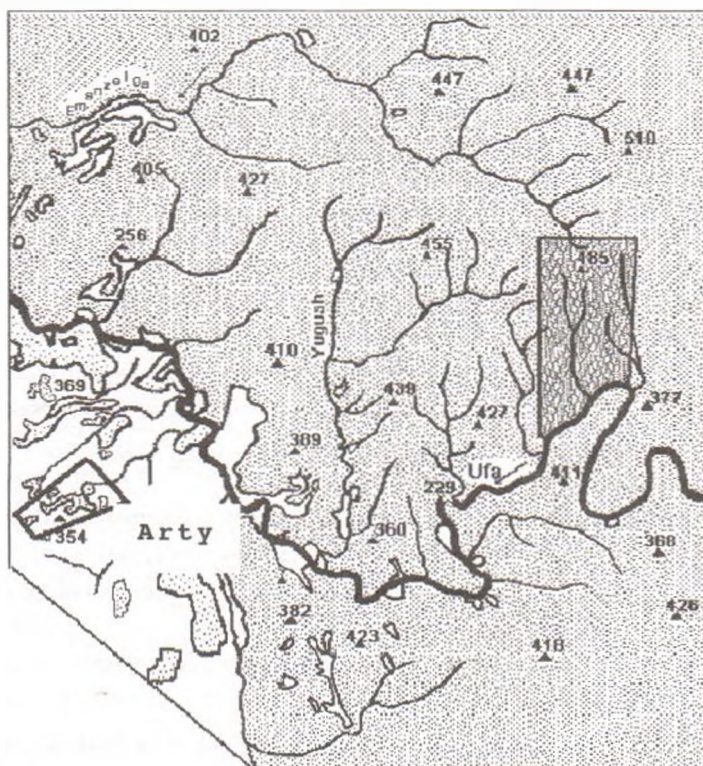


Рис. 7.1. Схема расположения лесных массивов. Штриховкой обозначены покрытые лесом территории, более густая штриховка - леса заказника. Исследованные участки в малолесной части Артинского района выделены прямоугольником. Цифры - высотные отметки в метрах над уровнем моря.

Fig. 7.1. Scheme of forest's allocation. Shaded area marks forested lands, denser shadow - protected forests. Studied forests in low forested part of Arty district are depicted by quadrangle. Numbers show altitude (m above sea level).

В качестве топлива, по существовавшим технологиям медеплавильного и железодобывательного производств, использовали древесный уголь, для приготовления которого заготавливали древесину из лесов вокруг поселков и рудников. Переэксплуатацию близлежащих лесов пытались предотвратить законодательным путем. Одной из первых таких попыток стали правила лесопользования 1721 года, утвержденные Берг-коллегией на основании представления капитана артиллерии Татищева. Эти правила среди прочего включали следующие пункты:

1. запрещение рубок молодых лесов под угрозой жестокого наказания;
2. запрещение во всех слободах летом на пахотных местах жечь травы, чтобы огонь случайно не перекинулся на окрестные леса;
3. стоящий лес на избы и дрова рубить далее 15 верст от завода, а ближе довольствоваться лишь валежником;
4. учредить должность лесного объездчика для соблюдения правил ведения лесного хозяйства;
5. кругом всех заводов леса разделить на 15 (или иное число) долей и рубить доли по очереди, не заезая в другие.

В 1723 году была издана инструкция для заводского комиссара, устанавливавшая среди прочего:

1. без особого разрешения заводского начальства не рубить леса на расстоянии до 30 верст выше по течению сплавных рек, в 10 верстах вокруг заводов и в 5 верстах вдоль сплавных рек;
2. лес рубить чисто, порубочные остатки складывать в кучи, на дрова лес рубить в марте-апреле и в октябре-ноябре.

В 1746 году были уточнены правила от 1721 года:

1. лес разделять на доли и использовать так, как указано в правилах 1721 года, но величину долей рассчитывать так, чтобы хватало как минимум на 50 лет;
2. стоячий лес рубить далее 20 верст от заводов;
3. не трогать без крайней надобности крупномерные деревья и крупномерный лес вблизи заводов.

Позже, с интервалом 3-5 лет, а иногда и чаще, выходили новые инструкции, дополнения, уложения и т.д. Следует отметить, что все инструкции, как процитированные, так и иные, даже не пытались ограничить объемы лесопользования. Речь шла о резервировании для нужд заводов наилучших по качеству и расположению лесов. Казна стремилась защитить свою ресурсную базу от второстепенных пользований (строительство жилых поселков, экспорт древесины) путем более равномерного освоения лесных дач. Таким образом, все лесные инструкции способствовали лишь незначительному снижению объемов пользования за счет повышения качества рубок и заметному перераспределению лесопользований.

В течение первых 50 лет активного лесопользования (первая половина XVIII века) произошли серьезные изменения в структуре и составе лесного фонда. Особенно заметное сокращение лесов произошло в легкодоступных частях дач. Уже с середины XVIII века артели лесорубов пришлось "высылать" в отдаленные части дач, где начали создаваться специальные поселки углежжения (т.н. валовые курени). Такие поселки отстояли от заводов на 10-30 верст. Углежжение в поселках было центральным, т.е. вырубленный лес свозился в поселок, где сжигался в общих кучах, длиной около 20 сажень (43 метра) каждая. Объем одновременно сжигаемой древесины можно оценить в 100-400 м³ (РГВИА: ф. ВУА, д. 18930, ч. 1). Одна куча хвойных дров давала от 60 до 90 коробов угля, лиственных - не более 40, причем совершенно непригодными для выжиг дров считались лиственница и рябина. Поселки углежогов существовали недолго и, после вырубки всего доступного леса в радиусе 5-8 верст, превращались в сельскохозяйственные поселения или забрасывались.

В 80-х годах XIX века, с переходом на лесосплав и приготовление угля непосредственно на заводах, лесные углежжения были упразднены. Однако это привело к увеличению лесозаготовок в связи с большими потерями древесины при сплаве. Именно в это время способы ведения лесного хозяйства начинают приобретать современные черты. Хозяйство становится узколесосечным (ширина лесосек до 80 сажень, длина - 6-8 верст) с примыканием лесосек после возобновления. Территории, отдаленные от лесосплавных рек более чем на 3-5 верст, переходят в разряд выборочного хозяйства или "запаса". В это же время появляются поселки в устьях средних рек, население которых занималось ремонтом плотин и перехватом лесосплава из верховьев.

Общие объемы лесопользования заводов заметно превышали современные расчетные лесосеки для таких же площадей. Например, Кусье-Александровская горнозаводская дача потребляла ежегодно 227 тыс. м³ при лесопокрытой площади в 65 тысяч гектаров и среднем запасе 337 м³/га (План хозяйства на 1912 г.). К началу XX века площади спелых хвойных лесов сократились до 50% от площади лесных земель, березняки занимали около⁵

20%, а незаросшие вырубки и гари примерно 10%. При этом общая площадь выборочного хозяйства, к которому относилась основная масса ненарушенных лесов, занимала менее 30 процентов.

Рассматриваемый участок относительно ненарушенных лесов находится южнее города Красноуфимска и ранее относился к лесной даче Артинских казенных заводов Пермской губернии Златоустовского горного округа (ныне территория Артинского лесничества). По статистической отчетности 1800 года на этой территории существовало 9 поселков, но только один из них располагался на правом берегу р. Уфы (РГВИА: ф. ВУА, д. 18928). Всего на 1800 год в заводских поселках жило 878 человек русских и 266 иноверцев. По другим данным в заводском поселке жило 1307 человек (РГВИА ф. ВУА, д. 18930). Завод владел 113797 десятинами земли. Чугун на переработку доставляли зимой из Златоустовского, Садкинского, и Кусинского заводов за 160 и 210 верст. Уголь в коробах доставляли с 15-20 верстного расстояния. К 1900 году в поселке Арти жило более 5000 человек, а заводу принадлежало тогда уже только 80344 десятины земли, и в том числе 73369 десятин лесной площади (1 десятина равна 1.09 га). В целом, по уральским меркам, это был весьма небольшой завод и, к тому же, организованный в числе последних (в 1787 году). Видимо именно это стечение обстоятельств позволило части лесной дачи избежать многократных рубок и сохраниться в относительно ненарушенном виде до нашего времени.

Объемы лесопользования в регионе в целом, и в Артинской заводской даче в частности, всегда были крайне неравномерными как по количеству, так и по качеству заготавливаемой древесины. Вплоть до завершения первого лесоустройства (1832-1837) они определялись преимущественно потребностями завода (ЦГИАЛ, ф. 37, оп. 13, д. 287). В результате из состава лесов практически исчезла сосна, занимавшая исходно значительные площади Артинской дачи (С.П. Паллас (1772), цит. по "Материалы по истории Башкирской АССР", 1956). К 40-ым годам XIX века основным объектом заготовки стала ель, т.к. повсеместно фауная пихта имела небольшое хозяйственное значение (Теринов, 1970). В это же время были введены новые правила рубок леса, которые с небольшими изменениями сохранялись до наших дней. Эти правила подразумевали зимние узколесосечные чересполосные рубки с сохранением подроста ("Материалы для статистики Красноуфимского уезда Пермской губернии", 1894). Наряду со сплошнолесосечным хозяйством расширялось выборочное хозяйство. Однако к 1890 году около 14% лесов дачи все еще не были затронуты даже выборочными рубками. Общие объемы лесопользования по Артинской даче лишь в XX веке стали стабильно превышать среднегодовой прирост древесины (т.е. вырубать древесины стали больше, чем прирастало за аналогичный период).

Несмотря на то, что методика обследования и описания лесов, применявшаяся в XIX и начале XX века, отличалась от принятой сейчас и некоторые данные учетов того времени напрямую нельзя сравнивать с современными таксационными характеристиками, по архивным материалам можно составить достаточно полную картину состава и структуры древостоев. По сведениям первых лесоустроительных отчетов, на неосвоенных хозяйством площадях произрастали елово-пихтовые леса с преобладанием ели (состав до 9Е1Пх). Разновозрастные древостои были средней густоты, с подростом из ели и пихты и густым подлеском из липы. Чистые пихтовые леса на гривах встречались на небольших площадях, предположительно по местам гарей и крупных ветровалов. По данным таксации XIX-XX веков малонарушенные леса имели полноту по верхнему ярусу 0.4-0.5, а максимальный возраст единичных деревьев ели составлял 210-250 лет. Судя по приводимым очень низким видовым числам ели и пихты, в ненарушенных лесах эти деревья постоянно росли в условиях хорошей освещенности. Средний запас оценивался в 120-220 м³/га, при запасе сухостоя не более 10% от общего запаса. Некоторые характеристики возрастных групп ели и пихты в наилучших разновозрастных лесах приведены в таблице 7.1

Из приведенного краткого обзора истории хозяйственного освоения лесов можно сделать вывод, что территория современного Артинского района Свердловской области неоднородна по степени преобразованности растительного покрова. Значительные площади левобережья Уфы стали малолесными, но, к сожалению, сейчас трудно установить время возникновения обширных полей и лугов. Большинство существующих лесных участ-

ков возникло совсем недавно после посадок культур сосны и березы на пахотных землях. Возраст этих культур редко превышает 40-50 лет (см. ниже).

Таблица. 7.1. Ход роста максимально полных пихтово-еловых крупнопороговых насаждений.

Growth rate of maximal dense fir-spruce stands with large ferns

Возраст, лет	Состав	Порода	Высота, м	Средний диаметр, см	Запас, м ³ /га	Отпад (м ³ /га) нарисгующим итогом
50	6Е4Пх	Е	11.1	10.5	11	2
		Пх	11.4	10.3	9	1
100	7Е3Пх	Е	18.2	20.6	73	53
		Пх	17.3	19.1	48	33
140	7Е3Пх	Е	21.7	28.0	141	154
		Пх	20.3	25.2	77	88
200	8Е2Пх	Е	24.7	37.1	221	356
		Пх	23.3	32.3	102	172
280	10Е	Е	26.1	44.0	270	573

Многолесное правобережье также сильно преобразовано рубками последних столетий, но здесь нелесные сообщества (луга и посевы) всегда встречаются в окружении лесных сообществ. Малонарушенная растительность преобладает лишь на территории заказника "Сабарский", а на большинстве площадей лесхоза произрастают производные дресвостои. Без детального изучения состава и структуры таких лесов трудно определить, какие производные сообществ испытали многократное преобразование, а какие возникли на вырубках разновозрастных дресвостоев. Однозначно можно утверждать лишь то, что в растительном покрове есть весь спектр сообществ: от разновозрастных лесов до лесных культур на пахотных землях. В связи с этим логично задать два основных вопроса. В чем проявляется глубина преобразований лесной растительности? Каковы восстановительные возможности современных сообществ? Ответы на эти вопросы попробуем проиллюстрировать материалами геоботанических, популяционно-демографических и лесоводственных исследований 1990-95 годов.

7.3. Объекты и методы исследований.

7.3.1. Геоботаническое описание растительности.

Как уже было сказано, исследованная территория достаточно разнообразна по набору местообитаний, приуроченных к разным элементам рельефа и подвергшихся разным антропогенным преобразованиям. Чтобы охарактеризовать имеющееся разнообразие растительности, недостаточно стандартного набора таксационных показателей. Последние хорошо описывают продукционные параметры лесных сообществ, но очень плохо отражают видовой состав как древесных (особенно кустарниковых), так и травянистых растений. Кроме того, таксационные материалы практически никак не отражают состояние внутривидовых луговых полей, и в них полностью отсутствует информация о растительности вне границ Гослесфонда. Чтобы восполнить пробелы лесоведческой информации, удобно проводить выборочное, но достаточно массовое, геоботаническое описание растительности на площадках размером 10x10 м или 20x20 м. Такие описания позволяют быстро получить общую характеристику сообществ и подробную информацию о видовом составе всех синузид с балловой оценкой доминирования видов во всех ярусах лесных и нелесных сообществ.

В исследованном районе геоботанические описания были составлены по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1976) для трех основных групп сообществ.

Первая группа описаний выполнена в массиве хвойно-широколиственного разновозрастного леса (основной массив малонарушенных лесов заказника). Она представлена выборкой из 106 описаний: геоботанический профиль из примыкающих друг к другу площадок размером 20x20 м. Профиль расположен вдоль просеки с запада на восток между кварталами 136-156 и 137-157 в Артинском лесничестве Артинского лесхоза (рис. 7.2). Максимальный перепад высот между площадками на вершинах холмов и в долинах ручьев чуть больше 100 м.

На каждой площадке составляли список всех видов сосудистых растений в древесном (А), кустарниковом (В) и травяном (С) ярусе. Количественное участие каждого вида определялось по сомкнутости крон или проективно-покрытию в баллах. Максимальный балл 5 соответствует покрытию 75-100%, балл 4 - 50-75%, 3 - 25-50%, 2 - 5-25%, 1 - 1-5%, + - <1%. Покрытие мохового яруса учитывали отдельно по приуроченности растений к различным субстратам (древесина, почва и т.п.). Из видов мхов составлена коллекция, но к настоящему моменту не полностью определена видовая принадлежность всех образцов и эти данные нами не анализируются.



Рис.7.2. Схема расположения основных мест исследований (черные точки) в границах заказника "Сабарский" и на прилегающих территориях Артинского лесничества. Буквами обозначена поквартальная генерализация состава древостоев с преобладанием: Pc - ели, Ab - пихты, П - лиственницы, Бт - березы, Ас - осины, Пн - сосны.

Fig. 7.2. Allocation scheme for the main research plots (dark dots) inside the Protected Area "Sabarskiy" and on the neighboring parts of Arty Forest Division. Letters indicate the distribution of dominant tree species: Pc - spruce, Ab - fir, П - basswood, Bt - birch, Pt - aspen, Pn - pine.

Вторая группа описаний представлена 83 площадками 10x10 м. Эти описания выполнены на территории заказника "Сабарский" и в ближайших его окрестностях. Основные места проведения исследований показаны точками на рисунке 7.2; конкретные адреса сообществ даны ниже в тексте. В данную выборку включены малонарушенные разновозрастные леса, средневозрастные и спелые леса, возникшие после рубок начала XX века, молодняки и свежие вырубki последних лет. Часть описаний отражает состояние растительности на небольших (1-2 га) внутрилесных сенокосных полянах. По диапазону высот и разнообразию склоновых позиций обе выборки практически идентичны.

Третья группа описаний (18 площадок размером 10x10м) представляет относительно удаленный (20-25 км на юго-запад) от массива заказника участок левобережья реки Уфы (рис. 7.1). Максимальная высота гряд здесь на 100 м меньше, чем в заказнике, но исследованные сообщества расположены на высотах перекрывающихся с высотным градиентом площадок на профиле в лесном разновозрастном массиве. Высотные диапазоны состав-

ляют 350-250 м и 400-300 м соответственно. Отличительной чертой третьей группы описаний является то, что все они расположены в небольших лесных массивах со всех сторон окруженных полями и, как правило, возникших после посадки культур сосны на брошенных пашнях.

7.3.2. Популяционно-демографические методы.

Описание популяций древесных растений дополняет геоботаническую информацию данными о динамических тенденциях в растительном покрове. Подробная количественная характеристика онтогенетической структуры эдификаторов лесных сообществ позволяет выявить возможности самоподдержания популяций, инвазии видов в другие сообщества и оценить устойчивость позиций видов в нынешних сообществах (Заугольнова и др., 1995). Инвазии и регресс популяций диагностируются относительно просто. Наиболее неоднозначно интерпретируются данные, которые характеризуют устойчивое самоподдержание популяций. В этом отношении малонарушенный массив заказника представляет собой очень удобный объект. Здесь, на натурном материале, можно попытаться определить пороговые значения колебаний численности разных онтогенетических (возрастных) групп, при которых сохраняется устойчивое самоподдержание популяций в целом. Для получения количественных характеристик онтогенетической структуры популяций древесных эдификаторов были проведены сплошные перечеты деревьев на:

- временных площадках размером 20x20 м, расположенных в сообществах с доминированием хвойных, широколиственных и мелколиственных деревьев;
- на 106 площадках геоботанического профиля;
- на двух пробных площадях размером 100x100 м и 120x120 м. Одна постоянная пробная площадь расположена в привершинной части гряды, вторая - на склоне юго-западной экспозиции. Обе площади находятся недалеко (100-300 м) от геоботанического профиля в разновозрастном лесу (квартал 156).

В сплошной переčet включены деревья всех видов и всех онтогенетических групп, начиная с виргинильной. Для каждого дерева фиксировали диаметр на высоте груди, жизнеспособность, принадлежность к одному из четырех ярусов. На пробных площадях дополнительно измеряли высоты деревьев каждой онтогенетической группы и отмечали точное местоположение оснований стволов и проекций крон путем картирования всех деревьев в масштабе 1:100. Таким путем была получена информация не только о численности онтогенетических групп в популяциях деревьев, но и определено взаиморасположение особей, принадлежащих к разным поколениям. Общая площадь учета составила 6 68 га. Численность наиболее молодых онтогенетических групп в популяциях древесных эдификаторов определялась на площадках размером 5x5 м (100 шт.) и 1x1 м (500 шт.) в пределах пробных площадей.

7.3.3. Лесотаксационные и демографические методы исследования древесных видов.

Для оценки расчлененности и "преобразованности" территории лесничества промышленными лесозаготовками были использованы картографические и таксационные данные лесоустройства 1987 года. Данные лесоустройства послужили исходным материалом для выбора конкретных участков детального исследования состава и структуры лесных сообществ. К сожалению, качество и детальность проведенных на данной территории лесоинвентаризационных работ (по 3 разряду лесоустройства) не позволяют учесть ни реальную мозаичность строения древостоев, ни реального их состояния по всей территории. Особенно скудна эта информация для участков темнохвойных разновозрастных древостоев. Они весьма неоднородны по породному составу, горизонтальной и вертикальной структуре полога; местами они сильно разрушены инфекцией грибных патогенов и деятельностью стволовых насекомых -ксилофагов.

В ходе маршрутных обследований была осмотрена вся территория заказника, но для детального изучения были выбраны 156 и 157 кварталы. Такой выбор обусловлен тем, что лишь наиболее крупные по площади выделы с разновозрастными лесами пригодны для выявления закономерностей пространственной структуры слож-

ных древостоев. Особенно это важно для анализа закономерностей надценотического масштаба. В пределах 156 квартала были заложены две координатные постоянные пробные площади (ППП N 1 и ППП N 2). Постоянная пробная площадь N 1 была заложена в августе 1991 года. Размер этой площади 100x100 м (1 га). Постоянная пробная площадь N 2 была заложена в августе 1992 года. Размер ППП N 2 составляет 120x120 м (1,44 га).

На пробных площадях сбор данных проводился по единой методике, что позволяет легко сравнивать данные в зависимости от конкретных задач настоящего исследования. На площадях было проведено подробное картирование древесной синузии, при котором учитывали все деревья высотой более 1 метра. Каждому дереву был присвоен номер, с которым связана вся количественная и качественная информация о нем: вид, возрастное состояние, происхождение, жизненность, жизненная форма, принадлежность к ярусу, диаметр ствола на высоте 1.3 м, радиус кроны по четырем направлениям (север, юг, запад и восток). На пробной площади N 1 высотометром были измерены высоты всех деревьев, и, при помощи приростного бура, определен календарный возраст и/или наличие комлевых гнилей. Высоты и возраст деревьев на пробной площади N 2 определены выборочно.

Для определения жизненности деревьев использовалась методика, разработанная в онтогенетических исследованиях (Воронцова и др., 1987; Диагнозы и ключи..., 1989), выделялись деревья трех уровней жизненности: нормального, пониженного и низкого. При определении происхождения деревьев фиксировали семенной и вегетативный способы. Для деревьев отмечали три жизненные формы: одноствольная, многоствольная и кустовидная.

7.3.4. Лесопатологические исследования.

В августе 1993 года было проведено комплексное фитопатологическое обследование елово-пихтовых древостоев заказника. Оно включало в себя маршрутное наземное обследование насаждений и детальное исследование повреждения деревьев на постоянных пробных площадях, что позволило получить оценки объемов усыхания, причин и видового состава возбудителей грибных болезней.

В ходе маршрутных обследований проводили лесопатологическую оценку насаждений и сбор образцов плодовых тел дереворазрушающих грибов в наиболее представительных для заказника насаждениях. Маршрутное обследование проводили по квартальным просекам с заходом во все таксационные выделы, отмеченные лесоустройством на плане лесонасаждений. Общая протяженность маршрутных ходов составила около 60 км. Лесопатологическая оценка заключалась в визуальном определении санитарного состояния насаждений, выявлении очагов усыхания с установлением причин и возбудителей болезней. На основе собранной коллекции плодовых тел составлен список характерных для Сабарского заказника видов дереворазрушающих грибов с оценкой частоты их встречаемости и специализации (табл. 7.2). Идентификация собранной коллекции и определение видовых названий дереворазрушающих грибов заказника "Сабарский" проводилась в лаборатории защиты леса ВНИИЛМ. Авторы особо благодарят за помощь в этой работе кандидатов биологических наук, старших научных сотрудников И.Г. Вишневскую и П.В. Гордиско.

Оценку размеров усыхания проводили путем закладки круговых площадок полнотомером Биттерлиха в наиболее характерных местах хвойных таксационных выделов, с учетом различий в условиях их произрастания. Круговые площадки закладывали за границами очагов усыхания и в пограничной зоне очагов. Полученные данные использованы для оценки процентной доли потерь запаса насаждений, характера и скорости усыхания ели и пихты, зараженных инфекцией опенка осеннего. Однако без материалов аэрофотосъемки, одним наземным обследованием практически невозможно было точно определить общую площадь усыхания.

Более детальное определение зараженности пихты и ели возбудителями корневой гнили: корневой губкой (*Heterobasidion annosum*) и опенком осенним (*Armillariella mellea*), проводили на постоянных пробных площадях. С этой целью оценивали состояние каждого дерева и наличие заражения: для опенка - по ризоморфам или гифальным пленкам на комлях или корнях деревьев, наличие характерной комлевой гнили у деревьев; для корневой губки - по наличию плодовых тел на корневых лапах или сердцевинной гнили. Заражение отдельных деревьев оценивали по 4-х бальной шкале.

Таблица 7.2. Список основных дереворазрушающих грибов заказника “Сабарский”

List of the main fungal pathogens for Protected Area “Sabarskiy”

N	Видовое название дереворазрушающего гриба	Растение-хозяин	Балл встречаемости
1	<i>Armillaria mellea</i> (Vahl.: Fr.) Kumm.	Все виды	5
2	<i>Cystostereum Murrarii</i> (Berk. & Curt.) Ponz	Хвойные	5
3	<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref.	Хвойные	5
4	<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.: Fr.) Murr.	Лиственные	4
5	<i>Coriolus hirsutus</i> (Fr.) Quel.	Лиственные	4
6	<i>Coriolus versicolor</i> (L.: Fr.) Quel.	Лиственные	4
7	<i>Fomitopsis pinicola</i> (Swartz: Fr.) P.Karst.	Все виды	4
8	<i>Fomes fomentarius</i> (L.: Fr.) Fr.	Лиственные	4
9	<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	Лиственные	4
10	<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryv.	Пихта	4
11	<i>Phellinus igniarius</i> (L.: Fr.) Quel.	Лиственные	4
12	<i>Stereum purpureum</i> Fr.	Лиственные	4
13	<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.: Fr.) S.F.Gray	Лиственные	4
14	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) P.Karst	Хвойные	3
15	<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Fr.) P.Karst	Хвойные	3
16	<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Fr.) P.Karst	Ель	3
17	<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. et Schw.: Fr.) P.Karst	Ель	3
18	<i>Hapalobolus nidulans</i> (Fr.) P.Karst	Ель, пихта, береза	3
19	<i>Polistictus circinatus</i> (Fr.) Karst. var. <i>triqueter</i> Bres.	Хвойные	3
20	<i>Stereum abietinum</i> Fr.	Хвойные	3
21	<i>Stereum gausapatum</i> Fr.	Лиственные	3
22	<i>Coriolus tephroleucus</i> (Fr.) Quel.	Лиственные	2
23	<i>Coriolus versicolor</i> (Fr.) Quel. f. <i>vitellinus</i>	Пихта	2
24	<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolt.: Fr.) Schroet	Лиственные	2
25	<i>Inonotus weirii</i> (Murriell.) Kotl. & Ponz.	Хвойные	2
26	<i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.) P.Karst.	Пихта	2
27	<i>Lentinus lepideus</i> (Fr.: Fr.) Fr.	Пихта, сосна	2
28	<i>Oxyporus populinus</i> (Schum.: Fr.) Donk.	Вяз, клен	2
29	<i>Phellinus conchatus</i> (Fr.) Quel.	Лиственные	2
30	<i>Phellinus hartigii</i> (Allesch.: Schn.) Bond.	Пихта	2
31	<i>Stereum fasciatum</i> Fr.	Лиственные	2
32	<i>Coriolus cervinus</i> (Fr.) Quel.	Пихта	1
33	<i>Coriolus pubescens</i> (Fr.) Quel. f. <i>tenuis</i>	Пихта	1
34	<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.: Fr.) Pil.	Береза	1
35	<i>Lenzites betulina</i> (Fr.) Fr.	Береза	1
36	<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.: Fr.) P.Karst.	Береза	1
37	<i>Ganoderma lucidum</i>	Хвойные	1
38	<i>Ischnoderma resinosum</i> (Fr.) P.Karst	Хвойные	1
39	<i>Tyromyces erubescens</i>	Липа	1

На пробных площадях были заложены профили для оценки встречаемости основных видов дереворазрушителей на живых деревьях и валеже, а также сплошное обследование всех деревьев с оценкой их состояния и заражения патогенными грибами: опенком (*Armillaria mellea*), корневой губкой (*Heterobasidion annosum*),

окаймленным трутовиком (*Fomitopsis pinicola*), ложным трутовиком (*Phellinus igniarius*) и настоящим трутовиком (*Fomes fomentarius*). Наличие внутренних (комлевых) гнилей определяли при помощи приростного бура.

7.4. Флористическое разнообразие территории

7.4.1. Общая характеристика флоры территории.

Во время экспедиций 1990-94 годов геоботаническими описаниями было выявлено 295 видов сосудистых растений. Покрытосеменные представлены 38 семействами. Наибольшее число видов имеют семейства злаковых, розоцветных, сложноцветных, лютиковых и лилейных.

Древесная сингузия лесных сообществ представлена 13 видами: *Abies sibirica* Ledeb., *Acer platanoides* L., *Alnus incana* (L.) Moench., *Betula pendula* Roth., *Betula pubescens* Ehrh., *Padus avium* Mill., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds.

Кустарниковую сингузию образуют 11 видов: *Crataegus* sp., *Daphne mezereum* L., *Ribes hirsuta*, *Ribes nigrum* L., *Ribes spicatum* Robson, *Rosa canina* L., *Rosa majalis* Herm., *Salix cinerea* L., *Salix dasycardos* Wimm., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Sambucus racemosa* L.

Остальные, 271 вид, относятся к сингузиям летне-вегетирующих трав. К сожалению, все полевые работы проводились в конце лета, поэтому полностью неизученной оказалась сингузия эфемероидов.

Таблица 7.3. Балловая оценка экологических факторов местообитаний в пределах флористически однородных групп лесных сообществ

Score assessment of ecological factors of habitats for floristic homogenous groups of forest communities

Флористические кластеры	Экологические факторы									
	<i>Lc*</i>		<i>Hd</i>		<i>Nt</i>		<i>Rc</i>		<i>Tr</i>	
	Сред-нее	Ст.отк.	Сред-нее	Ст.отк.	Сред-нее	Ст.отк.	Сред-нее	Ст.отк.	Сред-нее	Ст.отк.
1	3.92	0.50	12.26	0.37	5.72	0.42	6.77	0.21	6.62	0.50
2	4.93	0.23	12.52	0.38	6.42	0.53	6.77	0.41	6.44	0.35
3	4.97	0.34	12.82	0.20	6.57	0.36	7.13	0.09	6.24	0.19
5	4.81	0.49	12.84	0.43	6.55	0.25	6.96	0.42	6.34	0.23
6	4.81	0.50	12.81	0.45	6.59	0.43	7.06	0.25	6.27	0.25
7	4.79	0.26	12.87	0.48	6.49	0.41	6.76	0.18	6.41	0.27
8	5.12	0.53	13.15	0.33	6.45	0.30	6.96	0.24	6.09	0.34
9	4.84	0.20	12.96	0.11	6.17	0.15	6.82	0.16	6.15	0.11

- *Lc* - освещенность, *Hd* - увлажнение, *Nt* - богатство доступного азота, *Rc* - кислотность почв, *Tr* - солевой режим почв. Все данные в балловых оценках по шкалам Н.Д.Цыганова.
- *Lc* - light, *Hd* - humidity, *Nt* - available nitrogen, *Rc* - soil acid, *Tr* - salt regime of soil. All score data from N.D.Tsyganov tables.

Пологие склоны Уральских гор не создают условий для проявления высокой степени эндемизма (Архипова, Горчаковский, 1980; Горчаковский, Шурова, 1982). На данной территории из уральских эндемиков отмечены *Knautia tatarica* (L.) Szabo, *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd, порезник сибирский; из уральских реликтов - *Galium odoratum* (L.) Scop. Среди растений, которые были отмечены при обследовании района, кроме уже названных эндемичных и реликтовых видов, к редким можно отнести: *Actaea spicata* L., *Daphne mezereum* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Dryopteris filix mas* (L.) Schott, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viola hirta* L.

Подробный анализ сходства видовых списков конкретных сообществ был проведен для оценки закономерностей в распространении растений по территории. Такой анализ рассматривается как первый этап анализа неоднородности растительного покрова и основывается на самых грубых оценках. Генеральная выборка описаний 1993-94 годов содержит все основные типы лесных (древесных и недревесных) сообществ (257 видов сосудистых растений):

- 30 описаний геоботанического профиля (целостный массив разновозрастного хвойно-широколиственного леса);
- 14 описаний разновозрастных сообществ в разных частях заказника;
- 13 описаний внутривидовых луговых сообществ (сенокосы);
- 56 описаний зарастающих и заросших вырубок последнего столетия;
- 18 описаний вторичных лесных сообществ на бывших пашнях или выгонах.

Из общего числа (131) описаний только четыре приходятся на участки в высокой пойме реки Уфы. Остальные 127 описаний расположены на склонах разных экспозиций, вершинах гряд и по долинам ручьев. Ни одно из сообществ не было расположено в позициях стрессовых по почвенно-грунтовым условиям. Достаточно веским основанием для такого утверждения может служить высокая однородность основных экологических характеристик всех изученных сообществ (табл. 7.3).

Статистически достоверное различие средних значений для групп сообществ наблюдается только в одном случае: по шкале освещенности группа вторичных лесных сообществ имеет более низкий балл, который соответствует значениям освещенности растительности светлых лесов. По остальным факторам все группы сообществ достаточно однородны внутри себя (низкий коэффициент варьирования) и перекрываются между собой в диапазонах стандартного отклонения. Подробный анализ флористического сходства этих групп сообществ приводится ниже.

7.4.2. Статистический анализ разнообразия растительных сообществ.

7.4.2.1. Оценка разнообразия сообществ антропогенно преобразованных ландшафтов.

Флористическое сходство сообществ оценено методом кластерного анализа видовых списков с обилиями видов и с использованием евклидова расстояния в качестве метрики сходства (различия) отдельных описаний. Анализ выявил 10 совокупностей описаний (кластеров) в составе исходной выборки. Наиболее малочисленными оказались четыре кластера (третий - 4 описания, седьмой - 5 описаний, девятый - 5 описаний и десятый - 3 описания). Кластеры 3, 7 и 9 объединяют очень разнородные участки на месте вырубок, придорожных участков, зарастающих сенокосов и даже старовозрастных лесных сообществ. О случайности состава этих кластеров можно судить и по очень сильному варьированию общего числа видов растений на конкретных площадках.

Для более полного представления о растительности каждого кластера ниже приводится краткая характеристика и адрес сообществ.

Кластер 3

- Кв. 135, выд. 4 (w15_94). Ярус А: липа (g2g3), рябина (g2); Ярус В: пихта (v), липа (v2). Валеж мелкий, пеньки старые, весь подрост низкой жизнеспособности; рябина и черемуха порослевые, ильм. Участок соседствует с сенокосами вдоль дороги.
- Кв. 150, выд. 2 (w29_94). Свежая рубка хвойно-широколиственного леса. Ярус А: пихта (g2), осина (g1). Ярус В: пихта (v1), ель (v2), осина (v1), ива (v1), липа (v1v2).
- Кв. 94, выд. 4 (w45_94). Послерубочный березняк с елью. Ярус А: береза (g2). Ярус В: ель (v-g1), береза (v-g1).
- Кв. 189, выд. 7 (w55_94). Участок 50-60 летнего пихтача, высота деревьев 10-12 м.

Кластер 7

- Кв. 156, выд. 1 (p9). Площадка на геоботаническом профиле в разновозрастном лесу.
- Кв. 192, выд. 2 (w51_94). Вырубка, зарастающая пихтой, елью и липой.
- Кв. 93, выд. 57 (w6_94). Культуры ели посадки 1992 года. Ярус В: пихта (v2), ель (v)2, липа (g1). Крупные пни елей и пихт. Еще незаросшая рубка.
- Кв. 178, выд. 2 (w10_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.
- Кв. 178, выд. 9 (w6_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.

Кластер 9

- Кв. 156, выд. 1 (p93). Площадка на геоботаническом профиле в разновозрастном лесу.
- Кв. 151, выд. 10 (w25_94). Ярус А: береза (g1g2), осина (g1g2); Ярус В: береза (v2g1). Зарастающий лесной сенокос размером 100x100; все березы семенные.

- Кв. 96, выд. 1 (w44_94). Смешанный лес с березой.
- Кв. 171, выд. 40 (w54_94). Заросший сенокос с хвойными (g1, g2), липа (g1), береза (g2)
- Кв. 115, выд. 14 (w18_93). Старая вырубка с гнями хвойных деревьев, часть берез недавно срублена зимой, верхний ярус отсутствует.

Кластер 10

- Кв. 153, выд. 26 (w48_94). Луг в пойме ручья, ширина 20-30 м, береза (v2,g1) отдельными деревьями высотой 4-6 м.
- Кв. 93 (w58_94). Сероопышанник.
- Кв. 178 (W4_93). Разновозрастный лес с крупным валежом. Недифференцированная пойма реки Курганки, до 1 м над уровнем русла.

Кластер 10 объединяет одинаковые по местоположению в рельефе лесные участки, приуроченные к долинам малых ручьев, т.е. мы имеем дело с экологически детерминированным вариантом растительности переувлажненных и богатых местообитаний. Несмотря на то, что древесный ярус представлен на одной площадке березой, на другой - ольхой серой, а на третьей - разновозрастными деревьями ели, пихты и липы, на всех площадках присутствует одинаковый набор доминантных видов травяного яруса: *Urtica dioica* L., *Filipendula ulmaria*(L.) Maxim, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Geum rivale* L., *Valeriana officinalis* L., *Alnus incana* (L.) Moench. Доминирование видов черно-ольховой эколого-ценотической группы здесь явно не случайно, поскольку эта же группа представлена и наибольшим числом видов (табл. 7.4).

Таблица 7. 4. Доля эколого-ценотических групп видов во флористически однородных кластерах описаний, в процентах от общего числа видов в каждом кластере

Portion of the ecological-cenotic species groups in floristic homogeneous clusters, % from total species number of each cluster

Эколого-ценотические группы	Кластеры флористически однородных сообществ									
	CL1*	CL2	CL4	CL5	CL6	CL8	CL10	CL3	CL7	CL9
Боровая	2.7	1.5	1.8	2	1.8	2.2	2.7	1.6	1.4	1.1
Водно-болотная	1.1	1.5		3.3	0.9	1.1	1.4	1.6	1.4	2.1
Высокотравная	4.3	6.0	5.3	7.2	8.2	8.6	5.5	6.5	8.2	5.3
Бореальная	10.3	22.4	28.1	18.3	14.5	19.4	21.9	21.0	26	22.3
Луговая	31.0	3.0	1.8	15	17.3	8.6	8.2	4.8	2.7	5.3
Неморальная	16.3	38.8	43.9	23.5	28.2	33.3	26	43.5	39.7	31.9
Опушечная	9.2	3.0	3.5	5.2	11.8	6.5	2.7	4.8	2.7	6.4
Сорно-рудеральная	9.8	3.0		3.9	4.5	1.1	1.4	4.8	1.4	2.1
Черноольховая	15.2	20.9	15.8	21.6	12.7	19.4	30.1	11.3	16.4	23.4

* Описание кластеров см. в тексте

* Cluster description see in text

Меньший процент неморальных видов в составе приуроченных сообществ принципиально не отличает их по эколого-ценотической структуре флоры от малонарушенных лесов, в которых наиболее многочисленны три группы видов: неморальная, бореальная и черноольховая. К тому же, переувлажненные местообитания на данной территории, не имея большой протяженности в поперечном направлении, всегда испытывают воздействие со стороны соседних с ними склоновых сообществ и, тем самым, оказываются зависимыми от структуры и динамики массива в целом.

Остальные кластеры включают в себя основное количество описаний лесных и луговых участков растительности. Эти кластеры неоднородны по составу древесных доминантов, но представляются достаточно целостными группами сообществ. Наиболее богатым по видовому составу является кластер 1. Он почти полностью состоит из описаний вторичных лесов, возникших на месте заросших пашен и выгонов (левобережье р. Уфы). О недавнем прошлом этих участков красноречиво свидетельствует высокая доля лугово-опушечных видов в современных лесных сообществах (табл. 7.4), которые в большинстве случаев уже имеют сомкнутый древесный ярус. Весьма похожими на вторичные леса оказались пять участков залуговевших вырубок и придорожные лу-

говые сообщества на многолесном правом берегу Уфы. В целом, в 20 описаниях этого кластера отмечено 194 вида сосудистых растений, при среднем количестве видов на площадке равном 42. Распределение числа площадок по видовой насыщенности имеет явно асимметричный характер. Более половины описаний содержат по 25-30 видов; остальные 8 описаний "растягивают" распределение до очень больших значений (максимально - 70 видов). Несмотря на значительное варьирование числа видов, флористическое сходство в данной группе описаний можно рассматривать как явно неслучайное явление. Здесь преобладают виды светолюбивой экологии, и, даже при столь большом видовом разнообразии, выделяется несколько устойчивых групп доминирующих видов (рис. 7.3).

Из характерных для данной группы сообществ можно назвать следующие виды: *Fragaria vesca* L., *Dactylis glomerata* L., *Padus avium* Mill, *Veronica chamaedrys* L., *Vicia sepium* L., *Achillea millefolium* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Betula* L., *Galium mollugo* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Pulmonaria mollissima* Kerner, *Salix caprea* L., *Pinus sylvestris* L., *Viola canina* L., *Poa pratensis* L.

Кластер 1

- A1 Ярус А: береза (g1g2); ярус В: береза (v1v2). Полоса деревьев шириной 60-80 м, длиной 200-300 м, подрост сильно объединен скотом; вне площадки выше по склону пастбище, ниже - поле. Первое поколение деревьев.
- A10 Лесной островок размером 20x40 м; ниже по склону ручей, сверху и по бокам - небольшие сенокосы; валеж тонкий и его мало, первое поколение деревьев (береза семенного происхождения): ярус А: береза (g1); ярус В: береза (v1v2), рябина (v-g).
- A11 Луговая опушка лесного островка размером 20x40 м. Изредка косимый луг.
- A12 Ярус А: осина (g2); ярус В: береза (v1), осина (v2g1), черемуха (g), ива (g2). Узкая полоса леса между полей (ширина 10-15 м, длина 50 м).
- A15 Оси́нник с сосной (погибшие культуры сосны), размер 100x200 м; периодически прокашивается. А: сосна (g1), осина (g2); ярус В: осина (v2), рябина (vg).
- A16 В: береза (v1v2), сосна (v1v2). Самосев сосны по краю поля; ниже площадки - сенокос.
- A18 А: береза (g1g2). Стоянка скота в березняке размером 200x300 м; березы порослевые, подрост очень редкий из виргинильных берез, сомкнутого верхнего полога нет.
- A2 Ярус А: береза (g2), сосна (g2); ярус В: береза (v1v2), осина (v1v2), рябина (v-g), ива (g1). Придорожная полоса шириной 10-20 м, длиной 500 м расположена вдоль склона по краю оврага; в описании вопли растения опушки. Первое поколение деревьев.
- A3 Культуры сосны. В пределах контура сомкнутые участки чередуются с полянами размером 100-200 кв.м; размер массива бывших сосновых культур 150x200 м; в лесу периодически вырубают иву, березу, осину. Первое поколение деревьев.
- A5 Ярус А: береза (g1g2); ярус В: береза (v2g1), рябина (v-g). Массив погибших культур сосны размером 100x150 м; выше по склону поле, ниже сенокос, валеж тонкий и его мало, береза вся семенного происхождения. Первое поколение деревьев.
- A6 Ярус А: береза (g1); сосна (g1); ярус В: береза (v2), рябина (v-g), ива (v2g2). Массив погибших культур сосны размером 100x300 м по пашне; сосна куртинами. Первое поколение деревьев.
- A7 Ярус А: береза (g1g2), осина (g1); ярус В: осина (im), рябина (v-g). Небольшой островок с деревьями (40x50 м) на перекрестке полевых дорог.
- A8 Ярус А: береза (g1g2); ярус В: береза (v2), осина (im-v), рябина (v-g), ива (g1). Небольшой островок (50x50 м) леса на перекрестке полевых дорог; с трех сторон поле, с одной - березняк; береза и рябина образуют кусты из поросли; подрост объединен скотом.
- A9 Ярус А: береза (g1), сосна (g1), осина (g1); ярус В: рябина (v-g), ива (g1). Массив шириной 150 м, сверху по склону поле, снизу - овраг; валеж тонкий и его мало; отдельные генеративные ивы выпадают.
- Кв. 113, выд.9 (w11_94). Ярус В: черемуха (g), ива (v2), липа (v2), ильм (v1). Молодая вырубка с культурами ели, подрост ели практически нет.
- Кв. 135, выд.4 (w18_94). Ярус В: Береза im, Ель. v1, Sal.v1. Культуры ели по сенокосной поляне размером 100x10 м, граничит с ельником и березняком. Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ у дороги через 135 квартал.
- Кв. 134, выд.2 (w19_94). Сенокосная поляна размером 100x100 м, граничит с пихтарником и березняком. Луговой участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ у дороги через 134-135 квартал.
- Кв. 150, выд.6 (w28_94). Свежая вырубка 100 x 80 м на месте елово-пихтового леса.
- Кв. 95, выд.5 (w38_94). Молодой осинник с культурами ели; ярусы А и В отсутствуют.
- Кв. 93 (w57_94). Сосняк с березой и елью.

Кластер 2 объединяет описания сообществ резко отличающихся от предыдущей группы. Это как бы другой край шкалы сукцессионной нарушенности растительности изученного района. В выборку вошло двадцать описаний разновозрастного хвойно-широколиственного массива (геоботанический профиль), два описания разновозрастных сообществ в 177 и 178 кварталах, одно описание лишая на месте разновозрастного леса и одно описание лугового сообщества на высокой пойме р. Уфы

Кластер 2

- Кв. 156, выд. 1 (р1, р82, р8, р90, р2, р73, р6, р71, р63, р91, р5, р21, р70, р83, р66, р76, р85, р32, р88, р69,). 20 площадок на профиле в разновозрастном сообществе.
- Кв. 177, выд. 3 (W13_93). Разновозрастный лес с крупным валежом, единично пши.
- Кв. 178, выд. 9 (W8_93) Разновозрастный лес с крупным валежом
- Кв. 135, выд. 4 (W20_93) Старая вырубка с пнями хвойных деревьев, лиственный молодняк без хвойных.
- (W26_93) Центральная часть слабо дифференцированной поймы р. Уфы. Без деревьев.

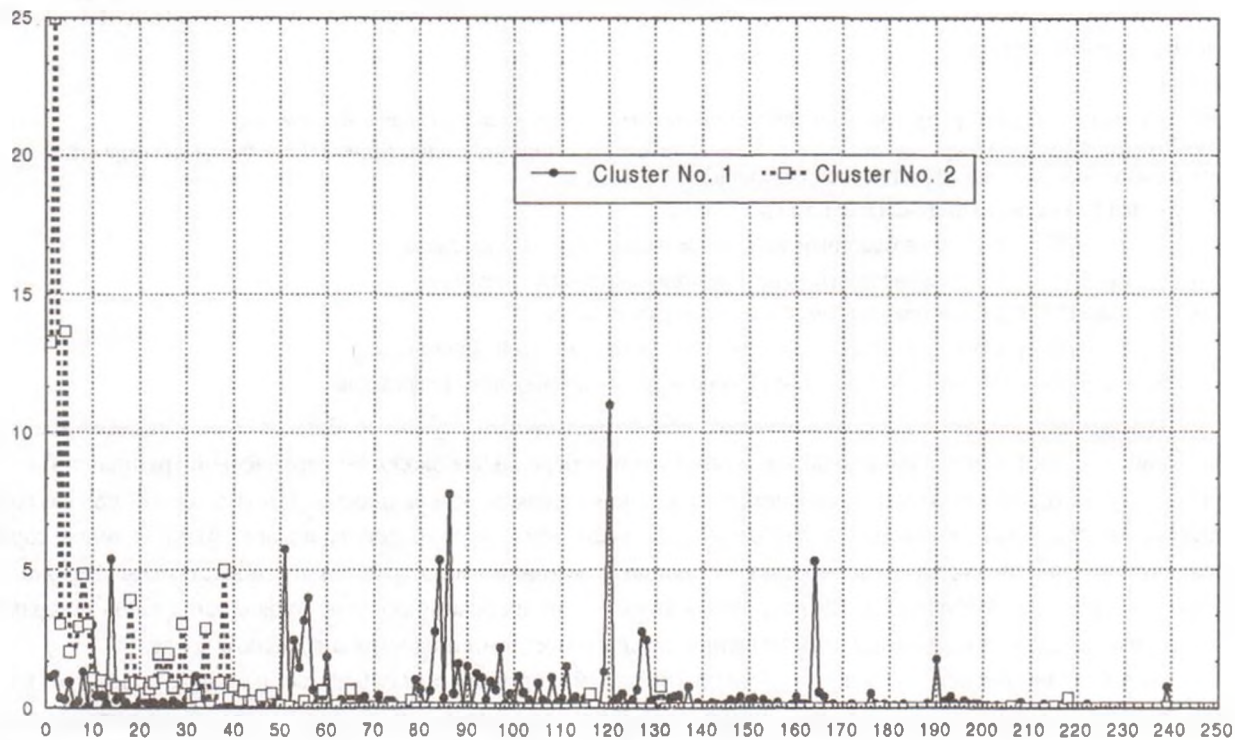


Рис. 7.3. Среднее покрытие видов в травяном ярусе сообществ из кластеров 1 и 2. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - общий видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ. Одно деление на оси X соответствует одному из 271 зарегистрированных видов

Fig. 7.3. Average cover of the species from a ground layer for clusters 1 and 2. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities. The point on the X axis indicates one of 271 recorded species.

В противоположность вторичным осветленным лесам и залуговевшим вырубкам, видовой состав разновозрастных хвойно-широколиственных сообществ весьма бедный (всего 78 видов), но очень стабильный. Гистограмма распределения видовой богатства отдельных участков разновозрастного леса имеет почти нормальный характер (рис. 7.4). Наиболее часто в описаниях регистрируется 35-40 видов, и высокое флористическое однообразие малонарушенной растительности сохраняется, несмотря на значительное различие числа видов в конкретных точках.

Основу всех сообществ кластера 2 создают высоко константные виды генеральной выборки (класс константности V и IV при расчете встречаемости видов во всех изученных сообществах). Сюда входят: *Legopodium podagraria* L., *Urtica dioica* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria nemorum* L., *Asarum europaeum* L., *Athyrium*

felix-femina (L.) Roth, *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd., *Rubus idaeus* L., *Ulmus glabra* Huds. Кроме перечисленных видов для данной выборки характерны *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill., *Viola mirabilis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Oxalis acetosella* L., *Stachys sylvatica* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Cacalia hastata* L., *Picea obovata* Ledeb., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Festuca sylvatica* (Poll.) Vill., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Padus avium* Mill. На эти виды приходится хорошо заметные на рисунке 7.3 пики покрытия.

Из приведенных данных следует, что доминирующую роль в травяном покрове малонарушенных лесов играют специфические для Среднего Урала виды из группы высокоотравья. Многие из этих видов весьма редки в растительном покрове сильно преобразованной человеком территории (табл. 7.4) и никогда там не доминируют. Это различие заметно по смещению кривых доминирования видов в кластерах 1 и 2 (рис. 7.3).

Следующая группа сообществ (кластер 4) представлена 10 описаниями. Шесть описаний относятся к массиву разновозрастного леса, а два характеризуют вырубку с обильной порослью липы, вызывающей сильное затенение травяного яруса.

Кластер 4

- Кв. 156, выд. 1 (p11, p13, p35). Три площадки геоботанического профиля в разновозрастном лесу.
- Кв. 135, выд. 4 (w22_94). Ярус А: осина (g1); Ярус В: осина (v2), липа (v2), ильм (im-v2). Вырубка разновозрастного леса; липа вегетативная, у большинства осин объединена кора.
- Кв. 96, выд. 1 (w42_94). Пихто-ельник послерубочный.
- Кв. 178, выд. 6 (W1_93). Разновозрастный лес (лиственный) с крупным валежом.
- Кв. 178, выд. 2 (W11_93). Разновозрастный лес с крупным валежом, старые пни.
- Кв. 178, выд. 1 (W12_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.
- Кв. 156, выд. 4 (W14_93). Верхнего яруса нет, вырубка рядом со старой дорогой
- Кв. 156, выд. 4 (W16_93). Ярус А: липа (v2-g1), береза (g1), ильм (g2); липа порослевая.

Видовой состав еще более однообразный, чем в предыдущей группе сообществ и насчитывает всего 68 видов. Наиболее многочисленны по составу неморальная и бореальная эколого-ценотические группы (табл. 7.4) за счет видов, которые способны произрастать в условиях низкой освещенности. Из-за высокой сомкнутости древесного полога здесь очень редки светолюбивые виды всех эколого-ценотических групп, а виды сорно-рудеральной группы отсутствуют полностью. Основными доминантами в травяном ярусе выступают *Aegopodium podagraria* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Rubus idaeus* L., но их доминирование проявляется лишь по сравнению с другими видами, а не по высокому значению создаваемого ими покрытия в травяном ярусе.

Кластер 5 самый многочисленный по числу описаний и один из самых богатых по числу видов (167). Несмотря на высокое флористическое разнообразие, эти сообщества очень похожи (по константным видам) на значительно более бедные сообщества кластера 2. Во всяком случае, набор основных видов травяного покрова и подроста деревьев практически совпадают в обоих кластерах. Различаются они несколько большей ролью *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и высокой константностью *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. (рис. 7.5).

Кластер 5

- Кв. 156, выд. 1 (p98, p54, p89, p68, p37). Пять площадок геоботанического профиля в разновозрастном лесу.
- Л17 Ярус А: береза (g1); ярус В: осина (v2), черемуха (g), липа (g1g2). Островок леса среди пастбищ в малолесной части Артинского района; видимо, это остатки леса на землях, незатронутых распахкой.
- Кв. 135, выд. 5 (w13_94). Лесной сенокос размером 20x60 м.
- Кв. 135, выд. 5 (w14_94). Ярус А: пихта (g1), береза (g2), липа (g1); ярус В: ильм (v2). Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ у дороги. Валеж мелкий и средний; все деревья, кроме липы, семенные.
- Кв. 135, выд. 4 (w16_94). Ярус В: пихта (g1), клен (v2g1), ильм (v2g1), рябина (g); участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ вдоль дороги. Валеж мелкий, за пределами площадки есть генеративные деревья ели и пихты.
- Кв. 135, выд. 6 (w2_94). Сенокосная поляна размером 0.6 га внутри лесного массива.
- Кв. 135, выд. 4 (w21_94). Ярус В: береза (v2g1), рябина (g), липа (g1), ильм (v2g1). Вырубка разновозрастного леса; липа вегетативного, береза семенного происхождения.

- Кв.114, выд.3 (w3_94). Ярус А: осина (g1g2). Сенокосная поляна размером 1 га с осинной.
- Кв.129, выд.11 (w31_94). Ярус А: пихта (g2); Ярус В: пихта (v1), рябина (g), липа (v2g1), ильм (v2g1). Сомкнувшийся молодняк на вырубке разновозрастного леса.
- Кв.96, выд.4 (w40_94). Сенокос на лесной территории, ярусы А и В отсутствуют.
- Кв.149, выд.2 (w32_94). Ярус А: пихта (g2g3), ель (g2g3), липа (g2), Ярус В: пихта (v2g1), береза (v1g1), ель (v1v2), липа (v1), ильм (v2). Разновозрастный пихто-ельник (такой лес, вероятно, был до рубки на площадке w31_94); береза семенная на пнях.
- Кв.96, выд.1 (w41_94). Липняк послерубочный.
- Кв.96, выд.1 (w43_94). Пихто-осинник послерубочный.
- Кв.96, выд.4 (w47_94). Сенокос рядом с вырубкой, ярусы А и В отсутствуют.
- Кв.174, выд.2 (w49_94). Пихтач, возраст 50-60 лет, высота 10-14 м.
- Кв.174, выд.2 (w50_94). Пихтач, возраст 50-60 лет, высота 10-14 м.
- Кв.192, выд.2 (w52_94). Смешанный лес. Ель v2-g2.
- Кв.191, выд.2 (w53_94). Смешанный лес, редкий. Ель g1-g2, липа g2.
- Кв.93, выд.39 (w7_94). Сомкнутый молодняк 20 лет из липы, ели, пихты по вырубке; семенники ели, пихты, ильма усохли. Ярус В: пихта (v1), ель (v2), ива (v1), липа (v2).
- Кв.178, выд.5 (W3_93). Разновозрастный лес с крупным валежом, единично шиш.
- Кв.178, выд.9 (W9_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.
- Кв.135, выд.4 (W19_93). Старая вырубка с пнями хвойных деревьев.
- Кв.156, выд.4 (W15_93). Рядом со старой дорогой березняк по сенокосу.
- Кв.156, выд.4 (W17_93). Старая опушка; верхний ярус отсутствует.
- Кв.116, выд.15 (W21_93). Березо-ельник рядом с дорогой.
- W31_93 Бровка 1-й надпойменной террасы; следы свежих и старых порубок.
- Кв.136, выд.2 (W22_93). Осинник по вырубке, осина g1-g2.
- W24_93 Припойменный участок.
- W29_93 Притеррасная центральная часть слабо дифференцированной поймы р. Уфы. Верхний ярус очень редкий.

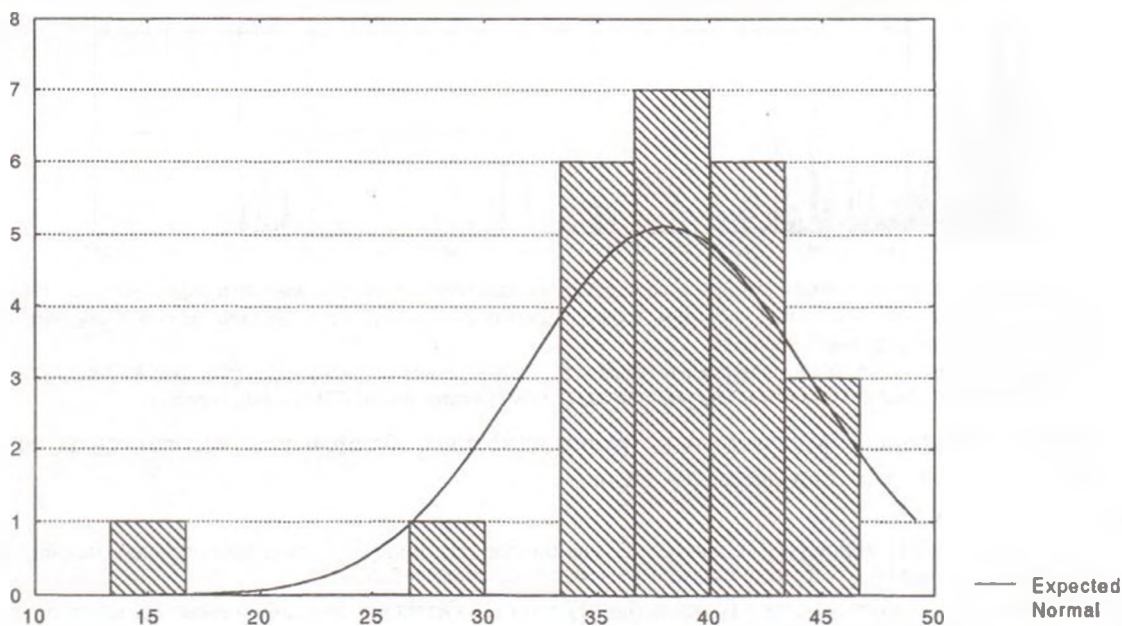


Рис. 7.4. Распределение площадок по числу видов (кластер 2, разновозрастные хвойно-широколиственные леса). Ось Y - количество описаний заданного уровня видовой богатства, ось X - видовой богатство.

Fig. 7.4. Distribution of the sample plots by species number (cluster 2, unevenaged mixed forests). Axis Y - number of observations with specified species richness, axis X - species richness.

Высокая константность сравнительно небольшого числа видов объединяет в один кластер физиономически сильно различающиеся сообщества. Сюда попадают участки разновозрастных лесов, различные варианты послерубочных древостоев (пихтарники, липняки, осинники, березняки) и очень малые по площади лесные поляны.

Сходство всей этой физиономически пестрой группы сообществ обусловлено, видимо, спецификой нарушений, которые вызвали сильные изменения в структуре и составе древесного яруса, но не привели к заметным перестройкам в травяном ярусе. О слабой преобразованности флоры можно судить и по соотношению числа видов разных эколого-ценотических групп (табл. 7.4). Здесь представлены виды всех групп и в пропорциях близких к таковым в малонарушенной растительности. Отличие данной группы описаний состоит в большем разнообразии видов луговой группы и в обедненности неморальной группы видов. Оценка закономерности появления множества небыльных видов требует более детальных исследований. Пока можно лишь предположить, что они связаны с типами нарушений (естественной или антропогенной природы) и состоянием соседних сообществ, окружающих каждую такую точку.

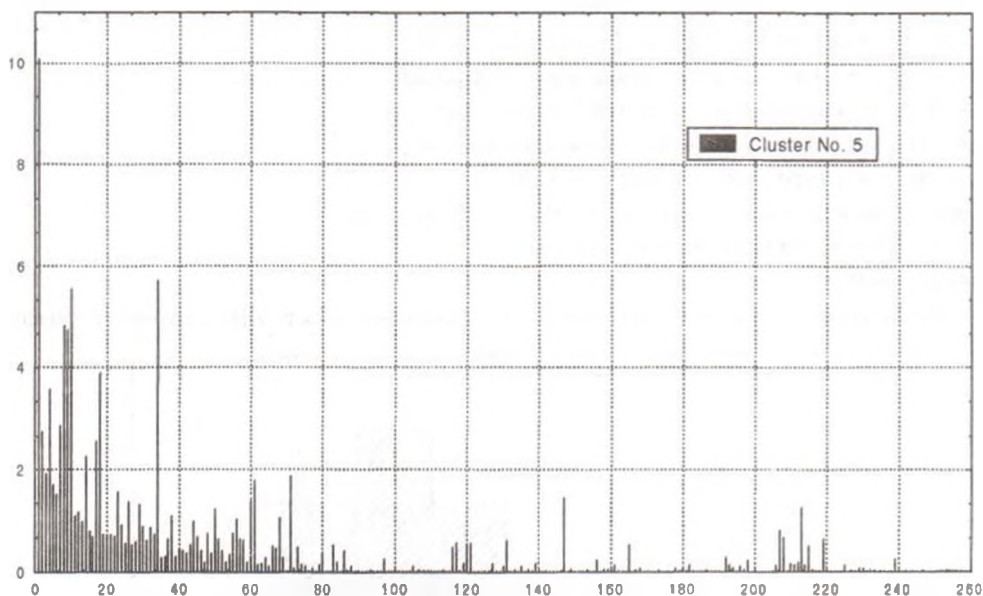


Рис. 7.5. Среднее покрытие видов в травяном ярусе сообществ из кластера 5. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - общий видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ. Одно деление на оси X соответствует одному из 271 зарегистрированных видов

Fig. 7.5. Average cover of the species in a ground layer for cluster 5. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities. The point on the X axis indicates one of 271 recorded species.

Кластер 6 (15 описаний) объединяет в одну группу древостои с обязательным участием осины, но различных по возрасту, плотности и составу древесных видов.

Кластер 6

- A13 Ярус В: береза (v2g1), осина (v2g1), ива (g2). Узкая полоса леса поперек склона между полей; ширина 10-15 м, длина более 100 м; полоса образует уступ высотой 1 м (вероятно, старая межа).
- A14 Ярус А: береза (g2), осина (g1); ярус В: осина (im-v2), ива (g2). Осинник с березой по свалке деревьев от расчистки поля, размер участка 10x40 м; ямы, пни, валеж.
- A4 Ярус А: береза (g1g2), осина (g1g2); ярус В: береза (v1), рябина (v-g). Массив погибших культур сосны размером 200x400 м; видимо, по папне. Первое поколение деревьев.
- Кв.135, выд.5 (w12_94). Ярус А: пихта (g1), осина (g1); Ярус В: клен (im), ильм (im). Бывший лесной сенокос в мозаике лесных и безлесных сообществ вдоль дороги (дорога идет по привершинной части склона вдоль водораздела).
- Кв.135, выд.5 (w20_94). Ярус А: пихта (g1), осина (g1); Ярус В: пихта (v), (im-v2). Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ около дороги. Осинник по вырубке, пни очень старые.

- Кв.130, выд.9 (w27_94). Ярус А: осина (g2); Ярус В: береза (v1v2), липа (im), ильм (im). Заросшая вырубка большой площади; береза семенная. Единичные сосны.
- Кв.129, выд.11 (w30_94). Ярус А: ель (g1), пихта (g1), осина (g2), липа (g1); Ярус В: пихта (v2), липа (v1v2), ильм (v1). Большая заросшая вырубка по разновозрастному лесу.
- Кв.149, выд.1 (w33_94). Ярус А: осина (g1g2); Ярус В: липа (v1v2). Осинник по сплошной вырубке; все осины с объединенной корой; изредка встречается генеративная ель.
- Кв.130, выд.7 (w35_94). А: пихта (g1g2), береза (g1), осина (g1); Ярус В: береза (v2), липа (v2). Березняк по вырубке елово-широколиственного леса; очень крупные еловые шишки, береза порослевая и семенная.
- Кв.130, выд.7 (w36_94). Ярус А: осина (g1g2), липа (g1); Ярус В: пихта (v2), ель (v2), липа (v2), ильм (v2). Осинник по сплошной вырубке; редкие шишки малого диаметра.
- Кв.114, выд.3 (w4_94). Ярус А: ель (g2), пихта (g1), осина (g2); Ярус В: пихта (v1), ель (v1v2). Осинник по вырубке.
- Кв.114, выд.3 (w5_94). Ярус А: ель (g2), осина (g2); Ярус В: пихта (v1), клен (im), ель (im-v), липа (im-v1), ильм (v1). Все деревья второго яруса нормальной жизнеспособности; подрост образует куртины, в которых преобладают либо хвойные виды, либо липа.
- Кв.94, выд.13 (w56_94). Осинник со старыми елями высотой 23 м (g1, g2).
- Кв.114, выд.2 (w8_94). Ярус А: ель (g2), пихта (g2), осина (g2g3). Пихто-ельник по бывшему осиннику, валеж тонкий.
- Кв.114, выд.38 (w9_94). Ярус В: береза (v2), осина (v2). Сомкнутый осинник на вырубке.

Облигатное присутствие осины - вида, который практически не встречается в малонарушенных разновозрастных лесах, свидетельствует не только о явно антропогенном происхождении данной группы сообществ, но и о специфическом характере нарушений. По преобладанию видов неморальной группы можно утверждать о тесной связи преобразованной растительности с ненарушенной. А по многочисленности видов луговой и опушечной групп (табл. 7.4) - о характере предшествующих преобразований, связанных с сенокосением в лесах. Почему осина в своем распространении тяготеет к сенокосным полянам, сегодня трудно сказать, но такая связь прослеживается во всех случаях зарастания современных сенокосов. Видимо, однажды заселив свободные пространства, осина долгое время способна сохранять свое участие в составе производных лесов, в травяном ярусе которых сохраняется практически весь набор константных видов разновозрастных лесов. Отличительной чертой таких осинников является высокая константность малого числа видов: *Populus tremula* L., *Aegopodium podagraria* L., *Aconitum excelsum* Reichenb. (рис. 7.6).

Последний кластер (8) составили описания березняков на территории заказника и прилегающих к нему кварталов Артинского лесничества. Здесь, в отличие от осиновых сообществ, большая часть высоко константных видов разновозрастных лесов встречается значительно реже (очень мало видов в левой части графика, рис. 7.6). Тем не менее, производные ценозы не только сохраняют все разнообразие эколого-ценотических групп видов, но и почти не отличаются от разновозрастных сообществ по долевого участию видов каждой группы (табл. 7.4). Характерными представителями данной выборки сообществ являются: *Aegopodium podagraria* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Abies sibirica* Ledeb., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Ajuga reptans* L., *Lonicera xylosteum* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Picea obovata* Ledeb.

Кластер 8

- Кв.113, выд.8 (w10_94). Ярус А: ель (g1), пихта (g1), береза (g1); Ярус В: ель (v2). Березняк по вырубке.
- Кв.135, выд.4 (w17_94). Ярус А: береза (g2); Ярус В: пихта (v2), ель (v2), ильм (im). Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ вдоль дороги. Береза семенного происхождения.
- Кв.154, выд.7 (w23_94). Ярус А: ель (g2), береза (g1), ива (g2); Ярус В: пихта (im-v1), ель (im). Вырубка старого леса на большой площади; береза семенная.
- Кв.153, выд.29 (w24_94). Ярус А: ель (g1), пихта (g2), береза (g1); Ярус В: пихта (v1), береза (g1), ель (v1v2), рябина (g). Вырубка разновозрастного леса; береза и порослевая.
- Кв.150, выд.5 (w26_94). Ярус А: береза (g1), ива (g2); Ярус В: липа (im), ильм (im). Заросшая большая вырубка; березы в основном семенные, единичные сосны.
- Кв.149, выд.4 (w34_94). Ярус А: пихта (g1g2), береза (g2g3), ильм (g2); Ярус В: липа (v2), ильм (g1). Старовозрастный березняк, возникший после сплошной рубки (видимо разновозрастного смешанного леса) и теперь достигший возраста своего распада.
- Кв.112, выд.3 (w37_94). Ярус А: ель (g2), береза (g1); Ярус В: пихта (v2g1), береза (v1v2), ель (v1v2), липа (v2). Разновозрастный пихто-ельник, подрост липы очень редкий.

- Кв. 95, выд. 3 (w39_94). Березняк по вырубке.
- Кв. 96, выд. 3 (w46_94). Опушка осинника к сенокосу шириной 20-30 м.

В целом, видовой состав березняков богаче (99 видов) состава разновозрастных хвойно-широколиственных сообществ, но беднее видовой состава производных осинников. Это отличие березняков от осинников, возможно, связано со значительными нарушениями почвенного покрова во время рубки и быстрым исчезновением сорно-рудеральной флоры после смыкания производных древостоев.

Заканчивая обзор флористического разнообразия изученной территории важно подчеркнуть, что открытым остается вопрос о причинах флористической бедности разновозрастных хвойно-широколиственных сообществ. Частично их ценотическую замкнутость попробуем проанализировать на примерах более детальной характеристики массива разновозрастных лесов заказника "Сабарский".

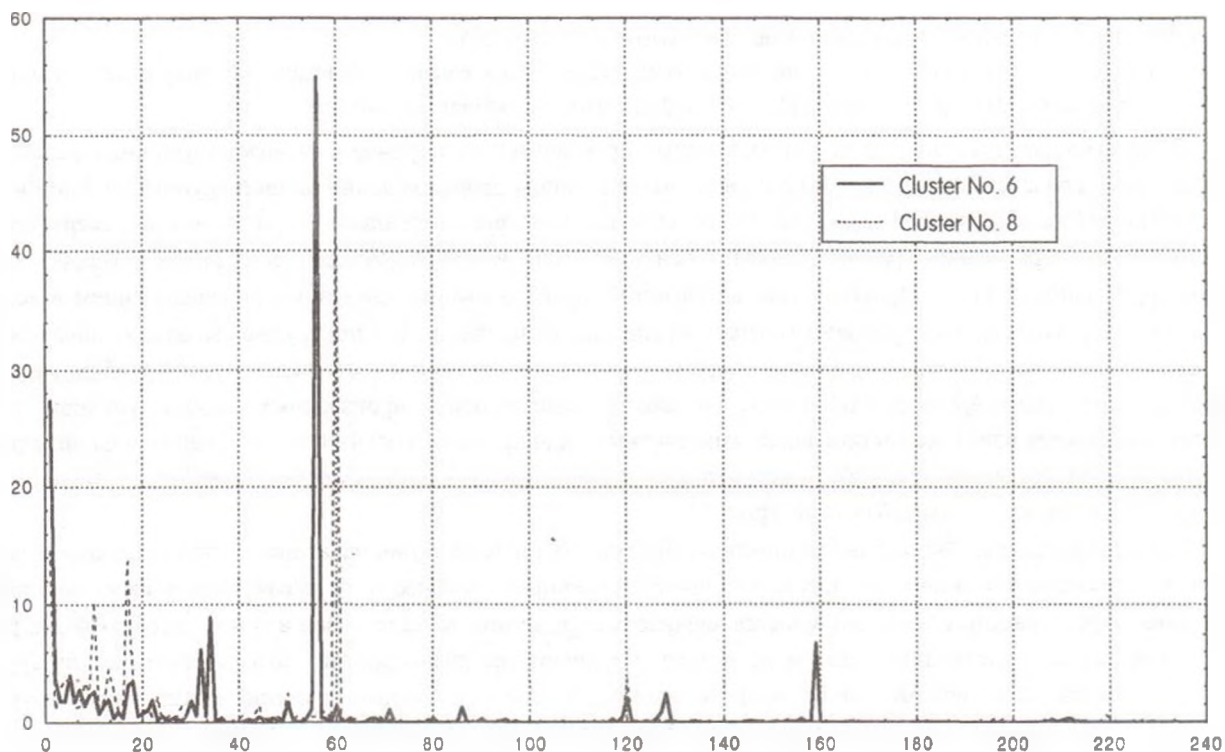


Рис. 7.6. Среднее покрытие видов в травяном ярусе сообществ из кластеров 6 и 8. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - общий видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ. Одно деление на оси X соответствует одному из 271 зарегистрированных видов

Fig. 7.6. Average cover of the species in a ground layer for clusters 6 and 8. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities. The point on the X axis indicates one of 271 recorded species.

7.4.2.2. Оценка внутривидового разнообразия ненарушенных лесов.

Для анализа была использована информация о видовом составе 106 примыкающих друг к другу площадок (20x20 м) геоботанического профиля. На непрерывной цепочке описаний можно проследить закономерности распределения растений по основным элементам рельефа от вершинных позиций до русел небольших постоянных водотоков. Высотный градиент (от 400 до 290 м над у.м.) и протяженность (2120 м) исследованного участка отражают характерные ландшафтные особенности данного региона. Разновозрастная структура древостоя в целом массиве обуславливает отсутствие резких границ между конкретными участками, поэтому разделение выборки на более однородные группы в полевых условиях не проводилось. Разбиение описаний на флористиче-

ски однородные совокупности проведены с помощью кластерного анализа (с использованием эвклидова расстояния в качестве метрики сходства). Пять выделенных групп различаются по числу площадок и общему видовому разнообразию (рис. 7.7).

Модальными для профиля в целом оказались площадки второго (2п) и третьего (3п) кластеров (37 и 38 площадок, соответственно). Часть этих описаний входят в состав 2 и 5 кластеров ранее рассмотренной генеральной выборки описаний по всей изученной территории. Описания кластеров 2п и 3п содержат в своем составе и большую часть видового списка разновозрастного массива. В кластер 2п входят 72 вида, а в кластер 3п - 86 видов из 93 зарегистрированных на профиле. В целом, такое невысокое видовое разнообразие (меньше половины от общего списка сосудистых растений территории) видимо не случайно. С одной стороны - это может быть следствием однообразия экологических условий, а с другой - длительностью периода существования сообществ, аналогичных нынешним по составу и структуре.

Таблица 7.5. Доминанты травяного яруса и видовая насыщенность флористически однородных участков разновозрастного хвойно-широколиственного леса

Dominants of the herb layer and species richness on floristic homogeneous parts of unevenaged forest

Виды	Флористически однородные кластеры описаний				
	1п	2п	3п	4п	5п
<i>Aconitum excelsum</i> Reichenb.	+			+	
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Athyrium crenatum</i> (Sommerfl.) Rupr.		+	+		
<i>Cicerbita uralensis</i> (Rouy) Beauverd		+		+	+
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth			+		
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.					+
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.					+
<i>Oxalis acetosella</i> L.			+		
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.			+		
<i>Rubus idaeus</i> L.			+		
<i>Stachys sylvatica</i> L.		+			
<i>Stellaria nemorum</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Tilia cordata</i> Mill.			+	+	
<i>Urtica dioica</i> L.	+	+		+	+
Среднее число видов на площадке	36.90	36.89	42.29	33.60	41.20

Двадцать один вид присутствует на всех площадках профиля. Это: *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria nemorum* L., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Urtica dioica* L., *Tilia cordata* Mill., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Asarum europaeum* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Rubus idaeus* L., *Ulmus glabra* Huds., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Impatiens noli-tangere* L., *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm., *Paris quadrifolia* L., *Stellaria holostea* L., *Adoxa moschatellina* L., *Milium effusum* L. Если учесть, что на каждой площадке в среднем встречается от 33.6 до 42.3 видов, то различия между отдельными площадками окажутся совсем незначительными. При столь консервативном составе растений, выделенные совокупности все же различаются по степени доминирования тех или иных видов в травяном покрове (табл. 7.5).

В четырех из пяти кластеров доминантами выступают высоко константные виды, которые являются константами не только для профиля, но и для растительных сообществ изученной территории. Только в кластере 5п доминантом может быть *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., вид, который имеет четкую экологическую приуроченность к местам с проточным избыточным увлажнением.

Поскольку каждое описание имеет территориальную привязку, можно попытаться проследить топографические закономерности распространения близких по флористическому составу участков. На рисунке 7.8 видно, что описания, наиболее похожих между собой групп, располагаются на самых разных частях склонов.

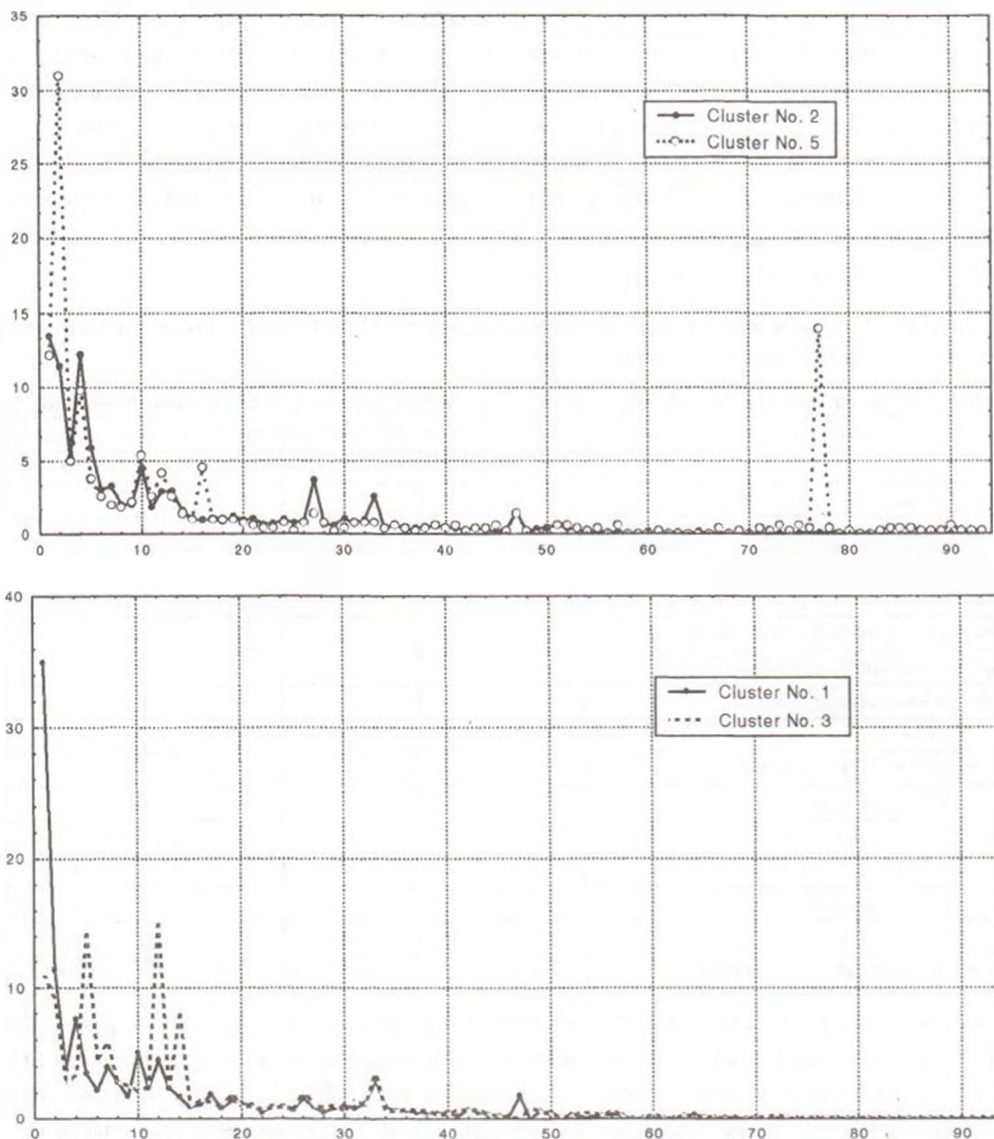


Рис. 7.7. Среднее покрытие видов в травяном ярусе на флористически однородных участках разновозрастного леса. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ (деление оси X соответствует одному виду).

Fig. 7.7. Average cover of the species from a ground layer on floristic homogeneous parts of unevenaged forest. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities.

Во многих случаях описания из разных кластеров образуют всевозможные сочетания из ближайших соседей. По крайней мере, в двух случаях наблюдаются протяженные участки одинакового флористического состава, что дает возможность говорить о существовании "верхнего предела" внутриценотической мозаики размером 5-7 га. Несмотря на то, что профиль целиком расположен в пределах единого разновозрастного массива, древесный ярус не образует однородного полога на всем протяжении. Более того, плотность верхнего яруса варьирует в значительных пределах (рис. 7.9).

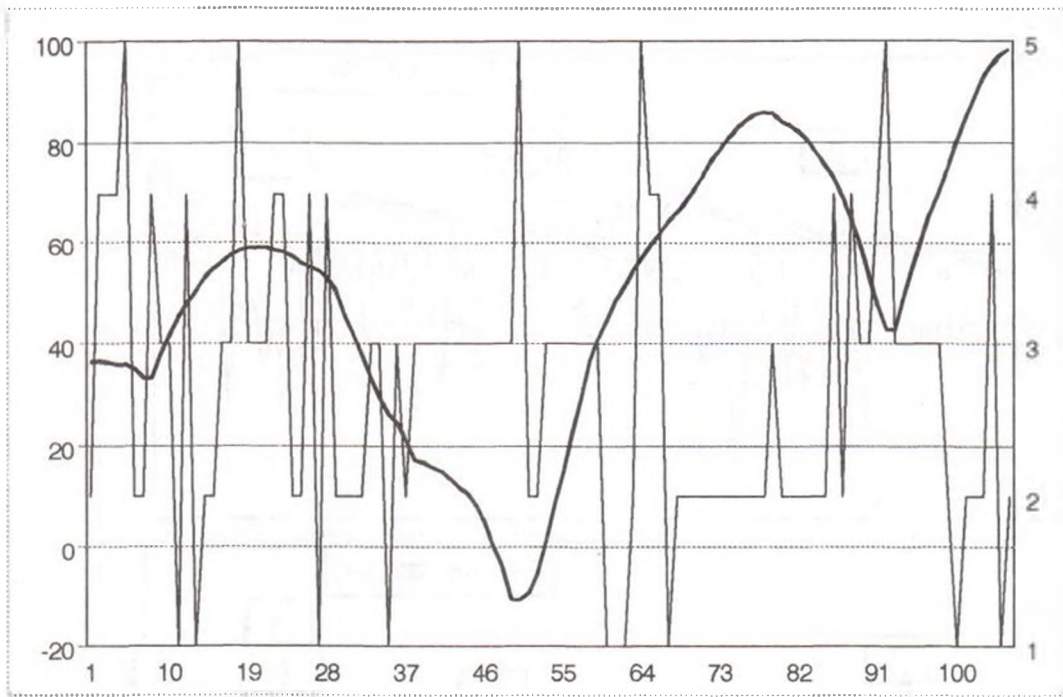


Рис. 7.8. Расположение площадок флористически однородных кластеров по формам рельефа. Левая ось Y - относительная высота площадки, м, правая ось Y - номер флористического кластера; ось X - порядковый номер площадки.

Fig. 7.8. Topographic gradient and allocation of the plots belonging to the floristic clusters. Left Y axis - relative elevation of the plot, m; right Y axis - the number of the floristic cluster; X axis - the number of plot.

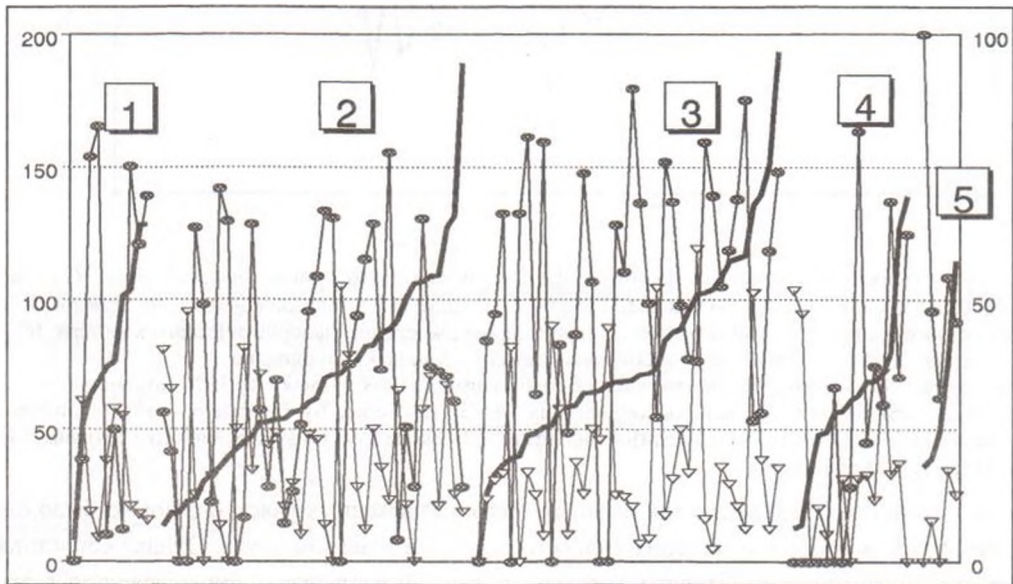


Рис. 7.9. Изменчивость плотности древостоя и состава древесных доминантов в пределах флористически однородных участков. Левая ось Y - сумма площадей сечения стволов ($m^2/плот.$); правая ось Y - доля вида в составе древостоя (%), ось X - учетные площадки. Цифрами обозначены серии площадок каждого флористического кластера.

Fig. 7.9. Variability of stand density and portion of wood dominants within floristic clusters. Left Y axis - sum of basal area ($m^2/plot$); right Y axis - portion of species in the stand (%); X axis - sample plots. Numbers indicate the series of plots belonging to each floristic cluster.

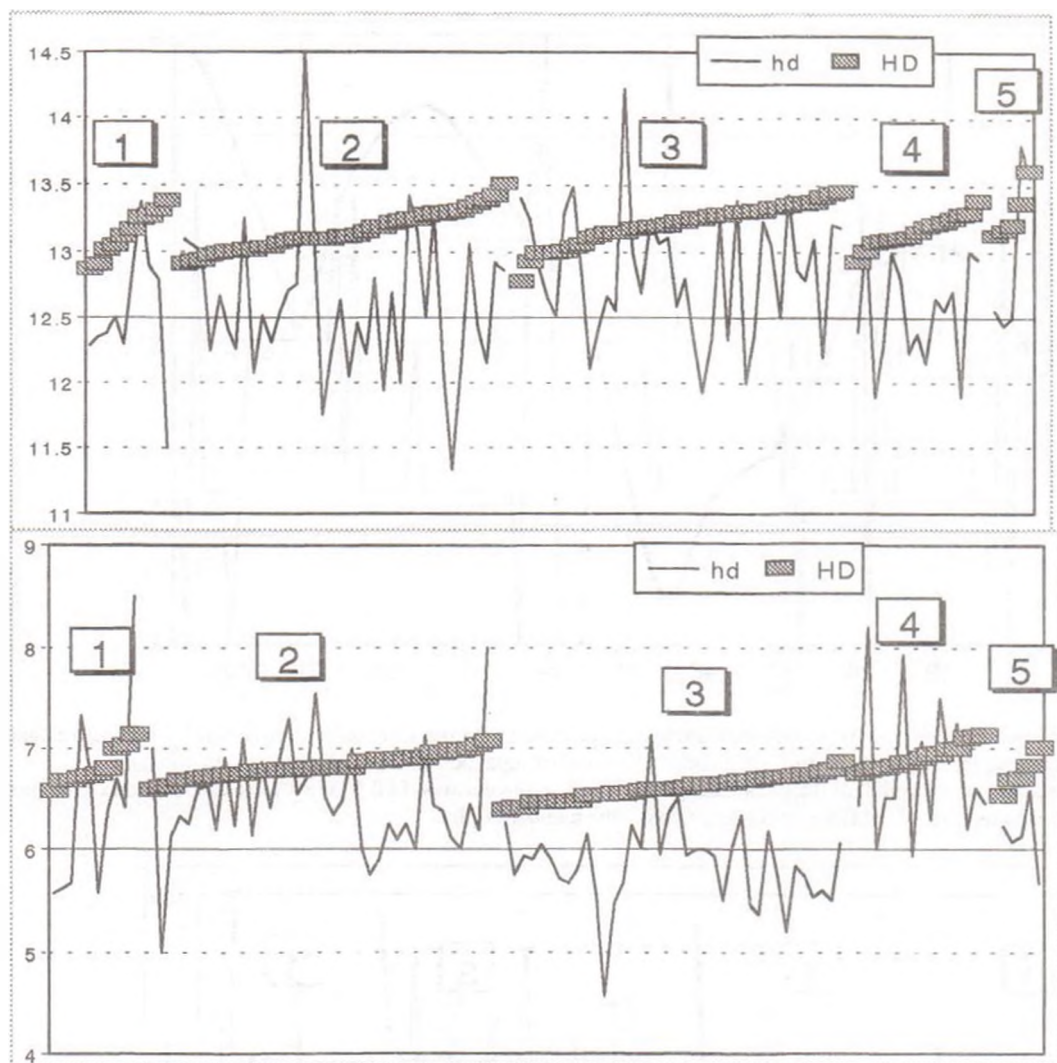


Рис.7.10. Балловая оценка экологических факторов флористически однородных участков. Ось Y - баллы по шкале Д.Н.Цыганова, ось X - учетные площадки. График А - оценка по шкале влажности почвы, график В - оценка по шкале доступного азота. Цифрами обозначены серии площадок каждого флористического кластера, hd - оценка по видам с низкой встречаемостью, HD - оценка по всему списку видов на площадке.

Fig. 7.10. Score assessment of ecological factors within floristic clusters. Y axis - score by D.N.Tsyganov scale; X axis - sample plots. Fig.A - assessment by the scale of soil humidity. Fig.B - assessment by the scale of available nitrogen. Numbers indicate the series of plots belonging to each floristic cluster. hd - assessment by species with low frequency; HD - assessment by total species list of each plot.

Имея достаточно большое число как плотных, так и разреженных участков, можно было ожидать сопряженного с плотностью древостоя изменения видового состава в травяном ярусе. Однако сопоставление данных по суммам площадей сечения генеративных деревьев на каждой площадке с принадлежностью этих же площадок к одному из флористических кластеров показывает, что описания, попадающие в любой из них, встречаются и под плотным, и под редким покровом деревьев. В данном случае оказалось, что более чем двукратно увеличение плотности древостоя может не сопровождаться заметным изменением видового состава "сообщества". Нечувствительным оказался видовой состав травяного яруса и к составу доминантов древостоя. Близкие по флоре участки есть в местах преобладания ели, и пихты.

Удивительная нечувствительность состава травяного яруса на положение участка в рельефе и на плотность разновозрастного древостоя коррелирует с экологической однородностью местообитаний в пределах массива. Расчет экологических характеристик "сообществ" по балловым оценкам пяти факторов (увлажнение, доступность азота, солевой режим почв, кислотность почв и освещенность) показывает практически полную идентичность всех площадок. Максимальные различия по любому из факторов не выходят за пределы одного балла (рис. 7.10).

Несколько большие различия между отдельными площадками наблюдаются в оценках экологических факторов при расчете их значений на основе неконстантных видов, т.е. в расчет попадали виды с константностью менее 40%. Однако и при таком способе расчета различия между отдельными площадками невелики. Наблюдаемые отклонения, возможно, отражают неоднородность более мелкой мозаики местообитаний. По шкале увлажнения (рис. 7.10а) "флуктуирующая" часть видов на многих площадках несколько занижает оценки и характеризует как бы более сухие "микросайты" в пределах относительно больших площадок. По шкале доступного азота (рис. 7.10в) оценки по неконстантным видам дают систематическое занижение лишь в двух группах описаний (кластеры 3 и 5), которые имеют наибольшую видовую насыщенность.

7.4.2.3. Анализ роли светового фактора в формировании мозаики травяного покрова.

Несмотря на низкое варьирование балловых оценок по шкале освещенности, была предпринята попытка детального анализа роли светового фактора в формировании неоднородности травяного яруса. Для анализа были использованы материалы детального картирования деревьев на постоянной пробной площади, дополнительного картирования физиономически однородных микрогруппировок (контуров) в ярусе трав и фотометрического способа определения уровня освещенности (метод полусферических снимков). Из первоначального набора 36 типов контуров были выделены 5 группировок. Объединение контуров в группировки выполнено таким образом, чтобы, имея общие границы, они не пересекались, и делили пространство пробной площади без остатка. Подробное исследование на пробных площадках размером 1х1 м показало, что различия между группировками связаны главным образом с тем, какой вид (или виды) в данной группировке имеют максимальное покрытие. Кроме того, есть отличия между группировками по размерам растений одного вида (высоте побегов), по числу ярусов травостоя, а также по освещенности.

Было установлено, что по флористическому составу выделенные группировки не показывают четких различий. Часто набор видов на площадках, описанных в пределах разных группировок, весьма сходен (как это наблюдается и на больших площадках геоботанического профиля). Следовательно, целый ряд видов может существовать в разных микроусловиях, проявляя ту или иную степень пластичности, либо проходя в разных группировках разные стадии онтогенеза.

Группировка 1 имеет небольшое общее проективное покрытие и невысокий одноярусный травостой. Приурочена она к участкам с наименьшей освещенностью, расположенным, как правило, под пологом хвойных деревьев (рис. 7.11). Максимальное покрытие (2 - 3 балла) имеет *Galium odoratum* (L.) Scop. Кроме него, достаточно обилён (до 1 балла) *Chrysosplenium alternifolium* L., который часто занимает приствольные повышения крупных экземпляров ели и пихты.

Группировка 2 приурочена к участкам средней освещенности. Здесь преобладают вегетативные раметы *Aegopodium podagraria* L. (покрытие от 2 до 4 баллов). Относительно обильно могут быть представлены некоторые другие вегетативно-подвижные виды, например, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. Травостой нередко отчетливо двухъярусный. В нижнем ярусе располагаются виды первой группировки (*Galium odoratum* (L.) Scop. и др.), в верхнем - более крупные виды (*Aegopodium podagraria* L., а также *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Aconitum septentrionale* Koelle и некоторые другие). Эта группировка обычно характерно окаймляет участки группировки 1.

Группировка 3 приурочена к участкам с относительно хорошей освещенностью. Доминирующих видов два: *Rubus idaeus* L. (покрытие 2-3 балла) и *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (покрытие 3-4 балла). Достаточ-

но обильны на некоторых площадках и другие крупные травянистые виды - *Aconitum septentrionale* Koelle (обычно цветет), *Equisetum sylvaticum* L., *Stachys sylvatica* L., *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell. (обилие до 3 баллов), *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. В этой группировке часто встречаются генеративные побеги *Aegopodium podagraria* L. Травостой обычно двухъярусный, и, подобно предыдущей группировке, в нижнем ярусе трав представлены виды группировки 1.

Группировка 4 приурочена к местам с хорошей освещенностью (крупные развалы) (рис. 7.12). Доминирующих видов два: *Urtica dioica* L. (покрытие до 4-5 баллов) и *Rubus idaeus* (покрытие до 4 баллов). Кроме того, обильно представлены прочие крупные травянистые виды: *Aconitum septentrionale* Koelle (до 3 баллов, обычно цветет), *Stachys sylvatica* L. (до 2 баллов), *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd (цветет, обилие небольшое), *Aegopodium podagraria* L. (цветет, обилие небольшое), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (обычно не цветет). В травостое различима ярусность: верхний ярус составляют очень крупные экземпляры крапивы и малины, второй ярус образован растениями средних размеров (*Aconitum*, *Aegopodium*, *Cicerbita*, *Calamagrostis*), относящиеся к группировкам 2 и 3, третий ярус составляют мелкие растения, относящиеся к группировке 1.

Группировка 5 отличается очень высоким обилием и плотным покрытием *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Приурочена она к сравнительно недавним развалам, которые уже успели зарости подростом липы имма-турного и виргинильного состояния. Ярусность в этом типе группировки слабая, так как под пологом страусника почти нет света для растений небольших размеров.

Таким образом, виды, доминирующие в травяном покрове, можно разделить на две категории. В одну категорию входят виды константные в пределах своей группировки: *Galium odoratum* (L.) Scop., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Aegopodium podagraria* L., *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Urtica dioica* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. В другую категорию отнесены виды со средним обилием (содоминанты), которые не показывают четкой приуроченности к какому-либо одному типу группировок. Сюда относятся: *Aconitum septentrionale* Koelle, *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd, *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Milium effusum* L., *Stachys sylvatica* L., *Equisetum sylvaticum* L.

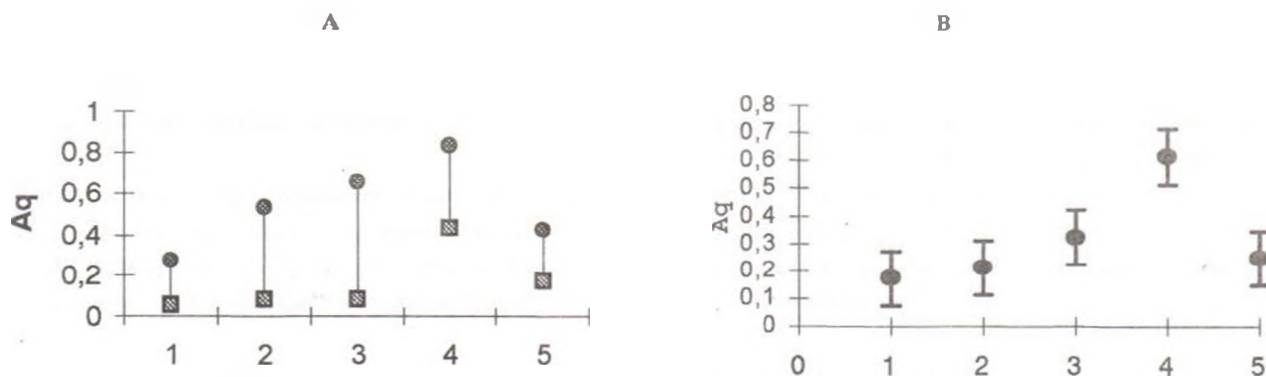


Рис. 7.11. Средний уровень освещенности (А) и диапазоны освещенности (В) в микрогруппировках. Ось Y - относительная освещенность, ось X - группировки.

Fig. 7.11. Means (A) and limits (B) of light under patches in herb layer. Y axis - relative light, X axis - type of patches.

Несмотря на выявленные закономерности изменения доминирования видов в разных участках сообщества, строгого соответствия группировок растений и полей освещенности в приземном слое нет. Каждая группи-

ровка встречается на участках с широким диапазоном освещенности, и различаются группировки преимущественно по значениям верхних пределов освещенности (рис. 7.11).

Ширина диапазонов группировок сказывается на относительном вкладе каждой группировки в общую площадь травяного покрова. Самый широкий диапазон у группировки 3, она же занимает и самую большую относительную площадь.

Обобщая анализ состояния травяного яруса и условий освещенности отдельных участков разновозрастного сообщества, можно предложить следующую схему микросукцессии. После отмирания взрослых деревьев на открывшихся участках доминируют крупнотравные виды (группировка 4 и местами группировка 5). По мере роста деревьев молодого поколения, доминирование крупных видов ослабляется, и возникают группировки 3, 2 и 1. Строгой последовательности переходов между группировками в таком ряду нет, поскольку наиболее затененные участки (группировка 1) могут не иметь значительного распространения в местах с малочисленным подростом деревьев.

7.5. Структурное и демографическое разнообразие популяций древесных эдификаторов.

Структурное разнообразие сообществ, подобно флористическому, обусловлено как экотопическими и биологическими, так и антропогенными причинами. Из древесных видов-эдификаторов только один - *Alnus*

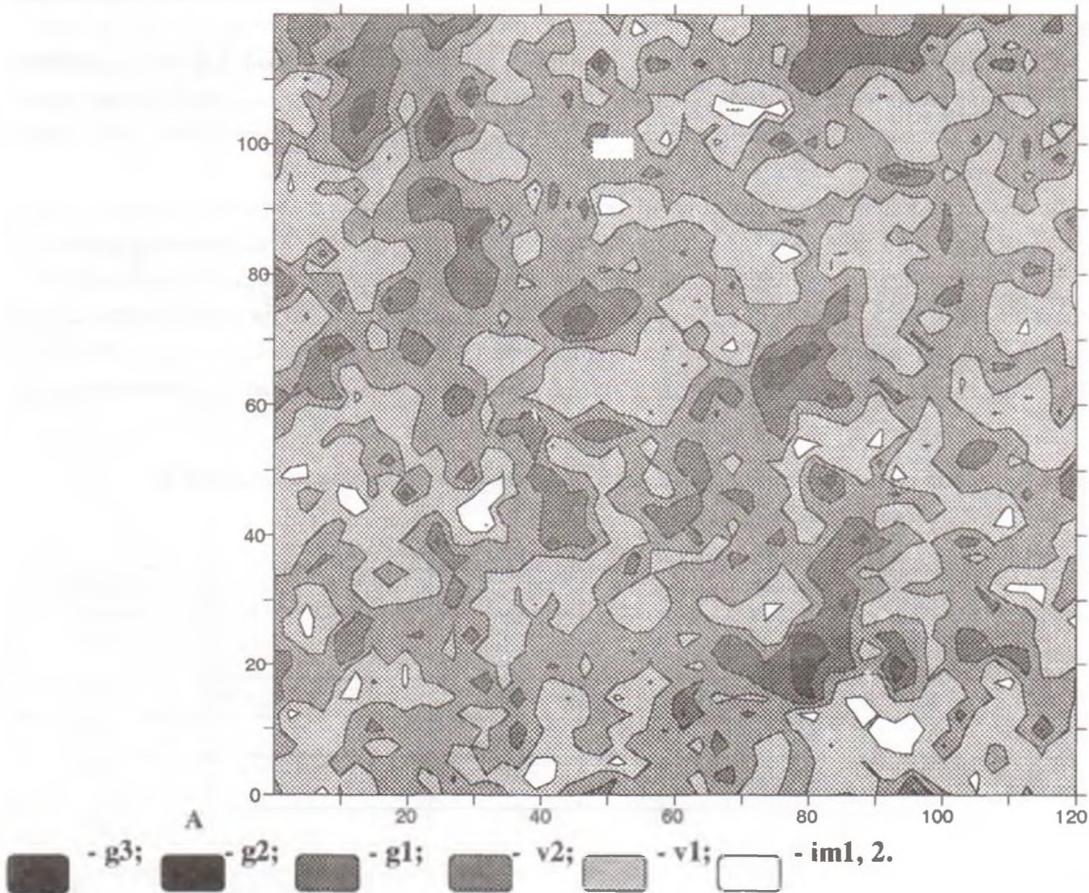


Рис. 7.12. Возрастная мозаика популяций деревьев на постоянной пробной площади. Группы деревьев: im1,2 -имматурная; v1 - молодая виргинильная; v2 - виргинильная; g1 - молодая генеративная; g2 – средневозрастная генеративная; g3 - старая генеративная.

Fig.7.12. Age mosaic of tree population on the permanent sample plot. Groups of trees: im1,2 - immature; v1 - young virginile; v2 - virginile; g1 - young generative; g2 – middle age generative; g3 - old generative.

исана - проявляет четкую экотопическую приуроченность к переувлажненным участкам долин речек и ручьев. Остальные виды могут произрастать повсеместно, включая и местообитания благоприятные для ольхи. В связи с этим, структурные особенности лесных сообществ оказываются зависимыми либо от биологических, либо от антропогенных факторов. Поскольку онтогенетическая структура популяций древесных видов тесно связана со структурными характеристиками сообщества в целом (состав, ярусность, мозаичность), постараемся проанализировать растительность по совокупности этих параметров. Возраст, состав и площадь сообщества отражают не только его нынешнее состояние, но и существенно определяют возможные изменения в будущем.

7.5.1. Структурное разнообразие одновозрастных производных древостоев.

По возрасту древесного яруса вся выборка изученных сообществ распадается на две большие группы: одновозрастные (в широком диапазоне возрастов) и разновозрастные. Особое место занимают сенокосные поляны, которые бывают полностью лишены древесной растительности, либо имеют в своем составе отдельные деревья или малые группы деревьев. Как показал флористический анализ, разновозрастные и одновозрастные леса образуют пересекающиеся по видовому составу множества, когда в один флористический кластер могут попасть и те, и другие сообщества. Только первый кластер, основу которого составляют вторичные леса на месте сельскохозяйственных, однозначно объединяет одновозрастные ценозы. Эта же группа сообществ имеет и наиболее бедный видовой состав древесной синузии. Здесь практически полностью отсутствуют основные эдификаторы смешанных хвойно-широколиственных лесов: ель, пихта, липа, ильм, клен остролистный. Основу древесных ценозов составляют три вида: осина, береза и сосна, причем последний вид всегда искусственного происхождения. В древостоях с верхним ярусом из средневозрастных генеративных деревьев, как правило, всегда есть подрост имматурного и/или виргинильного состояния, чаще всего - это молодые особи рябины.

В производных лесах современное размещение и размеры участка, при определенных условиях, могут заметно сказываться на дальнейшей динамике их состава. Так, сообщества островных участков вторичных лесов, независимо от занимаемой площади, имеют незначительные шансы на восстановление популяций большинства видов древесной синузии, а на вырубках в лесном массиве, даже там, где почвенный покров сильно нарушен, одновозрастные сообщества повторно заселяются древесными видами. Последнее утверждение справедливо при условии, что размеры вырубок не становятся препятствием для разноса зачатков древесных растений.

Таблица 7.6. Средние значения основных таксационных характеристик древостоев заказника "Сабарский"

Average timber-production parameters of stands from the Protected Area "Sabarskij"

Главная порода	Доля занимаемой площади, %	Средняя площадь выдела, га	Средняя высота древостоя, м	Средний возраст, лет	Средний запас древесины, м ³ /га	Средний класс бонитета	Средняя густота подроста шт./га	Средняя высота подроста, м
Ель	49.0	36.0	22.8	125	230	2.8	1000	2.8
Липа	26.1	23.0	12.7	40	100	3.2	129	2.0
Береза	9.0	9.9	19	69	180	2.3	911	1.7
Пихта	8.8	24.6	21.6	110	200	2.6	13644	1.4
Осина	3.2	5.7	21.2	65	180	2.2	412	1.4
Сосна	0.8	4.4	23	94	60	2.2	1333	1.8
Ольха	0.5	4.2	12	50	30	4.1		
Поляны	2.6	1.2	0	0	0	0	15	

Одновозрастные древостои по вырубкам текущего столетия, расположенные внутри крупного лесного массива на правом берегу реки Уфы имеют большое флористическое сходство, несмотря на разнообразие доминантов во всех ярусах. Все эти сообщества сохраняют видовое богатство древесной синузии (табл. 7.6).

На территории заказника доминантами древесного яруса одновозрастных лесов выступают пять видов: ель, пихта, липа, береза и осина. В пределах заказника из 88 участков таких древостоев наибольшее число приходится на ценозы с преобладанием липы (32 выдела). Площади возобновившихся липой вырубок варьируют в пределах от 5 до 25 га. Березовые сообщества отмечены для 26 выделов, а их площади изменяются в тех же пределах, что и у древостоев липы. Несколько меньше участков с доминированием осины (15), и каждый из них имеет несколько меньшую площадь (от 2 до 10 га). Еще меньше производных древостоев с доминированием ели (10 выделов), но площади их варьируют в несколько большем интервале (от 3 до 30 га). Меньше всего производных пихтарников (всего 5 выделов). Размеры выделов составляют от 2 до 20 га. Из этих данных следует, что лесосеки последних 100 лет в основном были небольшого размера. Преобладание одного из пяти видов на каждом конкретном участке, видимо обусловлено множеством случайных причин.

Таблица 7.7. Численность молодого поколения деревьев в производных сообществах (шт./20 м²)

Number of saplings in secondary forests (stem/20 m²)

ВИД	IM1			IM2			V1			V2		
	Норм.*	Пониж.*	Низк.*	Норм.	Пониж.	Низк.	Норм.	Пониж.	Низк.	Норм.	Пониж.	Низк.
Лишай (Кв. 176, выд. 12)												
<i>Abies</i>					6		1	1		1		
<i>Acer</i>	50	21	3									
<i>Picea</i>										6		
<i>Prunus</i>										2		
<i>Sorbus</i>	3			1	3							
<i>Tilia</i>	24	3		51	105					1		
<i>Ulmus</i>	3	3			6							
Ельник (Кв. 177, выд. 7)												
<i>Abies</i>		6		3		6	1	2	1	2		
<i>Picea</i>		3	3	6						1		
<i>Sorbus</i>	9	3										
<i>Tilia</i>		4		12	9		4	3			1	
<i>Ulmus</i>	12	12		13	10	3					1	
Пихтарник (Кв. 196, выд. 1)												
<i>Abies</i>										1	1	2
<i>Acer</i>	3											
<i>Picea</i>	9											
<i>Tilia</i>	18	3		21	15		3			5	2	4
<i>Ulmus</i>	48	18	3	6						1		

* норм. - особи нормальной жизнненности, пониж. - особи пониженной жизнненности, низк. - особи низкой жизнненности.

* норм. - saplings with normal vitality, пониж. - saplings with subnormal vitality, низк. - saplings with low vitality

В большинстве случаев производные древостои смешанные: в составе любого древостоя присутствует не менее трех видов деревьев. Во всех ценозах старше 50-60 лет, где основной полог состоит из генеративных деревьев, есть достаточно многочисленный подрост из иматурных и виргинильных особей, но его состав отличается от состава верхнего яруса. Так, в подросте не встречаются береза и осина, но бывает многочисленным подрост клена и ильма, которые не доминируют в верхнем ярусе (табл. 7.7).

Какого-либо закономерного сочетания доминантов верхнего яруса с доминантами более молодого поколения не наблюдается. Чистый хвойный подрост может быть и под пологом пихтово-еловых, и под пологом лиственных древостоев. Можно отметить только, что более частым случаем является сложный видовой состав молодого поколения деревьев во всех типах производных ценозов. Этот же признак существенно отличает од-

новозрастные послерубочные леса в крупном лесном массиве от сходных одновозрастных лесов на бывших пашнях левобережья реки Уфы.

Прежде чем перейти к анализу разновозрастных сообществ, отметим основные черты лесных по составу флоры, но недревесных, по состоянию верхнего яруса, ценозов. Эти сообщества поддерживаются человеком как лесные сенокосные поляны небольших размеров. Из 67 участков в пределах заказника 41 сенокос имеет площадь менее одного гектара. Максимальная площадь сенокоса - 7,9 га. Нередко встречаются частично заросшие деревьями сенокосы, но поселяющиеся здесь особи березы, осины или ивы козьей еще мало влияют на состав травянистых доминантов. Наиболее интенсивно зарастают луговые ценозы площадью меньше 1 га, но этот факт может быть связан не столько с возможностями повторного поселения древесных видов, сколько с менее регулярным прокашиванием мелких участков.

7.5.2. Структурное разнообразие разновозрастных хвойно-широколиственных древостоев.

Разновозрастные лесные ценозы характерны только для многолесного правобережья Уфы, но и здесь крупные участки площадью более 100 га отмечены только в заказнике. За пределами охраняемой территории такие участки, как правило, имеют меньшую площадь.

Детально внутрисценотическую неоднородность разновозрастных сообществ можно продемонстрировать на примере площадок геоботанического профиля. Общая площадь учета демографических и количественных характеристик древостоя составляет более 4 га. Профиль целиком расположен внутри лесного массива площадью около 200 га, который не имеет резких экотонных границ. Несмотря на размытость мозаики верхнего яруса, количественные характеристики густоты древостоя существенно меняются от площадки к площадке (рис. 7.13).

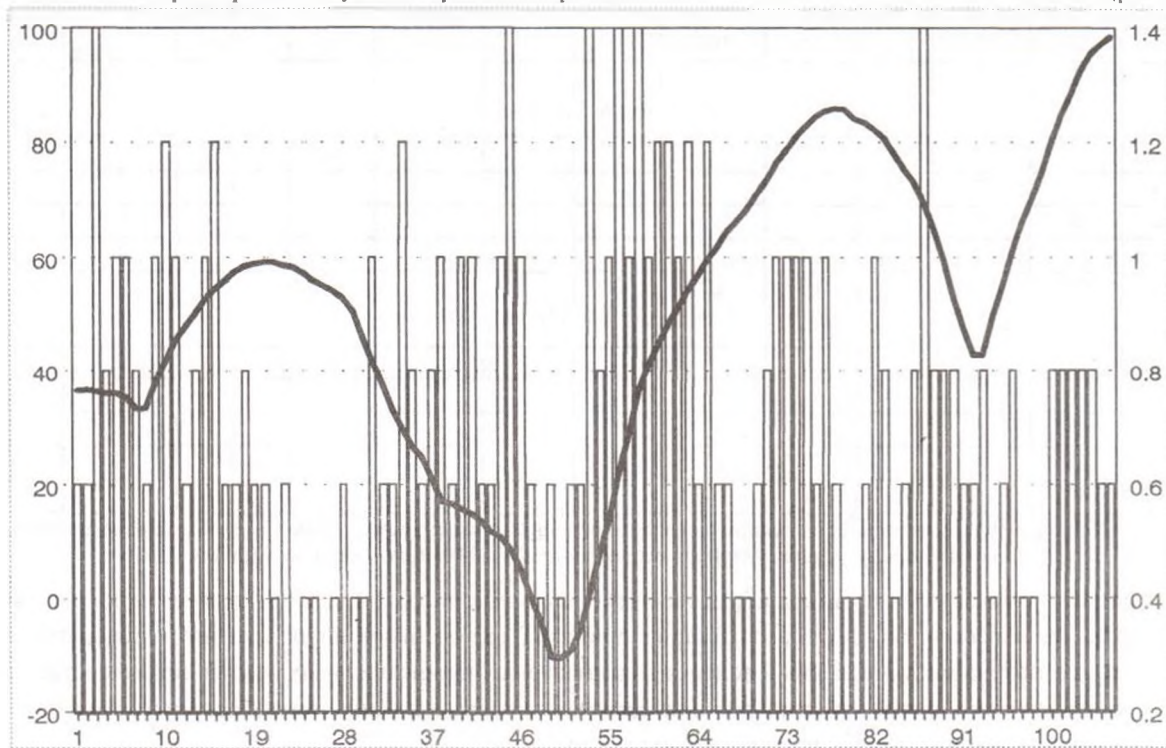


Рис. 7.13. Плотность древостоя (сумма площадей сечения) на площадках геоботанического профиля. Ось X - номера площадок геоботанического профиля, левая ось Y - относительные высоты положения площадок на профиле (м), правая ось Y - стандартизованные значения сумм площадей сечения деревьев (m^2) на площадках.

Fig. 7.13. Stand density alongside topographical gradient on geobotanic cross-section. X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - sum of basal area (m^2 /plot) standardized by mean.

Наблюдаемое варьирование плотности древесного яруса носит достаточно случайный характер, хотя проявляются и некоторые закономерности. Наиболее разреженные участки приурочены к привершинным частям гряд и к руслам водотоков. В последнем случае низкая плотность отмечается буквально на 1-2 площадках, которые расположены на самом дне ложбин. Здесь главным фактором, действующим на растительность, видимо является режим стока в поймах. Эти же площадки имеют и специфический состав травяного яруса, в котором доминантом выступает *Filipendula ulmaria*. Разреженные участки на вершинах гряд состоят из большего числа площадок и маркируют "окна" диаметром более 100 м. Надо отметить, что уменьшение плотности древостоя происходит постепенно, достигая максимальных значений в центральной части "окна". В отличие от приручных участков, низкая плотность на вершинах и склонах в значительной степени обусловлена патологическим отпадом взрослых деревьев, преимущественно пихты, ильма и ели (рис. 7.14).

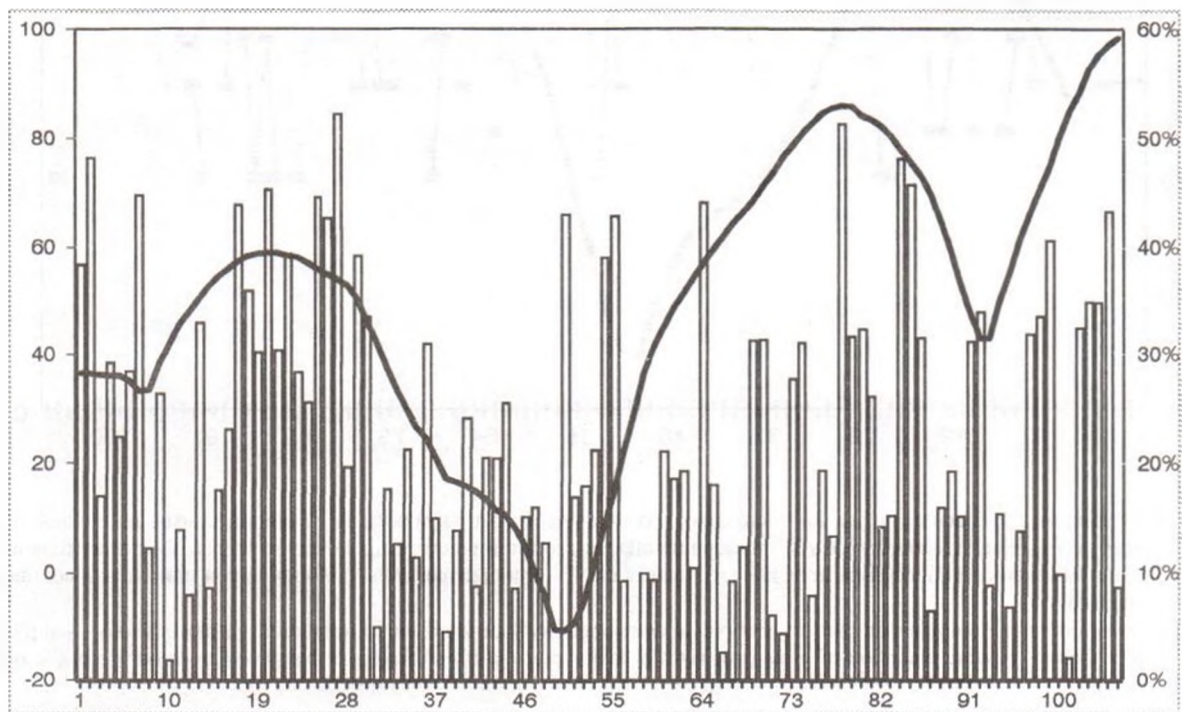


Рис. 7.14. Доля отпада деревьев всех видов на геоботаническом профиле (в % от суммы площадей сечения деревьев на площадке). Ось X - номера площадок геоботанического профиля, левая ось Y - относительные высоты положения площадок на профиле (м), правая ось Y - процент сухих деревьев в сумме площадей сечения всех деревьев на площадке.

Fig. 7.14. Portion of dead trees (snag) on plots of geobotanic cross-section (% from total sum of basal area per plot). X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - % dead trees from total sum of basal area per plot).

В сильной и средней степени усыхание деревьев (свыше 30% от суммы площадей сечения всех деревьев на площадке) наблюдается на вершинных участках профиля, реже на крутых склонах юго-восточной и юго-западной экспозиций. Это усыхание однозначно связано с высокой зараженностью данных участков грибными возбудителями корневых гнилей *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. и *Armillaria mellea* (Vahl.:Fr.) Kumm.

Абсолютное доминирование липы в составе верхнего яруса на этих участках (рис. 7.15), при повсеместном ее преобладании в подчиненных ярусах, можно рассматривать как процесс внутриценотической динамики. Изреживание верхнего яруса создает условия для быстрого роста наиболее многочисленного подроста липы, что приводит к появлению нового доминанта. Поскольку взрослые деревья липы никогда не дорастают до размеров взрослых особей ели и пихты, а качественный состав сообщества (во всех синузиях) остается неизменным, такос

изменение в структуре верхнего яруса не вызовет необратимых преобразований в массиве. По мере взросления молодого поколения ели и пихты, господство липы ослабнет, и она снова будет представлена в древесном ярусе как примесь, что и наблюдается на большинстве площадок.

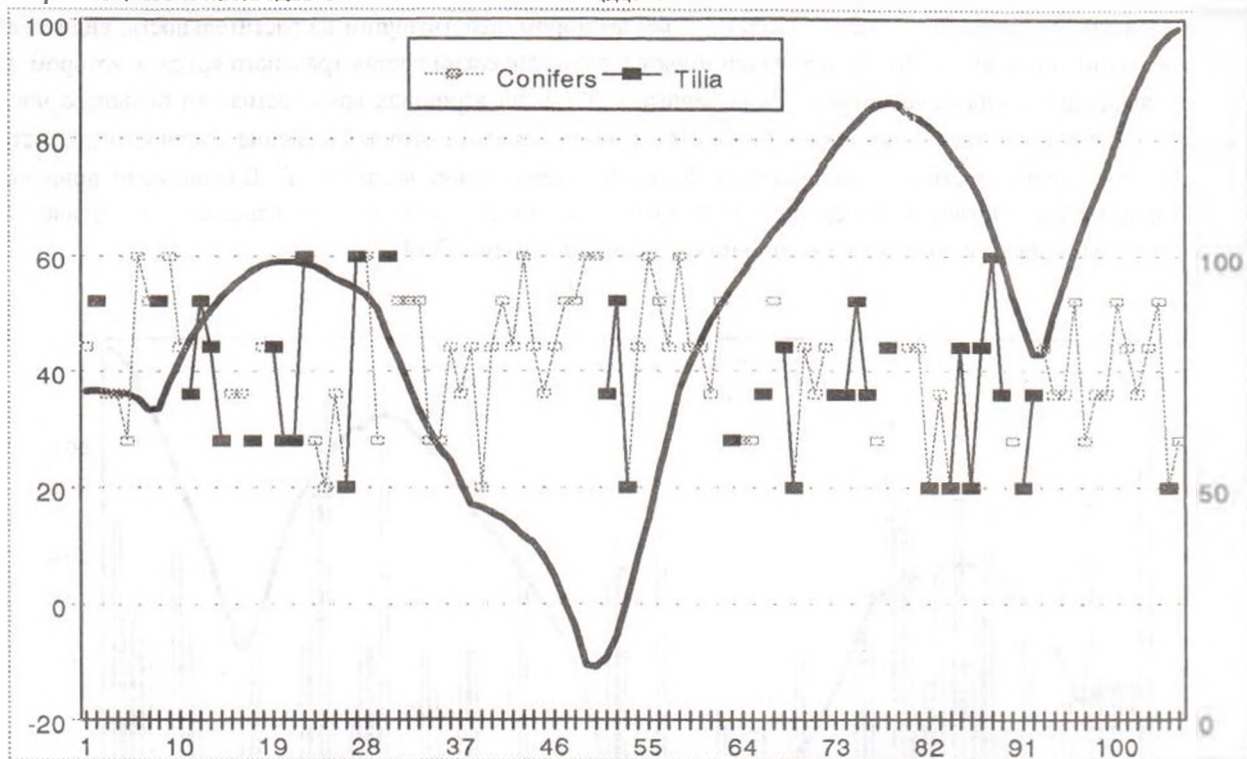


Рис. 7.15. Доминанты древесного яруса на площадках геоботанического профиля (в % от общей суммы площадей сечения всех деревьев на площадке). Ось X - номера площадок геоботанического профиля, левая ось Y - относительные высоты положения площадок на профиле (м), правая ось Y - процентная доля хвойных пород или липы в составе древостоев.

Fig. 7.15. Overstorey tree dominants on plots of geobotanic cross-section (% of total sum of basal area per plot). X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - portion of coniferous or basswood trees on a plot (% of basal area).

Мозаичность древостоя напоминает мозаичность травяного яруса: от участка к участку изменяется доминирование видов, но практически неизменным сохраняется видовой состав. Во всех синузиях основные ценозообразователи присутствуют на всех элементах рельефа, участвуя во всех структурных вариантах сообщества.

Такая стабильность позволяет считать эту пространственную неоднородность элементами циклического процесса возобновления и отмирания в древесных популяциях. При этом структурные варианты вряд ли жестко детерминированы. Всевозможные сочетания доминантов в древесном и травяном ярусах формируются случайным сочетанием средовых и биотических факторов.

7.5.3. Демографическая структура разновозрастных древостоев.

Свидетельством в пользу циклической воспроизводимости структурных элементов разновозрастного массива служит онтогенетическая структура популяций основных ценозообразователей. Онтогенетические спектры ели, пихты, липы и ильма практически одинаковы для плотных и разреженных участков древостоя на профиле (рис. 7.16). Характер распределения по числу особей разных поколений изменяется незначительно при большом варьировании абсолютного числа деревьев соответствующих онтогенетических групп. Важно подчеркнуть, что онтогенетическая структура популяций деревьев принципиально не изменяется (по сравнению со средней по

массиву) даже на участках со значительным патологическим отпадом. То есть, существующий уровень поражения патогенами лишь модулирует внутриситотическую мозаику. Так, на площадках с сильным и средним по интенсивности патологическим отпадом хвойных деревьев можно наблюдать снижение их численности, особенно деревьев старших возрастов, при явном увеличении численности виргинильного подроста липы. Однако такие площадки часто соседствуют с площадками с низким уровнем отпада и высокой плотностью древостоя. На них ситуация близка к обратной: явно возрастает численность старших поколений ели и пихты, при относительно низких значениях численности подроста липы.

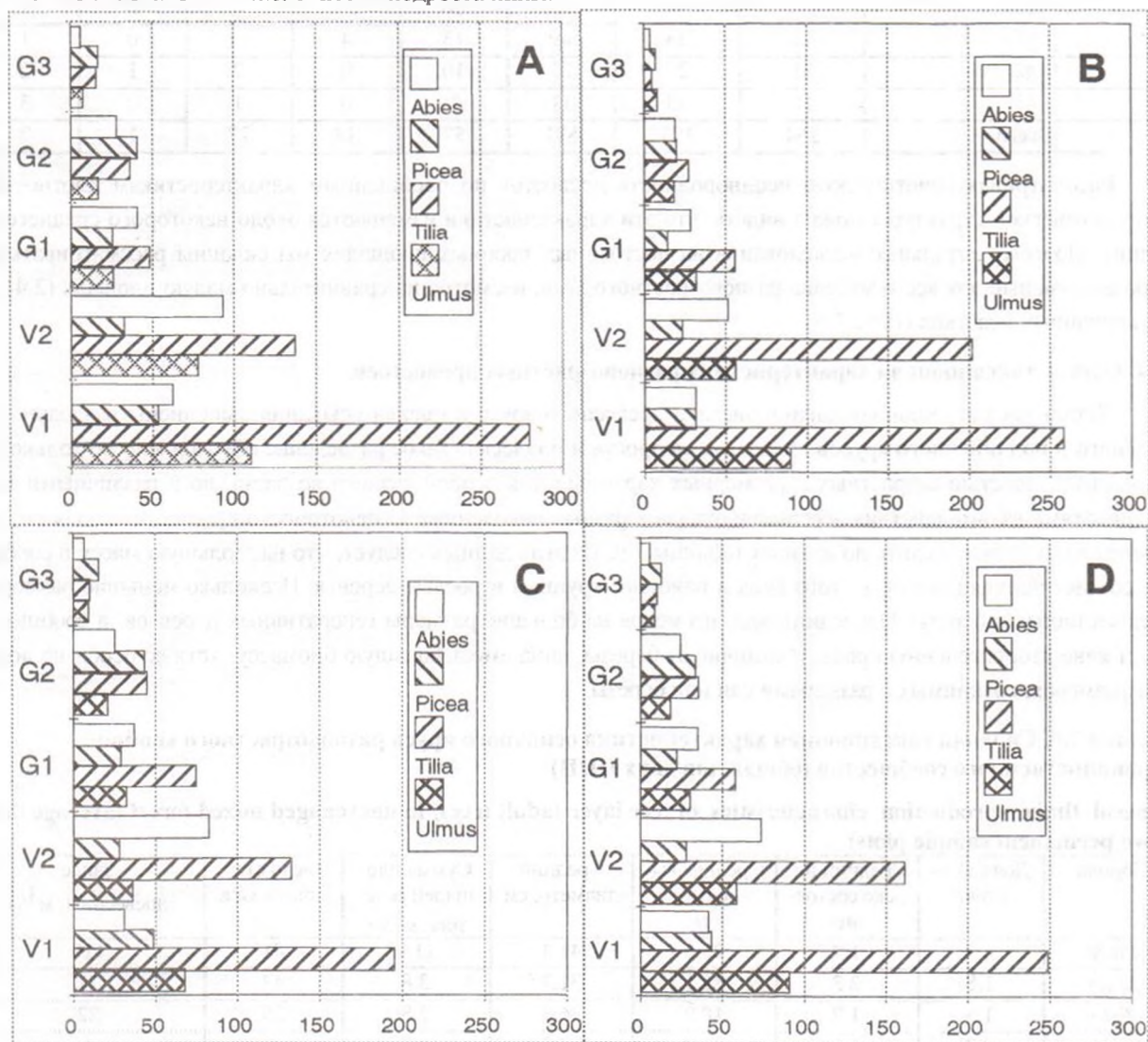


Рис. 7.16. Онтогенетические спектры основных лесообразующих пород.

- A - участки с низким уровнем отпада деревьев,
- B - участки со средним уровнем отпада деревьев,
- C - участки с высоким уровнем отпада деревьев,
- D - все площадки геоботанического профиля.

Fig 7.16. Ontogenetic spectra of tree populations.

- A - plots with low decay rate;
- B - plots with mean decay rate;
- C - plots with high decay rate;
- D - total number of plots.

Таблица 7.8. Численность деревьев нормальной жизнеспособности в популяциях древесных видов в разновозрастном хвойно-широколиственном сообществе (по данным ППП)

Number of trees with normal vitality in population from unevenaged mixed forest (data for permanent sample plots)

Онтогенетические группы	Виды деревьев							
	<i>Abies</i>	<i>Picea</i>	<i>Tilia</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Padus</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Acer</i>	<i>Betula</i>
v1	55	32	292	7	22	2	0	0
v2	116	38	211	26	22	6	0	1
g1	72	33	49	13	4	11	0	1
g2	31	29	27	10	0	7	1	2
g3	10	43	11	1	0	1	0	3
Всего	284	175	591	57	48	27	1	7

Рассматривая ценотическую неоднородность древостоя по обобщенным характеристикам плотности и онтогенетической структуры можно видеть, что эти характеристики изменяются около некоторого среднего состояния. Поэтому детальные исследования на постоянных пробных площадях мы склонны рассматривать как репрезентативные для всего массива разновозрастного леса, несмотря на сравнительно малую площадь (2.44 га) картированных участков (табл. 7.8).

7.5.4. Общая таксационная характеристика разновозрастных древостоев.

Детальная таксационная характеристика древесного яруса и оценка усыхания выполнены отдельно для основного и подчиненного ярусов древостоя, подроста и подлеска. Такое разделение обусловлено не только высокой изменчивостью возрастных и размерных характеристик особей разного возраста, но и различными закономерностями взаимодействия деревьев и отпада в разных поколениях. О ценотической роли древесных видов в верхнем ярусе можно судить по данным таблицы 7.9. Из этих данных следует, что наибольшую массу в сообществе создает популяция ели; у этого вида и наиболее крупные взрослые деревья. Несколько меньшие размеры у деревьев пихты и березы. Последний вид, несмотря на большие размеры генеративных деревьев, в сообществе играет явно второстепенную роль. В отличие от березы, липа имеет большую биомассу, хотя ее особи не достигают размеров, сравнимых с размерами ели или березы.

Таблица 7.9. Сводная таксационная характеристика основного яруса разновозрастного хвойно-широколиственного сообщества (общая для двух ППП)

General timber-production characteristics of tree layer (adult trees) in unevenaged mixed forest (average data of two permanent sample plots)

Порода	Доля в составе	Средний индекс состояния	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сумма площадей сечения, м ² /га	Число стволов, экз./га	Запас древесины, м ³ /га
<i>Picea</i>	6.5	1.7	23.8	41.4	11.9	81	110
<i>Abies</i>	1.8	2.3	21.1	31.3	3.8	47	31
<i>Tilia</i>	1.3	1.7	18.9	36.2	2.8	25	22
<i>Betula</i>	0.3	1.6	20.0	44.3	0.7	4	6
<i>Ulmus</i>	0.1	2.3	19.1	31.5	0.1	2	1
Всего		1.8	22.4	38.7	19.3	159	170

- Класс бонитета - 3. Формула состава - 6.5 Е (120 лет) 1.8 Пх (100 лет) 1.3 Лп (100 лет) + Б (120 лет), Вз (100 лет). Относительная полнота древостоя - 0.5.
- Productive class - 3. Portion of tree species - 6.5 Spruce (120 yr.); 1.8 Fir (100 yr.); 1.3 Basswood (100 yr.); + Birch (120 yr.) and Elm (100 yr.). Density (by score) - 0.5.

Различаются взрослые фракции популяции и по индексу санитарного состояния. Меньше всего от патогенов страдает береза, больше всего - пихта и ильм, которые сильно повреждаются грибными болезнями. Доста-

точно хорошее состояние генеративных деревьев ели и крупные их размеры делают этот вид вполне закономерно основным эдификатором разновозрастного ценоза. Береза по этим параметрам очень похожа на ель, но не занимает таких же позиций в сообществе. Из этого следует, что для березы "узким местом" в динамике популяции являются начальные этапы онтогенеза, а не вторая его половина. Для пихты же, высокая повреждаемость взрослых деревьев существенно ограничивает его ценотическую роль в разновозрастных сообществах.

Отчасти эти предположения подтверждаются состоянием более молодых фракций в популяциях подчиненного яруса древостоя (табл. 7.10). Пихта, несмотря на сравнительно небольшие размеры и высокую зараженность, в подчиненном ярусе играет большую роль, чем ель. То есть, последствия заражения грибами в полной мере проявляются несколько позже, на заключительных этапах онтогенеза. Наибольшая биомасса липы в этом ярусе отражает максимум потенций данного вида на краю своего арсала, поскольку ее господство обеспечивается исключительно за счет высокой численности. Здоровые особи липы имеют небольшие размеры и сопоставимы с размерами видов подлеска широколиственных лесов. Полнота подчиненного яруса меньше, чем основного (в среднем 0.3) и деревья размещены по площади еще более неравномерно. Однако снижение плотности этого яруса не означает его обеднения. Видовой состав его богаче, в нем присутствуют взрослые фракции популяций видов, которые никогда не дорастают до уровня верхнего яруса. Состояние подчиненного яруса несколько хуже, особенно сильно повреждаются ильм, черемуха и рябина. Причиной этого может быть угнетение верхним ярусом и грибные патологии, инициированные этим стрессом.

Таблица 7.10. Сводная таксационная характеристика подчиненного яруса хвойно-широколиственных насаждений

General timber-production characteristics of tree layer (pole trees) in unevenaged mixed forest (average data for two permanent sample plots)

Порода	Доля в составе	Средний индекс состояния	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сумма площадей сечения, м ² /га	Число стволов, экз./га	Запас древесины, м ³ /га
<i>Tilia</i>	4.1	1.9	8.7	11.5	2.8	227	12
<i>Abies</i>	3.5	2.0	9.8	13.5	2.5	160	11
<i>Ulmus</i>	0.9	2.4	9.0	14.0	0.9	48	3
<i>Picea</i>	1.2	1.9	10.3	14.3	0.9	48	4
<i>Betula</i>	0.1	1.9	11.0	16.1	0.1	3	0
<i>Sorbus</i>	0.2	2.4	8.6	12.9	0.2	14	1
<i>Padus</i>	0.0	2.4	7.6	10.5	0.0	5	0
Всего		2.0	9.3	12.7	7.5	505	31

Характеристики молодых фракций популяций деревьев приведены в таблице 7.11. В кустарниковом ярусе преобладание липы проявляется с наибольшей силой. Численность молодых особей липы на порядок превосходит численность любого другого вида. Это обусловлено интенсивным вегетативным размножением, которое можно сравнить разве что с возобновительным потенциалом черемухи в крупных "окнах" распада. Доли участия ели и пихты имеют приблизительно такое же соотношение, что и в подчиненном древесном ярусе, т.е. популяция пихты и в этом возрасте многочисленнее популяции ели. По ростовым характеристикам (высоте и диаметру) пихта превосходит ель, чего не наблюдается на более поздних стадиях онтогенеза этих видов. В целом состояние иматурного и виргинильного подроста ели показывает относительно высокую уязвимость вида в начале онтогенеза, поскольку основной эдификатор верхнего яруса в молодом возрасте по численности и габитусу особей уступает не только пихте, но и липе.

В кустарниковом ярусе на пробных площадях полностью отсутствует береза, в древесном ярусе представленная крупными здоровыми особями. Такое несоответствие между хорошим состоянием взрослых растений и полным отсутствием подроста говорит о специфичности "микросайтов", благоприятных для приживания

молодого поколения березы. Видимо высокий и густой травяной ярус разновозрастных лесов лишь в редких случаях оказывается "проницаемым" для ювенильных и иматурных особей.

Таблица 7.11. Сводная таксационная характеристика подроста и подлеска хвойно-широколиственных насаждений

General timber-production characteristics of understorey in unevenaged mixed forest (average data for two permanent sample plots)

Порода	Доля	Число стволов, экз./га	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сумма площадей сечения, м ² /га	Средний индекс состояния
Подрост:						
<i>Tilia</i>	53%	339	4.7	4.6	0.6	2.0
<i>Abies</i>	20%	77	4.6	5.9	0.2	2.6
<i>Picea</i>	11%	47	3.7	5.5	0.1	2.2
<i>Ulmus</i>	1%	7	5.3	4.5	0.0	2.7
Подлесок						
<i>Padus</i>	10%	43	3.7	5.6	0.1	2.6
<i>Sorbus</i>	4%	12	4.8	7.0	0.0	2.2
Всего	100%	526	4.6	5.0	1.2	2.1

Из краткого обзора структуры разновозрастного сообщества можно сделать вывод, что ценотическая роль древесных видов на разных этапах онтогенеза сильно меняется, и только проследив все стадии развития, можно оценить динамические тенденции сообщества в целом. Наиболее яркий пример - динамика поколений ели и пихты.

7.5.5. Возрастные изменения структурных характеристик разновозрастных древостоев.

Основываясь на данных о большей численности подроста одного из эдификаторов (пихты), возникает соблазн интерпретировать это как надежный аргумент для прогноза смены им нынешнего доминанта

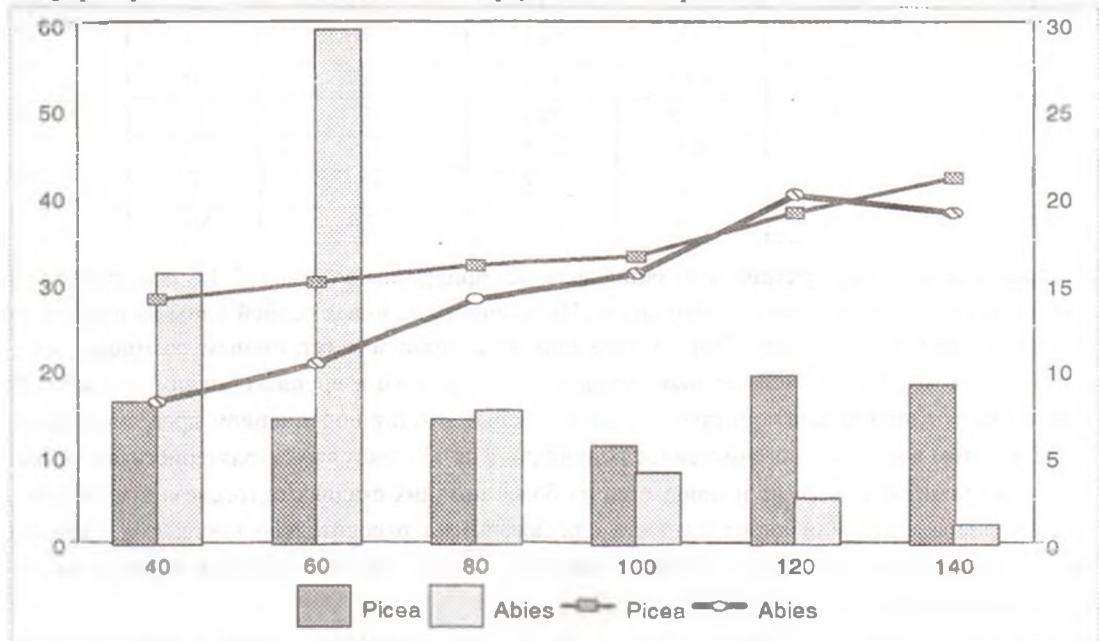


Рис.7.17. Высота и численность деревьев ели и пихты разного возраста на пробных площадях. Ось X - возраст деревьев (лет), ось Y (левая) - численность деревьев (экз./га), ось Y (правая) - средняя высота деревьев (м).

Fig.7.17. Height and number of spruce and fir trees of different age cohorts. X axis - age trees (year); left Y axis - number of trees (stem/ha); right Y axis - average height of trees (m).

(ели) в будущем. Однако прямолинейная экстраполяция оказывается несправедливой. Из-за различий в характере отмирания и темпах развития деревьев из ныне многочисленного молодого поколения в состав верхнего яруса войдет лишь малая часть особей. Достаточно наглядно это демонстрируют кривые численности и высоты деревьев ели и пихты одинаковых классов возраста (рис. 7.17). Ввиду того, что пихта старше 80 лет практически полностью поражена комлевыми гнилями, в большинстве случаев с образованием дупла, поэтому приведенные результаты для этой породы могут содержать некоторую ошибку, занижающую как возраст, так и среднюю высоту деревьев.

Численность пихты с возрастом резко убывает, в то время как число деревьев ели на протяжении ста лет практически не изменяется. К 150-летнему возрасту доживают лишь единичные деревья пихты, а ель продолжает расти еще не менее 50 лет (предельный возраст ели на пробной площади 205 лет). Столь большие различия в продолжительности онтогенеза, видимо, и приводят к заметным различиям габитуальных параметров старых деревьев и значительно большей биомассе ели в верхнем ярусе. Быструю убыль пихты в верхнем ярусе трудно интерпретировать онтогенетическими причинами или межвидовой конкуренцией. Гораздо больше оснований есть для рассмотрения вклада патогенных организмов в динамику популяции вида.

Об этом может свидетельствовать, например, распределение деревьев на пробных площадях по высоте (рис. 7.18). Ярко выраженное бимодальное распределение ели по ступеням высоты, в отличие от всех остальных древесных пород, имеет и наибольший размах по абсолютным значениям высоты деревьев. Таким образом, распределение деревьев главных древесных пород по ступеням высоты в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах Сабарского заказника показывает, что наибольшая размерная изменчивость характерна только для ели и пихты. Липа и ильм имеют четко выраженное унимодальное распределение, тяготеющее к низким ступеням, что свидетельствует об их преобладании в нижних ярусах насаждения. Обилие подроста липы и ильма обеспечивает резерв замены ими хвойных пород в верхнем ярусе.

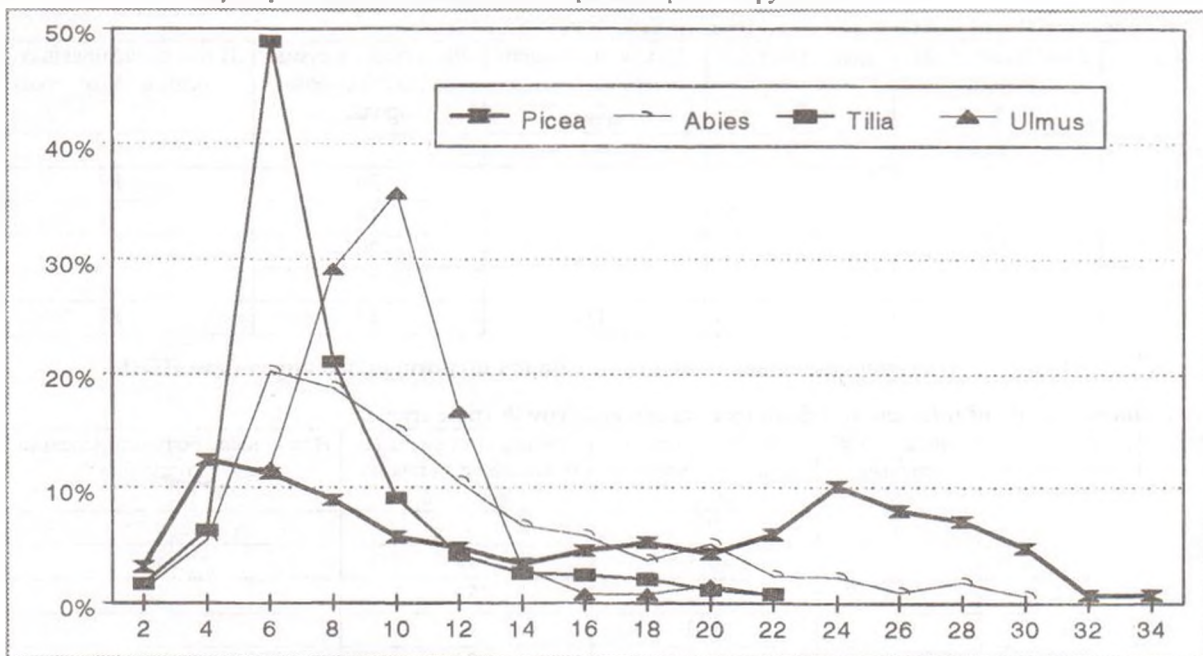


Рис. 7.18. Относительное распределение деревьев по ступеням высоты в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах заказника (по данным пробных площадей). Ось X - ступени высоты деревьев (м), ось Y - процентная доля деревьев в ступени высоты от общей численности деревьев данного вида на пробных площадях (общая численность Picea - 175 экз./га, Abies - 284 экз./га, Tilia - 591 экз./га, Ulmus - 57 экз./га).

Fig. 7.18. Distribution of trees by height classes (% of total number of trees of each species) in unevenaged mixed forests on Protected Area (data from permanent sample plots). X axis - height classes (m); Y axis - portion of species (% from total number of each species). Total number of trees - Picea - 175 stem/ha; Abies - 285 stem/ha; Tilia - 590 stem/ha; Ulmus - 56 stem/ha.

7.5.6. Роль патологических факторов в структуре разновозрастных древостоев.

Маршрутным лесопатологическим обследованием насаждений заказника выявлено, что основной причиной массового усыхания пихты и ели являются возбудители корневых гнилей - опенок осенний (*Armillariella mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm.) и корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми -ксилофагами, состав которых подробно не исследовался.

Массовые очаговые усыхания ели и пихты отмечены почти на трети площади заказника. Как правило, это комплексные очаги совместного заражения ели и пихты корневой губкой и опенком. Ослабление деревьев усугубляется значительным присутствием стволовых вредителей на этих породах. При явно очаговом характере заражения и усыхания хвойных деревьев на территории заказника отмечается повсеместно. Усыхание широколиственных пород, в особенности ильма, связано не только с опенком, но и с сосудистым микозом, симптомы которого довольно явно выражены.

Для определения величины усыхания в древостоях заказника и встречаемости крупных очагов были заложены 20 круговых площадок в елово-пихтовых древостоях, располагающихся вдоль квартальной просеки. Общая протяженность профиля - 5 км, направление - с севера на юг. Древостой считали относительно здоровым при доле сухостоя 2.5 -5% от общего запаса. Доля таких насаждений на территории заказника, по нашим оценкам, составила 17.6%. Не более 30-35% площади хвойных насаждений можно отнести к пораженным в слабой степени. До 23-25% площади хвойных лесов поражены в средней степени. Сильно поврежденных и усохших - не более 20% общей площади хвойных лесов. Оценки потерь в запасе древостоя показали, что массовое поражение насаждений корневыми гнилями и последующее очаговое усыхание приводят к потере до 50% в запасе древесины без учета очагов сплошного усыхания.

Таблица 7.12. Общая характеристика отпада древесных пород основного яруса (для ППП)

General characteristic of infected and dead trees in overstorey (adult trees).

Вид	Доля больных деревьев, %	Доля сухих деревьев, %	Сумма площадей сечения сухостоя, м ² /га	Доля сухих в сумме площадей сечения породы, %	В том числе больных деревьев, % от сухих
<i>Picea</i>	45	10	1.2	9	91
<i>Abies</i>	85	33	2.1	36	89
<i>Tilia</i>	2	15	0.5	14	27
<i>Betula</i>	10	9	0.2	20	
<i>Ulmus</i>	50				
Всего		19	4.0	17	82

Таблица 7.13. Общая характеристика отпада древесных пород подчиненного яруса (для ППП)

General characteristic of infected and dead trees in second growth (pole trees).

Вид	Доля больных деревьев, %	Доля сухих деревьев, %	Сумма площадей сечения сухостоя, м ² /га	Доля сухих в сумме площадей сечения породы, %	В том числе больных деревьев, % от сухих
<i>Tilia</i>		3	0.2	6	20
<i>Abies</i>	37	9	0.3	12	82
<i>Ulmus</i>	1	46	1.2	56	22
<i>Picea</i>	18	3	0.01	3	67
<i>Sorbus</i>		26	0.1	34	8
<i>Betula</i>		13	0.01	6	100
<i>Padus</i>		37	0.01	38	
Всего	14	13	1.9	20	34

Количественная оценка зараженности древостоев патогенными грибами на постоянных пробных площадях (табл. 7.12). В верхнем ярусе патогенными грибами поражены в сильной степени пихта, ель и ильм. В абсо-

плотном выражении преобладает отпад пихты и ели, который практически полностью обусловлен корневыми патогенами.

Во втором ярусе (табл.7.13) отмечается повышенный отпад ильма (в абсолютном выражении) и пород подлеска (в относительном выражении). Зараженность корневыми патогенами хвойных пород здесь несколько ниже, чем в первом ярусе, ниже и обусловленность отпада этих пород патологией, особенно для ели. Для подчиненных ярусов отпад может быть сопряжен с угнетением, снеголомом и снеговалом.

Для отпада подроста и подлеска (табл.7.14) фактор патологии не имеет существенного значения, хотя обусловленность усыхания корневыми патогенами сохраняется на значительном уровне (32% для пихты и 43% для ели).

Таблица 7.14. Общая характеристика отпада древесных пород подроста и подлеска (для ППП)

General characteristic of infected and dead trees in understorey (sapling trees).

Вид	Доля больных деревьев, %	Доля сухих деревьев, %	Сумма площадей сечения сухостоя, м ² /га	Доля сухих в сумме площадей сечения породы, %	В том числе больных деревьев, % от сухих
Подрост					
<i>Tilia</i>		2	0.1	15	
<i>Abies</i>	6	23	0.1	28	32
<i>Picea</i>	2	6	0.1	40	43
<i>Ulmus</i>	6	33	0.0	37	13
Подлесок					
<i>Padus</i>		13	0.0	16	6
<i>Sorbus</i>		14	0.0	17	20
Всего	1	8	0.3	22	21

На схеме пробной площади (рис. 7.19) видно размещение очагов усыхания ели и пихты верхних ярусов (выделены ломаной линией), образовавшиеся окна в пологе древостоя интенсивно зарастают липой и видами подлеска. В целом, характер размещения очагов усыхания (рис. 7.19) свидетельствует о довольно высокой скорости деградации данных древостоев, в особенности, их верхнего яруса. Характер усыхания и вывала деревьев показывает, что агрессивность опенка осеннего высока, в наибольшей степени подвержены его воздействию пихта, ель и, вероятно, ильм. Этот патоген действует не избирательно на древесные породы и, скорее всего, его активность возрастает по мере роста площади очагов усыхания.

Наилучшее состояние у липы, имеющей обильное возобновление. Хотя ее доля в первом ярусе древостоя невысока, она абсолютно преобладает в подчиненных ярусах древостоя. Ежегодный отпад липы колеблется около 1 % от общего количества деревьев данной породы, и это самый низкий уровень отпада среди основных лесобразующих пород массива.

Распределение деревьев разных пород на пробных площадях по онтогенетическим (возрастным) группам (рис.7.20) отражает их устойчивость не только к грибным патогенам, но и к прочим факторам усыхания деревьев в этих древостоях. Помимо грибных патологий важной причиной отпада деревьев в массиве являются ветровые нагрузки на лес. В разновозрастных хвойно-широколиственных лесах Сабарского заказника до 30% деревьев повреждены ветром, в основном это особи, зараженные корневыми или стволовыми гнилями. Корневой губкой и опенком на этих участках заражено в среднем 26% деревьев ели и 45% пихты, в основном старших поколений. Такие пропорции будут наблюдаться и в численности деревьев, поврежденных ветровалом и буреломом, изменяя соотношения не только между возрастными группами внутри одного древесного вида (рис.7.20), но также изменение соотношения между видами.

По совокупности рассмотренных характеристик таксационное строение древостоев заказника можно считать типичным для естественных разновозрастных хвойно-широколиственных лесов данной зоны. Несмотря на относительно невысокую численность, основным эдификатором разновозрастных хвойно-широколиственных

лесов остается ель, преобладающая и по численности, и по запасу древесины в старших поколениях. Однако ценотическую структуру в подчиненных ярусах и на ранних стадиях возобновления определяют флуктуации таких эдификаторов, как липа и пихта.

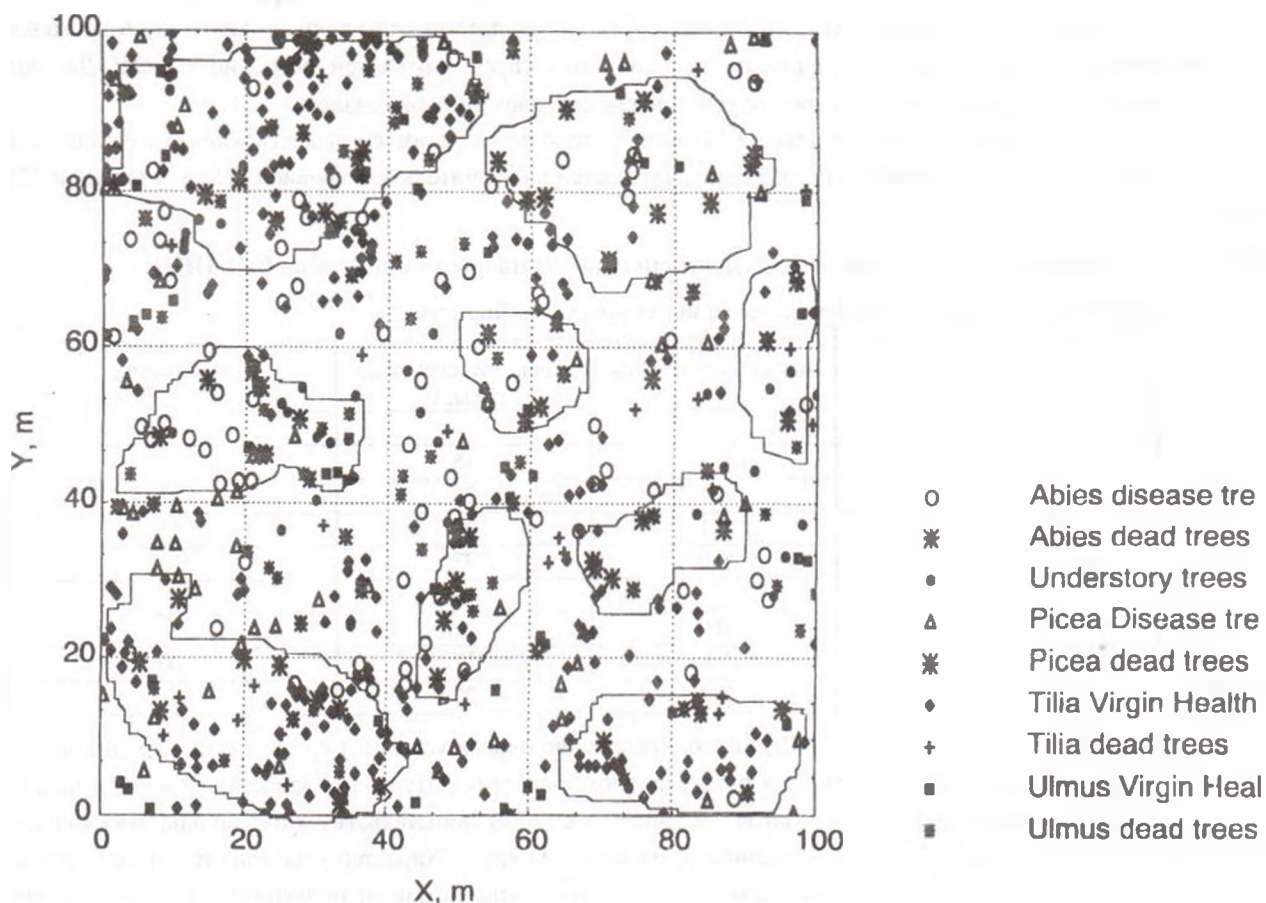


Рис.7.19. Размещение сухостоя хвойных и лиственных пород, зараженных корневыми гнилями деревьев ели и пихты и возобновления лиственных видов (план пробной площади ППП 1)

Fig.7.19. Allocation of dead trees that were infected by root rots (the map of the permanent sample plot No.1).

7.6. Восстановительные тенденции в сообществах с разным уровнем антропогенного преобразования.

После рассмотрения текущего состояния очень широкого набора растительных сообществ, постараемся выявить наиболее общие направления возможных изменений растительности в условиях заповедания. Несмотря на то, что вся территория не является заповедной, такие прогнозы имеют свой смысл. В условиях заповедания наиболее четко проявляются внутренние потенции видов и сообществ в целом, и зная, в каком направлении будут происходить изменения без участия человека, можно оценить какие хозяйственные воздействия будут идти в разрез с ними. При несогласованности производственных планов с динамикой популяций хозяйственно ценных пород получение нужного результата конечно же возможно, но со значительно большими затратами, чем при лесопользовании с опорой на естественные процессы формирования лесных экосистем.

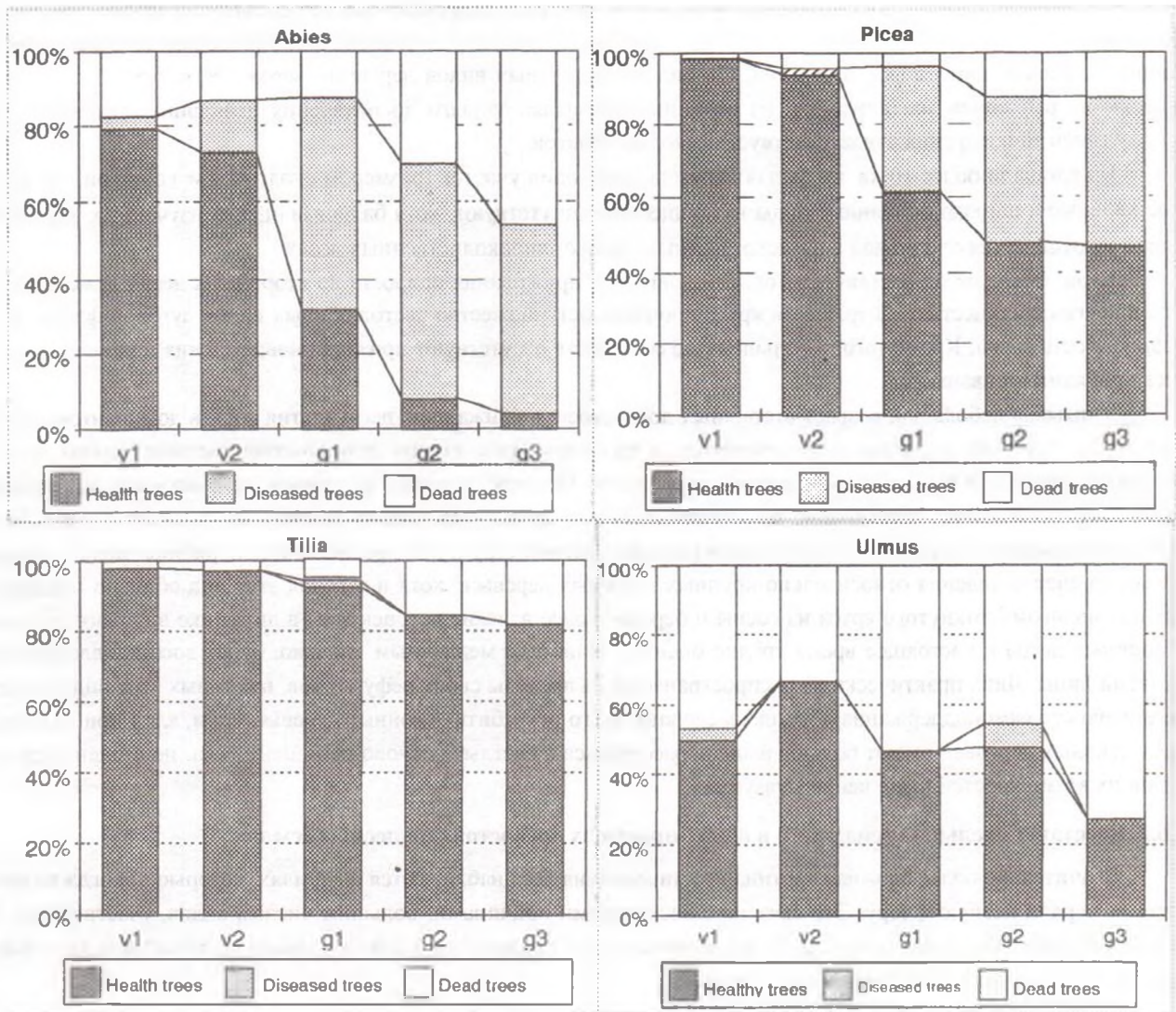


Рис.7.20. Распределение здоровых, больных и сухих деревьев разных онтогенетических групп в популяциях лесобразующих пород в разновозрастных сообществах заказника.

Fig. 7.20. Distribution of healthy, diseased, and dead trees by ontogenetic groups of dominant tree population in unevenaged forests in Protected Area. X axis - ontogenetic groups of individuals: im - immature; v1 - young virginile; v2 - virginile; g1 - young generative; g2 - generative; g3 - old generative. Y axis - number of individuals (% from total number of each species).

7.6.1. Восстановительные тенденции одновозрастных древостоев на нелесных землях.

Наиболее простой для прогноза можно считать лесную растительность в малолесной части района на левом берегу реки Уфы. Большинство исследованных древостоев представляет собой предельно обедненные в синузиях деревьев и кустарников сообщества, возникшие после очень сильного нарушения не только растительности, но и местообитаний в целом. В послепахотных лесах под весьма прозрачным пологом генеративных деревьев сосны, березы или осины к 30-40 годам появляется подрост и подлесок. Видовой состав кустарников столь же бедный, как и состав деревьев. Значительно богаче видами травяной ярус, но только в тех сообществах, где древесная растительность появилась на залуговавших участках.

Наличие или отсутствие древесных видов во вторичных лесах объясняется достаточно просто. Высокая встречаемость сосны обусловлена посадкой деревьев этого вида, береза и осина легко расселяются даже от одиночных деревьев вдоль дорог и оврагов. Отсутствие остальных видов деревьев, вероятнее всего, обусловлено полным истреблением их популяций на огромных площадях задолго до появления нынешних древостоев. В пользу такой точки зрения свидетельствует несколько фактов.

На площади более 10 кв. км был обнаружен лишь один участок (размером около 400 м²) с липой. Остальные хвойные и широколиственные виды в сообществах отсутствуют, хотя балловая оценка изученных экотопов ничем не отличается от таковой в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах.

Судя по видовому составу, световые условия для приживания подроста во вторичных лесах даже лучше, чем в других сообществах. В травяном ярусе произрастает множество светолюбивых видов луговой флоры, а в подросте есть сосна. Кроме того, в большинстве сообществ отсутствуют признаки повреждения подроста и подлеска рубками или выпасом.

Учитывая небольшой возраст вторичных древостоев, в ближайшие десятилетия состав доминантов существующих лесов принципиально не изменится, а на вновь зарастающих сельскохозяйственных землях будут возникать древостои весьма схожие с существующими. По мере старения материнского поколения популяций сосны, березы и осины, наибольшие изменения в составе древостоев можно ожидать на участках с обильным подростом рябины. На стадии формирования разновозрастной структуры древостоев доля рябины может увеличиться за счет появления относительно крупных взрослых деревьев, хотя и сегодня этот вид обильно плодоносит под пологом сомкнутого яруса из сосны и березы. Более далекие перспективы в динамике видового состава вторичных лесов в настоящее время трудно оценить. Наиболее медленным, видимо, будет восстановление популяций липы. Липа практически не распространяется за пределы своих рефугиумов, в которых этот вид, за счет вегетативного самоподдержания, оказалось сложнее всего истребить. Хвойные деревья, ильм, клен при наличии генеративных деревьев имеют больше шансов расселиться в светлые сосново-березовые леса, но степень реализации их возможностей ныне непредсказуема.

7.6.2. Восстановительные тенденции в одновозрастных древостоях на лесных землях.

Значительно более сложная картина восстановления леса наблюдается на землях, которые никогда полностью не теряли лесную флору. Это связано с несколькими причинами: большим числом видов, участвующих в восстановлении; большим разнообразием растительности, предшествующей нынешним сообществам; большим временным интервалом восстановления лесов.

7.6.2.1. Характеристика динамики восстановления на вырубках

В многолесной части района по правому берегу рки Уфы наиболее распространенным видом нарушений растительного покрова являются рубки. Лесосеки (особенно сплошные рубки последних десятилетий) очень сильно меняют весь облик лесной растительности, но все же не так, как это происходит на распаханых землях. Безусловно, способы рубок, площади рубок, характер предшествовавшего вырубке леса сказываются как на сохранности видов, так и на восстановительных возможностях растений всех синузий.

В данной работе не ставилось целью проследить восстановительную динамику конкретных участков с подробным анализом роста и развития растений на вырубках. Это предмет самостоятельного исследования. Здесь предпринята попытка выявить основные этапы восстановления популяций эдификаторов хвойно-широколиственных лесов и видового разнообразия лесной флоры.

Как было показано в предыдущих разделах, весь комплекс производных сообществ в пределах крупного лесного массива поддерживает достаточно богатый набор видов трав, кустарников и деревьев. Каждое конкретное сообщество значительно беднее видами, но четких связей между видовым разнообразием и типом производного ценоза не прослеживается. Все восемь групп сообществ (исключая кластеры 1 и 2), выделенных по сходству видового состава, включают в себя ценозы разного происхождения и состава древесных доминантов.

Оказалось, что в некоторых случаях отдельные участки разновозрастного хвойно-широколиственного леса по набору видов могут сильнее отличаться между собой, чем от послерубочного липняка или осинника. Например, кластер 4, наряду с описаниями разновозрастных массивов (квартал 156 и квартал 178) включает и участки зарастающих осинной сплошных вырубок (квартал 135), и сомкнутого пихто-ельника (квартал 96), и липняка по опушке сенокоса (квартал 156). Похожая картина наблюдается и в других флористически близких группах сообществ. Вполне естественно, что столь различные по доминантам участки леса будут восстанавливать разновозрастную структуру с разной скоростью и на этапе сомкнутого спелого древостоя будут иметь разное хозяйственное значение. Однако с позиций долгосрочной перспективы и общеэкологических функций леса все они равноценные, поскольку уже сейчас в них произрастают основные представители лесной флоры района.

Различаясь по составу доминантов верхнего яруса, послерубочные сообщества различаются и по подросту. Правда, различия эти не столько качественные, сколько количественные (табл. 7.7).

Преобладание ели, пихты, липы, ильма или клена под пологом современных одновозрастных древостоев нельзя напрямую интерпретировать как свидетельства доминирования этих видов в будущих спелых и, тем более, разновозрастных древостоях. Такая неоднозначность связана с тем, что современный верхний ярус еще несколько десятилетий будет определять условия роста и развития нынешнего молодого поколения, из которого до взрослого состояния сохранится лишь небольшая часть особей. Преимущество в процессе возрастной дифференциации имеют хвойные деревья, особенно ель, которая в данных условиях имеет наиболее продолжительный период роста и наибольшие размеры взрослых деревьев. За счет этого из сравнительно малочисленного подростка ели в будущем может сформироваться нормальная популяция естественного эдификатора разновозрастных хвойно-широколиственных лесов.

В противоположной ситуации находятся современные популяции березы и осины, которые неизбежно станут очень малочисленными даже на тех участках, где после рубки эти виды заняли доминирующие позиции. Особенно быстро они уступят место хвойным и широколиственным деревьям на небольших вырубках в окружении хвойных древостоев. Поскольку большинство современных березняков и осинников занимает площадь менее 10 га, то, в отсутствие интенсивных лесозаготовок, во всем массиве через 40-50 лет (к моменту распада материнского поколения) березовые и осиновые леса практически исчезнут. Однако потеря доминирующей роли не означает исчезновения видов из состава массива и подтверждением тому служат очень разреженные популяции березы в крупных разновозрастных выделах (геоботанический профиль).

7.6.2.2. Зарастание сенокосных полей

Еще один блок производных сообществ составляют участки внутри лесных сенокосов. По составу флоры их можно отнести к лесной растительности, хотя древесные виды здесь участвуют лишь как компоненты ценозов. Столь высокое сходство луговых участков с лесными обусловлено способом создания сенокосов, многие из которых возникли после многократного прокашивания крупных окон в разновозрастных лесах. В некоторых случаях для создания полей прибегали к вырубке леса, но при этом не нарушался напочвенный покров. Косвенным свидетельством ненарушенности почв является высокая степень сохранности именно лесной флоры. Обычные (константные) виды послепашотных лугов и лесов здесь либо не встречаются вовсе, либо присутствуют как примесь. Напомним, в кластер 1, основу которого составляют вторичные леса на послепашотных землях, не попал ни один участок лесных сенокосов.

До тех пор пока сенокосы регулярно прокашиваются, говорить о восстановлении древесной растительности не приходится. Инвазия популяций деревьев становится возможной при периодическом забрасывании косимых участков. На нынешний день в массиве заказника можно наблюдать несколько стадий зарастания многочисленных сенокосов, которые есть почти во всех кварталах, но каждый такой участок занимает площадь менее 2 га. Наиболее распространенный вариант зарастания - постепенное сокращение площади открытых пространств по краям от стены леса. В этом случае на луговых участках поселяются все виды деревьев и со временем вдоль опушек появляются осинники, березняки, липняки, пихтачи и ельники. На возвышенных местах не-

большие поляны быстро зарастают березой, которая формирует достаточно плотные инвазионные докусы. По-же сюда проникают другие виды деревьев, но их инвазионные популяции изначально развиваются под пологом березы. Более редко встречающийся вариант - разреженные осинники, которые возникают в наиболее влажных местах. Их появление, вероятно, связано с вегетативной инвазией вида на нерегулярно прокашиваемые оско-сы. Часть деревьев осины (из корневых отпрысков) успевает дорасти до относительно крупных размеров и уже не погибает при очередном прокашивании. Таким путем появляются редины паркового типа с мощным травос-тоем и отдельно растущими деревьями осины. Другие виды деревьев, размножающихся семенным путем, не успевают закрепиться на таких участках из-за медленного роста молодого поколения под пологом крупнотравья.

Во всех случаях восстановления леса на полянах отличается от восстановления вырубок значительно меньшей ролью липы, которая здесь очень редко образует многочисленное молодое поколение. В остальном, процессы восстановления лесной растительности на вырубках и сенокосах качественно не различаются и, по мере старения одновозрастных древостоев, ныне заметные флористические отличия будут стираться.

Заканчивая рассмотрение восстановительных тенденций на вырубках и полянах, важно подчеркнуть хо-рошую сохранность лесной флоры. Из этого следует, что нынешний уровень деградации растительности не дос-тиг критического уровня, за которым следует трудновосполнимая потеря основных представителей флоры. Тем не менее, изменение структуры доминирования древесных видов означает не только изменение ресурсного по-тенциала территории. Существующая практика лесопользования может привести к ослаблению восстановитель-ных возможностей растительности и те же воздействия, ныне безвредные, превратятся в разрушительные. Не-которые аспекты опосредованного влияния сильно нарушенной растительности на разновозрастные хвойно-широколиственные леса заказника рассмотрим в следующем подразделе.

7.6.3. Циклическая эндогенная динамика в разновозрастных лесах.

При анализе разновозрастного массива в 156, 157 кварталах Артинского лесничества (глава 7.5) было вы-явлено, что существующая популяционная и флористическая структура сообществ способна к длительному са-моподдержанию. Локальные флуктуации доминирования в древесном и травяном ярусах не прерывают циклов возобновления эдификаторных видов, хотя и сказываются на продолжительности и интенсивности процессов смены поколений в популяциях деревьев.

Несмотря на достаточно большие размеры разновозрастного массива, он все же существует не обособ-ленно от других территорий и оказывается зависимым от состояния соседних участков со значительно большим уровнем антропогенного преобразования лесной растительности. В данном случае эта зависимость носит сильно опосредованный характер, так как по условиям обеспеченности зачатками разновозрастные сообщества полно-стью самодостаточны. Не имея прямых доказательств, тем не менее, можно предположить, что высокий уро-вень грибных заболеваний в разновозрастных древостоях отчасти связан с огромным количеством мертвой дре-всины, оставляемой на вырубках. Нужно помнить, что массовые рубки расширяют нишу для патогенов, по-скольку распространение агрессивных грибных патогенов зависит не только от ослабленности растений-хозяев, но и от структуры комплексов грибной флоры. Патогенные грибы - возбудители болезней деревьев, хвое-листогрызущие и стволовые насекомые, накопив достаточные ресурсы для экспансии на антропогенно нару-шенных территориях, легко распространяются в сопредельные с ними ненарушенные или малонарушенные ле-са.

Патогенные воздействия на структуру и состав растительных сообществ могут принимать катастрофиче-ский характер, но на изученной территории произошедшие изменения практически повсеместно носят обрати-мый характер. Патогены лишь ускоряют распад взрослого поколения разновозрастных древостоев, но при этом не меняют направленность восстановительных циклов и не изменяют природы внутриценотических цикличес-ких микросукцессий.

В массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов можно наблюдать достаточно сложную мозаику пятен, интерпретируемых как различные стадии циклов состояний растительных сообществ. Естест-

внешний распад доминирующего яруса может происходить под действием самых разнообразных причин абиотической и биотической природы, постоянных или случайных, различного пространственного масштаба

На исследованной территории по данным геоботанического профиля и постоянных пробных площадей, можно вычленил несколько типичных ситуаций, которые выглядят как различные стадии сукцессионных циклов. Дополнительные сведения для реконструкции динамических циклов были получены по методике маршрутных учетов.

Визуально были выделены 5 основных стадий восстановительного цикла в сложных разновозрастных хвойно-широколиственных древостоях:

1. Стадия (фаза) начального распада - наблюдается активное очаговое усыхание и вывал хвойных пород (преимущественно пихты) из основного яруса древостоя; образование "окон" относительно небольшого размера, зарастающих молодыми деревьями лиственных пород (в основном липой, реже березой, ильмом и кленом).
2. Стадия (фаза) распада - заканчивается активное очаговое усыхание хвойных деревьев в основном пологом древостоя и смыкание "окон" усыхания, начинается зарастание образовавшихся прогалов, преимущественно кустарниками и липой; в верхнем пологе доминируют лиственные породы; общая полнота древостоя снижается.
3. Стадия (фаза) начального восстановления - рост очага усыхания прекращается и начинается активное возобновление хвойных пород под пологом лиственных доминантов; в онтогенетических спектрах наблюдается левосторонняя асимметрия; общая полнота верхнего яруса древостоя минимальная, или взрослые генеративные деревья отсутствуют.
4. Стадия (фаза) восстановления - признаков активного патологического усыхания деревьев не отмечается; верхний полог смешанный, преобладают лиственные породы; онтогенетические спектры популяций ели и пихты полночленные.
5. Стадия (фаза) модалного древостоя - усыхание деревьев основного яруса имеет диффузный непатологический характер; доля сухостоя не превышает 5% по запасу древостоя; насаждение имеет вертикальную сомкнутость; в составе верхнего яруса преобладает ель и пихта, во втором ярусе хорошо представлены широколиственные деревья. Присутствие березы в составе сообщества - единичное

В разновозрастном хвойно-широколиственном массиве заказника древостои первых двух стадий занимают около половины всей площади. Третья и четвертая стадии идентифицируются сложнее, что затрудняет количественную оценку их распространенности. Часто можно наблюдать множество промежуточных вариантов этих фаз. В одном очаге усыхания могут присутствовать участки как с массовым усыханием хвойных деревьев и обильным возобновлением липы так и со слабым патологическим усыханием пихты и ели старших поколений и диффузным возобновлением липы.

Более подробно мы рассмотрим основные характеристики восстановительного цикла на примере данных 106 площадок геоботанического профиля.

Первая стадия (рис. 7.21) занимает 21.7% общего протяжения профиля, но непосредственно примыкающих площадок данной стадии можно встретить не более 4, т.е. на пространстве до 80 м в линейном протяжении. Площадки первой стадии, как правило, соседствуют с площадками второй фазы восстановительного цикла (24.5% протяжения профиля), поэтому размеры очагов усыхания (распада) значительно больше и могут достигать 120-140 м в диаметре. Третья стадия - окна полного распада верхнего яруса, которые зарастают подростом липы и видами подлеска (черемухой и рябиной) - занимает 7.5% протяжения профиля. В рельефе эта стадия приурочена, в основном, к вершинам холмов. В большинстве случаев площадки третьей стадии восстановительного цикла вкраплены между площадок четвертой стадии, которая занимает наибольшую площадь (30.2% профиля). Наиболее длинные (около 100 м) последовательности площадок четвертой стадии наблюдаются в привершинных частях склонов и, смыкаясь с участками модалного древостоя (последняя стадия восстановительного цикла) образуют пятна внутриценотической мозаики до 200 м в линейном измерении.

С выделенными стадиями восстановительного цикла положительную значимую сопряженность имеют: относительное превышение площадок профиля (т.е. высота над уровнем моря), доля хвойных пород в составе древостоя, суммарная доля отпада генеративных деревьев ели и пихты (рис. 7.22). Сравнение парных корреляций

относительной высоты площадок профиля с характеристиками древесного яруса показало, что с увеличением высоты площадки значительно уменьшается численность ели и березы на них (коэффициент корреляции $-0.32 - 0.36$), а также абсолютная полнота древесного полога (0.26). Положительная сопряженность с относительной высотой площадок отмечена для численности липы, ильма и пород подлеска. Особенно высока корреляция для особой виргинильного состояния (до 0.34).

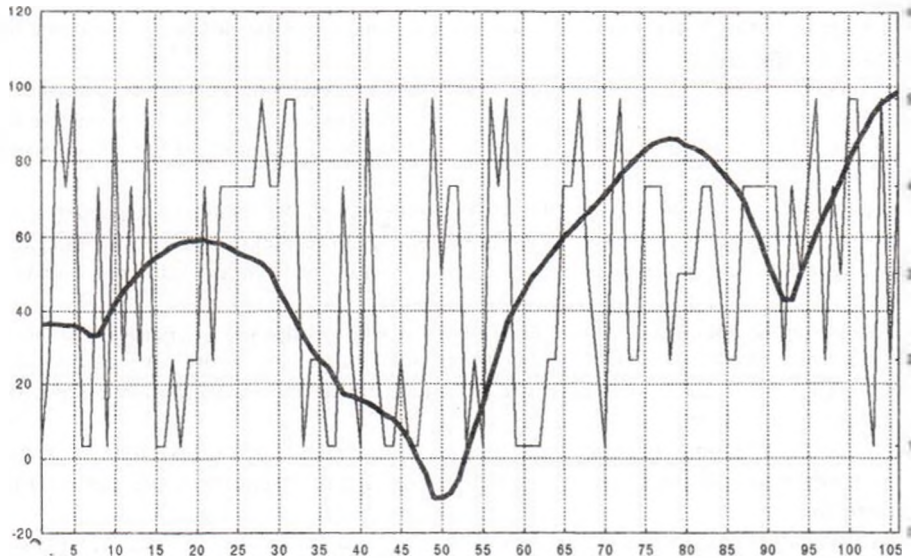


Рис. 7.21. Расположение площадок геоботанического профиля, находящихся на разных стадиях микросукцессионного цикла. Ось X - номера площадок геоботанического профиля, ось Y (левая) - относительная высота положения площадок на профиле (м), ось Y (правая) - номера стадий микросукцессионного цикла: 1 - начального распада; 2 - распада; 3 - начального восстановления; 4 - восстановления; 5 - модального древостоя.

Fig. 7.21. Allocation of plots representing phases of microsuccessional cycle alongside the geobotanic cross-section. X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - phases of microsuccessional cycle: 1 - initial destruction; 2 - destruction; 3 - initial restoration; 4 - restoration; 5 - modal stand.

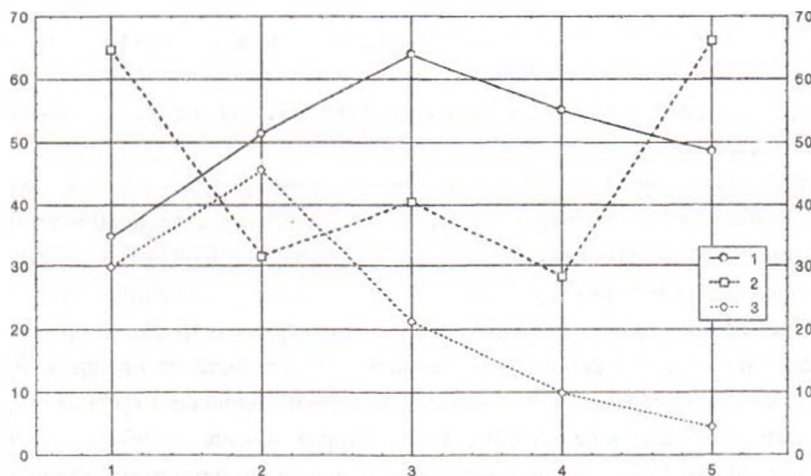


Рис. 7.22. Зависимости между относительной высотой площадок на профиле (1), долей хвойных пород в составе основного полога древостоев (2), долей отпада взрослых хвойных деревьев (3) и микросукцессионными стадиями (ось X): 1 - начального распада; 2 - распада; 3 - начального восстановления; 4 - восстановления; 5 - модального древостоя. Левая ось Y - относительная высота (м); правая ось Y - доля (%).

Fig. 7.22. Correlation between relative elevation of plots (1), portion of coniferous species in overstorey (2), portion of dead trees in overstorey (3) and defined microsuccessional phases X axis: 1 - initial destruction; 2 - destruction; 3 - initial restoration; 4 - restoration; 5 - modal stand. Left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - portion (%).

Можно предположить, что патологический распад верхнего яруса на относительно сухих вершинах холмов приводит к формированию на них древостоев с преобладанием липы. Однако доминирование липы не препятствует хорошему возобновлению популяций ели и пихты. В пересчете на 1 га численность подроста составляет 2.3-2.8 тыс. шт. (табл. 7.15).

Сравнение количественных характеристик древостоев различных стадий восстановительного цикла показано в таблице 7.15. Статистически значимые различия между выделенными стадиями отмечены для относительного превышения учетной площадки, доли хвойных в составе основного яруса древостоя, степени усыхания хвойных пород основного яруса, суммы площадей сечения всех деревьев на площадке, суммарной численности и суммы площадей сечения генеративных деревьев хвойных пород, численности генеративных деревьев ели, пихты, липы и подлеска на учетных площадках профиля, численности виргинильной липы и видов подлеска, а также численности сухостоя генеративной пихты и суммарной численности сухостоя ели и пихты.

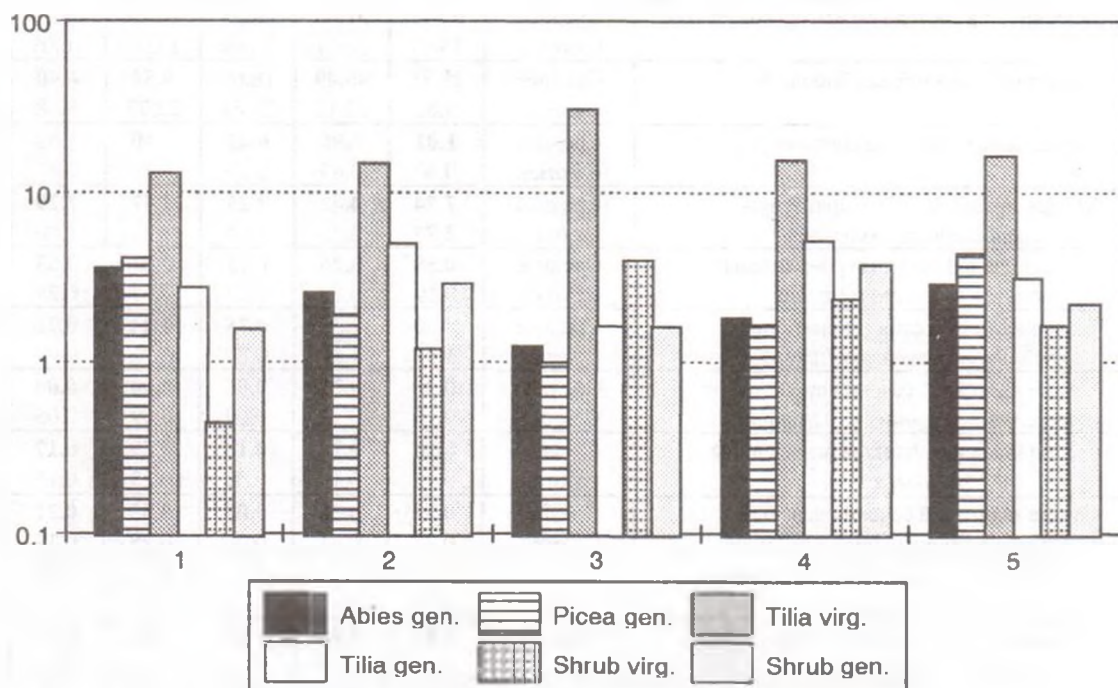


Рис. 7.23. Численность деревьев основных древесных пород на площадках, отнесенных к различным стадиям восстановительного цикла. (На оси ординат - логарифм численности деревьев (экз./площ.), по оси абсцисс - стадии сукцессионного цикла).

Fig. 7.23. Number of key tree species on plots from the microsuccessional phases. Y axis - logarithm of number (stem/plot); X axis - microsuccessional phases: 1-initial destruction; 2 - destruction; 3 - initial restoration; 4 - restoration; 5 - modal stand.

Сопряженность в изменении численности основных лесообразующих пород показана на рисунке 7.23, где видно, что изменение численности виргинильных особей липы и видов подлеска обратно изменению численности генеративных особей хвойных видов. Кроме того, численность генеративных особей липы и видов подлеска тоже как бы замещает пространство на площадках после выпадения хвойных деревьев.

Безусловно, предлагаемая нами интерпретация мозаики разновозрастного хвойно-широколиственного сообщества весьма условна. Выделенные 5 стадий микросукцессионного цикла отражают только основные этапы динамики структуры и состава девственных хвойно-широколиственных лесов. В природе наблюдается многообразие переходных состояний, как по структуре древостоев, так и по продолжительности деградационных и восстановительных процессов. В ряде случаев может отсутствовать фаза полного распада древостоя, так как высокая возобновительная активность популяций основных эдификаторов обеспечивает относительно быстрое за-

растание образующихся прогалин. То есть, возможна редукция фаз за счет более дробной мозаики (рис. 7.21) популяционных локусов в очагах патологического усыхания и тогда смена пород может протекать постепенно, без разрушения сомкнутости древесного яруса. В немалой степени такой сценарий будет зависеть не только от структуры и состояния древесного яруса, но и от биологических и популяционных особенностей патогена.

Таблица 7.15. Средние и стандартные отклонения основных количественных параметров древостоев на разных стадиях микросукцессионного цикла разновозрастного хвойно-широколиственного леса.

Means and standard deviations for the set of quantitative characteristics which indicate microsuccessional phases of unevenaged mixed forest

Признак		Фазы сукцессионного цикла					Все фазы
		1	2	3	4	5	
Относительная высота площадки, м	Среднее	34.76	51.28	63.94	54.90	48.52	49.30
	Ст.откл.	23.41	27.51	32.43	24.06	27.02	26.84
Доля хвойных в составе верхн. ярусов, %	Среднее	64.77	31.48	40.53	28.29	66.19	43.99
	Ст.откл.	15.07	12.61	26.59	13.93	16.05	22.77
Доля отпада хвойных пород, %	Среднее	29.81	45.49	18.60	9.54	4.40	22.61
	Ст.откл.	9.82	22.12	22.44	22.77	5.68	24.00
Абсолютная полнота древостоев, м2	Среднее	1.01	0.96	0.42	0.90	1.05	0.93
	Ст.откл.	0.40	0.49	0.10	0.49	0.41	0.46
Общая численность генеративных деревьев ели и пихты, экз.	Среднее	7.74	4.42	2.25	3.47	7.29	5.15
	Ст.откл.	2.73	2.23	1.04	2.23	3.80	3.22
Сумма площадей сечения генеративных хвойных деревьев, м2/площ.	Среднее	0.58	0.26	0.12	0.23	0.63	0.37
	Ст.откл.	0.19	0.16	0.07	0.17	0.25	0.26
Численность сухостоя генеративных хвойных деревьев, экз./площ.	Среднее	2.70	2.38	0.75	0.44	0.71	1.47
	Ст.откл.	1.52	1.50	0.89	0.76	0.99	1.54
Сумма площадей сечения сухостоя генеративных хвойных, м2/площ.	Среднее	0.26	0.22	0.06	0.04	0.04	0.13
	Ст.откл.	0.15	0.13	0.09	0.09	0.05	0.15
Сумма площадей сечения деревьев липы, м2/площ.	Среднее	0.16	0.28	0.18	0.29	0.17	0.23
	Ст.откл.	0.12	0.19	0.09	0.25	0.15	0.19
Сумма площадей сечения деревьев остальных лиственных пород, м2/площ.	Среднее	0.22	0.38	0.08	0.35	0.21	0.29
	Ст.откл.	0.27	0.41	0.06	0.28	0.19	0.30
Численность виргинильных деревьев пихты, экз./площ.	Среднее	5.48	4.73	4.25	3.94	4.41	4.57
	Ст.откл.	3.95	4.02	3.69	4.58	4.00	4.12
Численность генеративных деревьев пихты, экз./площ.	Среднее	3.61	2.54	1.25	1.81	2.88	2.51
	Ст.откл.	2.46	1.84	0.89	1.65	3.14	2.23
Численность сухостоя генеративных деревьев пихты, экз./площ.	Среднее	2.13	1.81	0.25	0.31	0.47	1.09
	Ст.откл.	1.66	1.70	0.46	0.59	0.80	1.46
Численность виргинильных деревьев ели, экз./площ.	Среднее	3.39	3.92	0.88	1.94	2.76	2.79
	Ст.откл.	3.65	4.72	0.99	2.45	3.27	3.53
Численность генеративных деревьев ели, экз./площ.	Среднее	4.13	1.88	1.00	1.66	4.41	2.64
	Ст.откл.	1.58	1.61	1.07	1.45	1.54	1.96
Численность виргинильных деревьев липы, экз./площ.	Среднее	13.09	14.92	30.63	15.59	16.71	16.20
	Ст.откл.	12.14	12.85	26.20	8.95	11.85	13.40
Численность генеративных деревьев липы, экз./площ.	Среднее	2.74	5.04	1.63	5.25	3.12	4.04
	Ст.откл.	2.51	3.33	1.92	4.30	2.50	3.50
Численность виргинильных деревьев подлеска, экз./площ.	Среднее	0.43	1.19	4.00	2.34	1.65	1.66
	Ст.откл.	0.59	1.52	4.38	2.62	2.18	2.37
Численность генеративных деревьев подлеска, экз./площ.	Среднее	1.57	2.88	1.63	3.78	2.18	2.66
	Ст.откл.	1.59	2.67	2.26	2.21	2.60	2.41

Выделены жирным шрифтом значения средних, для которых различия между стадиями значимы при $p < 0.05$.

Разнообразие состояний разновозрастного сообщества, выявленное на геоботаническом профиле, укладывается в схему циклического обновления популяций древесных эдификаторов. Однако онтогенетический

ритм "распада-возобновления" существенно модифицируется под влиянием патологических агентов эндогенных микросукцессий - дсрворазрушающих грибов.

Учитывая масштабы усыхания хвойных пород в заказнике можно говорить о ведущей роли патогенных грибов в современной микросукцессионной динамике изученного массива. Возросшая роль грибных патогенов пока не привела к потере стабильности массива в целом, но состояние разновозрастных лесов заказника в будущем может оказаться еще более зависимым от масштабов хозяйственной деятельности на окружающих территориях. Такая опасность вполне реальна, поскольку нынешний уровень повреждения лесов заказника в значительной мере обусловлен высоким фоновым заражением соседних с ним массивов сплошных вырубок.

7.7. Заключение.

Изложенные в седьмой главе результаты полевых исследований отражают состояние растительного покрова обширной территории в Артинском районе Свердловской области. Обследованные участки расположены в местах с малонарушенной растительностью разновозрастных хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала (заказник "Сабарский"), на различных типах вырубок в лесах Артинского лесхоза, на землях Артинского совхоза со вторичными лесами на месте брошенных полей и выгонов. Описаны природные условия и история освоения лесов данного региона. Представлены материалы комплексных геоботанических, популяционно-демографических, лесоводственно-таксационных и лесопатологических исследований.

Детальный анализ флористического разнообразия территории с использованием статистических методов подтвердил ведущую роль антропогенных нарушений в преобразовании растительности. Видовое богатство флоры нарушенных территорий значительно повышается за счет луговых и сорно-рудеральных видов, но при этом сохраняется основной набор видов, характерных для ненарушенных лесов. Внутриценотическая мозаика флористического разнообразия разновозрастных лесов сохраняет свою стабильность даже при серьезных преобразованиях структуры лесных сообществ. Микросукцессионные циклы разновозрастного леса не затрагивают стабильности сформировавшегося состава растительных сообществ и детерминируют только спектр восстановительных вариантов и структурных преобразований растительности. Оценки структуры и тенденций развития растительности на сплошных вырубках позволяют надеяться на сохранение восстановительного потенциала местной флоры.

Анализ структурного и демографического разнообразия популяций древесных эдификаторов позволил дать не только характеристику состояния лесов заказника, но и оценить роль сплошнолесосечных рубок и грибных патологий в динамике растительности. По нашим данным, баланс в самоподдержании структуры популяций лесного массива заказника "Сабарский" уже сильно нарушен интенсивными лесозаготовками на соседних территориях, что серьезно повлияло на устойчивость хвойных лесов к возбудителям корневых гнилей. В настоящее время структурная мозаика и состав микросукцессионных циклов лесной растительности определяется преимущественно, распространением и активностью грибных болезней, вызывающих масштабные усыхания хвойных пород. Воздействие патогенов способно привести к временному, хотя и продолжительному, доминированию липы в составе основного яруса лесных сообществ, при сохранении хвойных пород в составе древесных эдификаторов. Доминирование мелколиственных пород наблюдается только в производных древостоях при зарастании вырубок и бывших лесных сенокосов. Выявленные закономерности изменения в составе и структуре лесных сообществ позволили проанализировать тенденции восстановления растительности на нарушенных землях и выявить спектр циклических преобразований структуры разновозрастных хвойно-широколиственных лесов.

Сохранение сложившихся тенденций хозяйственного использования территории способно ускорить процесс деградации лесов заказника "Сабарский", что чревато сокращением площадей коренных хвойно-широколиственных лесов и распространением производных мелколиственных древостоев. Флористическое богатство при этом временно будет увеличиваться, но будет снижаться и хозяйственная ценность лесов. При снижении уровня антропогенных нарушений возможно восстановление коренных хвойно-широколиственных ле-

сов, но только на лесных землях. На бывших сельхозземлях и безлесных пространствах вблизи поселений практически нет шансов естественного восстановления зональных типов лесных сообществ в обозримые сроки.

В результате проведенных исследований получены новые данные, подтверждающие целесообразность ранее выдвинутых предложений по расширению территории заказника и повышению природоохранного статуса данной территории. К сожалению, многократные попытки части авторов данного сборника изменить статус заказника "Сабарский" до заповедного пока не нашли поддержки у лиц, принимающих решения.

Resume

In the chapter 7 are presented results of the field investigations which reflex the vegetation cover status in large area of Artinskij rajon Sverdlovskaja oblast. The studied plots are situated in the areas with limited disturbed unevenage coniferous-broadleaved forests of Midle Urals (Protected Forest "Sabarskij"), in the different types of clear-cuttings and forests replaced former arable lands and pastures. The nature conditions and history of land using is described. The materials of complex investigations in such areas as geobotany, population ecology, plant demography, forestry and forest pathology are presented.

The anthropogenic influence as the main factor of vegetation transformation was confirmed by statistic analysis of floristic diversity. The species diversity of flora of disturbed areas increases due to ruderal and meadow species. Anyway the core species composition of non-disturbed forests still remains. The intercoenotic mosaic of floristic diversity is stable even after significant transformations of forest community structure. The evaluation of structure and development tendencies of vegetation on the clear-cuttings shows good perspectives for conservation of the flora regeneration capability.

The analysis of structural and demographic diversity of tree species populations makes possible to characterize the status of the protected forests, find out the role of clear cuttings and fungi pathologies in the vegetation dynamics. According presented data, the balance in the self-maintenance of the population structure in the Protected Forest "Sabarskij" is already disturbed by intensive clear-cuttings in the neighboring territories. It caused the decrease of the resistance of coniferous forests to the root rot agents and drying of stands as result. It was showed the temporary dominance of lime in the disturbed stands. The regularities were found out for the cyclic transformations of structure in the unevenaged coniferous-broadleaved forests and tendencies of the vegetation restoration in the disturbed lands.

The ongoing type of forest management in the region would cause the degradation of the forests, wide distribution of deciduous forests and reduction of coniferous forest areas. In spite of the fact that floristic diversity will increase, the economical value of forests will decrease. Should the anthropogenic press go down there are good possibilities for virgin forests restoration in the clear-cuttings. The virgin zonal type forest restoration in the areas of former arable lands and pastures considered being more difficult. The practical activity should include the expanding of the protected territory.

Глава 8. Заповедник "Басеги"

8.1. Географическое положение заповедника Басеги, природные условия и естественная растительность.

Государственный заповедник "Басеги" был организован в 1982 году с целью сохранения крупного массива коренных среднеуральских елово-пихтовых лесов, расположенных в предгорьях хребта Басеги. На момент организации площадь заповедника составляла 19,3 тысячи гектаров; в его территорию вошли три горных вершины, образующие хребет Басеги, и прилегающий к ним лесной массив, практически не затронутый вырубками (по крайней мере, сплошными и высокоинтенсивными выборочными). В 1994 году территория заповедника была расширена за счет его бывшей охранной зоны, состоявшей частично из невырубленных коренных лесов, частично - из относительно молодых вырубок (см. рис. 8.1). В настоящее время площадь заповедника составляет 37935 гектаров (без охранной зоны).

Государственный заповедник Басеги расположен на территории Гремячинского и Горнозаводского районов Пермской области. В территорию заповедника входит горный хребет Басеги и прилегающие к нему участки предгорий. Заповедник находится на водоразделе рек Усьвы и Вильвы - притоков реки Чусовой. Территория расположена в пределах западного макросклона Главного Уральского хребта. Географические координаты заповедника - 58°50' северной широты и 58°30' восточной долготы.

Леса заповедника "Басеги" представляют собой последний крупный невырубленный тасжный массив на западном макросклоне Среднего Урала, являясь эталонным объектом для изучения структуры и естественной динамики Среднеуральской тайги, образцом естественных (или почти естественных) тасжных экосистем. Общая площадь коренных темнохвойных лесов, расположенных на территории заповедника Басеги, составляет около 14 тысяч гектаров. Расположенные на территории заповедника вырубки (включая мелколиственные молодняки и средневозрастные насаждения) также являются ценным для понимания современной динамики тасжной растительности модельным объектом. Практически все они представляют собой первое поколение вторичной лесной растительности на месте вырубленных малонарушенных лесов, что позволяет выявить характер деградации исходной подпологовой растительности, не замаскированный влиянием предшествующих многократных рубок.

Хребет Басеги, расположенный в осевой части заповедника и вытянутый в меридиональном направлении, представляет собой некогда единый горный массив, в результате интенсивного разрушения превратившийся в цепь останцовых горных вершин (Борисевич, 1968). В настоящее время он представлен горами Северный Басег, Средний Басег (997 м - наивысшая точка заповедника) и Южный Басег. С севера и юга горный массив ограничен долинами рек Усьвы и Вильвы, с запада и востока - долинами их многочисленных притоков. Минимальная высота на территории заповедника - около 300 м.

Для верхней части гор, входящих в хребет Басеги, характерно наличие древних и современных подгольцовых террас. Самая большая из них расположена на горе Средний Басег на высоте около 930 м и имеет площадь около 200 га. Она практически целиком занята сообществами горных тундр. Меньшего размера террасы расположены в подгольцовом поясе гор Северный и Южный Басег и в южной части гребня Среднего Басега. Над этими террасами возвышаются гольцы, сложенные в основном кварцитом, и отдельные кварцитовые же скалы. У основания гольцов располагаются большие крупнообломочные каменные осыпи.

Верхняя часть склонов гор представлена участками со слабо развитым покровом осадочных отложений. Здесь обычны курумы (каменные реки) как функционирующие в настоящее время, так и застывшие, частично заросшие лесом, скальные обрывы и каменные осыпи.

Нижние части склонов характеризуются относительно мощной толщей осадочных пород. Выходы крупнообломочного материала на поверхность здесь фрагментарны и редко занимают более 10% площади конкретного участка. Эта часть территории заповедника характеризуется небольшими уклонами поверхности и наличием густой сети водотоков (часто постоянные водотоки располагаются на расстоянии не более 50 - 100 м друг от друга).



Рис. 8.1. Фотография территории заповедника "Басеги" (ограничена белой полосой). 1, 2 и 3 - горы Северный, Средний и Южный Басеги, 4 - массив малонарушенных темнохвойных лесов, 5 - участки полосно-постепенных рубок, 6 - участки с преобладанием вырубок 10-30-летнего возраста, 7 - участки с преобладанием вырубок 3-10-летнего возраста, 8 - невырубленные водоохранные полосы вдоль рек. Съемка 1995 г. Photo of Basesgi reserve (white strip). 1, 2 and 3 - mountains Severny, Sredny and Juzhny Basesgs, 4 - undisturbed coniferous forests, 5 - "strip" clearings, 6 - 10-30 years age clearings, 7 - 3-10 years age clearings, 8 - water-protecting belts along rivers.

Реки Усьва, Вильва и некоторые их притоки имеют глубоко врезуемые долины, на некоторых участках которых встречаются скальные обнажения. В отличие от скальных обнажений верхнего пояса, они сложены глинистыми сланцами.

В целом, эта территория, как и весь западный макросклон Среднего Урала, сложенный преимущественно метаморфизированными сланцевыми породами, характеризуется сглаженным рельефом и плавным переходом к предгорьям (Зубарева, 1967).

Территория заповедника "Басеги" характеризуется обильными осадками и большой толщиной (до 2 метров) снежного покрова зимой. Большое количество осадков и частые туманы накладывают очень существенный отпечаток на флору и фауну заповедника; так, здесь полностью отсутствуют кабаны и лишь изредка заходят лоси, не способные передвигаться здесь в зимнее время из-за глубокого снега. Особенностью климата этой местности являются холодная зима и прохладное лето с резкими суточными колебаниями температур. Температурный режим нижних и верхних частей склонов существенно различается: так, в августе 1994 г. в нижней части склона горы Средний Басег (450 м над уровнем моря) минимальная температура составляла -2 градуса, а на плато в верхней части горы Средний Басег (950 м) - -10 градусов (данные метеорологических наблюдений заповедника "Басеги").

Расположение хребта Басеги перпендикулярно господствующему направлению переноса воздушных масс обуславливает наличие здесь сильных ветров, что способствует, наряду с высокой степенью поражения деревьев грибными инфекциями, высокой ветровальности древостоев.

На территории заповедника Басеги можно выделить несколько основных типов растительности.

Елово-пихтовые леса предгорий хребта Басеги. Это исходный тип растительности для большей части территории заповедника. Ненарушенный массив этих лесов образует как бы "фон", занимающий немногим менее половины площади заповедника, в который вкраплены участки производных лесов и вырубок, лугов, растительных сообществ горных вершин. В пределах широкого интервала физико-географических условий состав и структура елово-пихтовых лесов достаточно однородны (см. ниже). Это отмечалось и ранее (Игошина, 1944). Если рассмотреть предлагаемые для среднего Урала лесотипологические системы разных авторов (Горчаковский, 1959, Дыренков и др. 1977, Зубарева, 1967 и др.), то оказывается, что все леса этого массива (за исключением небольших эдафически обусловленных вкраплений) можно отнести к одному (чаще всего) или немногим близким, не имеющим четких качественных отличий, типам леса.

В том же высотном поясе расположены и все массивы старых и современных вырубок в пределах заповедника "Басеги". Вторичные мелколиственные леса отличаются от малонарушенного фона не только по составу и структуре древесного полога, но и по структуре нижних ярусов леса. Вторичные леса характеризуются значительно более высокой, по сравнению с коренными, пространственной неоднородностью, и большим разнообразием потенциально выделяемых типов леса.

Лесная растительность именно этого высотного пояса являлась основным объектом наших исследований, так как именно здесь в прошлом была сосредоточена основная хозяйственная (в том числе и лесохозяйственная) деятельность. Более подробная характеристика лесной растительности этого высотного пояса приводится далее, в соответствующих разделах.

Небольшую часть территории заповедника занимают низкогорные луга, расположенные в лесном поясе. Эти луга сохраняются за счет периодического сенокосения; заброшенные сенокосы постепенно зарастают сначала черемухой, а затем ивой и древесными видами. В качестве особенности этих лугов следует отметить их сильное сходство по флористическому составу с прилегающими лесами и относительно малое разнообразие типично луговых видов растений. Эта их особенность отмечалась и ранее (Баладин, 1988, Овсенов, 1952).

Верхняя граница лесов предгорного пояса проходит на высоте около 600 - 680 метров (см. рис. 8.2); она весьма расплывчата и на местности далеко не всегда выделяема.

Леса верхних частей горных склонов (этот высотный пояс иногда именуется поясом "парковых" лесов за редкостность и малую сомкнутость подлеска и крупнотравья) несколько выделяется из общего фона лесной растительности. Большинство авторов они относятся к типу леса ельник нагорный. Деревья здесь сбежистые, часто с обломанной верхушкой. Высота древостоя в среднем 4-8, редко до 16 метров. Сомкнутость древостоя здесь существенно ниже, чем в лесах предгорий. Значительно возрастает доля березы в составе верхнего яруса; несколько возрастает также доля кедра.

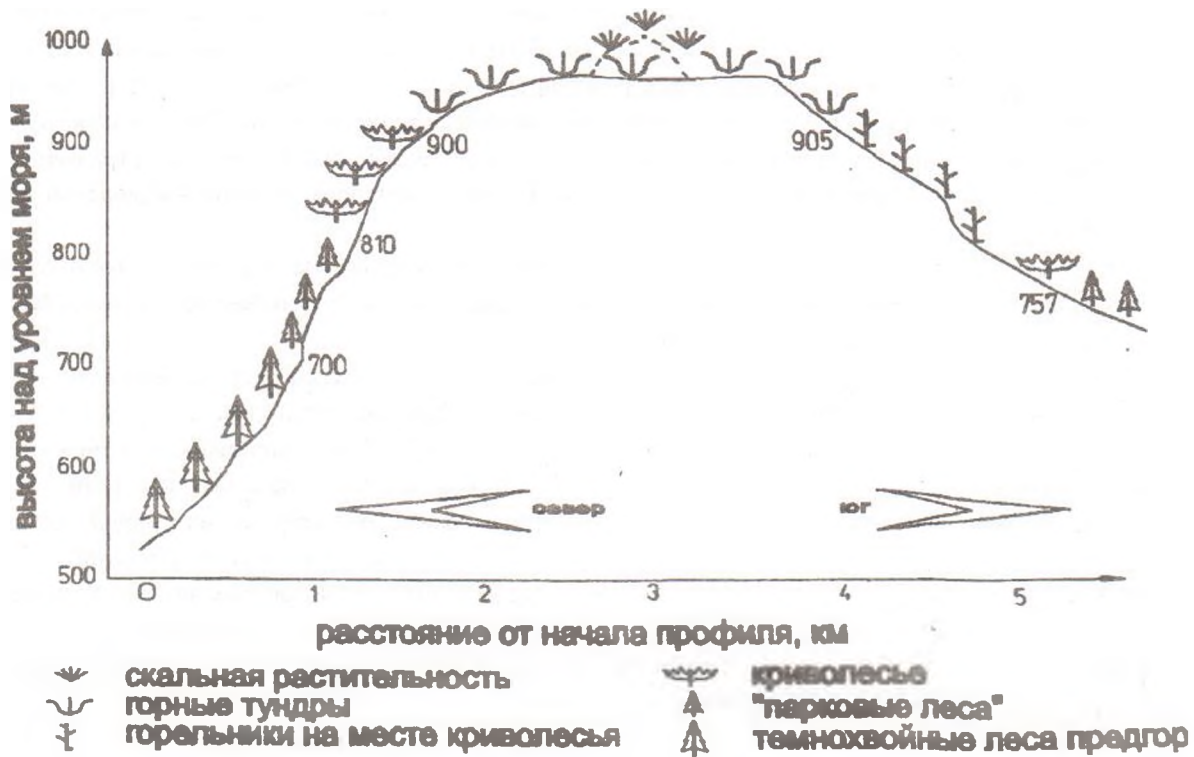


Рис. 8.2. Схема профиля, проходящего через подольцовое плато горы Средний Басег в направлении с севера на юг. The South-North profile through the mountain Sredny Baseg.

В травяно-кустарничковом покрове этих лесов значительно уменьшается доля крупнотравья. Здесь постепенно, с увеличением высоты, возрастает доля кустарничков (черники, а местами - брусники), мелких папоротников (*Phlegopteris connectilis* (Michx.)Watt и *Gymnocarpium dryopteris* (L.)Newm.) и щучки извилистой (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.)Schar.). Здесь начинают заметно сказываться роль эдафического и температурного факторов в распределении растительных группировок: на местах выхода погребенных курумов или при близком залегании скального основания, а также на верхних частях гребней, подверженных влиянию сильных ветров, доля мелкотравья существенно возрастает.

Леса этого высотного пояса занимают довольно ограниченную площадь на территории заповедника (менее 2000 гектаров). Из-за малой доступности и малых запасов деловой древесины в этих лесах и в прошлом не велось лесное хозяйство. Специальные исследования, касающиеся структуры и динамики лесов этого высотного пояса, нами не проводились.

Пояс "парковых" лесов с высотой довольно плавно переходит в криволесье на высоте около 810 метров. Деревья в поясе криволесья представлены извилистыми и карликовыми формами, пихта и можжевельник стелются по высоте не более метра. Травяно-кустарничковый ярус в основном представлен кустарничками, щучкой извилистой, мелкими папоротниками, горцом альпийским (*Polygonum alpinum* All.); велика площадь покрытия камней, осыпей и курумов. Отдельные участки криволесья в прошлом выгорели, но общая площадь горельников в заповеднике невелика.

На высоте 870-900 м криволесье переходит в горные тундры, в которых фоновыми видами являются шикша (*Empetrum nigrum* L.), щучка извилистая, черника, брусника, морошка. Верхняя граница лесного пояса (включая криволесье) весьма расплывчата и определяется, кроме высоты, еще целым рядом факторов - эдафическим (скальные безлесные вершины гребня Басежата значительно ниже, чем верхняя граница леса на Среднем Басеге), историческим (например, на вершине Среднего и Южного Басегов значительная часть верхней границы криволесья совпадает с границами гарей 70-х - 80-х годов) и другими (Шиятов, 1984).

В заповеднике также представлены скальная и гольцовая растительность - вершины Среднего, Северного и Южного Басегов, останцы и скалы на верхнем плато и на склонах, скальные гребни Басежата, крутые склоны речных долин и др. Кроме того, на восточном склоне скального гребня Басежата имеется висячее верховое болото, в нижней части которого обнажается вертикальный уступ торфа толщиной 1,7 м.

Весьма небольшую долю территории заповедника занимают пойменные растительные сообщества в долинах реки Усьвы и малых рек, протекающих по территории заповедника.

8.2. История хозяйственного освоения и использования лесов заповедника Басеги и его окрестностей.

Данные о первоначальном заселении западного макросклона Среднего Урала и прилегающих к нему территорий людьми весьма отрывочны и неполны. Наиболее древние из известных стоянок (около 75 тысяч лет назад) относятся к Предуралью - месту впадения реки Чусовой в Каму. Значительно более многочисленны стоянки, датируемые 2 - 25 тысячами лет до нашей эры; к концу этого периода уже практически вся территория Среднего Урала была заселена человеком. К началу 1-го тысячелетия до н.э. здесь уже производилась выплавка металлов, в том числе железа. К этому же времени относится развитие здесь скотоводства и земледелия, а также активной торговли с прилегающими с юга и запада территориями. Однако, несмотря на довольно высокую плотность населения этой территории, распределена она была достаточно неравномерно. Большинство известных поселений располагались вдоль крупных рек (Камы и ее притоков) или в нижнем течении более мелких рек (Пермская область ..., 1959). Горная часть Среднего Урала (а именно здесь располагается заповедник "Басеги"), по-видимому, еще долгое время оставалась незаселенной. Сохранившиеся материалы не позволяют однозначно определить время первоначального заселения человеком окрестностей хребта Басеги, но можно с уверенностью говорить о немногочисленности располагавшихся здесь поселений и о небольшой площади вырубленных и расчищенных участков леса. Неблагоприятные климатические условия горной части севера Среднего Урала, отсутствие в окрестностях хребта Басеги запасов металлических руд и удаленность от основных центров заселения Урала и Предуралья очень долгое время оставались факторами, сдерживающими хозяйственное освоение данной территории.

Окончательное подчинение этой территории России произошло только в середине - конце XVI века. С этого времени правительство России проводило политику передачи значительных площадей земель в частные владения с тем, чтобы новые хозяева земли прилагали максимум усилий к укреплению восточных границ России и использованию природных ресурсов этого региона. Начало промышленного освоения лесов Верхнекамья относится именно к этому времени и связано с развитием солеварного промысла на территории бассейна верхней Камы и ее притоков Лысьвы и Чусовой. Так, в 1558 г. Иван IV "пожаловал" Григорию Строганову "...земель по Каме от Лысьвы до Чусовой на 146 верст..." с правом "... где в том месте росол найдет, ему варницы ставить и соль варить" (Вологодин, 1911). Согласно данным З.А.Вологодина, в 1711 г. выварка соли

в Пермской губернии составила 2268829 пудов, что при расходе 1 куб. сажени (9,71 м³) на 20 пудов соли (Петров, 1952) ежегодно требовало около 1,1 млн. м³ леса (что составляет, при среднем запасе 400 м³ дров на гектаре леса, вырубке немногим менее 3 тысяч гектаров леса в год). Дальнейшее усиление эксплуатации лесов было связано с развитием горнозаводской промышленности Урала. За первые 70 лет XVIII столетия на Урале было построено 144 завода; к концу XVIII в. общая потребность в древесине исчислялась в 10,6 млн. м³ (Петров, 1952), что примерно соответствует вырубке 26,5 тысяч гектаров леса. В целом для Урала это относительно небольшая цифра - около 0,08% даже от современной площади лесов Уральского региона (Лесной фонд России, 1995). Однако, благодаря неравномерному распределению лесозаготовок по территории, уже тогда рубки способствовали формированию крупных массивов вторичных лесов вблизи центров хозяйственного освоения Урала. В дальнейшем сложившееся в это время распространение вторичных лесов по территории Среднего Урала оказывало, видимо, значительное воздействие на распределение лесозаготовок.

В целом, для развития лесного хозяйства севера Пермской области можно выделить следующие хронологические этапы (Шергольд и др., 1968):

1. До 1840 г. Действие "Инструкции об управлении лесной частью на горных заводах хребта Уральского по правилам лесной науки и доброго хозяйства". Рубки приисковые, слабые подневольные-выборочные и в местах углежжения - сплошные с определенным пространственным порядком. При приисковых рубках (широко применявшихся с 30-х годов XIX века) объем выборки достигал 50 крупномерных деревьев с гектара (Глушков и др., 1948). Сплошные рубки имели следствием частичную или полную смену пород, которую наблюдал и описал А. Е. Теплоухов. К этому времени относятся первые (неудачные) лесокультуры посевом. По всей видимости, ближайшие окрестности заповедника "Басеги" в это время практически не затрагивались лесохозяйственной деятельностью. Однако, по всей видимости, некоторый объем древесины вырубался населением располагавшихся по рекам Усьва и Вильва мелких поселений, большей частью не сохранившихся до нашего времени.

2. Первое в России устройство лесов, проведенное А. Е. Теплоуховым в имениях графов Строгановых с 1841 по 1854 гг., попытка наладить лесное хозяйство на действительно научной основе. С 1850 года - выделение лучших лесов (89 участков с площадью 29.109 десятин на территории Ильинского округа) для ведения "правильной рубки" (прореживаний и выборочных рубок); запрещение рубки водоохранных лесов в местах формирования "ручьевого" (речного) стока. На большей части территории - прежние способы рубок.

3. 1854-1890 гг. Значительное увеличение, особенно на юге области, доли сплошных рубок лесосеками шириной 20-50 сажней (40-105 м); куренные сплошнелесосечные рубки, нередко принимающие характер концентрированных. Общее правило при сплошных рубках - оставление на корню подроста и тонкомера ели и пихты до 3 вершков на высоте груди (13,2 см), возраст рубки - 120 лет. В подневольном-выборочном хозяйстве - преобладание 60-летнего оборота при отпуске очень крупного леса. Территория современного заповедника "Басеги" относится именно к зоне подневольного-выборочного хозяйства. К этому времени значительных площадей достигают вторичные мелколиственные леса или леса, пройденные интенсивными подневольными-выборочными рубками. Эти леса дают наиболее подходящие для углежжения (по размеру и качеству) сортименты, и постепенно доля рубок, приходящаяся на уже вовлеченные в лесное хозяйство леса, начинает возрастать.

4. 1890-1920 гг. - развитие узколесосечных (кулисных) рубок и куренных (без ограничения размеров лесосеки), резкое падение отпускного диаметра при подневольных-выборочных рубках. При кулисных рубках ширина участков рубки составляла 160 м, длина - до 4 км. Ширина кулис (оставляемых невырубленных участков) составляла до 1 км. Срок примыкания для смежной лесосеки определялся в 5-10 лет (Глушков и др., 1948). Лесоустройством 1902-1906 гг. кулисные рубки вводятся в систему; ширина кулис уменьшается до 80-100 м, ширина лесосек - до 50 м. С начала нашего столетия - применение сплошных рубок в елово-пихтовых древостоях с шириной лесосеки до 200 м, сроком примыкания 5-6 лет и оставлением на корню тонкомера с диаметром ствола до 12-20 см (там же).

Это время характеризуется довольно жестким контролем за качеством ведения лесозаготовок. Бригады углежогов заключают достаточно строгие по своему содержанию договора с владельцами лесов, где оговарива-

ются все параметры ведения работ. В первую очередь это относится к казенным лесам. Широкое применение печного углежжения и достаточно высокие требования к качеству угля обуславливают значительное (местами - преимущественное) использование вторичных лесов и локализацию заготовок в наиболее освоенных районах и вблизи от горных заводов (см. рис. 8. 3). Однако, в частновладельческих лесных дачах часть угля выжигается "дикими кабанщиками" (углежогами, выжигающими уголь кабаным способом - в крупных, обложенных землей кучах дров), вырубаями лес и пережигаящими его в наиболее удаленных частях лесных массивов, без заключения каких-либо договоров и соблюдения правил (Боков, 1899). На территории заповедника "Басеги" нами найден один участок такой рубки, относящийся к концу прошлого века и имеющий площадь около 200 га.



Рис. 8.3. Схема расположения горных заводов и железных дорог в окрестностях заповедника "Басеги" в конце прошлого века (по Бокову, 1899). The iron factories and railroads in vicinities of "Baseskiy" reserve at the end of the last century (Bokov, 1899).

5. 1920-1952 гг. - подневольно-выборочные, условно-сплошные и концентрированные рубки до массового внедрения комплексной механизации лесозаготовок. При этих рубках, ввиду применения конной трелевки, сохранялась большая часть имевшегося в древостоях подроста. Сведения о характере проводившихся на рассматриваемой территории лесозаготовительных работ в этот период достаточно отрывочны и неполны из-за значительной доли заготовки леса, осуществлявшейся силами заключенных. Можно предположить, что территория применения подневольно-выборочных и приисковых рубок в этот период была значительно расширена. По всей видимости, значительные участки лесов в пределах современной территории заповедника "Басеги" в этот период могли быть пройдены этими формами рубок.

До 1927 г. в бассейне Чусовой все еще официально применялись приисковые рубки (Глушков и др., 1948). Несмотря на то, что официальные сведения о продолжении этого вида рубок в более поздний период отсутствуют, нами найдены следы их проведения непосредственно перед организацией заповедника.

Условно-сплошные рубки введены лесоустройством 1926 - 1929 г.г. (Глушков и др., 1948). При условно-сплошных рубках ширина лесосек определялась в 200-500 м, длина - в 2 км, срок примыкания - 2-5 лет. При проведении условно-сплошных рубок на корню оставался не только тонкомер ели и пихты с диаметром ствола до 12-20 см, но и береза, фаутовые и поврежденные деревья хвойных пород (Баранов, 1957). Общая доля оставляемого запаса, таким образом, вполне могла достигать 25-30%. Кроме того, на лесосеках оставлялись ветроустойчивые семенники (20-40 шт/га) и (это рекомендовалось) отдельные группы ели и пихты размером 20х20 м, в количестве 4-10 шт/га (Глушков и др., 1948).

В этот период основные лесозаготовки уже вплотную подошли к границам крупного лесного массива относительно малонарушенных лесов, располагавшегося в окрестностях хребта Басеги. Однако, внутренняя часть массива (современная территория заповедника) оставалась достаточно мало затронутой лесозаготовками. На территории заповедника "Басеги" нами найдено довольно небольшое количество участков, пройденных сплошными рубками, приведшими к частичной или полной смене пород. Кроме того, в юго-западной части заповедника местами в составе древостоя отсутствуют крупномерные деревья ели, что позволяет предположить проведение здесь интенсивных подневольно-выборочных рубок.

6. 1952-1983 гг. - концентрированные и условно-сплошные механизированные рубки. В этот период граница массовых лесозаготовок начинает сплошным фронтом смещаться от наиболее освоенных периферийных частей лесного массива к его центру. Массовые лесозаготовки на современной территории заповедника "Басеги" и в его ближайших окрестностях начинаются примерно в 1963-1967 годах. Применяются главным образом концентрированные рубки (см. ниже), в той или иной степени имеющие характер условно-сплошных (то есть с оставлением на корню малоценных с хозяйственной точки зрения деревьев и тонкомера хвойных пород). На рубках раннего периода (примерно до конца 60-х годов) преобладает нерегулярное расположение волоков и пазок; отдельные куртины тонкомерных деревьев или участки, расположенные в неудобных для вывозки местах, остаются целиком. С 1964 г. в Пермской области на рубках главного пользования начинается повсеместное применение технологии "узких лент" с "сохранением хвойного молодняка" (Жебрыков, Никонов, 1982). Применение этой технологии (с регулярным расположением волоков) на самом деле привело к значительно меньшей средней сохранности подроста и тонкомера, а также травяно-кустарничкового покрова. На вырубках оставляются семенные участки, имеющие площадь от 3-5 (в большинстве случаев) до 30 (исключительно редко) гектаров. Впоследствии (начало 80-х годов) небольшая часть оставленных семенников была вырублена (на самой территории заповедника вырубленных впоследствии семенников нами не обнаружено). Следует отметить, что на самом деле применение старой технологии (с нерегулярным или беспорядочным расположением волоков) продолжалось на отдельных участках территории вплоть до конца 80-х годов.

С 70-х годов на данной территории начинается применение тяжелой лесозаготовительной техники (машин ЛП-19 и ЛП-18). При применении этих машин значительно увеличивается площадь волоков по сравнению

с предыдущими (достигая 30-38% от площади лесосеки - Жебрыков, Никонов, 1982). Повржденность тонкомера и подроста увеличивается, вызывая в 7-8 раз больший их отпад по сравнению с традиционными способами разработки лесосек (там же).

Рубки этого периода приводили, как правило, к полной, реже - к частичной, смене хвойных пород на лиственные. Важной отличительной чертой вырубок этого периода (по сравнению с рубками предыдущего) является достаточно большое участие осины в формирующемся на рубках мелколиственном пологом. Это связано с изначальным отсутствием осины в составе коренных елово-пихтовых лесов этого района (Дыренок и др., 1970) и ее продвижением к его центру по мере продвижения границы сплошных концентрированных вырубок.

К началу этого периода относятся работы по созданию лесных культур в окрестностях заповедника "Басеги". Практиковался как аэросев ели и сосны, так и посев ели в минерализованные на глубину 7-20 см полосы и площадки (Суворов, 1968, Голутвин, 1960). Доля участков, где проводилась полосная подготовка почвы под создание лесных культур, в окрестностях хребта Басеги не превышала 5-10% (по результатам анализа лесокультурной съемки 1967 г.).

Основная доля культур создавалась при помощи аэросева (Чернов, 1995). Из-за достаточно низкого качества проведения работ приживаемость культур, созданных как аэросевом (Голутвин, 1960), так и наземным посевом или посадкой (Ворончихин, 1982), оказывалась очень низкой. Так, на всех рубках, вошедших в территорию заповедника "Басеги", нами было обнаружено не более 30 деревьев ели, которые можно было бы отнести к культурам, сохранившимся на минерализованных полосах. Количество елового подроста, который можно было бы отнести к появившемуся в результате аэросева, также невелико. Культуры сосны, создававшиеся при помощи аэросева (без предварительной подготовки почвы), погибли практически полностью. Таким образом, лесокультурная деятельность этого периода не оказала существенного воздействия на процессы лесовосстановления на рубках.

7. 1983 - 1994 г.г. На территории Среднего Урала начинается применение полосно-постепенных рубок (Помазнюк В.А. и др., 1986, 1990). При полосно-постепенной рубке участок леса (площадью до 2 км²) вырубался в два приема, перемежающимися полосами шириной от 20 до 50 м; перпендикулярный им технологический участок (достигающий по ширине 50 - 70 м) вырубался полностью в первый прием. Второй прием рубки проводился через 10 - 20 лет после первого. Значительное распространение эти рубки получили в бывшей охранной зоне заповедника, вошедшей в настоящее время в его территорию. Благодаря расширению заповедника, второй прием этих рубок проведен не был.

Несмотря на преобладание в составе лесного фонда молодняков, преимущественно лиственных или смешанных по составу, в окрестностях заповедника "Басеги" практически не проводилось рубок ухода. Нами был найден лишь один участок (площадью в 3 га), пройденный осветлением в начале 90-х годов; однако, интенсивность рубки ухода была настолько низкой, что не могла оказать существенного влияния на формирование нового древостоя.

8. С 1994 г. до настоящего времени. В 1994 г. произошло расширение территории заповедника "Басеги", в результате чего практически последние участки невырубленных лесов в его окрестностях, а также леса, пройденные первым приемом полосно-постепенных рубок, оказались на его территории. В результате лесохозяйственная деятельность в окрестностях хребта Басеги практически прекратилась.

Подводя итог всей истории развития лесопользования на современной территории заповедника "Басеги" и в его окрестностях, следует отметить одну важнейшую его особенность. Несмотря на все изменения применявшихся технологий и интенсивности лесозаготовок, здесь лишь в очень небольшом объеме применялись рубки, приводившие к полному оголению вырубленных площадей и абсолютному уничтожению условий, пригодных для сохранения флоры коренных лесов. Благодаря этому, даже крупные массивы сплошных вырубок 50-х - 70-х годов флористически достаточно близки к малонарушенным темнохвойным лесам территории заповедника.

8.3. Методика и объем работ

Экспедиция Пушкинского государственного университета проводила исследования структуры и динамики лесной растительности заповедника "Басеги" с 1994 по 1996 г.г. При изучении лесной растительности заповедника "Басеги" нами преследовались следующие основные цели:

- определение степени антропогенной нарушенности лесов центральной части заповедника и анализ происходящих на этой территории изменений лесной растительности;
- изучение современного состояния массивов сплошных вырубок, анализ биологического разнообразия растительности этих территорий, выявление механизмов формирования биологического разнообразия вырубок и выработка прогнозов их дальнейшего развития.

В качестве исходного материала для последующей камеральной обработки использовались описания растительности, сделанные на временных пробных площадях 20x20 м. В общей сложности нами сделаны описания 354 таких пробных площадей; из них около 40% приходится на малонарушенные леса и криволесья, около 10% - на горные тундры и луговую растительность, 45% - на вырубки разного возраста и сформировавшиеся на их месте мелколиственные леса и 5% - на различные элементы полосно-постепенных рубок (см. рис. 8. 4).

Для предварительного выбора мест расположения пробных площадей и наиболее репрезентативных модельных участков, а также для коррекции определенного нами возраста рубки, нами использовалась лесоустойчивая агрофотосъемка 1967 и 1981 г.г., а также материалы лесоустройства на территорию заповедника.

В пределах массива малонарушенных лесов нами были заложены два профиля пробных площадей. Один из них проходил в направлении с запада на восток через северный склон горы Средний Басег (общая длина около 11 км), другой - пересекая первый, в направлении с севера на юг, от низкорослых лугов до горных тундр на вершине Среднего Басега (общая длина около 4 км). Значительное количество пробных площадей располагалось вразброс по большей части массива малонарушенных лесов.

Пробные площади в пределах массива малонарушенных лесов, оставленных среди вырубленных массивов крупных (более 30 га) недорубов и невырубленных водоохраных полос вдоль рек закладывались с целью общей характеристики лесной растительности заповедника, определения распространения признаков ведения лесного хозяйства в прошлом и выявления того интервала физико-географических условий среды, в пределах которого флористическая и структурная изменчивость коренных лесов достаточно мала. Эти данные были использованы впоследствии при подборе модельных участков вырубок для построения временных рядов; таким образом, нами сравнивались участки вырубок разного возраста, не только сходные по применявшейся технологии и интенсивности лесозаготовок, но и по лесорастительным условиям и исходному типу леса.

Пробные площади в пределах массивов вырубок располагались таким образом, чтобы обеспечить подборку временных рядов изменения растительности вырубок для наиболее распространенного типа лесорастительных условий предгорий хребта Басеги и наиболее распространенной в прошлом технологии ведения лесосечных работ. Кроме того, значительное количество пробных площадей располагалось на участках вырубок в пределах другого типа леса, разработанных по другим технологиям, а также на различных технологических участках современных вырубок.

Для анализа изменений в флористическом разнообразии растительности сплошных вырубок с нерегулярным расположением волоков и пасек разного возраста по сравнению с малонарушенными лесами были использованы 210 пробных площадей, относящихся к 6 возрастным группам (считая контроль - малонарушенный лес) от 5-8 до 100-110 лет. Все использованные пробные площади расположены в интервале высот от 350 до 500 метров над уровнем моря, имеют уклон не более 1,5°, тип условий местопроизрастания С3, соответствуют исходному типу леса ельнич-папоротниковый (фоновому для исходной растительности территории заповедника - Игошина, 1944), не имеют выходов коренных пород и водоносных горизонтов на поверхность, не имеют следов пожаров и огневой очистки лесосек. Пробные площади, не удовлетворяющие вышеперечисленным условиям,

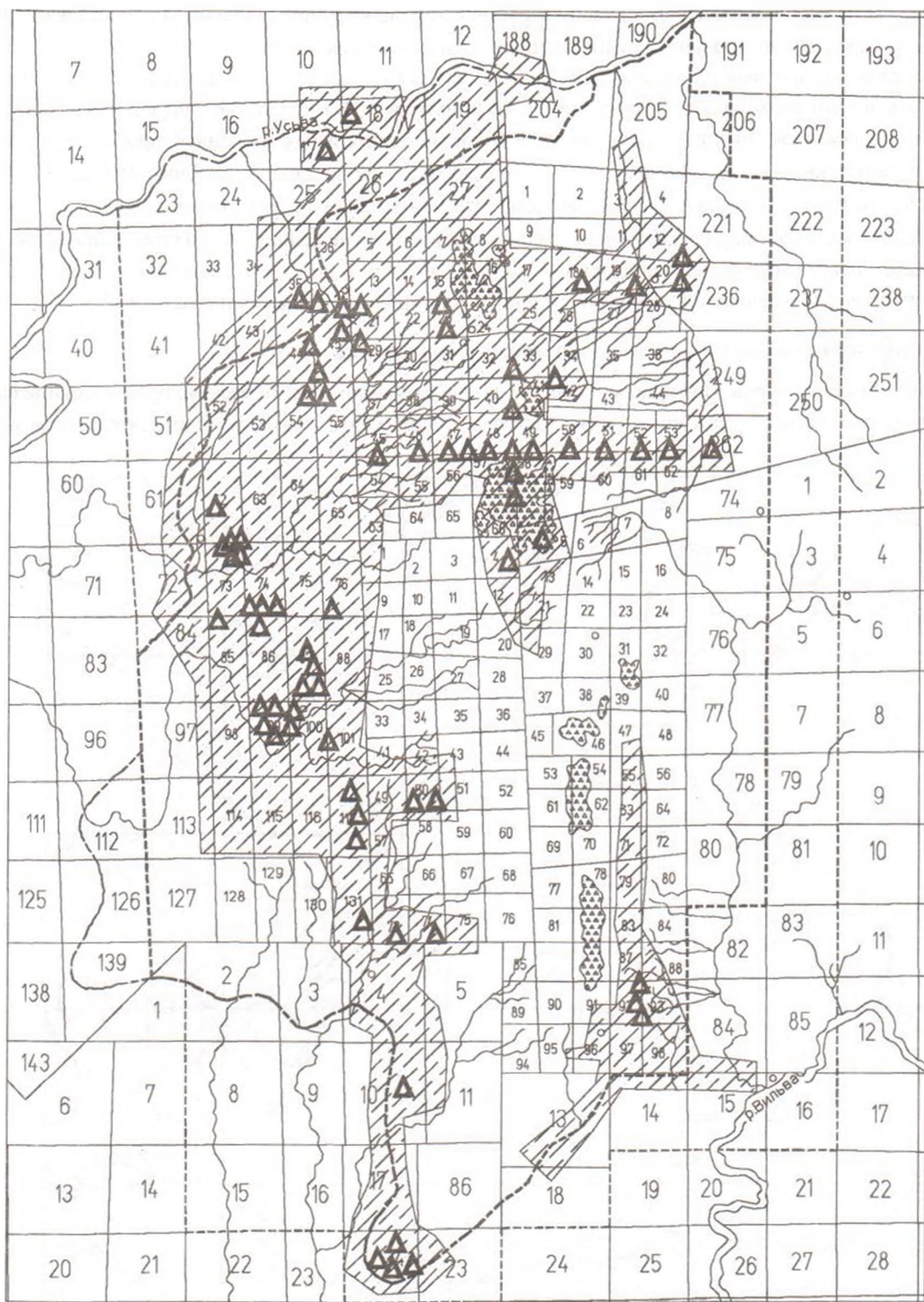


Рис. 8.4. Схема расположения пробных площадей и маршрутов на территории заповедника "Басеги". The map of plots and routes on territory of reserve "Basesgi".
 - пробные площади 20 x 20 м (треугольник соответствует группе из 3 - 7 пробных площадей). Plots 20 x 20 м (the triangle corresponds to group of 3 - 7 plots).
 - территория, исследованная маршрутными методами. Territory, investigated by routing methods.

для этого анализа не использовались. В каждой возрастной группе вырубок для анализа использовано не менее 25 пробных площадей, а в контрольной группе лесных пробных площадей - 50.

Кроме закладки пробных площадей, нами проводился повторный пересчет древесного яруса на пробных площадях Московского лесотехнического института, созданных в 1988 г. (всего 8 площадей площадью от 0,2 до 0,25 га) и учет подроста хвойных пород на этих же и 18-ти дополнительных временных пробах. Для модельных участков малонарушенных темнохвойных лесов были заложены три временные пробные площади по 0,25 га с полным пересчетом древесного яруса, валежа и возобновления, а также анализом микрорельефа.

Производилось также маршрутное обследование территории заповедника и его ближайших окрестностей с целью проверки репрезентативности полученных данных, оценки масштабов воздействия на леса разных форм лесозаготовок, проверки имеющихся данных о созданных на вырубках лесных культурах и т.д.

8.4. Малонарушенные елово-пихтовые леса заповедника

Значительная часть территории заповедника "Басеги" занята елово-пихтовыми лесами, практически ненарушенными деятельностью человека. Несмотря на то, что отдельные виды хозяйственной деятельности могли в

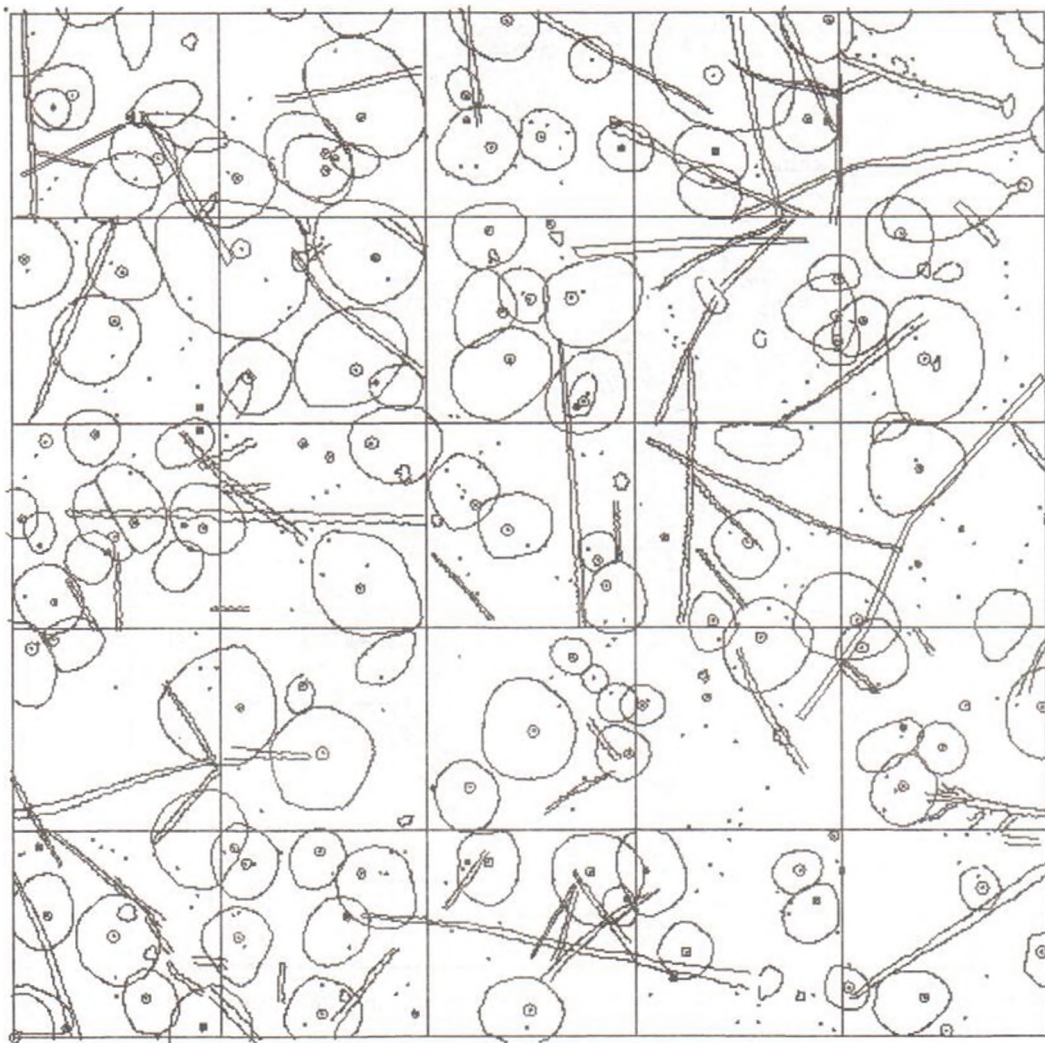


Рис. 8.5. Расположение проекций крон, оснований стволов и валежа на одной из пробных площадей 50x50 м. The map of trees and trunks at a plot 50x50 m.

той или иной степени затронуть в прошлом значительную часть территории малонарушенных лесов, можно с большой долей уверенности считать, что эти виды воздействий (низкоинтенсивные приисковые рубки, заготовка кедровых орехов, строительство охотничьих сторожек) лишь в незначительной степени изменили ход естественных процессов в этих лесах. За исключением на Среднем Урале и прилегающих территориях абсолютно ненарушенных лесов, леса заповедника "Басеги" можно считать эталоном естественных лесных экосистем горной части Среднего Урала.

Малонарушенные леса заповедника "Басеги" представлены практически исключительно словопихтовыми, изредка елово-пихтово-кедровыми лесами с примесью березы пушистой. Небольшие фрагменты лесов с преобладанием мелколиственных пород встречаются по отдельным лесным болотам, сырым логам, старым участкам массовых ветровалов, вдоль верхней границы леса. Общий облик малонарушенных лесов сильно отличается от облика давно эксплуатируемых человеком вторичных лесов.

Таблица 8.1. Распределение деревьев ели, пихты и березы по возрастным состояниям на постоянных пробных площадях заповедника "Басеги" (данные нашего перечета 1994 года; суммарная площадь перечета - 1,8 га)

Номер пробной площади	im1		im2		v		g1		g2		g3		s		Σ стволов
	Кол-во стволов	%	Кол-во стволов	%	Кол-во стволов	%	Кол-во стволов	%	Кол-во стволов	%	Кол-во стволов	%	Кол-во стволов	%	
Ель - <i>Picea obovata</i> Ledeb.															
1	1	1.9	4	7.7	0	0	8	15.4	15	28.8	19	36.5	5	9.6	52
2	4	7.7	13	25	4	7.7	11	21.2	9	17.3	9	17.3	2	3.8	52
3	293	47.3	197	31.8	25	4	28	4.5	39	6.3	37	6	1	0.2	620
4	12	13.5	8	9	9	10.1	20	22.5	19	21.3	20	22.5	1	1.1	89
5	73	25.9	120	42.6	21	7.4	24	8.5	15	5.3	27	9.6	2	0.7	282
6	5	2.3	32	14.7	38	17.4	66	30.3	41	18.8	35	16.1	1	0.5	218
7	79	28.1	77	27.4	35	12.5	44	15.7	27	9.6	19	6.8	0	0	281
8	3	3	18	18.2	25	25.3	17	17.2	16	16.2	15	15.2	5	5.1	99
Пихта - <i>Abies sibirica</i> Ledeb.															
1	0	0	29	49.2	11	18.6	8	13.6	4	6.8	7	11.9	0	0	59
2	12	9.1	38	28.8	27	20.5	14	10.6	6	4.5	30	22.7	5	3.8	132
3	144	28	249	48.4	40	7.8	25	4.9	40	7.8	16	3.1	0	0	514
4	12	9.2	47	35.9	45	34.4	14	10.7	2	1.5	10	7.6	1	0.8	131
5	7	4.5	72	45.9	31	19.7	11	7	18	11.5	16	10.2	2	1.3	157
6	5	5.2	40	41.2	20	20.6	13	13.4	12	12.4	1	1	6	6.2	97
7	15	11.5	63	48.5	15	11.5	17	13.1	18	13.8	2	1.5	0	0	130
8	5	4.2	40	33.3	25	20.8	27	22.5	14	11.7	9	7.5	0	0	120
Береза - <i>Betula pubescens</i> Ehrh.															
1	1	4.5	14	63.6	0	0	2	9.1	1	4.5	4	18.2	0	0	22
2	0	0	1	12.5	0	0	0	0	1	12.5	5	62.5	1	12.5	8
3	14	28.6	10	20.4	0	0	1	2	8	16.3	13	26.5	3	6.1	49
4	0	0	4	30.8	0	0	1	7.7	4	30.8	4	30.8	0	0	13
5	2	10.5	2	10.5	0	0	3	15.8	7	36.8	4	21.1	1	5.3	19
6	0	0	2	18.2	1	9.1	2	18.2	4	36.4	1	9.1	1	9.1	11
7	0	0	2	8.3	0	0	0	0	8	33.3	12	50	2	8.3	24
8	1	4.5	1	4.5	0	0	4	18.2	14	63.6	2	9.1	0	0	22

Древесный полог этих лесов очень неравномерен как по сомкнутости (0,1 - 0,8), так и по структуре. В насаждении присутствуют многочисленны окна, образовавшиеся в результате выпадения отдельных деревьев или их групп, часто имеющие значительную площадь. На отдельных участках происходит массовая гибель деревьев ели старших поколений. Площадь таких очагов усыхания может достигать в подобных условиях 40-50 га (Дыренков и др., 1970) и более; у подножия восточного склона Среднего Бассга нами найден такой очаг усыхания с площадью около 80 га. Даже вне участков массового усыхания старших поколений ели и пихты запас стоящего сухостоя может достигать 15% и более, что также свидетельствует о неравномерном ходе усыхания деревьев старших возрастов. В отдельных случаях отмечаются также участки массовых ветровалов с площадью до 60 га (Дыренков и др., 1970); на территории заповедника нами обнаружено два разновозрастных участка массовых ветровалов с площадями около 25 и около 5 га. Благодаря тому, что на участках массового ветровала, а особенно на участках гибели старых деревьев, сохраняется большое количество молодых особей ели и пихты, уже через несколько десятилетий здесь формируется сомкнутый лесной полог.

Наличие участков массового ветровала, а также очагов группового и массового усыхания деревьев ели и пихты старших возрастов определяет неравномерность возобновительного процесса и существование участков с относительно выровненной структурой древесного полога, вкрапленных в абсолютно разновозрастный и мелкокомозачный фон. Однако, для крупных участков леса (площадью в сотни гектаров) лесовозобновительный процесс является непрерывным и достаточно однородным во времени.

В целом древостой этих лесов характеризуется наличием вертикальной сомкнутости полога и отсутствием сколько-нибудь четких ярусов. Генетические различия между входящими в основной полог деревьями и поливариантность онтогенеза приводят к сильным различиям в основных характеристиках деревьев. Возраст деревьев, входящих в основной полог, может отличаться на 100-180 лет, диаметр - в 3-6 раз. При этом отсутствует четкая корреляция между возрастом и диаметром ствола (или высотой) дерева.

Для деревьев достаточно обычно многократное перевершинивание, а также дву- или многовершинность. Велика доля деревьев, поврежденных фитопатогенными грибами (корневая губка, словый комлевой трутовик, ржавчинный рак пихты), причем даже общие для ели и пихты патогенные виды поражают эти породы неодинаково. В целом для пихты характерна гораздо более высокая степень повреждения фитопатогенными грибами (в старшем возрасте - практически стопроцентная).

Достаточно большую площадь занимает валеж (см. рис. 8.5); на долю различного валежа всех пород и возрастов нередко приходится до 20% площади. Валеж является основным субстратом для возобновления основных лесообразующих пород (за исключением кедра).

Возрастной состав популяций основных лесообразующих пород в среднем для значительных площадей примерно соответствует устойчивому состоянию их популяций. Для восьми пробных площадей, заложенных на территории заповедника десять лет назад экспедицией Московского лесотехнического института, нами проведен пересчет всех деревьев (кроме проростков) по возрастным состояниям; данные пересчета отражены в таблице 8.1 и на рис. 8.6.

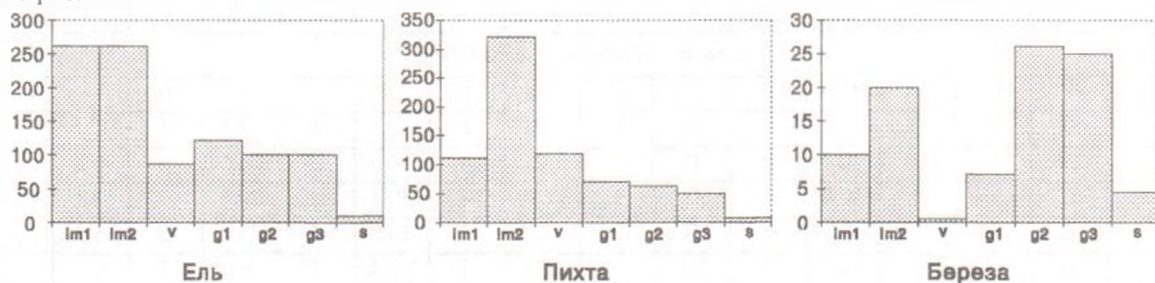


Рис. 8.6. Усредненные спектры возрастных состояний ели, пихты и березы (по данным пересчета 1994 г. на 8 пробках МЛТИ общей площадью в 1,8 га (количества указаны в особях на гектар). Average age spectra of spruce, fir and birch (on the 1994 year data for 8 plots, total square - 1,8 hectares).

Таблица 8.2. Результаты пересчета подроста ели и пихты (суммарного) по размерным классам и возрастам

Интервалы высот	Пробная площадь 1		Пробная площадь 2		Пробная площадь 3		Ежегодный отпад
	Количество	Средний возраст	Количество	Средний возраст	Количество	Средний возраст	
до 10см.	59	3	17	3	2	4	3.5%
11-20см.	91	6	36	6	6	7	0.4%
21-50см.	46	12	12	12	5	13	4.9%
51-100см.	51	21	16	21	2	21	1.9%
1.01-2.0м	25	32	17	32	15	31	6.6%
2.01-9.0м	33	70	7	70	24	70	3.0%

Нами также проведен пересчет подроста хвойных по абсолютным возрастам и размерным классам (для вегетативного потомства пихты сибирской учетной единицей являлась физически обособившаяся особь). Общая площадь пересчета составила 1500 м² (3 пробных площади по 500 м²). Учетные площади охватывали различные ситуации под пологом малонарушенного леса и в сумме достаточно полно отражают реальную картину. Результаты пересчета приводятся в таблице 8.2.

Подпологовая растительность в пределах массива низкогорных малонарушенных елово-пихтовых лесов характеризуется абсолютным господством крупнопортовых и крупнотравных группировок, образующих сложную, но на большом протяжении достаточно однородную мозаику. В сколько-нибудь заметной степени по характеру подпологовой растительности выделяются участки сырых логов, крутых склонов речных долин, погребенных каменистых осыпей и курумов. Флористическая однородность этих лесов очень высока; по флористическим критериям невозможно четкое выделение каких-либо групп даже при анализе всей совокупности описаний, включающей леса сырых логов, крутых склонов, каменистых осыпей и др.

8.5. Влияние лесохозяйственной деятельности на смену пород и структуру древесного яруса лесов.

За долгую историю хозяйственного освоения лесов северо-востока Пермской области здесь применялось широкое разнообразие типов лесозаготовок - от низкоинтенсивных приисковых рубок до механизированных сплошных концентрированных рубок с применением тяжелой гусеничной техники и практически полным уничтожением как древостоя, так и нижних ярусов леса. Если учесть все реально существовавшие отклонения от рекомендовавшихся и узаконенных форм лесозаготовок, то можно подобрать практически непрерывные ряды типов рубок по интенсивности выборки, степени сохранения подроста и тонкомера, повреждению почвенного покрова и другим показателям. Тем не менее, можно выделить несколько основных типов рубок по их влиянию на состав вновь формирующегося (или остающегося) древостоя и нижних ярусов леса.

1. Приисковые рубки (к этому же типу лесохозяйственной деятельности по своим последствиям для лесов следует отнести и заготовку древесины охотниками, рыбаками и заготовителями кедровых орехов для строительства изб и временных поселений). Проводились в окрестностях современного заповедника "Басеги" с самого начала лесохозяйственной деятельности на этой территории и, по официальным данным, до 1927 г. Однако, нами найдены следы приисковых рубок (т.е. с выборкой нескольких десятков наиболее крупных деревьев на гектар) относительно недавнего возраста - конца 70-х или даже самого начала 80-х годов (то есть, непосредственно перед организацией здесь заповедника). Очевидно, что в период массовых заготовок леса силами заключенных на территории Среднего Урала приисковые рубки были достаточно широко распространены и большие площади лесов, в том числе и в пределах современного заповедника "Басеги", были ими пройдены.

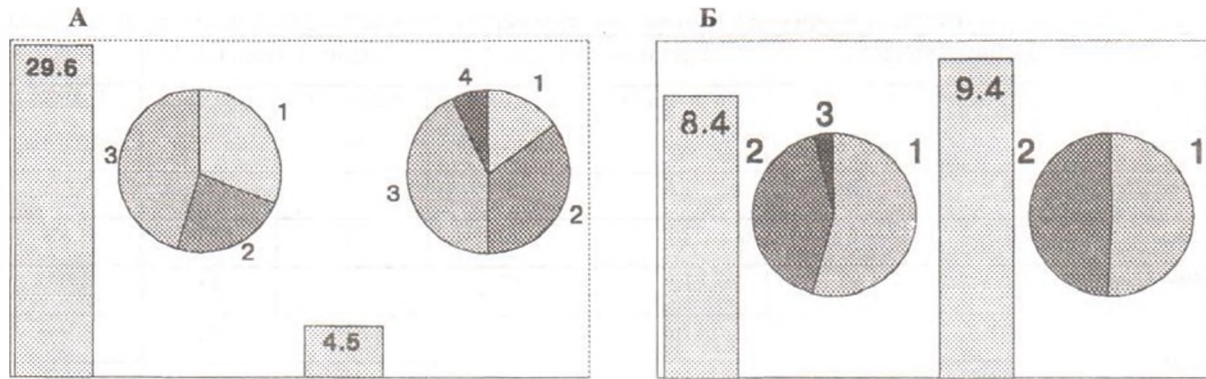


Рис. 8.7. А. Изменение сомкнутости (в %) и породного состава верхнего яруса древостоя через 8-14 лет после сплошной рубки с нерегулярным расположением волоков и пазух по сравнению с малонарушенным лесом (слева - лес, справа - вырубка). 1 - пихта, 2 - береза, 3 - ель, 4 - рябина. А. Change in covering and species structure of the stand in 8-14 years after cutting in comparison with an insignificantly disturbed forest (at the left - forest, at the right - clearing). 1 - fir, 2 - birch, 3 - spruce, 4 - mountain ash.

Б. Изменения в составе и суммарном проективном покрытии подроста хвойных в результате сплошной рубки с нерегулярным расположением волоков и пазух (слева - малонарушенный лес, справа - вырубки 8-14-летнего возраста). 1 - пихта, 2 - ель, 3 - кедр. Change in structure and covering of young coniferous in result of clearing (at the left - insignificantly disturbed forest, at the right - clearing of 8-14-years age). 1 - fir, 2 - spruce, 3 - siberian pine.

Интенсивность приисковых рубок достаточно невелика (как правило, это выборка не более нескольких десятков деревьев на гектар, с запасом в пределах 20% от исходного) и сопоставима с естественными колебаниями процесса отпада деревьев старших поколений. Благодаря применению в прошлом конной вывозки древесины при данном типе рубок повреждение нижних ярусов леса и почвенного покрова оказывалось относительно небольшим. Сколько-нибудь заметные следы проведения приисковых рубок исчезают достаточно быстро, уже через 15 лет только по сохранившимся остаткам пней можно судить об их проведении.

Особую форму приисковых рубок по своим последствиям составляет заготовка кедровой древесины (или, по словам очевидцев, практиковавшаяся иногда вырубка деревьев кедра при заготовке кедровых орехов). Благодаря тому, что в условиях заповедника "Басеги" доля кедра в составе древостоя достаточно мала (вне речных долин и окраин болот - до нескольких деревьев на гектар), даже низкоинтенсивные приисковые рубки кедра были способны существенно снизить его численность и воспрепятствовать его дальнейшему возобновлению. В пользу предположения о значительной роли приисковой рубки кедра на отдельных участках заповедника говорит то, что в его восточной, ранее наименее доступной части, доля кедра в составе древостоя на порядок выше, чем в западной, при сходных условиях для его произрастания.

2. Подневольно-выборочные рубки с отпуском древесины "от вершка", то есть деревьев, имеющих диаметр ствола на высоте груди более скольких-то вершков (обычно, 8 - 9 вершков или 36 - 40 см), в среднем - около 52 см (Шергольд и др., 1970). Граница между этим и предыдущим типом рубок достаточно размыта. Объем выборки составляет при данном типе рубки от 25 до 30% по запасу и довольно незначительно отличается от естественного отпада за период в несколько десятилетий. Благодаря этому, через 60 - 70 лет результаты этих рубок практически никак не сказываются на структуре древостоя (Шергольд и др., 1970). По всей видимости, сейчас уже невозможно оценить объем и места проведения этих рубок на территории заповедника "Басеги" (за исключением отдельных случаев), однако отдельные неоднородности в составе и структуре древесного яруса вполне могут быть связаны с именно с такими рубками. В юго-восточной части заповедника (кварталы 73 - 75 Коростелевского лесничества) нами найдены на отдельных участках довольно явные следы проведения этих рубок, выражающиеся в отсутствии в составе древостоя крупномерных деревьев ели на площади в несколько десятков гектаров.



Рис. 8.8. Типичная структура массива сплошных рубок с нерегулярным расположением волоков (фото 1967 г., южная часть новой территории заповедника Басеги). А - временные лесовозные дороги, Б - места складирования и погрузки древесины, В - участки со сплошной вырубкой исходного древостоя и практически полностью уничтоженным подростом и тонкомером, Г - то же, со следами подготовки почвы под создание лесных культур, Д - сохранившиеся группы и куртины подроста, Е - то же, с сохранившейся частью тонкомерных деревьев, Ж - участки семенников, оставляемые в регулярном порядке на некоторых вырубках, З - нерегулярно расположенные группы и массивы оставленных крупномерных деревьев. Typical structure of a clearing with an irregular cutting structure (photo 1967, southern part of new territory of "Basegi" reserve)

3. Условно-сплошные и приближающиеся к ним по характеру сплошные рубки. Условно-сплошные рубки, вне зависимости от их официальной разрешенности или запрещенности, применялись в лесах Урала в течение всего нашего столетия. До 1948 г. (официального разрешения условно-сплошных рубок как временного мероприятия - Баранов, 1957) они применялись в "скрытом виде", то есть официально оформлялись как сплошные. Широкое распространение условно-сплошных рубок было связано с необходимостью заготовки значительных количеств деловой древесины при низкой потребности в дровяной; так, многими лесозаготовителями брались обязательства по доведению доли деловой древесины до 80-85% от общего объема (Баранов, 1957). При очень сильном поражении хвойных стволовыми гнилями и обилии перестойных и фаутовых деревьев в условиях коренных лесов горной полосы Среднего Урала очевидно, что такие показатели выхода деловой древесины могли достигаться только за счет оставления на корню значительной доли запаса исходного древостоя (а также за счет оставления на вырубке значительного количества поврежденной и дровяной древесины). После официального разрешения условно-сплошных рубок было разрешено оставлять на корню не только тонкомер

хвойных, но и деревья лиственных пород и дровяные деревья хвойных. Благодаря направленности лесозаготовок именно на получение деловой древесины, условно-сплошные рубки получили наиболее широкое распространение именно в зоне сохранившихся естественных лесов. Многие участки современных механизированных сплошных рубок в окрестностях заповедника "Басеги" также имеют структуру условно-сплошных.

При условно-сплошных рубках обязательно происходит частичная или полная смена пород. Выраженность смены и период, необходимый для восстановления господства хвойных, зависит от количества и степени поврежденности сохранившегося подроста и тонкомера, степени повреждения почвенного покрова, породного состава сохранившегося подроста.

При применении немеханизированных и слабомеханизированных способов разработки лесосек на валке и трелевке древесины сохранялось значительное количество подроста и тонкомера хвойных (не менее 250-300 шт. тонкомера и 3 - 5 тыс. шт. подроста на 1 га) и интенсивности выборки 85-90% по запасу (Жебрыков, Никитин, 1982), см. рис. 8.7. Это обеспечивало достаточно высокую возобновляемость лесосек хвойными и формирование на месте вырубki смешанных хвойно-лиственных насаждений, реже - лиственных с примесью хвойных. Формирование хвойной части нового древостоя происходило на 32-78% за счет подроста, на 22-69% - за счет тонкомера (Шергольд и др., 1970). Доля ели, по нашим наблюдениям, в составе формирующихся древостоев повсеместно сильно возрастала за счет интенсивного отпада пихты, поврежденной в процессе рубки.

При механизированных способах разработки лесосек доля сохранявшегося в процессе рубки подроста и тонкомера значительно уменьшилась. Кроме того, резко возросло количество повреждений оставляемой части тонкомера; в результате полученных повреждений подавляющее большинство оставленного тонкомера пихты выпадало в течение первых десятилетий после рубки (в то время как ели, даже имеющие повреждения ствола, достигавшие порядка 20-25% по окружности ствола, сохранялись и входили в состав вновь формирующегося насаждения). Из-за значительной поврежденности подроста и тонкомера хвойных формирование нового насаждения только за счет предварительного возобновления оказывалось в большинстве случаев невозможным. Достаточно большая площадь участков поврежденного почвенного покрова обеспечивала благоприятные условия для массового возобновления и быстрого развития мелколиственных пород. Все это приводило к формированию на месте рубки лиственных насаждений, иногда с небольшой примесью хвойных (преимущественно ели).

Сохранившийся после рубки и вновь сформировавшийся подрост хвойных до 70-80-летнего возраста находится под пологом мелколиственного насаждения (Шавнин, 1962 и др.). В возрасте 70-80 лет начинается выход основной массы хвойных деревьев в верхний ярус, по времени совпадающий с началом распада березового полога. Распад мелколиственного полога и формирование условно-одновозрастного хвойного насаждения заканчивается к 120-130 годам (там же).

Этот тип вырубok является фоновым для окрестностей территории заповедника "Басеги". Как правило, массив вырубok характеризуется достаточно сложной пространственной структурой, отражающей уровень технической обеспеченности лесозаготовителей и физико-географические особенности ландшафта; однако, на протяжении многих десятилетий сохранялись некоторые общие элементы этих вырубok, в своей совокупности образующие основной фон вырубленных массивов (см. рис. 8.8).

4. Сплошные концентрированные механизированные рубки. Сплошные концентрированные рубки, проводившиеся с применением тяжелой многофункциональной техники (как правило, разрабатывавшиеся по технологии "узких лент", с регулярным расположением волоков и пасек), отличаются от предыдущего вида рубок значительно большей степенью повреждения почвенного и живого почвенного покрова, а также оставляемых на вырубках подроста хвойных деревьев (см. рис. 8.9).

Тонкомерные деревья при данном способе лесозаготовок оставались в незначительном количестве и, как правило, погибали в первые же годы после рубки в результате полученных повреждений. Площадь волоков увеличивалась по сравнению с предыдущим видом рубок вдвое при двукратном же увеличении давления на почву (Данилик, 1986). Незначительное количество сохранявшегося крупного подроста и тонкомерных деревьев, а

также большое количество оголенных участков почвы, приводили к максимальному изменению микроклиматических условий на вырубке по сравнению с исходным лесом. Так, в 1996 г. на таких вырубках нами отмечены отдельные участки со 100%-ным повреждением молодых приростов пихты поздними весенними заморозками при полном отсутствии аналогичных повреждений под пологом леса и незначительных повреждениях на вырубленных участках полосно-постепенных рубок. Достаточно сильные повреждения молодых приростов пихты отмечались нами на подобных участках и в 1995 г.

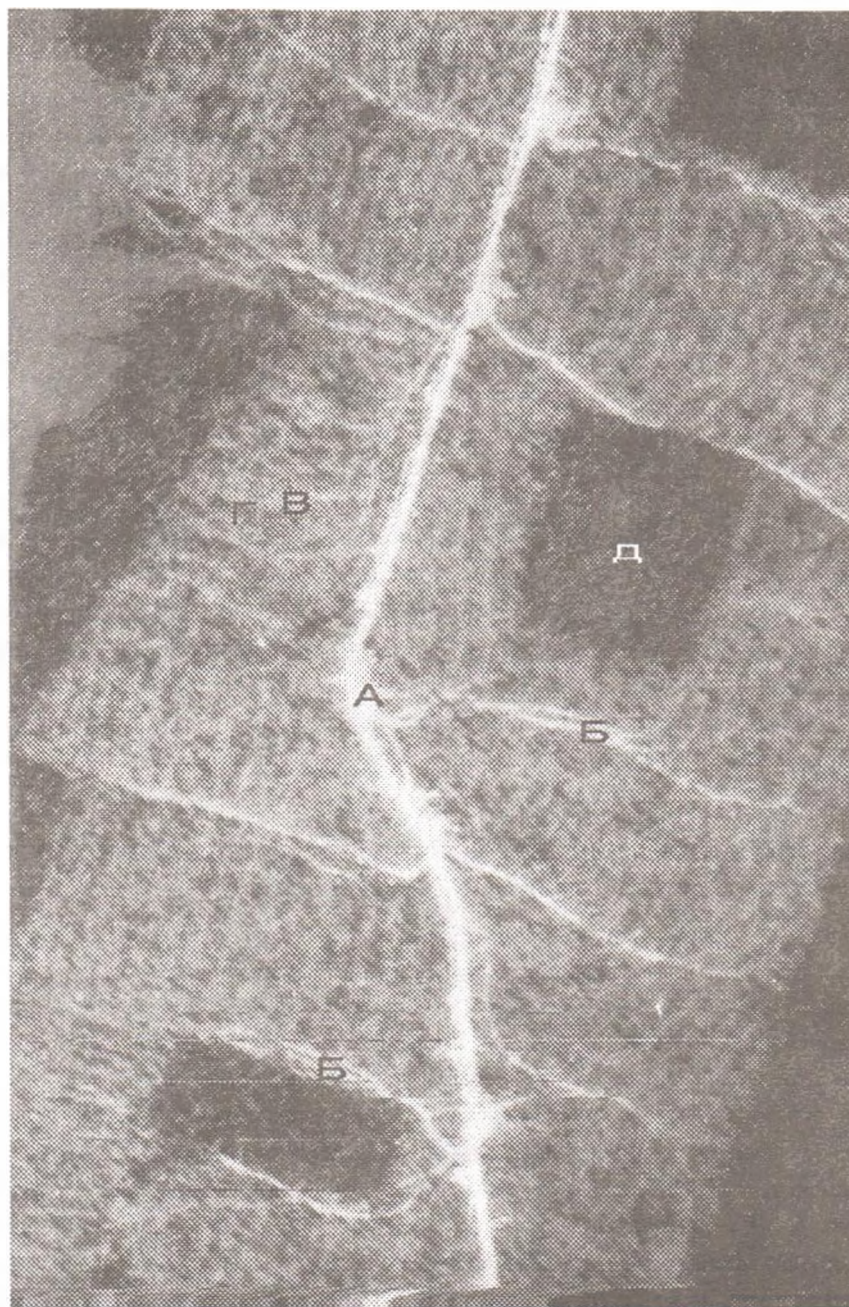


Рис. 8.9. Типичная структура сплошной вырубki, разработанной по технологии "узких лент". А - крупные лесовозные дороги, Б - мелкие лесовозные дороги, В - волока, Г - пасеки и валы порубочных остатков, Д - семенные куртины. Съемка 1967г. Typical structure of a clearing, cutted with technology of "narrow stripes".

При рубках этого типа остающийся крупный подрост и тонкомер пихты получает столь многочисленные повреждения и в такой сильной степени страдает от изменения микроклиматических условий, что основная его часть выпадает в первое же десятилетие после рубки. Остающийся подрост ели выживает в значительно большей степени.

Из-за относительно недолгой истории применения данного типа вырубков в окрестностях заповедника "Басеги" оценить происходящие на их месте долгосрочные изменения в характере растительности пока не представляется возможным. Однако, совершенно очевидно, что эти рубки, приводящие к максимальному изменению экологических условий по сравнению с исходным лесом, обеспечивают наихудшие условия для сохранения биологического разнообразия коренных темнохвойных лесов.

5. Сплошные рубки с огневой очисткой лесосек или палами в первые годы после рубки. Официальных данных о применении огневой очистки лесосек в окрестностях современной территории заповедника "Басеги" нами не найдено; однако, имеется информация о значительных по площади пожарах на крупных массивах вырубков (Голутвин, 1960). Нами также найдено три участка гарей по вырубкам, два из которых относятся к началу 80-х годов, а один - к началу 60-х. Благодаря наличию на вырубках значительных количеств порубочных остатков (по нашим оценкам, от 50 до 100 м³/га), огонь распространялся на большие площади (до 80 га) и практически полностью уничтожал сохранившийся подрост и тонкомер. При этом на наименее поврежденных огнем участках гари сохранялись отдельные экземпляры подроста ели; подрост пихты уничтожался полностью. Гари по вырубкам приводят к формированию чистых березовых или березово-осиновых древостоев.

Сопоставляя литературные данные, свидетельства очевидцев и наши наблюдения, можно оценить для данного района долю лесосек, подвергнувшихся воздействию пожаров, в 10 - 15% от общей площади.

Нами проведена предварительная оценка возобновления кедра на сплошных вырубках окрестностей заповедника "Басеги". При всей сложности сопоставления численности подроста кедра под пологом коренных лесов западной части заповедника и на прилегающих молодых вырубках (из-за малости сопоставляемых величин), можно утверждать, что это величины одного порядка - около 1 - 4 особей возрастных состояний im1 - im2 на километр учетного маршрута. Однако, на вырубках более 20-летнего возраста нами не найдено ни одной молодой особи кедра. По всей видимости, это объясняется гибелью кедрового подроста после смыкания мелколистного полога из-за резкого ухудшения условий освещенности. Несмотря на достаточную теневыносливость кедра, порог его гибели от недостатка света достаточно высок и составляет 13% от полной солнечной освещенности в возрасте более 15 лет (Катаева, Корзухин, 1987).

8.6. Долгосрочные изменения флористического разнообразия на вырубках и их связь с различными элементами лесозаготовительных технологий.

Детальная оценка долгосрочных изменений флористического разнообразия на вырубках проводилась нами для наиболее распространенного в прошлом на территории окрестностей хребта Басеги типа вырубков - сплошных с нерегулярным расположением волоков и пазок, с оставлением на корню части тонкомера и деревьев березы и проводившихся без применения тяжелой многофункциональной техники (т.е. с валкой ручными или бензиновыми пилами и трелевкой лошадьми или легкими тракторами).

В структуре и, отчасти, в составе травяно-кустарничкового покрова в первые годы после рубки происходят достаточно резкие изменения. Значительно сокращается доля таежного крупнотравья, в частности таких фоновых для малонарушенных лесов видов, как щитовник австрийский, кочедыжник женский, борец высокий и др. (см. рис. 8.10), а также происходит выпадение или резкое сокращение численности ряда видов, обычных для малонарушенных лесов (тайника сердцелистного, гудьеры ползучей, княженики, малины хмелелистной и др.). Несмотря на резкие количественные изменения в составе травяно-кустарничкового покрова, качественные изменения во флористическом составе в первые 10-15 лет на вырубках этого типа относительно невелики, что связано с наличием сохраняющихся групп подроста и тонкомерных деревьев, обеспечивающих

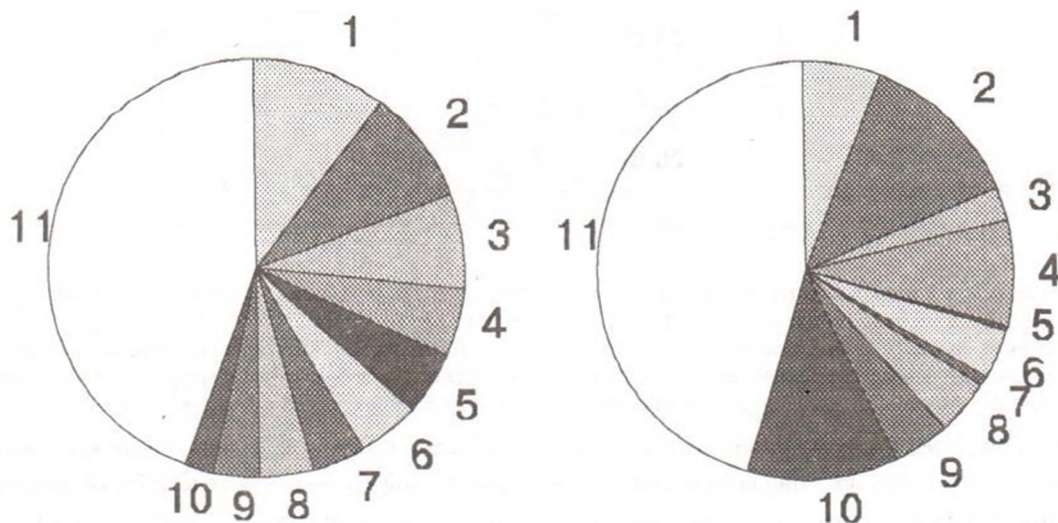


Рис. 8.10. Доля разных видов травянистых растений в сложении яруса С в малонарушенных лесах (слева) и на вырубках до 10-летнего возраста (справа):

1. *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell. - щитовник австрийский
2. *Rubus idaeus* L. - малина
3. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth - кочедыжник женский
4. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth - вейник лесной
5. *Equisetum sylvaticum* L. - хвощ лесной
6. *Phegopteris connectilis* (Miech)Watt - фегоптерис буковый
7. *Aconitum septentrionale* Koelle - борец высокий
8. *Stellaria nemorum* L. - звездчатка дубравная
9. *Gymnocarpium dryopteris* (L.)Newm. - голокучник Липпися
10. *Chamerion angustifolium* (L.)Holub. - иван-чай узколистый
11. Прочие виды

Share of different grassy plant species in unsignificantly disturbed forests (at the left) and on clearings up to 10-year age (at the right)

на отдельных участках вырубки условия, прислелые для существования многих типично лесных видов растений. Однако, по мере распада этих групп и формирования сомкнутого мелколиственного полога, происходят дальнейшие качественные изменения во флористическом составе растительности вырубок этого типа. Изменения биологического (и, в частности, флористического) разнообразия, происходящие после сплошной рубки леса в течение последующих десятилетий, сложны и многообразны. Такие интегральные показатели, как общее количество видов на пробную площадь, не дают сколько-нибудь достоверной оценки происходящих изменений. Так, уменьшение обилия и встречаемости видов ненарушенных лесов (например, тасжного крупнотравья) происходит одновременно с поселением на вырубках ряда пионерных видов, в том числе и нетипичных для исходных малонарушенных лесов. Одновременно с выпадением одних видов, широко представленных в малонарушенных лесах, происходит увеличение встречаемости ряда других. В целом общее количество видов на единицу площади изменяется немонокотонно (см. рис. 8.11, А) и зависит, в частности, от размера учетной площади. Наблюдается слабая, но однозначная зависимость числа видов травянистых растений от сохранившейся доли верхних ярусов леса (см. рис. 8.11, Б).

Более определенные закономерности, объясняющие и изменение суммарных показателей, проявляются при рассмотрении отдельных экологических групп или видов растений.

Так, при рассмотрении отдельно видов из группы тасжного крупнотравья, типичных для малонарушенных лесов заповедника Басеги (к этой группе относятся *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell. - щитовник австрийский, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth - кочедыжник женский, *Veratrum lobelianum* Bernh. - чемерица Лобеля, *Crepis paludosa* (L.)Moench. - скерда болотная, *Aconitum septentrionale* Koelle - борец высокий,

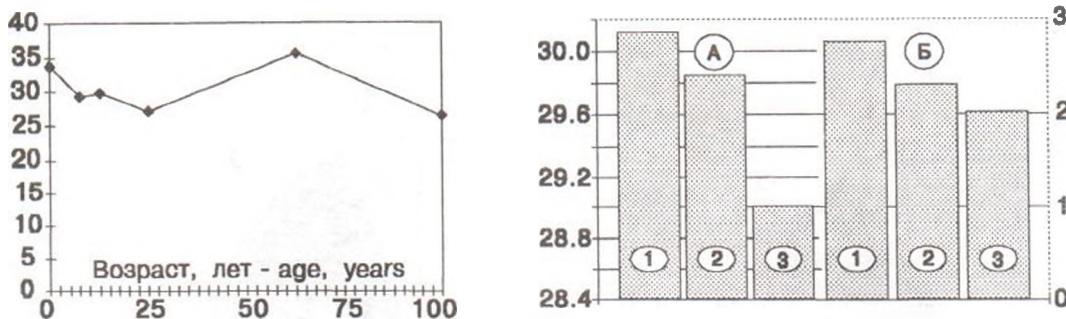


Рис. 8.11. А. Изменение среднего количества видов яруса С на пробную площадь 20x20м в зависимости от возраста рубки (0 - нерубленый лес). Change of average amount of species on the plot 20x20m depending on age of clearing. Б. Зависимость среднего количество видов яруса С на пробную площадь (А) и суммарного среднего обилия видов таежного крупнотравья (Б) от сохранившейся доли исходного древостоя на 5-15-летних вырубках (1 - древостой не сохранился, 2 - сомкнутость крон сохранившейся части древостоя составляет до 4%, 3 - то же более 4%).

Cirsium heterophyllum (L.) Hill. - бодяк разнолистный, *Valeriana volgensis* Kazak. - валериана Волжская, *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. C. Kunz.) Kurat. - диплазиум сибирский, *Impatiens noli-tangere* L. - недотрога обыкновенная, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. - таволга вязолистная, *Geum rivale* L. - гравилат речной, *Scacalia hastata* L. - какалия копьелистная, *Lathyrus gmelinii* Fritsch. - чина Гмелина, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs. - щитовник ланцетно-гребенчатый, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott - щитовник мужской, *Stachys sylvatica* L. - чистец лесной, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. - страусник обыкновенный, *Senecio nemorensis* L. - крестовник лесной, *Cardamine macrophylla* Willd. - сердечник широколистный, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd - цicerbita уральская, *Urtica dioica* L. - крапива двудомная, *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. - бодяк огородный, *Strepis sibirica* L. - скерда сибирская), проявляется четкая и однозначная закономерность как в изменении суммарного обилия, так и в изменении встречаемости (т.е. выпадении) отдельных видов (см. рис. 8.12, табл. 8.3). В 100-летнем лесу, сформировавшемся на месте вырубki, количество видов таежного крупнотравья на пробную площадь составляет лишь около 30% по сравнению с малонарушенным лесом, при существенно меньшем суммарном обилии (около 35% от исходного). Существует еще целый ряд видов, не входящих в группу таежного крупнотравья, аналогичным образом реагирующих на рубку леса. Список этих видов приводится в таблице 8.4 в разделе "нерубленные темнохвойные леса" (с указанием их средней встречаемости в лесах и на вырубках разных возрастов). Эти виды могут быть использованы как индикаторы при выявлении малонарушенных участков леса (или, по крайней мере, лесов, возраст которых значительно превышает 100 лет). Такие резкие изменения роли данной группы видов в растительных сообществах вырубok по сравнению с малонарушенным лесом связаны с резким изменением экологических условий, в первую очередь влажности и температурного режима верхних почвенных горизонтов. Так, на участках сплошных вырубok амплитуда суточных колебаний влажности и температуры приземного слоя воздуха может быть в 2-2,5 раза выше, чем под пологом леса, и достигать 15-20° для температуры и 50-60% для влажности (Зубарева, 1967, Ельшин, 1986, Мурзаева, 1978, Смолоногов, 1966, Суворов, 1968). При этом летом среднесуточная температура на вырубках везде выше, а среднесуточная влажность ниже, чем под пологом леса. Это и обуславливает наиболее быстрое выпадение именно тех видов, которые требуют для своего развития высокой влажности почвы и приземного слоя воздуха.

Вероятно, большое значение имеет также продолжительность бесснежного периода, влияющая на развитие нижних ярусов леса как непосредственно, через изменение длины вегетационного периода, так и косвенно - через более быстрое высыхание почвы и значительно более сильное промерзание верхних почвенных горизонтов при позднеосенних заморозках. Открытые вырубki и формирующиеся на их месте мелколиственные леса значительно раньше освобождаются от снежного покрова, чем исходные темнохвойные леса (Мельчанов, Данилик, 1973), что служит дополнительным фактором, стимулирующим выпадение видов крупнотравной группы.

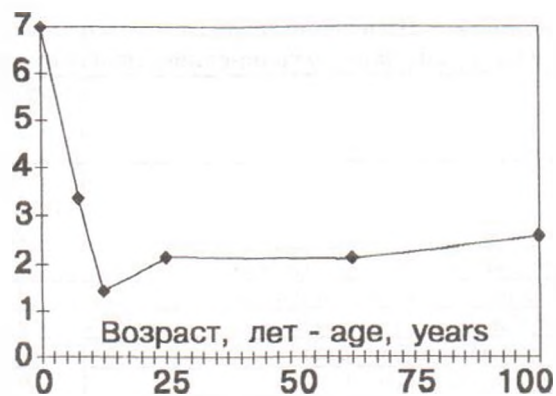
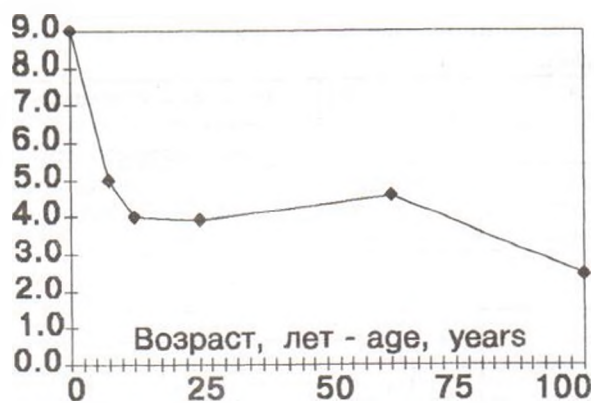


Рис. 8.12. Изменение числа видов таежного крупнотравья на пробную площадь (слева) и их суммарного обилия (справа) в зависимости от возраста вырубki. Change of number of species of taiga broadgrass per plot (at the left) and their total abundance (at the right), depending on age of a clearing.

Таблица 8.3. Изменение среднего обилия видов таежного крупнотравья в зависимости от возраста вырубki (в баллах шкалы Браун-Бланке, градация "+" принята за 0.25).

Возрастная группа вырубok	нерублен-ный лес		5 - 10 лет	10 - 15 лет	23 - 24 года	62 года	100 лет
	встречас- мость	обилие	обилие				
<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.	0.95	1.95	1.24	0.48	0.86	0.55	1.96
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0.86	1.29	0.48	0.18	0.48	0.16	0.11
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	0.84	0.27	0.04	0.03	0.00	0.00	0.00
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench.	0.70	0.22	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	0.68	0.80	0.19	0.06	0.21	0.59	0.24
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill.	0.51	0.17	0.13	0.16	0.09	0.30	0.01
<i>Valeriana volgensis</i> Kazak.	0.43	0.11	0.04	0.03	0.06	0.23	0.00
<i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex G. Cuzn.) Kurato	0.38	0.41	0.62	0.11	0.35	0.09	0.16
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	0.35	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	0.32	0.30	0.18	0.26	0.00	0.00	0.04
<i>Geum rivale</i> L.	0.32	0.12	0.07	0.03	0.00	0.00	0.02
<i>Cacalia hastata</i> L.	0.27	0.09	0.04	0.03	0.05	0.03	0.00
<i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch.	0.24	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs.	0.22	0.05	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	0.19	0.33	0.04	0.01	0.00	0.01	0.01
<i>Stachys sylvatica</i> L.	0.19	0.05	0.05	0.00	0.02	0.00	0.00
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	0.16	0.39	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00
<i>Senecio nemorensis</i> L.	0.16	0.06	0.00	0.03	0.00	0.01	0.01
<i>Cardamine macrophylla</i> Willd.	0.14	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cicerbita uralensis</i> (Rouy) Beauverd	0.14	0.03	0.11	0.02	0.00	0.09	0.00
<i>Urtica dioica</i> L.	0.14	0.03	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	0.08	0.04	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Crepis sibirica</i> L.	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Angelica sylvestris</i> L.	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00

Таблица 8.4. Изменение встречаемости некоторых видов травянистых сосудистых растений на старых и молодых вырубках по сравнению с ненарушенными лесами.

	встречаемость вида на пробных площадях, расположенных в (на)			относительное изменение встречаемости по сравнению с ненарушенным лесом	
	ненарушенных лесах	молодых (5-27 лет) вырубках	старых (62 и 100 лет) вырубках	на молодых вырубках	на старых вырубках
нерубленные темнохвойные леса					
<i>Phegopteris connectilis</i> (Micch)Watt	0.95	0.82	0.40	0.13	0.58
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0.86	0.62	0.30	0.28	0.65
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	0.84	0.09	0.00	0.89	1.00
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0.84	0.23	0.06	0.73	0.93
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench.	0.70	0.03	0.00	0.96	1.00
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	0.68	0.22	0.38	0.67	0.44
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	0.65	0.04	0.28	0.93	0.57
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill.	0.51	0.22	0.22	0.58	0.57
<i>Polygonum historta</i> L.	0.43	0.00	0.00	1.00	1.00
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	0.43	0.25	0.04	0.42	0.91
<i>Valeriana volgensis</i> Kazak.	0.43	0.18	0.40	0.59	0.08
<i>Saxifraga punctata</i> L.	0.38	0.02	0.06	0.95	0.84
<i>Circaea alpina</i> L.	0.38	0.05	0.04	0.87	0.89
<i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex G. Cunz.) Kurato	0.38	0.44	0.18	-0.16	0.52
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	0.35	0.00	0.00	1.00	1.00
<i>Rubus arcticus</i> L.	0.35	0.03	0.12	0.90	0.66
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	0.32	0.11	0.02	0.65	0.94
<i>Geum rivale</i> L.	0.32	0.07	0.04	0.78	0.88
<i>Ranunculus repens</i> L.	0.27	0.05	0.02	0.80	0.93
<i>Caecalia hastata</i> L.	0.27	0.13	0.06	0.52	0.78
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	0.27	0.10	0.22	0.62	0.19
<i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch.	0.24	0.00	0.02	1.00	0.92
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	0.24	0.03	0.00	0.87	1.00
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs.	0.22	0.00	0.04	1.00	0.82
<i>Carex globularis</i> L.	0.22	0.04	0.12	0.80	0.45
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	0.19	0.00	0.00	1.00	1.00
<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.	0.19	0.01	0.00	0.95	1.00
<i>Stachys sylvatica</i> L.	0.19	0.06	0.00	0.66	1.00
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	0.19	0.04	0.04	0.80	0.79
<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.	0.16	0.00	0.00	1.00	1.00
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	0.16	0.02	0.00	0.86	1.00
<i>Senecio nemorensis</i> L.	0.16	0.04	0.04	0.74	0.75
<i>Cardamine macrophylla</i> Willd.	0.14	0.02	0.00	0.86	1.00
<i>Urtica dioica</i> L.	0.14	0.03	0.00	0.78	1.00
<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	0.14	0.03	0.06	0.74	0.56
<i>Cicerbita uralensis</i> (Rouy) Beauverd	0.14	0.08	0.06	0.39	0.56
<i>Epilobium montanum</i> L.	0.11	0.00	0.00	1.00	1.00
<i>Caltha palustris</i> L.	0.11	0.01	0.00	0.92	1.00
вырубки 5 - 27 лет					
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub.	0.68	0.92	0.20	-	-
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0.35	0.89	0.68	-	-
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	0.00	0.39	0.20	-	-
<i>Geranium pratense</i> L.	0.05	0.33	0.10	-	-
<i>Salix caprea</i> L.	0.00	0.28	0.04	-	-
<i>Gnaphalium sylvaticum</i> L.	0.00	0.20	0.00	-	-
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	0.00	0.17	0.00	-	-
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	0.08	0.14	0.00	-	-
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	0.00	0.11	0.02	-	-

Таблица 8.4. (окончание).

1	2	3	4	5	6
вырубки 62 - 100 лет					
<i>Lonicera altaica</i> Pall. ex DC.	0.35	0.38	0.92	-	-
<i>Rubus saxatilis</i> L.	0.27	0.27	0.90	-	-
<i>Melica nutans</i> L.	0.03	0.49	0.84	-	-
<i>Fragaria vesca</i> L.	0.00	0.08	0.70	-	-
<i>Ajuga reptans</i> L.	0.11	0.35	0.56	-	-
<i>Solidago virgaurea</i> L.	0.14	0.28	0.56	-	-
<i>Padus avium</i> Mill.	0.03	0.36	0.52	-	-
<i>Asarum europaeum</i> L.	0.00	0.17	0.44	-	-
<i>Pulmonaria malissima</i>	0.16	0.20	0.34	-	-
<i>Carex digitata</i> L.	0.00	0.20	0.34	-	-
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	0.00	0.00	0.26	-	-
<i>Atragene sibirica</i> L.	0.11	0.09	0.24	-	-
<i>Daphne mezereum</i> L.	0.00	0.01	0.22	-	-
<i>Poa pratensis</i> L.	0.00	0.06	0.18	-	-
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	0.00	0.01	0.16	-	-
<i>Thalicttrum minus</i> L.	0.05	0.12	0.16	-	-
<i>Mycosotis caespitosa</i> K. F. Schultz	0.00	0.03	0.12	-	-
<i>Equisetum pratense</i> L.	0.05	0.03	0.12	-	-
<i>Carex canescens</i> auct.	0.00	0.05	0.10	-	-
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.	0.00	0.06	0.10	-	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	0.00	0.00	0.10	-	-

Достаточно важным фактором, приводящим к изменениям в экологических условиях сплошных вырубок в течении первых нескольких лет, а иногда и до 15-20 лет, является почвенная эрозия. Размыв верхних почвенных горизонтов на месте временных лесовозных дорог достигает нередко 50-70-сантиметровой глубины; отдельные промоины достигают глубины 2-3 метров. Значительная почвенная эрозия является характерной неотъемлемой частью сплошных рубок на территории Среднего Урала (Терентьев, 1968, Фирсова, 1969, Шумаков и др., 1973). Кроме непосредственного влияния, заключающегося в смыве наиболее плодородных горизонтов почвы и появлении значительных обнаженных участков, почвенная эрозия оказывает достаточно сильное косвенное воздействие на условия существования растений на вырубках. Это воздействие заключается в формировании новой системы поверхностного стока, оказывающей значительно большее дренажное воздействие на территорию, чем система водотоков, существовавшая под пологом малонарушенного леса.

На молодых вырубках фоновыми видами являются малина, иван-чай и вееник лесной, встречающиеся и в малонарушенных лесах (преимущественно по окнам вывалов). Минимум численности этих видов приходится на средневозрастные мелколиственные леса, где отсутствуют как искусственные открытые пространства и участки сбитой почвы, так и ветровая мозаика (см. табл. 8.4). Столь же характерными видами для молодых вырубок являются некоторые другие виды пионерной растительности (см. раздел "вырубки 5-27 лет" в той же таблице).

Значительную индикаторную ценность (в плане определения степени антропогенной нарушенности лесов) представляют собой виды, имеющие высокую встречаемость на вырубках старших возрастов (60 - 100 лет) и низкую - в естественных малонарушенных лесах. Эта группа видов перечислена в третьем разделе таблицы 8.4.

В целом, сплошные рубки леса приводят к очень долгосрочным, не сглаживающимся даже в течение первого столетия, изменениям как в структуре всех ярусов лесного сообщества, так и в биологическом разнообразии.

Благодаря тому, что в большинстве регионов России в течение всего периода ведения лесного хозяйства велись рубки с оставлением участков исходного древостоя, групп тонкомерных деревьев и подроста, лесов вдоль болот, ручьев, крутых склонов и по другим негодным для рубки местам, а реальный средний оборот

рубки составлял значительно более 100 лет, там в значительной степени сохранилось биологическое разнообразие исходных лесов. Однако, при использовании современных способов рубки и при 80-120-летних оборотах уничтожение значительной части сохранившейся природной флоры может произойти за 1-2 оборота рубки. Наглядным примером этого являются леса Подмосквы и других центральных областей России, где идет процесс интенсивного вымирания многих типично лесных видов растений, бывших здесь достаточно обычными еще в начале нашего столетия.

Усугубляет ситуацию применение индустриальных технологий разработки крупных лесных массивов, при котором сохранившиеся фрагменты исходных лесных экосистем (семенники, кулисы и др.) занимают лишь небольшую площадь и располагаются в регулярном порядке. Отсутствие учета этих сохранившихся островков биологического и структурного разнообразия при следующих оборотах рубки неизбежно должно привести к катастрофическим последствиям для сохранения флоры и фауны коренных лесов.

Единственным способом сохранения в природных условиях всего флористического комплекса Уральской темнохвойной тайги (и аналогичных лесных сообществ) может быть сохранение достаточно крупных участков старовозрастных лесов одновременно с введением на значительных площадях (ныне занятых старовозрастными лесами) систем рубок, позволяющих в максимальной степени сохранить структурные и средообразующие особенности исходного леса и, таким образом, условия для максимального сохранения его биологического разнообразия.

8.7. Заключение.

Территория заповедника "Басеги" является не только уникальным природным комплексом, где, кроме ценных горных экосистем, представлен один из последних массивов перубленных лесов предгорий Урала, но и ценным объектом для изучения антропогенной динамики лесной растительности. Значительную ценность этой территории обуславливает то, что практически все вырубки, включенные в современную территорию заповедника, расположены на месте малонарушенных коренных лесов и представляют собой первую послерубочную генерацию мелколиственных лесов. Сопоставление структуры и флористического состава малонарушенных лесов и вырубок разного возраста позволяет оценить реальный ущерб, наносимый природе рубками, и выработать ряд предложений по сохранению малонарушенных лесов и оптимизации ведения лесного хозяйства в условиях крупных массивов старовозрастных темнохвойных лесов. В частности, по результатам нашей работы можно сделать следующие выводы:

1. Центральная часть заповедника, представленная старовозрастными елово-пихтовыми лесами с отчетливо выраженной вывальной мозаикой, в историческом прошлом подвергалась воздействию выборочных (приисковых) рубок. Об этом свидетельствует наличие почти разложившихся остатков пней, а также некоторые особенности строения древостоя. В южной части Коростелевского лесничества (в пределах старой территории заповедника) обнаружены участки леса, в которых проводились выборочные рубки высокой интенсивности. Об этом свидетельствует практически полное отсутствие деревьев старших возрастных классов и вывальной мозаики и высокая полнота древостоя.

Несмотря на наличие участков, подвергавшихся в отдаленном прошлом воздействию выборочных рубок, нами не были обнаружены различия в флористическом составе лесной растительности, которые могли бы быть обусловлены этими рубками (за исключением участка в южной части Коростелевского лесничества). Флористический состав растительности (в пределах однородных физико-географических условий) оказался исключительно однородным.

Лесной массив заповедника "Басеги" следует рассматривать не как образец лесов, никогда не подвергавшихся воздействию лесозаготовок, а как леса, не претерпевшие значимых изменений в связи с ведением в прошлом низкоинтенсивных, преимущественно приисковых, рубок. Учитывая широкое распространение в прошлом (в 1920 - 1950-е годы, а местами и позднее) приисковых рубок и отсутствие какой-либо документации на них, а также слабое их влияние на состав лесной растительности, под "эталонными коренными лесами" вообще

следует понимать леса, не подвергавшиеся в прошлом тем формам лесозаготовок, которые ведут к принципиальному изменению структуры и состава лесной растительности.

2. Распространение кедра на территории заповедника также в значительной степени определяется антропогенным фактором (что отмечается разными авторами и для обширных смежных территорий). Об этом свидетельствует почти полное отсутствие кедра на довольно больших частях территории заповедника (в особенности в исторически более заселенных южных и западных частях), не обусловленное явно физико-географическими факторами, а также применяемые в окрестностях заповедника способы и интенсивность заготовки кедровых шишек (с обрубкой крупных ветвей кроны или вырубкой деревьев).

Таким образом, отдельные параметры исходной лесной растительности могут быть сильно изменены человеком даже в условиях ведения очень низкоинтенсивного лесного хозяйства.

3. Массив малонарушенных темнохвойных лесов старой территории заповедника Басеги по составу и структуре растительности весьма однороден в довольно значительном интервале физико-географических условий (высоты, крутизны уклона, экспозиции склонов, условий дренажа). Лесная растительность в пределах крупных невырубленных островов леса в пределах новой территории заповедника также весьма сходна с лесной растительностью основного массива. По структуре и флористическому составу выделяются лишь "парковые" (нагорные) леса и отдельные эдафически или гидрологически обусловленные участки, а также нарушенные участки леса.

В пределах массива малонарушенных лесов отсутствуют четкие границы между отдельными выделами и значительные флористические отличия между соседними участками леса, присущие интенсивно эксплуатируемым лесам центральных областей России и более населенных районов Урала.

4. Большинство участков сплошных вырубок, расположенных на территории заповедника Басеги, характеризуется значительной пространственной неоднородностью, связанной с оставлением семенников, невырубленных массивов леса в труднодоступных местах, а также с оставлением групп и куртин тонкомерных деревьев, березы и подроста и с неравномерным повреждением почвенного и растительного покрова при вывозке древесины. Неоднородность остается заметной в структуре формирующегося на вырубке вторичного леса даже через 62 года после рубки и является определяющим фактором для сохранения флористического разнообразия во вторичных лесах.

Участки более современных рубок с регулярным расположением волоков и пасек (разработанные по технологии "узких лент") и, часто, с расчисткой лесосек под создание лесных культур, значительно более однородны, обеспечивают меньшее разнообразие экологических условий и большие различия между условиями рубки и исходного леса, что обуславливает меньшие возможности для выживания многих видов флоры исходного леса.

5. Среди видов сосудистых растений, отмеченных на участках сплошных вырубок разного возраста, выделяются три группы - виды, характерные для малонарушенных темнохвойных лесов, виды, характерные для молодых вырубок, и виды, характерные для сомкнувшихся мелколиственных лесов (вырубок старше 30 лет). Виды, характерные для старых вырубок, не имеют достаточно широкого распространения и высокого обилия в пределах старой территории заповедника, но весьма характерны для неоднократно рубленных лесов Центральной России и Предуралья.

6. Флористический состав растительности вырубок сильно изменяется (по сравнению с исходной растительностью) в первые годы после рубки (в основном за счет внедрения сорных и пионерных видов растений), но еще более - в течение последующих десятилетий (за счет постепенного выпадения видов исходной растительности по мере смыкания полога мелколиственных пород и разрушения куртин невырубленных деревьев). Сокращение численности и вымирание видов флоры коренных лесов - длительный процесс, протекающий в течение многих десятилетий после рубки. Время, после которого начинается процесс восстановления структуры и состава исходной растительности, по своей длительности сопоставимо с принятыми в настоящее время оборотами рубки.

7. Остающаяся на вырубках часть исходного древостоя (в первую очередь - береза и тонкомерные деревья пихты и ели) в последующие после рубки годы в значительной степени гибнет. В первую очередь выпадает пихта, получающая, благодаря тонкой коре, сильные повреждения при валке и вывозке соседних деревьев (практически вся остающаяся после рубки пихта выпадает в течение первых тридцати лет). Несколько дольше сохраняются крупные деревья березы. Подрост березы, располагавшийся на месте ветровальных окон в исходном лесу, после рубки развивается медленнее, чем молодой мелколиственный полог, и отстает от него по высоте уже к 30 - 60 годам. Дольше всего на вырубках сохраняются деревья ели, значительная часть которых доживает до времени формирования на вырубке спелого мелколиственного древостоя.

8. На сплошных вырубках в течение очень длительного времени (до 30 лет) сохраняются участки сбитой и переуплотненной почвы на местах погрузки и вывозки древесины, а также на временных лесовозных дорогах, где в течение всего этого срока происходит эрозия почвы. Такие участки в течение десятилетий являются местами обитания и очагами расселения сорной и пионерной растительности.

Resume

The territory of "Basegi" Nature Reserve presents the vegetation of last primary forests of Ural Mountains and secondary forests of first generation after cutting of virgin forests. The comparative study of floristic composition and structure of the virgin and secondary forests gives opportunity to estimate losses as a result of anthropogenic impact and to work out the practical recommendations on the improving of forest management of the territory. The result of presented work is summarized as following.

1. The forests of "Basegi" Nature Reserve were not transformed significantly in the past and can be considered as model virgin forests.
2. The distribution of cedar on the territory of Nature Reserve is caused by human activity. Though even not intensive forest management can have a significant impact on the species composition and structure of forest vegetation.
3. In the virgin forests there was not found the evident borders between the forest contours, that could be observed in the intensively used forest of Central Russia or other territories of Ural region.
4. The most areas of old clear-cutting are characterized by not homogeneous structure explained by cutting technology: leaving old single and group trees, destroying the soil cover, not regular net of roads. This provides the maintenance of species and structure diversity. Using of new technology of "narrow belts" and following reforestation brought to forming of more homogeneous forest communities.
5. The characteristic of different groups of vascular plants species is given for all types of clear-cuttings.
6. The regularities of floristic composition changes during reforestation are described.
7. The regularities of tree layer forming during reforestation are presented.
8. The particularities of soil disturbance and their impact to the maintenance of populations of ruderal and pioneer species are described.

Acknowledgements.

The work was possible due to help of "Basegi" Nature Reserve staff, namely: deputy director for science N.M.Loskutova, director V.V.Pletnev, senior researcher E.E.Kitchigayev and others.

Authors should like to thank Prof.O.V.Smirnova who made possible this work.

The significant help in using of aerial and cosmic photos was provided by Dr.D.V.Dobrynin and staff of technical center "Scanex".

The financial and technical support was provided by Green Peace of Russia, Informational coordinating center of Socio-Ecological Union, Puschino State University.

Благодарности

Авторы главы и участники экспедиции выражают глубокую благодарность заместителю директора заповедника "Басеги" по научной работе Лоскутовой Н.М., директору заповедника Плетеневу В.В., старшему научному сотруднику заповедника Кичигасву Э.Е. и другим сотрудникам заповедника, оказавшим активную поддержку в выполнении этой работы.

Авторы также выражают благодарность старшему научному сотруднику ЦЭПЛ РАН, профессору Смирновой О.В., благодаря которой стало возможным выполнение данной работы.

Значительная помощь в обеспечении нас современной космической съемкой, а также в интерпретации материалов аэро- и космосъемки была оказана сотрудником кафедры географии почв факультета почвоведения МГУ Добрыниным Д.В. и сотрудниками инженерно-технологического центра "Сканэкс".

Авторы выражают глубокую благодарность организациям, оказавшим финансовую и техническую поддержку данной работе - Гринпис России, Центру координации информации Социально-экологического союза, Пущинскому государственному университету и другим.

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Успешные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 p.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I z – 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 9. ЗАПОВЕДНИК “КОСТОМУКШСКИЙ”

9.1. Краткая характеристика природных условий

Территория государственного заповедника “Костомукшский” расположена в пределах Балтийского кристаллического щита на восточном склоне Западно-Карельской возвышенности (Белоусова и др., 1988). Географические координаты заповедника - 64° - 65° северной широты и 30° - 31° восточной долготы.

Преобладающим типом рельефа является денудационно-тектонический, для которого характерны приподнятые гряды, разделенные линейными понижениями (Белоусова и др., 1988). Коренные породы (гнейсо-граниты, гнейсо-гранодиориты) на повышениях рельефа частично перекрываются тонким слоем четвертичных отложений, а местами выходят на поверхность. Понижения между приподнятыми массивами кристаллических пород приурочены к древним разломам. К этим понижениям приурочены заболоченные низины, озерные котловины и долины рек.

На значительной части территории развит рельеф ледниковой и водно-ледниковой аккумуляции. В пределах заповедника понижения рельефа заняты моренными равнинами. Характер поверхности моренных равнин определяется неровностями коренного ложа, что связано с небольшой мощностью моренного покрова (0,5-4 м). Водно-ледниковые формы рельефа представлены долиной р. Камснной - крупной древней долиной стока талых ледниковых вод и аккумулятивной водно-ледниковой системой.

Заповедник находится в атлантико-арктической климатической области умеренного пояса (Алисов, 1956). Зима здесь относительно мягкая, лето короткое и прохладное. Продолжительность безморозного периода составляет 183 дня, среднегодовая температура воздуха +0,5° С, среднегодовое количество осадков 535 мм (Белоусова и др., 1988).

Гидрологическая сеть заповедника включает многочисленные озера, реки, ручьи и болота (рис. 9.1).

Территория заповедника, согласно ботанико-географическому районированию, расположена в северо-таежной подзоне Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Растительность европейской части СССР, 1980). По флористическому районированию Карелии (Раменская, 1960) территория заповедника относится к Куйтозерско-Лексозерскому флористическому району, для которого характерно преобладание во флоре бореальных видов и незначительное участие неморальных и арктических элементов. В растительном покрове преобладают сосновые леса (69,6% лесопокрытой площади). Ельники встречаются значительно реже (10,3% лесопокрытой площади), в основном по долинам рек и ручьев, а также у оснований склонов. Производные мелколиственные леса составляют менее 10% лесопокрытой площади. Средний бонитет насаждений IV-V, полнота 0,5-0,6 (Белоусова и др., 1988). Отличительной особенностью лесов заповедника является практически полное отсутствие нарушений, вызванных рубками, на большей части охраняемой территории.

В настоящей работе объектами изучения были леса заповедника “Костомукшский”. Лесные ландшафты заповедника являются удобным модельным объектом для изучения послепожарных сукцессий. Здесь повсеместно наблюдаются следы многократных пожаров: обожженные стволы и пожарные подсушины на соснах, обилие обугленных сухостойных деревьев и валежника, а также слой угля под подстилкой. Уникальная особенность выбранного объекта состоит в том, что здесь можно проследить влияние пожаров разной давности в чистом виде, так как другие виды катастрофических воздействий на лесные экосистемы, в частности сплошные рубки, на территории заповедника в прошлом отсутствовали, а выборочные рубки имели крайне ограниченное распространение. Большинство пожаров спровоцировано человеком. Об этом свидетельствует приуроченность очагов пожаров к дорогам, рекам и озерам, которые привлекали местных охотников и рыболовов.

Пожары относятся к наиболее важным факторам развития лесных сообществ Финноскандии, структура живого покрова здесь в ряде случаев огнезависима (Корчагин, 1954; Вакуров, 1975; Громцев, 1993; Наарален,

1965; Naaranen, Siitonen, 1978). В литературе дискутируется целесообразность применения контролируемых пожаров для поддержания биологического разнообразия природных экосистем (Kilgore, 1984; Gruell, 1984; и др.). Данный подход применительно к особо охраняемым природным территориям должен основываться на детальных исследованиях экосистем, подвергавшихся воздействию пожаров разной интенсивности и периодичности, в конкретных заповедниках и национальных парках (Кулешова и др., 1983). В настоящей работе поставлены следующие задачи: дать комплексную характеристику лесных экосистем, поврежденных пожарами разной давности, и проанализировать ход послепожарных сукцессий.



Рис. 9.1. Схема территории государственного заповедника "Костомукшский" и места закладки пробных площадей (по: Белоусовой и др., 1988 с дополнениями). Условные обозначения: 1 - точки проведения исследований, 2 - контора заповедника, 3 - озера и реки, 4 - болота, 5 - леса.

Fig 9.1. Scheme of Kostomukshsky Nature Reserve territory and locations of the sample area (by Belousova et. al, 1988 with additions). Legend: 1 - locations of the sample area, 2 - office of Kostomukshsky Nature Reserve administration, 3 - lakes and rivers, 4 - bogs, 5 - forests.

9.2. Материалы и методика

Комплексные исследования лесов Костомукшского заповедника в связи с лесными пожарами проводились в 1987-1988 годах (Потапова, 1989; Русанова, 1989; Яновицкая, 1989), а также в 1992-1993 годах на 5-ти стационарных пробных площадях. Одна площадь (18 га) была заложена в 1987 году в окрестностях озера Каливо (208 квартал заповедника) и охватывает основное разнообразие сообществ, характерных для денудационно-тектонического типа ландшафта, четыре другие (11, 12, 15 и 1 га) - на водоразделах, примыкающих к реке Камснная (151-153, 145 кварталы) и отражающих разнообразие водно-ледниковых ландшафтов (рис. 9.1).

В работе использовался комплексный подход к изучению пирогенных сукцессий (Кулешова и др., 1987). Были заложены стационарные пробы, на которых датировалось время пожаров, проводились геобоганические, популяционные, почвенно-зоологические и орнитологические исследования. Краткие результаты комплексных исследований опубликованы (Кулешова и др., 1996). В настоящей работе более подробно освещаются результаты геоботанических и почвенно-зоологических исследований.

Для датировки пожаров использовались деревья, имеющие огневые раны. На основе анализа 80 возрастных кернов и зарубок огневых ран проведена датировка пожаров за последние 400 лет. На основе датировок пожаров и анализа растительного покрова составлены схемы распространения и повторяемости пожаров на стационарных пробных площадях в масштабе 1:1000. Для удобства картирования пробные площади разбивались пикетами на квадраты 50 x 50 м. Для территории окрестностей р.Каменной (кварталы 151-153) составлена схема распространения пожаров. При этом за основу были взяты таксационные планшеты масштаба 1:10000.

В пределах стационарных площадей выполнено 96 геоботанических описаний по методике Браун-Бланке¹ (Александрова, 1969) на учетных площадках по 100 м². На каждой стационарной пробе проведено картирование растительности, оценена плотность деревьев и кустарников. Популяционный анализ древесной синузии проводился на 20 пробных площадях размером от 0,25 га до 1 га. Каждая площадь для учета онтогенетического состава популяций древесных видов располагалась в пределах участка гари одного возраста.

Сбор мезофауны проведен в июне-июле 1992 и июле 1993 гг. двумя методами (стандартные почвенные пробы 25x25 см и почвенные ловушки), дополняющими друг друга и позволяющими наиболее полно выявить комплекс почвенных беспозвоночных в исследуемом биотопе (Гиляров, 1975). Первый метод позволяет охарактеризовать население, обитающее в подстилке и в почве, второй - активность населения наземных беспозвоночных. Всего отобрано 337 почвенных проб, отработано 2957 ловушко-суток. Объем собранного материала - 5085 экземпляров почвенных беспозвоночных.

9.3. Флористическая классификация лесной растительности Костомукшского заповедника

Все лесные сообщества Костомукшского заповедника относятся к классу хвойных борсальных лесов *Vaccinio-Piceetea*, который имеет следующие отличительные особенности: 1) господство в древостое обычно хвойных пород (хотя возможны и исключения, например, вторичные мелколиственные леса); 2) характерные виды класса *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea*; 3) преобладание в напочвенном покрове трех видов зеленых мхов: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* (Kielland-Lund, 1981).

В заповеднике преобладают сосновые и сосново-еловые леса порядка *Cladonio-Vaccinietalia*, куда входят и болотные сосняки. Приручьевые ельники и сфагновые еловые и елово-сосновые леса относятся к порядку *Vaccinio-Piceetalia*. Ниже приведена синтаксономия лесов Костомукшского заповедника.²

¹ - Авторы выражают особую благодарность Е.А.Игнатовой за просмотр и определение гербария мохообразных. Латинские названия мохообразных приведены по спискам (Ignatov, Afonina, 1992; Konstantinova, Potemkin, Schljakov, 1992). Латинские названия сосудистых растений выверены по С.К. Черепанову (1995), лишайников - по сводке (Определитель лишайников СССР, 1978).

² Флористическая классификация проведена на основе геоботанических описаний, выполненных В.Н.Коротковым. Полные синтаксономические таблицы будут опубликованы в отдельном сборнике.

Класс Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядок Cladonio-Vaccinietalia K.-Lund 1967

Союз Phyllodoco-Vaccinion Nord. 1936

подсоюз *Cladonio-Pinenion* K.-Lund 1981

ассоциация *Cladonio-Pinetum* (Caj. 1921) K.-Lund 1967

subass. *typicum* K.-Lund 1967

subass. *vaccinictosum myrtilli* subass. nov.

1. var. *Calluna vulgaris*

2. var. *Ledum palustre*

подсоюз *Ledo-Pinenion* K.-Lund 1981

ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* K.-Lund 1981

subass. *polytrichietosum communis* subass. nov.

Союз Dicrano-Pinion Libbert 1933

ассоциация *Vaccinio-Pinetum boreale* Caj. 1921

Порядок Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967

Союз Vaccinio-Piceion Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

подсоюз *Sphagno-Piceenion* K.-Lund 1981

ассоциация *Rubo chamaemori-Piceetum* K.-Lund 1962

subass. *vaccinietosum* subass. nov.

ассоциация *Carici loliacae-Piceetum* ass. nov.

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* объединяет олиготрофные лишайниковые и моховые сосняки. Подобные сообщества широко распространены в Северной Европе. Для северо-западной Европы более типичны сообщества союза *Phyllodoco-Vaccinion*. Для них характерно присутствие *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum nemoreum*, *Dicranum congestum*, *Cladina stellaris* и *Peltigera aptosa*. Олиготрофные сухие сосновые леса входят в подсоюз *Cladonio-Pinenion*, а сфагновые сосняки объединены в подсоюз сфагновых заболоченных сообществ *Ledo-Pinenion* (Kielland-Lund, 1981).

Союз *Dicrano-Pinion* включает хвойные сообщества на песках, распространенные в субконтинентальных и континентальных районах Средней и Восточной Европы (Matuszkiewicz, 1981).

9.3.1. Ассоциация Cladonio-Pinetum (Caj. 21) K.-Lund 1967.

Полное название ассоциации *Cladonio arbusculae-Pinetum boreale*.

Ассоциация включает сухие лишайниковые сосняки с хорошо развитым лишайниковым покровом. Ассоциация диагностируется присутствием *Arctostaphylos uva-ursi*, *Cladonia uncialis*, *Polytrichum piliferum* и *Icmadophila ericetorum*. Сообщества ассоциации занимают сухие олиготрофные местообитания, вершины и склоны холмов, озы.

В напочвенном покрове преобладают кустистые лишайники: *Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, постоянно присутствует *Cetraria islandica* и ряд видов рода *Cladonia* (*Cladonia uncialis*, *C. pleurota*). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника, вороника, местами версек и черника.

Синонимы: *Pineto-Vaccinietum myrtilli arctostaphyletosum* (Braun-Blanquet et al., 1939), Фенноскандия; *Calluna-type* (Cajander, 1909), южная Финляндия; *Cladina-type* (Cajander, 1921), северная Финляндия; *Calluna-Cladina* группа и *Cetraria islandica-Calluna* группа (Oksanen, Ahti, 1982), Финляндия.

География. Ареал ассоциации довольно широк и охватывает Северную Европу и северную часть Восточной Европы. Сообщества *Cladonio-Pinetum* описаны в Норвегии (Kielland-Lund, 1981), Швеции (Omberg, 1980), аналогичные описания известны из Финляндии (Oksanen, Ahti, 1982). Лишайниковые сосняки Костомукшского заповедника оказались по встречаемости и обилию видов очень близки с сообществами *Cladonio-Pinetum* из Норвегии: коэффициент сходства для видов со встречаемостью от III класса и более (Kspc) равен 72.

Для норвежских сообществ ассоциации характерными видами помимо *Arctostaphylos uva-ursi* являются *Dicranum robustum* (редкий для Карелии более северный вид) и *D. spurium*. В Финляндии система Браун-Бланке не распространена, однако, сообщества *Calluna-Cladina* группы и *Cetraria islandica-Calluna* группы (Oksanen, Ahti, 1982) явно относятся к ассоциации *Cladonio-Pinetum*.

В пределах ассоциации в Костомукшском заповеднике выделяются две субассоциации.

1. Субассоциация *Cladonio-Pinetum typicum*. Похожие сообщества распространены в средней части Финляндии (*Cetraria islandica-Calluna grunna*, Oksanen, Ahti, 1982). Также как и леса Костомукшского заповедника они отличаются от более северных норвежских сообществ большим участием *Cetraria islandica*, отсутствием *Empetrum hermaphroditum*, *Cladonia coccifera*, меньшим присутствием *Dicranum fuscescens*. Сюда же относятся сообщества гарей, описанные в заповеднике (гарь 1968 г.). Их можно рассматривать как более раннюю сукцессионную стадию ассоциации *Cladonio-Pinetum*. Для них характерно значительное участие *Arctostaphylos uva-ursi* и преобладание вереска, аналогичные черты отмечены для сукцессионно более молодого варианта финских сообществ *Cetraria islandica-Calluna* группы (Oksanen, Ahti, 1982).

2. Субассоциация *Cladonio-Pinetum vaccinietosum myrtilli subass. nov.* К этой субассоциации отнесены сосняки со смешанным покровом из лишайников и зеленых мхов. Сообщества занимают более богатые местообитания, и для них характерно большее обилие черники и присутствие *Dicranum scoparium* в напочвенном покрове. От типичной субассоциации отличается присутствием *Melampyrum pratense*, *Ledum palustre*, *Polytrichum commune*. Сообщества со значительным обилием вереска отнесены к варианту *Calluna vulgaris*, а более мезофильные сосняки с *Hylocomium splendens* и *Ledum palustre* к варианту *Ledum palustre*. Аналогичные сосняки широко распространены в средней части Финляндии и относятся к *Calluna-Cladina* группе сообществ (Oksanen, Ahti, 1982).

9.3.2. Ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* K.-Lund 1981

В ассоциацию входят сообщества сфагновых сосняков, в которых преобладают болотные виды и при этом сохраняют свою роль виды хвойных бореальных лесов *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*. Значительное участие этих видов, а также почти полное отсутствие *Sphagnum angustifolium*, невысокое постоянство *Sphagnum magellanicum* дают основание отнести эти сообщества к классу *Vaccinio-Piceetea*. Сообщества характеризуются разреженным древостоем (сомкнутость крон от 0.4 до 0.1), хорошо развитым ярусом кустарничков из *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*. В травяном покрове преобладает *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus* и постоянно присутствует *Carex globularis* и *Eriophorum vaginatum*.

Синонимы: *Calluna-Sphagnum fuscum-*, *Calluna-moore* (Kielland-Lund, 1981), Финляндия: *Pinetum sphagnosum* Kaks 1941 (Нешатаев, 1985), Ленинградская обл.

География. Заболоченные сосняки с хорошо выраженным кустарничковым ярусом, с *Carex globularis*, моховым покровом из видов р. *Sphagnum* широко распространены на севере Восточной Европы. Сосняки сфагновые описаны в Ленинградской области (Богдановская-Гиснэф, 1928; Нешатаев, 1985), известны из Архангельской области (Лсонтьев, 1937). Все эти сообщества относятся к одной ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. Ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* описана Kielland-Lund (1981) для юго-восточной Норвегии. Аналогичные сообщества встречаются в северной и средней Швеции и в Финляндии (Kielland-Lund, 1981). От более северных норвежских сообществ ассоциации заболоченных сосняков Костомукшского заповедника отличаются присутствием *Chamaedaphne calyculata*, *Carex globularis* и *Empetrum nigrum*, а также незначительным участием *Sphagnum fuscum*, *Sphagnum fallax* и ряда других болотных мхов, что позволило выделить их в отдельную субассоциацию *Oxycocco quadripetali-Pinetum polytrichietosum communis*. Викарирующая ассоциация сфагновых сосняков Средней Европы *Vaccinio uliginosi-Pinetum* Kleist 1929 (Neuhausl, 1972) отличаются от более северной ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum* присутствием *Frangula alnus*, *Molinia caerulea* и отсутствием таких видов как *Oxycoccus microcarpus*, *Betula nana*, *Cladina stellaris*.

Сообщества с *Sphagnum fuscum*, описанные в заповеднике, значительно отличаются от ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. В них сосна представлена единичными деревьями. Для этих сообществ характерно почти полное отсутствие черники, брусники и *Pleurozium schreberi*. Вместе с тем здесь хорошо развит моховой покров из *Sphagnum fuscum*, присутствует *Drosera rotundifolia*, единично отмеченная в сфагновых сосняках. Подобные богатые кустарничками сфагновые олиготрофные болота с доминированием *Sphagnum fuscum* относятся к ассоциации *Ledo-Sphagnetum fusci Du Rietz 1921* класса верховых сфагновых болот *Oxycocco-Sphagnetum*. На них могут встречаться отдельные деревья сосны, но фитоценотическая роль ее незначительна.

В Карелии отмечена похожая субассоциация олиготрофных сфагновых болот с единичной сосной, занимающая окраины болот (Кузнецов, 1991). Возможно, при наличии большего количества материала эти описания будут отнесены именно к ассоциации *Ledo-Sphagnetum fusci*.

9.3.3. Ассоциация *Vaccinio-Pinetum boreale* Caj. 1921

Ассоциация объединяет зеленомошные сосновые и сосново-еловые леса с небольшой долей лишайников в папочвенном покрове. Постоянное участие *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Dicranum rugosum* позволяет отнести эту ассоциацию к порядку *Cladonio-Vaccinietalia*, однако, небольшое покрытие лишайников, практическое отсутствие *Cladina stellaris* и присутствие видов *Vaccinio-Piceetalia* указывает на ее принадлежность к союзу *Dicrano-Pinion*. Ассоциация дифференцируется *Goodyera repens* и *Diphasiastrum complanatum*.

Для этих сообществ характерен хорошо развитый моховой покров (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) с участием лишайников, в первую очередь *Cladina rangiferina*. Достаточно хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, где доминируют черника и брусника, постоянно присутствует *Linnaea borealis*, *Avenella flexuosa*. Изредка встречается *Lycopodium annotinum*, *Orthilia secunda*. В древостое обычно присутствие, а часто и равное наряду с сосной участие ели. Сообщества ассоциации приурочены к более благоприятным по богатству и увлажнению местообитаниям (присутствие *Polytrichum commune*) чем типичные сосняки.

Синонимы: *Vaccinium-type* (Cajander, 1909) южная и средняя Финляндия; *Pinetum-Vaccinietum myrtilli arctostaphyletosum* (Braun-Blanquet et al., 1939) Фенноскандия; *Vaccinium* и *Empetrum-Vaccinium-type*, *Empetrum-Myrtillus-type*, *Myrtillus-Calluna-Cladonio-type* (Kalela, 1970), Финляндия.

География. Сообщества *Vaccinio-Pinetum* менее широко распространены в северной части Скандинавии (Kjelland-Lund, 1981), где проходит северная граница ареала союза *Dicrano-Pinion*: они чаще встречаются на территории Финляндии и, вероятно, широко распространены на севере Европейской части России. Ассоциация занимает промежуточное положение между *Cladonio-Pinetum* и зеленомошными еловыми лесами ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum*. Сообщества ассоциации Костомукшского заповедника отличаются от очень похожих норвежских сообществ *Vaccinio-Pinetum* (Kspc 61) меньшим участием лишайников в папочвенном покрове, примесью березы в древостое (*Betula pubescens* и *B. pendula*), присутствием *Lycopodium annotinum*, *Empetrum nigrum* и *Polytrichum commune*.

Заболоченные еловые леса Костомукшского заповедника относятся к порядку *Vaccinio-Piceetalia* и союзу *Vaccinio-Piceion*. Заболоченные ельники выделяются в подсоюз *Sphagno-Piceion* (Kjelland-Lund, 1981).

9.3.4. Ассоциация *Rubro chamaemori-Piceetum* K.-Lund 1962

Ассоциацию характеризуют *Listera cordata*, *Sphagnum angustifolium*. Для сообществ этой ассоциации характерно высокое постоянство и обилие видов *Vaccinio-Piceetalia*. Участие видов *Oxycocco-Sphagnetum* указывает на принадлежность заболоченных ельников к подсоюзу *Sphagno-Piceion*.

Заболоченные елово-сосновые леса Костомукшского заповедника наиболее похожи на сообщества ассоциации *Chamaemori-Piceetum*, описанной в юго-восточной Норвегии (Kjelland-Lund, 1981). Коэффициент сходства с типичной субассоциацией равен 64. Однако, сообщества Костомукшского заповедника отличаются от норвежских заболоченных лесов значительное участие сосны и различных видов кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*). Название *Chamaemori-Piceetum* требует изменения в соответствии с правилами фи-

тосоциологического Кодекса (Barkman et al., 1976). Правильным названием будет *Rubo chamaemori-Piceetum* (Korotkov et al., 1991).

Сообщества ассоциации часто приурочены к нижним пологим частям склонов холмов, вершины которых занимают сосняки ассоциации *Cladonio-Pinetum*, в результате чего в этих сообществах присутствуют виды р. *Cladonia*. Влияние сосны оказывает существенное влияние на флористический состав сообществ, что позволяет выделить отдельную субассоциацию *RP pinetosum sylvestris*.

Синонимы: *Pinetosum myrtilloso-sphagnosum* (Нешатаев, 1985), Ленинградская обл.

География. Ассоциация *Rubo chamaemori-Piceetum*, объединяющая заболоченные еловые и сосново-еловые леса Северной Европы, встречается в Норвегии, Финляндии (Kielland-Lund, 1981). Аналогичные сообщества описаны южнее как *Pineta myrtilloso-sphagnosa* (Соколов, 1931: Горьковская обл.; Нешатаев, 1985: Ленинградская обл.), куда отнесены сосняки со сфагновым покровом, часто занимающие еловые экотопы.

9.3.5. Ассоциация *Carici loliaceae-Piceetum* ass. nov.

Ассоциация объединяет прирубьевые ельники, значительно отличающиеся своим флористическим составом. Характеризующая группа видов ассоциации включает: *Carex cinerea*, *Viola epipsila*, *Equisetum palustre*, *Carex loliacea*, *Rhizomnium punctatum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Phegopteris connectilis*, *Carex disperma*. Кроме того ассоциация дифференцируется значительным участием *Comarum palustre*, *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris*.

Древостой состоит из ели с примесью березы пушистой. Довольно хорошо развит кустарниковый ярус, состоящий из подроста ели, березы и ольхи серой с примесью *Sorbus gorodkovii* и *Salix phylicifolia*. В травяном покрове преобладают *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Viola epipsila*, *Comarum palustre*. В этих лесах хорошо выражен блок видов *Vaccinio-Piceetea* (черника, брусника, линнея северная, плаун годичный, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*). Поэтому принадлежность их к классу хвойных бореальных лесов не вызывает сомнения.

Прирубьевые ельники Северной Европы описаны в юго-восточной Норвегии в асс. *Calamagrostio purpureae-Salicetum pentandrae*, относящейся к классу черноольховых лесов *Alnetea glutinosae* (Kielland-Lund, 1981). По флористическому составу и по набору преобладающих видов прирубьевые ельники Костомукшского заповедника похожи на субассоциацию *hylocomioidesum* этой ассоциации. Однако их отличает значительное участие видов *Vaccinio-Piceetea* и почти полное отсутствие видов *Alnetea glutinosae* (*Sphagnum squarrosum*, *Alnus glutinosa*, *Carex elongata*, *Mnium cinclidioides*, *Salix pentandra*). Прирубьевые сообщества более южных районов (Новгородская обл., Польша) значительно богаче по составу и отличаются большим участием видов *Alnetea glutinosae* (Коротков, 1991; Sokolowski, 1980).

9.4. Влияние пожаров на лесные сообщества

Для решения этой задачи была заложена стационарная площадь размером 18 га в южной части Костомукшского заповедника (208 квартал Каливского лесничества), включающая лесные сообщества со следами многократных пожаров XVII - XX веков.

Ландшафтная характеристика. Площадь приурочена к наиболее приподнятой части заповедника. Ландшафтная структура здесь определяется наличием крупного тектонического разлома, обозначенного на местности цепочкой озер, связанных порожистыми протоками. Разлом разбивает территорию на серию гряд с абсолютной высотой 240-260 метров с болотами в межрядовых понижениях (рис. 9.2).

В результате проведенных исследований были выделены следующие ландшафтные разности (Русанова, 1989): 1) урочища вершин и верхних частей склонов гряд, сложенных кристаллическими породами и прикрытых маломощной песчаной мореной; 2) урочища склонов гряды, преимущественно ступенчатых, завалуненных, покрытых неравномерным слоем песчаной морены от 10 до 50 см; 3) урочища озовых гряд, сложенных грубозернистыми ледниковыми отложениями; 4) урочища межрядовых понижений - логов, для которых характер-

на временная или постоянная проточность; 5) урочища плоских и вогнутых заболоченных межрядовых понижений с застойным увлажнением. Все эти элементы ландшафтной структуры представлены на стационарной пробной площади.

Датировка пожаров и геоботаническая характеристика. На пробной площади представлены сообщества, испытавшие многократное воздействие огня: в 1924 г. пожаром был охвачен участок площадью 8,4 га, в 1816 г. - 4,2 га и в 1787 г. - 5,4 га (рис. 9.2).

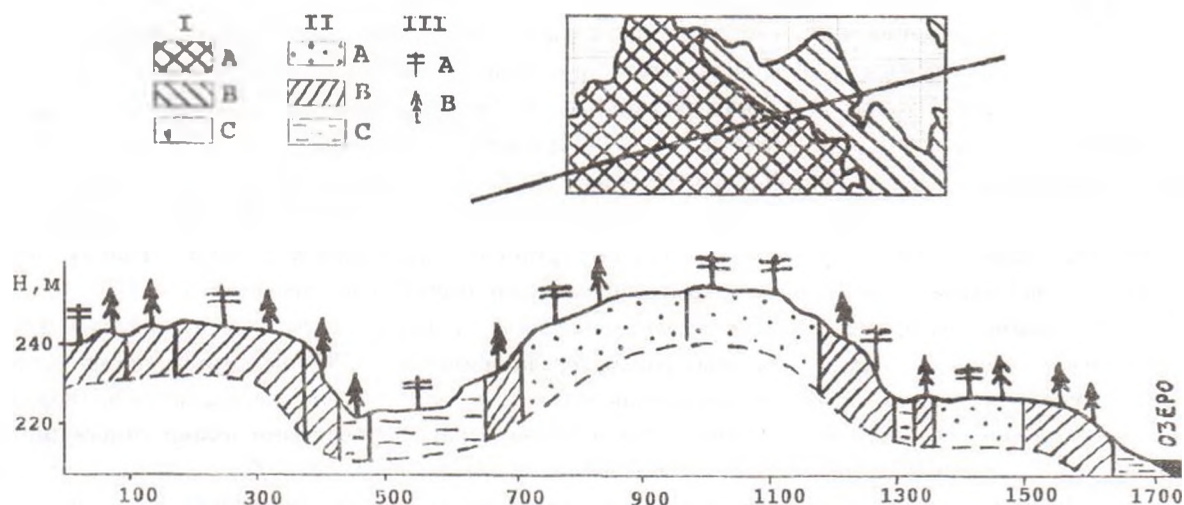


Рис. 9.2. Схема распространения пожаров на стационарной пробной площади и положение ее на гипсометрическом профиле (208 квартал Каливского лесничества). Условные обозначения: I - Гари разного возраста: А - гать 1924 года, В - гать 1816 года, С - гать 1787 года; II - Растительные ассоциации на гипсометрическом профиле: А - зеленомошно-лишайниковые и лишайниково-зеленомошные, В - зеленомошные, С - сфагновые ассоциации, III - Лесобразующие породы: А - сосна, В - ель; II - высота над уровнем моря, м

Fig. 9.2. Map of fire disturbance in the sample area and its disposition on hypsometrical profile (208 quartel of Kalivskoe lesnichestvo). Legend: I: Fire area of different age: A - 1924 year, B - 1816 year, C - 1787 year; II: Plant associations in the hypsometrical profile: A - lichen & green moss (*Cladonia* spp + *Pleurozium schreberi*), B - *Pleurozium schreberi* + *Dicranum* spp., C - *Sphagnum* spp.; III: Tree species: A - *Pinus sylvestris*, B - *Picea obovata*, II - height above sea level, m.

Урочища вершин и верхних частей склонов характеризуются высокой частотой пожаров. Пожары здесь повторялись 2-3 раза в столетие: в 1646, 1667, 1694, 1738, 1787, 1816, 1924 годах. Здесь произрастают сосновые леса паркового типа, относящиеся к ассоциации *Cladonia arbuscula-Pinetum boreale vaccinetosum myrtilli*.

В верхнем ярусе преобладает поколение деревьев сосны (*Pinus sylvestris* L.) 140-180 летнего возраста, сформированное после сильного пожара 1816 года. На стволах сосен сохранились огневые раны, полученные во время низового пожара 1924 г. Изредка встречаются сосны 380-400 летнего возраста с многочисленными огневыми ранами, несущими информацию о 7 крупных пожарах начиная с начала XXVII века. Для древостоя характерна примесь березы повислой (*Betula pendula* Roth). В подросте в незначительном количестве, но с высоким постоянством встречаются сосна, ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), осина (*Populus tremula* L.), реже - береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.), ива козья (*Salix caprea* L.). Кустарниковая синузия представлена единичными экземплярами рябины гладковатой (*Sorbus gorodkovii* Pojark.) и можжевельника (*Juniperus communis* L.). Среди кустарничков доминируют брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и вереск (*Calluna vulgaris* (L.) Hill). Участие вереска значительно увеличивается в разреженных участках леса. В примеси встречаются черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и водяника черная (*Empetrum nigrum* L.).

Синузия трав слабо выражена и имеет обедненный видовой состав. В ней встречаются единичные экземпляры золотой розги (*Solidago virgaurea* L.), луговика извилистого (*Avenella flexuosa* (L.) Drej.), иван-чая

(*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), марьяника лугового (*Melampyrum pratense* L.). В ярусе D содоминируют зеленые мхи - плеврозий Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), виды рода дикранум (*Dicranum* sp.) и кустистые лишайники из родов *Cladina* sp. и *Cladonia* sp. Распределение мхов и лишайников неравномерное. Первые преобладают в сомкнутых частях парковых сосняков, вторые - на прогалинах с разреженным древостоем.

Урочища средних частей склонов отличаются несколько меньшей частотой пожаров, чем на верхних частях склонов. Пожары здесь проходили не чаще 1-2 раз в 100 лет: в 1737, 1787, 1816 гг. В растительном покрове преобладают елово-сосновые зеленомошные леса, относящиеся к ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale*. Сосновый древостой, господствующий в верхнем ярусе, несет следы огневых ран, возникших во время последнего пожара в 1816 году. По сравнению с урочищами вершин и верхних частей склонов, здесь значительно увеличивается доля подроста ели. Его покрытие составляет от 10 до 40 %. В кустарничковой синузии доминирующие позиции принадлежат чернике и бруснике, а доля вереска существенно уменьшена. Проективное покрытие синузии трав, включающей плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.), осоку шаровидную (*Carex globularis* L.) и ортилию одностороннюю (*Ortilia secunda* (L.) Haussk.), остается относительно низким. В ярусе папочвенных мхов и лишайников господство принадлежит *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и видам рода *Dicranum*. Проективное покрытие лишайников значительно уменьшается.

Урочища нижних частей склонов, озовые гряды, а также урочища межгрядовых понижений с проточным и застойным увлажнением, судя по огневым ранам, горели примерно в 1787 году. Эти ландшафтные выделы имеют хорошее или избыточное увлажнение и очень редко (1 раз в 200-300 лет) повреждаются пожарами.

Урочища нижних частей склонов и озовых гряд покрыты сомкнутыми еловыми лесами, относящимися к ассоциации *Fu-Piceetum myrtilletosum*, с участием в первом ярусе сосны, берез повислой и пушистой, реже осины. Сосна представлена только старовозрастными деревьями (от 300 до 390 лет) с заросшими огневыми ранами, полученными во время последнего пожара в 1787 году. Часть деревьев сосны отмирает. Ель представлена несколькими поколениями, которые формируют сообщества с вертикальной сомкнутостью. В сообществе возрастает встречаемость кустарников - рябины гладковатой и можжевельника обыкновенного. В кустарничковой синузии доминирующие позиции занимают черника и брусника. К ним применяется динее северная (*Linnæa borealis* L.). Проективное покрытие синузии трав достигает 30 %, в ней сохранились - майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), седмичник европейский (*Trientalis europæica* L.), перловник понижающийся (*Melica nutans* L.), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) тайник яйцевидный (*Listera cordata* (L.) R.Br.) и другие. В синузии мхов абсолютное господство принадлежит зеленым мхам (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.). Видовой состав и ценолитическая роль лишайников сильно сокращаются.

Урочища межгрядовых понижений с проточным и застойным увлажнением повреждались пожарами в наименьшей степени, поэтому здесь сохранилась экологически обусловленная растительность климаксового типа. В понижениях с проточным увлажнением эта растительность представлена сфагновыми ельниками, относящимися к ассоциации *Carici Ioliaceae-Piceetum*, отличающейся высоким флористическим разнообразием. В синузии трав доминируют морощка (*Rubus chamaemorus* L.), голокучник обыкновенный, вейник седловатый (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и несколько видов осок. Здесь встречаются дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.) и пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soo). Растительность межгрядовых понижений с застойным увлажнением представлена сфагновыми сосняками ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. Синузия деревьев сформирована разновозрастными популяциями сосны болотной формы (*Pinus sylvestris* L. var. *nana* Pall.). В синузии кустарничков доминируют карликовая береза (*Betula nana* L.) и подбел обыкновенный (*Andromeda polifolia* L.). В состав синузии трав входят осока малоцветковая (*Carex pauciflora* Lightf.), пушица влагалистная (*Eriophorum vaginatum* L.), ситняг болотный (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.), рослянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.) и некоторые другие виды.

Население почвенных беспозвоночных. Население почвенных беспозвоночных изучали в местообитаниях, приуроченных к разным вариантам гарей: гарь 1924 года (сосняк зеленомошно-лишайниковый и сосняк зеленомошный) и гарь 1787 года (слово-сосновый лес зеленомошный и ельник зеленомошно-долгомошный).

По данным почвенных проб, доминирующими группами во всех обследованных биотопах являются пауки (*Araneida*), которые составляют 29-46% от общей численности, а также щелкуны (*Elateridae*) - 31-35%. Кроме этих групп в ельнике преобладают стафилины (*Staphylinidae*) (9%), в слово-сосновом зеленомошном лесу - сеноеды (*Copeognatha*) (18%) и личинки долгоносиков (*Curculionidae*) (5%), а в сосняке лишайниковом - сеноеды (6%) и жужелицы (*Carabidae*) (5%). Доля моллюсков (*Mollusca*), дождевых червей (*Lumbricidae*) и котянок (*Lithobiidae*) всюду низка. Эти животные, в основном, обитатели подстилки, которая слабо развита в исследуемых лесных биотопах. По данным учетов в ловушках, среди герпетобионтов во всех местообитаниях доминируют пауки (13-31%), жужелицы (24-58%) и стафилины (9-26%). В сосняке лишайниковом заметную долю составляют жуки-долгоносики (11%). Во всех местообитаниях преобладают фитофаги и хищники, а обилие сапрофагов невелико.

Достоверные различия в суммарной численности и динамической плотности почвенных беспозвоночных прослеживаются на гарях разного типа прослеживаются при сравнении крайних вариантов местообитаний - сосняка зеленомошно-лишайникового и ельника зеленомошно-долгомошного (Потапова, 1989). Первый вариант отличается относительно низкими значениями этих показателей (88,9 экз/м², 3,3 экз/10 ловушко-суток), второй - наиболее высокими (190,0 экз/м², 5,1 экз/10 ловушко-суток). Высокие значения численности и динамической плотности беспозвоночных нижних частей склонов объясняется тем, что сообщества этих урочищ менее трансформированы пожарами. Здесь сохранились запасы растительных остатков (подстилка разной степени разложения), являющиеся пищевой базой и средой размножения для этих животных.

Исследования стационарной площади в районе оз. Каливо показали, что наибольшей частотой пожаров отличаются урочища, расположенные на повышенных элементах рельефа. Увеличение частоты пожаров приводит к следующим последствиям: 1) в сообществах резко ослабевает роль основного эдификатора северотасжских лесов (ели сибирской) и существенно усиливаются позиции сосны; 2) из состава ценозов практически полностью исчезает синюзия трав, а господствующие позиции в напочвенном покрове переходят к синузиям лишайников, мхов и кустарничков; 3) обедняется население почвенных беспозвоночных; 4) формируются своеобразные орнитокомплексы, связанные с послепожарными парковыми сосняками (Кулшова и др., 1996).

9.5. Послепожарные сукцессии растительности

Сукцессии лесных ценозов, испытавших нарушения пожарами разной (от 20 до 250 летней) давности, удалось проследить на примере четырех пробных площадей, заложенных в пределах долинного ландшафта на расстоянии 100-900 м от реки Каменной (рис. 9.3).

По результатам исследований выделено два варианта пространственных рядов послепожарных сосняков, которые из-за сходства почвообразующих пород и положения в рельефе (вершины, верхние и средние части склонов) можно трактовать как временные последовательности. Существенными факторами, определяющими направление пирогенных сукцессий, являются повторяемость пожаров и размеры гарей.

По *первому варианту* развитие послепожарных смен происходит после многократных и частых пожаров, охватывавших большие площади (порядка 10² - 10³ га). Частые пожары лишают восстанавливающиеся здесь сообщества собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов, а значительная площадь нарушений препятствует достаточному заносу семян с других территорий в связи с ограниченными возможностями их распространения.

На начальных этапах смены, в первые десятилетия после пожара (гарь 1968 года, пробная площадь N1) формируются сильно разреженные парковые сосняки вересковые зеленомошно-лишайниковые (ассоциация *Cladonio arbuscula-Pinetum boreale typicum*), а также лишенные древостоя вересковые лишайниковые пустоши с возобновлением сосны.

В древостое сохраняется небольшая доля здоровых, оправившихся после пожара, генеративных деревьев сосны с диаметром стволов от 12 до 48 см. Их плотность составляет 30-40 деревьев на 1 га. Наиболее старые деревья имеют возраст 350-390 лет. На старых деревьях хорошо заметны следы 6-7 пожаров, прошедших здесь начиная с начала XVII века. Незначительную долю составляют ослабленные, сильно ослабленные усыхающие старовозрастные деревья с диаметром стволов 32-48 см. Небольшую долю составляют сухостойные и ветровальные деревья сосны среднего и большого диаметра (16 - 40 см), погибшие в результате пожара 1968 года. Деревья сосны с диаметром стволов менее 8-16 см практически полностью сгорели.

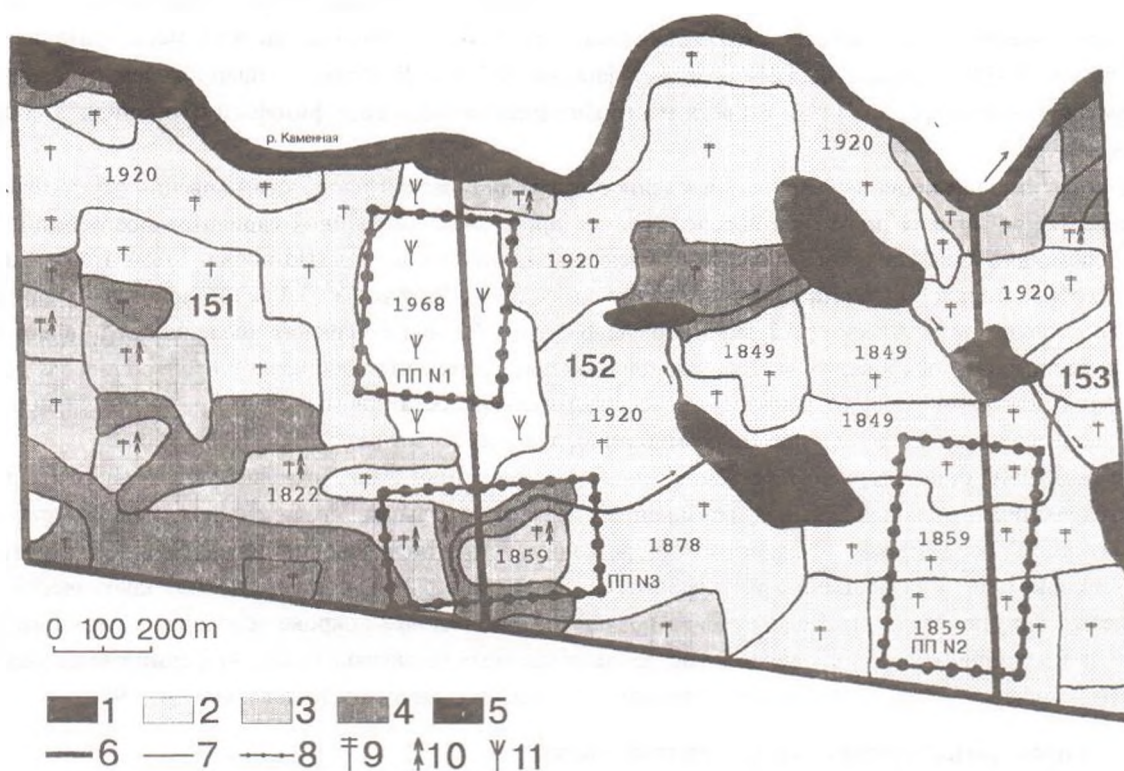


Рис. 9.3. Схема размещения пробных площадей на территории, относящейся к флювиогляциальному пологоувалистому ландшафту у реки Каменной. Условные обозначения: 1 - реки и озера, 2 - зеленомошно-лишайниковые ассоциации, 3 - зеленомошные ассоциации, 4 - сфагновые ассоциации, 5 - пойменные луга, 6 - границы кварталов, 7 - границы выделов, 8 - границы пробных площадей, 9 - древостои с доминированием сосны, 10 - древостои с доминированием ели, 11 - участок гари 1968 года. Цифрами на карте показаны номера кварталов и годы последних пожаров.

Fig. 9.3. The locations scheme of the sample areas in fluvio-glacial gentle-hill landscape near river Kamennaya. Legend: 1 - lakes and rivers, 2 - *Cladonia spp.* + *Pleurozium schreberi* associations, 3 - *Pleurozium schreberi* + *Dicranum spp.* associations, 4 - *Sphagnum spp.* associations, 5 - flood meadow, 6 - boundaries of quartels, 7 - boundaries of forest contours, 8 - boundaries of the sample area, 9 - stands of *Pinus sylvestris* trees, 10 - stands of *Picea obovata* trees, 11 - area of fire 1968 year. Number of quartels and years of last fire is marked in the map by figure.

После пожаров происходит активное возобновление сосны, численность подроста которой в настоящее время составляет более 50 тысяч экземпляров на 1 га. В условиях свежей гари возобновление ели, березы, осины происходит слабо (численность подроста составляет 100-200 штук/га, табл. 9.1). В синузии кустарничков господствующие позиции занимает вереск, к которому примешивается в небольших количествах брусника. Отдельными пятнами встречается черника, водяника и толокнянка (табл. 9.2). Синузия трав слабо выражена и представлена только единичными экземплярами *Solidago virgaurea* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Diphysastrum complanatum* (L.) Holub, *Avenella flexuosa* (L.) Drej. Самой

разнообразной оказывается сингузия лишайников (9-12 видов). Наиболее характерными видами лишайников являются: *Cladonia phyllophora* Hoffm., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. pleurota* (Flk.) Schaer., *Cladina rangiferina* (L.) Harm. и др. (Табл. 9.2) В сингузии мхов занимающей подчиненное положение, заметное участие принимают *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., дикрантум (*Dicranum scoparium* Hedw.).

На первом этапе послепожарной сукцессии бедный песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом определяет доминирование в сообществе наиболее олиготрофных видов: сосны - в древесной сингузии, вереска - в кустарничковой, кладоний - в ярусе мхов и лишайников. Достаточно длительное время продолжается распад поврежденного пожаром древостоя сосны, что приводит к формированию мозаики ветровально-почвенных комплексов (ВПК), представленные стволами, вывальными ямами и буграми. Несмотря на то, что на первом этапе сукцессии вывалов мало (всего 40-50 штук на 1 га), в сообществе они создают дополнительную мозаику, которая дифференцировано используется растениями для приживания. Так, встречаемость возобновления сосны в западинах составляет 60%, на незатронутых вывалами субстратах - 36%, на комлях - всего 29%. Незначительное возобновление березы и ели встречается только в западинах. Видимо, на первых этапах сукцессии, западины отличаются повышенной влажностью. В кустарничковой сингузии виды с относительно высокой требовательностью к водообеспеченности (черника, водяника) (Цыганов, 1983) предпочитают приживаться в вывальных ямах, а малотребовательные виды (толокнянка, вереск, брусника) активно осваивают более сухие элементы ВПК (табл. 9.3).

На втором этапе (гарь 1920 года, пробная площадь N1) формируется ступенчато-разновозрастный сосняк, который также относится к ассоциации *Cladonia arbuscula-Pinetum boreale typicum*. Максимальную численность (400-500 штук/га) имеют тонкомерные виргинильные и молодые генеративные деревья сосны с диаметром стволов 8-12 см, появившиеся после пожара 1920 года (табл. 9.1, рис. 9.4). Снижение жизненного состояния и постепенное отмирание старых генеративных деревьев среднего и большого диаметра приводит к сильному уменьшению их численности. В сообществе формируется среднесомкнутый ярус подроста (рис. 9.4), который преобразуя световой режим в нижних ярусах леса, определяет следующие изменения в напочвенном покрове:

1) среди кустарничков возрастает участие брусники, водяники, черники, доля вереска заметно уменьшается. Черника и водяника на этом этапе сукцессии способны осваивать не только западины, но и стволы с вывальными буграми (табл. 9.3);

2) сингузия трав почти полностью выпадает из состава сообществ;

3) в ярусе D возрастает относительная доля мхов и уменьшается доля лишайников (табл. 9.2).

На третьем этапе сукцессии (134 год развития сообщества после пожара, пробная площадь N2) в древостое преобладают молодые и средневозрастные генеративные деревья сосны диаметром 16-24 см, имеющие возраст 130-140 лет (гарь 1858 года) (табл. 9.1). Верхний полог, формируемый генеративными деревьями, имеет разреженную структуру (рис. 9.5). Детальное картирование этих сообществ показало, что ступенчатая структура древостоя приурочена к ВПК (рис. 9.6). Это явление можно объяснить тем, что на песчаном субстрате выживание сосны выше там, где в почвенном покрове сохранились корневые ходы от прежнего поколения леса. При сведении сообществ (в т.ч. при пожарах) корневые ходы обычно заплывают песком и уплотняются. Этот субстрат мало пригоден для поселения деревьев. Сосны, пережившие пожар, сохранили под собой в почвенном покрове ризотектонику, которая интенсивно используется корнями молодых растений (Погребняк, 1968). В результате формируется контактно-групповое размещение популяций сосны в послепожарных сообществах (рис. 9.6). Видовой состав напочвенного покрова существенных изменений не перетерпел. Происходит только его пространственное перераспределение по элементам мозаики леса. На участках со сгущениями древостоя доминирующее положение принадлежит зеленым мхам и кустарничкам (бруснике, чернике и водянике), в прогалинах леса с повышенной освещенностью господствуют лишайники - *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Hale et W.Culb., *Cladonia stellaris* (Opiz) Brodo., *Cladonia uncialis* (L.) Wigg. (табл. 9.2). Описанные здесь сосновые сообщества относятся к субассоциации *Cladonia-Pinetum vaccinetosum myrtilli*.

Таблица 9.1. Онтогенетическая структура популяций древесных растений в послепожарных сообществах на разных этапах сукцессионной смены. Костомукшский заповедник, 1992-1993 год

Ontogenic structure of tree populations (steam/ha) in postfire communities on the different stages of succcessions. Kostomukshsky Nature Reserve, 1992-1993 years.

Виды	Число особей на 1 га по онтогенетическим состояниям						Всего особей
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
Первый вариант послепожарной сукцессии							
Сосняк по гарю 1968 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	18875	40000	186	-	22	39	59122
<i>Picea obovata</i>	-	85	-	-	-	-	85
<i>Betula pubescens</i>	-	50	-	-	-	-	50
<i>Populus tremula</i>	-	150	-	-	-	-	150
Сосняк по гарю 1920 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	2440	4094	2352	11	16	8913
<i>Picea obovata</i>	-	128	29	5	-	-	162
<i>Betula pubescens</i>	-	130	133	6	2	4	275
<i>Populus tremula</i>	-	190	-	-	-	-	190
Сосняк по гарю 1858 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	92	156	1016	272	8	1544
<i>Picea obovata</i>	-	12	3	8	1	-	24
<i>Betula pubescens</i>	-	88	25	9	5	3	130
<i>Populus tremula</i>	-	8	-	-	-	-	8
Второй вариант послепожарной сукцессии							
Ельник по гарю 1822 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	5	32	37
<i>Picea obovata</i>	49	231	266	334	171	9	1060
<i>Betula pubescens</i>	-	543	77	90	133	122	965
<i>Populus tremula</i>	20	-	-	-	-	-	20
<i>Salix caprea</i>	37	-	-	-	-	22	59
<i>Sorbus glabrata</i>	80	1300	20	-	-	-	1400
Ельник по гарю 1773 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	12	22	34
<i>Picea obovata</i>	101	428	1024	296	252	72	2173
<i>Betula pubescens</i>	-	4	16	8	104	108	240
<i>Populus tremula</i>	-	24	-	20	36	84	164
<i>Salix caprea</i>	-	-	-	-	-	24	24
<i>Sorbus glabrata</i>	3	1044	5	-	-	-	1052

Таким образом, в настоящее время на части территории заповедника, подвергавшейся частым и крупным пожарам в прошлом, формируются монодоминантные сосновые леса субклимаксного типа. Об этом свидетельствует разновозрастная структура популяций сосны и пространственная разобщенность ее возрастных локусов.

Основным механизмом сукцессии является постоянное преобразование экотопа, выражающееся в увеличении мощности подстилки (горизонта A_0) и накоплении разлагающейся древесины. Так, если на гарю 1968 года толщина подстилки составляла 0,3-0,8 см, на гарю 1920 года - 1,0-1,8 см, то в сосняках по гарю середины XIX века мощность подстилки достигает 4,5-5 см. Важным элементом преобразования экотопа является постоянное

образование вывалов, что приводит к увеличению мозаичности живого напочвенного покрова и появлению условий для возобновления новых видов. О потенциальной возможности возобновления ели в сосняках этого типа свидетельствует единственный подрост этого вида, причем плотность подроста тесно связана с расстоянием от источника семян. Так, плотность подроста ели в сосняке лишайниково-зеленомошном, сформировавшемся после пожара 1858 г., на расстоянии 20 метров от прирубьевого ельника (источник семян) составляет 4,1 тыс. штук/га, 60 м - 2,5, 100 м - 1,5, 150 м - 0,7, 200 м - 0,3 тыс. штук/га.

Второй вариант сукцессии характерен для сообществ, которые в прошлом испытывали пожары не чаще 1 раза в 100-200 лет, а площадь нарушений, ими вызванная, относительно невелика (пробные площади N3 - 151-152 кварталы, N4 - 145 квартал). При низкой частоте пожаров в сообществах успевает сформироваться генеративное поколение популяций ели и других поздне-сукцессивных видов, диаспоры которых заносятся в ценозы с близлежащих неповрежденных пожаром окружающих территорий.

Таблица 9.2. Встречаемость видов (в %) в послепожарных сообществах разного возраста. Костомукшский заповедник. 1992-1993 года.

Frequency of plant species (%) in postfire communities of different ages. Kostomukshsky Nature Reserve, 1992 - 1993 years.

Названия растений по ярусам и сингузиям	Сообщество				
	Сосняк по гари 1968 года	Сосняк по гари 1920 года	Сосняк по гари 1858 года	Ельник по гари 1822 года	Ельник по гари 1773 года
	Квартал				
	151-152	151	152-153	151	145
	Количество описаний				
	21	13	24	6	7
1	2	3	4	5	6
ЯРУС А					
Общее проективное покрытие, %	10	20	30	45	50
<i>Синузия деревьев:</i>					
проективное покрытие, %	10	20	30	45	50
<i>Betula pendula</i> Roth.	-	-	13	33	29
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	-	-	17	100	100
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	-	-	13	100	100
<i>Pinus sylvestris</i> L.	43	92	96	83	43
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	-	17	71
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	17	29
ЯРУС В					
Общее проективное покрытие, %	20	40	25	10	20
<i>Синузия деревьев:</i>					
проективное покрытие, %	20	40	25	10	20
<i>Betula pendula</i> Roth.	24	8	13	-	-
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	24	31	29	50	14
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	-	-	67	100	100
<i>Pinus sylvestris</i> L.	81	92	100	-	-
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	17	-
<i>Синузия кустарников:</i>					
проективное покрытие, %	<1	-	-	<1	1
<i>Juniperus communis</i> L.	-	-	-	17	-
<i>Sorbus gorodkovii</i> Pojark.	-	-	-	50	14
ЯРУС С					
Общее проективное покрытие, %	55	60	40	70	30
<i>Синузия деревьев:</i>					

Таблица 9.2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	
проективное покрытие, %	10	5	5	5	1	
<i>Betula pendula</i> Roth.	-	-	4	17	-	
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	33	-	13	33	14	
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	62	62	29	83	40	
<i>Pinus sylvestris</i> L.	86	38	92	-	-	
<i>Populus tremula</i> L.	29	-	8	17	57	
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	-	14	
Синузия кустарников:						
проективное покрытие, %	<1	<1	-	5	<1	
<i>Juniperus communis</i> L.	-	-	-	-	14	
<i>Salix phylicifolia</i> L.	10	-	13	-	-	
<i>Sorbus gorodkovii</i> Pojark.	-	-	-	100	100	
Синузия кустарничков:						
проективное покрытие, %	35	55	35	40	10	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	48	-	-	-	-	
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	81	85	83	-	-	
<i>Empetrum nigrum</i> L.	52	92	100	33	-	
<i>Ledum palustre</i> L.	-	-	17	17	-	
<i>Linnaea borealis</i> L.	-	-	-	100	100	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	57	69	88	100	100	
<i>V. uliginosum</i> L.	29	-	21	-	-	
<i>V. vitis-idaea</i> L.	100	100	96	100	100	
Синузия трав:						
проективное покрытие, %	5	-	<1	20	20	
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	10	-	-	-	-	
<i>Carex globularis</i> L.	-	-	-	17	71	
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	19	-	-	-	14	
<i>Diphysastrum complanatum</i> (L.) Holub	14	-	-	-	-	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	29	
<i>Googyera repens</i> (L.) R.Br.	-	-	-	67	57	
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej	10	-	-	83	100	
<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.	-	-	-	-	43	
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	-	-	86	
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-	-	-	67	86	
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	-	-	100	100	
<i>Melampyrum pratense</i> L.	-	10	-	17	100	
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	-	-	-	-	100	
<i>Oxalis acetosella</i> L.	-	-	-	-	71	
<i>Solidago virgaurea</i> L.	19	-	-	33	71	
<i>Trientalis europaea</i> L.	-	-	-	-	100	
ЯРУС D						
Общее проективное покрытие, %	-	60	100	90	80	95
Синузия мхов:						
проективное покрытие, %	25	60	40	70	90	
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Swaegr.	-	-	-	-	43	
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmid. ex Schreb.) Loeske	-	-	-	-	57	
<i>Brachythecium reflexum</i> (Starce in Web. et Mohr) Shimp.	-	-	-	-	14	
<i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.	-	-	8	-	-	
<i>Calypogeia neesiana</i> (C. Mass. et C. Arest.) K. Muell.	-	-	-	-	29	
<i>Dicranum congestum</i> Brid.	-	-	-	-	29	
<i>D. fuscescens</i> Turn.	-	-	-	-	14	
<i>D. polysetum</i> Michx.	67	8	92	-	14	
<i>D. scoparium</i> Hedw.	-	100	50	83	100	
<i>Funaria hydrometrica</i> Hedw.	29	-	17	-	14	
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.	-	-	4	100	100	

Таблица 9.2. (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) Evans	-	-	-	-	14
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Shimp. in B.S.G.	-	-	-	-	14
<i>P. lactum</i> Schimp. in B.S.G.	-	-	-	-	14
<i>Pleurozium schreberi</i> (Sm.) Mitt.	81	100	96	83	100
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	19	-	8	-	29
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	-	-	-	50	100
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	76	-	33	-	-
<i>P. piliferum</i> Hedw.	29	-	38	-	-
<i>P. strictum</i> Brid.	-	-	-	-	14
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	-	-	-	100	43
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.Kop.	-	-	-	17	-
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	14
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	-	-	-	-	29
<i>S. flexuosum</i> Dozy et Molk.	-	-	-	33	14
<i>S. girgensohnii</i> Russ.	-	-	-	-	14
<i>S. russowii</i> Warnst.	-	-	-	-	43
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	-	-	-	-	29
Синузия лишайников:					
проективное покрытие, %	35	40	50	10	5
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	10	23	54	-	-
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	48	23	92	-	-
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	86	85	83	-	-
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	71	-	71	-	-
<i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hale et W.Culb.	-	85	-	-	-
<i>Cladonia pleurota</i> (Flk.) Schaer.	71	23	25	-	-
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Harm.	86	100	96	17	-
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Hale et W.Culb.	81	100	92	-	-
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) Wigg.	43	15	63	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	-	-	8	67	-

Наиболее часто второй вариант сукцессии отмечался рядом с долинами рек и ручьев, которые во время пожаров являются убежищами поздне-сукцессивных видов. Начальные этапы смен протекают сходным образом. К 170-летнему возрасту (гарь 1822 года) в первом ярусе появляются генеративные деревья ели, ивы козьей и берез (табл. 9.1). В результате в сообществе формируется собственный источник семян этих видов. Среди кустарников можно обнаружить виды, которые были утрачены во время пожаров - рябину и можжевельник. В почвенном покрове начинает формироваться синузия трав. В синузии мхов доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и видам рода *Dicranum*. В это время в составе сообществ появляются сфагновые мхи (табл. 9.2). Сообщества на этом этапе смены можно отнести к ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale*.

К 200-220 годам в послепожарных сообществах (гарь 1773 года, пробная площадь N4) происходят существенные преобразования. Во-первых, в результате отмирания старых деревьев в почвенном покрове образуется бугрово-западинный микрорельеф (рис. 9.7). Он сформирован вывалами разного времени. На 100 м² поверхности леса можно насчитать более 50 вывалов разных размеров и разной степени разложения. В этих сообществах мощность гумусового горизонта достигает 5 и более см. В результате увеличивается влажность и плодородие почвы. Во-вторых, в сообществе появляются виды с относительно высокой требовательностью к почвенным условиям. Так, в синузии деревьев существенно увеличивается встречаемость мезотрофных видов - ивы козьей и осины (табл. 9.1, 9.2).

В синузии трав появляются и увеличивают свое участие виды, утраченные во время пожаров - тайник яйцевидный, гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R.Br.), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), ожика волосистая (*Juzula pilosa* (L.) Willd.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), плаун го-

дичный (табл. 9.2). В синузии мхов появляются виды рода *Sphagnum*, приуроченные в основном к влажным понижениям микрорельефа - вывальным ямам (табл. 9.2, 9.3). Увеличивается встречаемость *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и *Polytrichum commune* Hedw. Появляются новые виды - *Aulaconnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Barbilophozia barbata* (Schmid. ex Schreb.), Loeske, *Brachythecium reflexum* (Starce in Web. et Mohr) Shimp., *Calypogeia neesiana* (C.Mass. et Carest.) K.Muell., *Dicranum congestum* Brid. и др.

Таблица 9.3. Распределение встречаемости (%) видов по элементам ветровально-почвенных комплексов (1 - перегнивающие стволы, 2 - бугры, 3 - вне вывалов, 4 - западины) на разных этапах сукцессионных смен лесной растительности

Frequency of plant species (%) in different elements of treefalls uprooting complex (1 - decaying trunks, 2 - treefalls mounts, 3 - beyond treefalls uprooting, 4 - treefalls pits) in different stages of postfire forest successions.

Виды	Сообщество															
	Сосняк по гарю 1968 года				Сосняк по гарю 1920 года				Сосняк по гарю 1858 года				Ельник по гарю 1773 года			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Синузия деревьев																
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	5	-	-	-	5	-	-	-	-	5	10	-	-
<i>Pinus sylvestris</i>	-	29	36	62	15	-	-	5	5	-	-	5	-	-	-	-
<i>Picea obovata</i>	-	5	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	25	10	-	5
<i>Populus tremula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	5
Синузия кустарничков																
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	10	38	9	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calluna vulgaris</i>	-	43	77	48	25	5	50	35	-	5	48	19	-	-	-	-
<i>Empetrum nigrum</i>	-	10	-	34	70	90	30	90	58	53	-	71	-	-	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	5	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	-	5	30	15	-	60	29	34	30	62	25	29	79	67
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	25	91	73	77	99	85	99	85	96	99	99	95	90	76	79	57
Синузия трав																
<i>Carex globularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	-	-
<i>Goodyera repens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	7	-
<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	38
<i>Linnaea borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	43	21	24
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	7	10
<i>Luzula pilosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-
<i>Lycopodium annotinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	29	-	10
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	14	29	19
<i>Melampyrum pratense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	7	-
<i>Orthilia secunda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	50	19
<i>Solidago virgaurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	10
<i>Trientalis europaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	5	14	14
Синузия мхов																
<i>Aulaconnium palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	10	-	-
<i>Dicranum polysetum</i>	-	-	-	10	10	10	15	30	24	-	17	90	40	33	14	10
<i>Dicranum scoparium</i>	-	38	-	-	60	45	10	50	86	82	26	29	-	5	-	-
<i>Dicranum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	9	10	-	-	-	-
<i>Funaria hydrometrica</i>	5	29	-	48	20	25	-	40	10	10	-	-	-	5	-	-
<i>Hepaticca sp.</i>	-	-	-	-	5	5	-	-	24	5	-	14	-	5	-	-
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	70	71	79	38
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	14	5	14	75	75	85	99	96	99	99	99	99	90	93	52
<i>Polytrichum commune</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	19	64	86
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-	62	27	62	5	5	-	10	-	-	-	-	-	10	-	-
<i>Polytrichum piliferum</i>	-	67	5	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum sp.</i>	-	10	-	10	-	-	-	10	-	5	-	-	-	-	-	-
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	5	10	-	21	24
<i>Sphagnum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	43
Синузия лишайников																
<i>Cetraria islandica</i>	-	-	-	-	5	-	10	5	-	-	9	-	-	-	-	-

Таблица 9.3. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Cladina stellaris</i>	-	-	-	-	5	5	35	10	10	10	17	14	-	-	-	-
<i>Cladonia coccifera</i>	5	29	9	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia phyllophora</i>	65	53	91	38	5	5	10	-	19	5	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia furcata</i>	10	-	23	14	-	15	-	-	43	24	-	-	-	-	-	-
<i>Cladina mitis</i>	75	72	99	72	85	35	60	40	53	14	30	10	-	-	-	-
<i>Cladina rangiferina</i>	10	34	55	53	90	60	60	65	96	72	96	76	-	-	-	-
<i>Cladonia uncialis</i>	-	29	41	10	10	-	10	10	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia sp.</i>	90	77	55	35	45	25	-	5	57	14	-	-	5	5	-	-
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	-	14	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

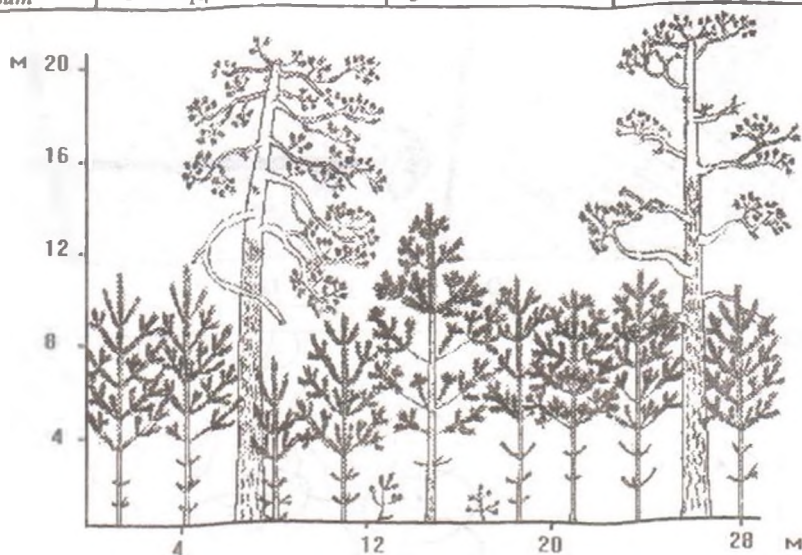


Рис. 9.4. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1920 года. Квартал 151
 Fig. 9.4. Profile diagram of pine forest growing after fire of 1920 year. Quartel 151.

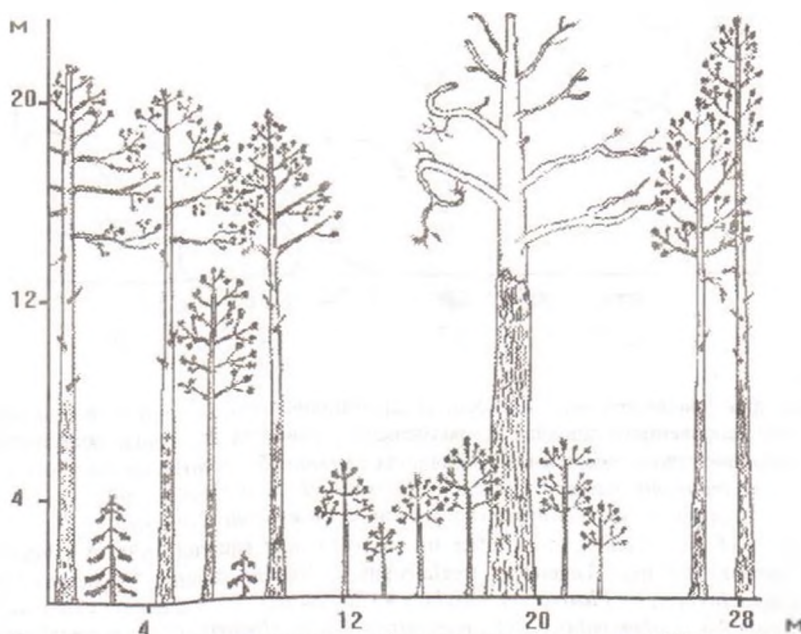


Рис. 9.5. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1858 года. Квартал 153
 Fig. 9.5. Profile diagram of pine forest growing after fire of 1858 year. Quartel 153.

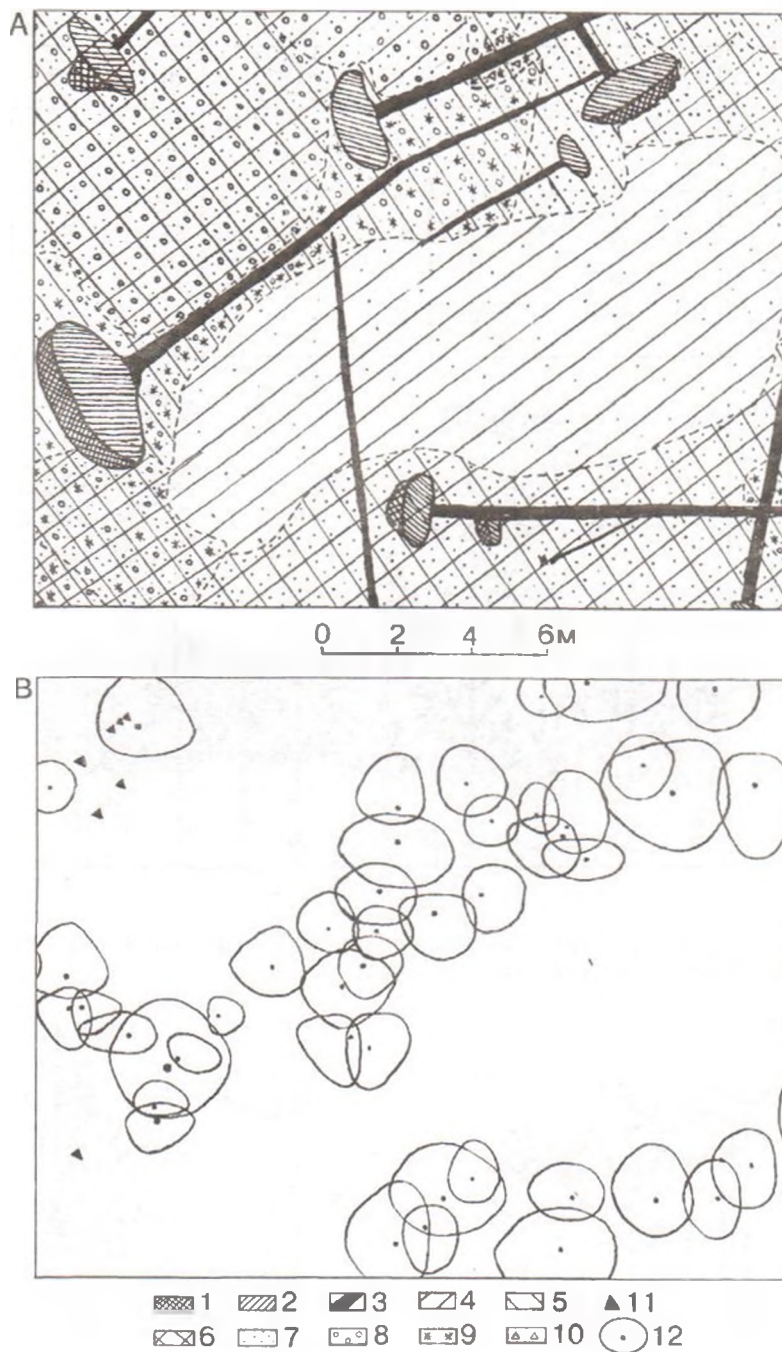


Рис. 9.6. Горизонтальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1858 года (квартал 153). А - горизонтальная структура напочвенного покрова. В - размещение древостоя. Условные обозначения: 1 - западина, 2 - бугор, 3 - перегнивающие стволы деревьев, 4 - виды рода *Cladonia*, 5 - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pleurozium schreberi* + *Cladina* spp., 7 - *Vaccinium vitis-idaea*, 8 - *Vaccinium myrtillus*, 9 - *Empetrum nigrum*, 10 - *Ledum palustre*, 11 - подрост *Pinus sylvestris*, 12 - проекции основания стволов и крон деревьев *Pinus sylvestris*.

Fig. 9.6. Horizontal structure of pine forest growing after fire of 1858 year (quartel 153). А - horizontal structure of ground vegetation. В - distribution of trees. Legend: 1 - treefalls pits, 2 - treefalls mounts, 3 - decayng trunks of trees, 4 - *Cladonia* spp., 5 - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pleurozium schreberi* + *Cladina* spp., 7 - *Vaccinium vitis-idaea*, 8 - *Vaccinium myrtillus*, 9 - *Empetrum nigrum*, 10 - *Ledum palustre*, 11 - regrowth of *Pinus sylvestris*, 12 - horysntal projection of stems bases and crown of *Pinus sylvestris*.

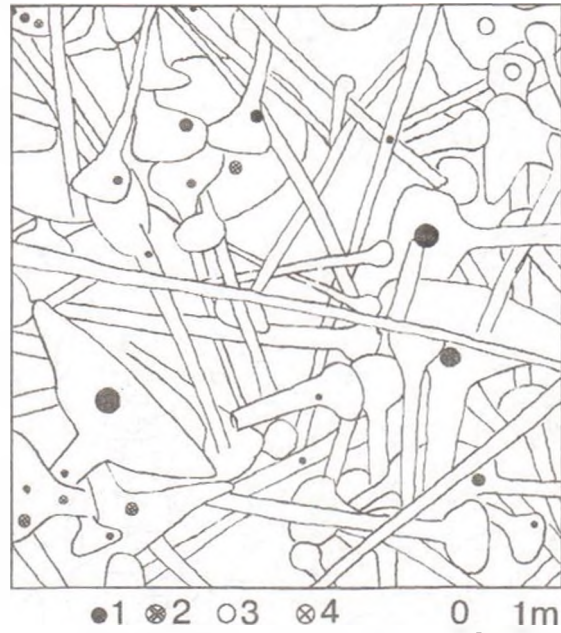


Рис. 9.7. Горизонтальная структура почвенного покрова в ельнике, сформированном по гари 1773 года (фрагмент пробной площади N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения: 1 - основания стволов ели, 2 - березы, 3 - осины, 4 - ивы козьи. Линиями показаны контуры вывалов деревьев разной давности.

Fig. 9.7. Horizontal structure of ground vegetation in spruce forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - stems bases of *Picea obovata*, 2 - *Betula* spp., 3 - *Populus tremula*, 4 - *Salix caprea*. Uneven-aged treefalls uprooting projection are shown by lines

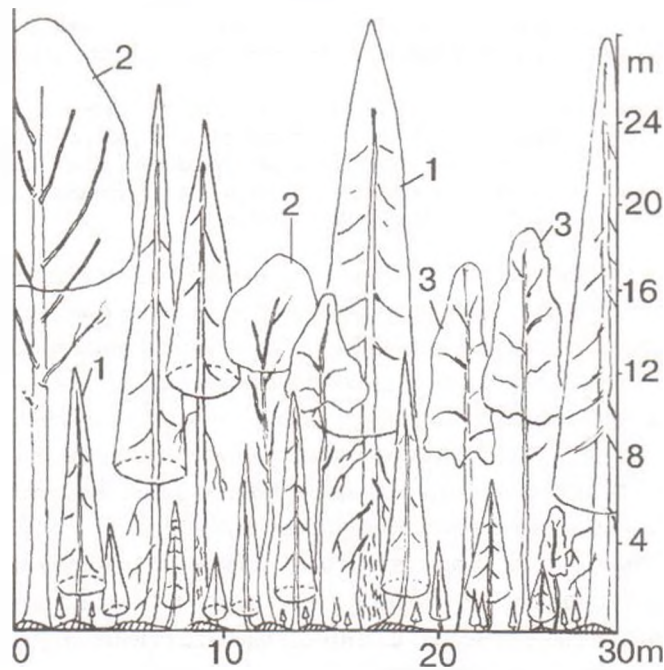


Рис. 9.8. Вертикальная структура послепожарного сообщества, сформированного по гари 1773 года (фрагмент пробной площади N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения: 1 - *Picea obovata*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Betula pubescens*.

Fig. 9.8. Profile diagram of forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - *Picea obovata*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Betula pubescens*.

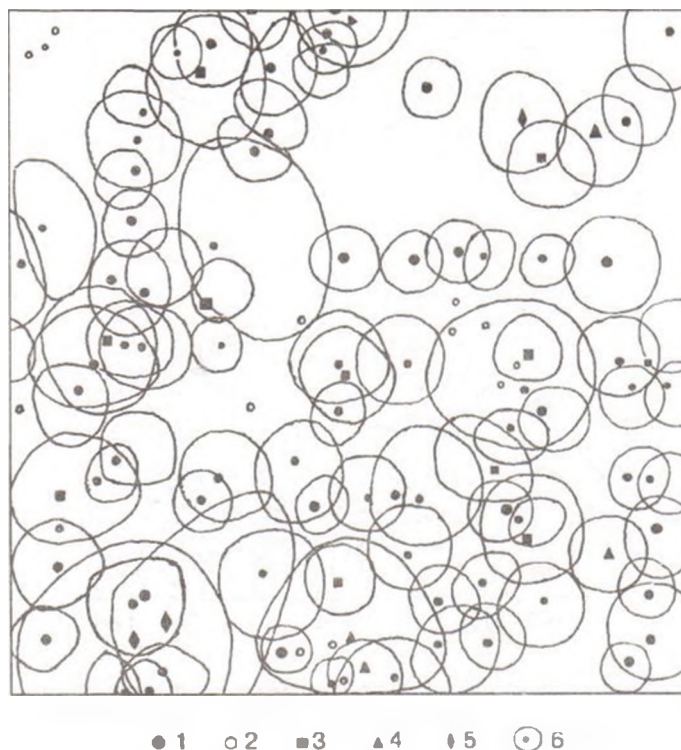


Рис. 9.9. Фрагмент карты размещения деревьев послепожарного сообщества, сформированного на гаре 1773 года (Пробная площадь N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения 1 - основания стволов *v - g* особей ели, 2 - основания стволиков *j - im* особей ели, 3 - основания стволов *v - g* особей березы пушистой, 4 - основания стволов *g* особей сосны, 5 - основания стволов *v - g* особей осины, 6 - проекции крон взрослых деревьев. Площадь фрагмента - 400 м².

Fig. 9.9. Fragment of horysontal projection of trees in forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - stems bases of virginile and reproductive plants of *Picea obovata*, 2 - stems bases of juvenile and immature plants of *Picea obovata*, 3 - stems bases of virginile and reproductive plants *Betula pubescens*, 4 - stems bases of reproductive plants of *Pinus sylvestris*, 5 - stems bases of virginile and reproductive plants of *Populus tremula*, 6 - horysontal projection of crown of reproductive trees. Square - 400 m².

Проективное покрытие синузии лишайников резко уменьшается. Сохранившиеся лишайники чаще всего приурочены к перегнивающей древесине ВПК (табл. 9.3). В-третьих, из состава верхнего яруса сообществ продолжает выпадать сосна, а также полностью прекращается ее возобновление в связи с ухудшением световой обстановки под пологом мелколиственно-еловых древостоев и отсутствием подходящих микроместообитаний. Одновременно в ценозах восстанавливается нормальный оборот поколений основного эдификатора северотаскжных лесов - ели сибирской. Об этом свидетельствует существенное увеличение численности ее популяции и преобразование инвазионного онтогенетического спектра в полночленный (табл. 9.1). Ее популяции увеличивают вертикальную и горизонтальную сомкнутость ценозов (рис. 9.8, 9.9).

Восстановление нормального оборота поколений и формирование устойчивой онтогенетической структуры популяции ели стало возможным благодаря восстановлению структуры почвенного покрова и появлению ниш возобновления ели - перегнивающих колод. С этим связано увеличение численности подростка ели в 20 и более раз в разновозрастных ельниках по сравнению с ценозами начальных этапов сукцессии (табл. 9.1). Таким образом, сосновые леса заповедника, расположенные рядом с долинами рек и ручьев, имеют постоянный приток семян позднесукцессивных видов, которые способны к 200-300-летнему возрасту сформировать сообщества климаксового типа, относящиеся к ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum*.

9.6. Послепожарные демутации населения почвенных беспозвоночных

Население почвенных беспозвоночных (мезофауна) изучали в 1992-93 гг. в 6 лесных формациях, приуроченных к годам 1968, 1920, 1849 и 1773 гг. и характеризующихся разной длительностью послепожарного восстановления: 1) 24 года (разреженные парковые сосняки с вересковыми зеленомошно-лишайниковыми пустошами - С24), 2) 73 года (сосновый лес - С73), 3) 115 лет (слово-березово-сосновый лес - ЕС115), 4) 143 года (субклимаксный сосновый лес - С143), 5) 143 года (еловый лес - Е143), 6) 220 лет (климаксный еловый лес - Е220).

Согласно результатам ландшафтно-геоботанического анализа, указанные биотопы могут быть объединены в 2 пространственных ряда, отражающих временную динамику восстановления нарушенных пожаром лесных сообществ данного региона. Ранние стадии этих пирогенных сукцессий сходны как по микроклиматическим показателям (осветленные, сухие и хорошо прогреваемые участки), так и по лесорастительным условиям (возобновление соснового леса). Поэтому в нашем материале исходной точкой для обоих сукцессионных рядов принимается молодой сосняк С24. 1-й ряд, заканчивающийся формированием субклимаксного соснового леса, представлен тремя биотопами: С24, С73, С143. Каждый из них занимает профиль мезорельефа, проходящий от реки Камской с севера на юг, в котором обследованы вершины гряд, склоны гряд северной и южной экспозиций и понижения между ними. 2-й сукцессионный ряд, заканчивающийся развитием климаксного ельника, охарактеризован по сборам в 4 местообитаниях: С24, ЕС115, Е143 и Е220. В обоих рядах увеличение возраста древостоя и смыкание кроны сопровождаются снижением освещенности и прогрева подстилочно-почвенного яруса, возрастанием влажности местообитания и запаса органического вещества в результате накопления подстилки и разложения древесины выпадающего древостоя.

Общая характеристика полученных материалов представлена в таблицах 9.4, 9.5. В таблице 9.4 приведены средние показатели плотности населения разных групп беспозвоночных подстилочно-почвенного яруса в изученных биотопах, по данным почвенных проб. В таблице 9.5 содержатся соответствующие данные по динамической плотности обитателей поверхности подстилки (герпетобий), по сборам ловушками.

Таблица 9.4. Плотность населения почвенных беспозвоночных (экз/м²) лесных биотопов. Биотопы: С24, С73, С143 - сосновые леса, ЕС115 - слово-березово-сосновый лес, Е143 и Е220 - еловые леса; период восстановления после пожара 24, 73, 143, 115, 143 и 220 лет, соответственно

Density of soil mesofauna in forest biotope (exemplar/m²). Biotope: С24, С73, С143 - pine forest, ЕС115 - spruce-birch-pine forest, Е143 и Е220 - spruce forest; reestablishment period after fire - 24, 73, 143, 115, 143 и 220 year, accordingly

Группы беспозвоночных	Биотопы					
	С24	С73	С143	ЕС115	Е143	Е220
<i>Mollusca</i>	-	-	-	-	5,3	57,6
<i>Lumbricidae</i>	0,8	-	-	-	4,3	-
<i>Lithobiidae</i>	4,8	6,9	7,7	3,2	18,1	1,1
<i>Aranei</i>	28,5	98,4	37,3	34,1	154,7	99,2
<i>Carabidae</i>	3,7	5,9	3,7	1,1	2,1	4,3
<i>Staphylinidae</i>	5,1	13,6	1,9	2,1	41,6	28,8
<i>Geophilidae</i>	0,8	-	-	-	-	-
<i>Elateridae</i>	14,1	92,8	61,9	68,3	123,7	150,4
<i>Curculionidae</i>	0,3	0,3	1,6	1,1	18,1	1,1
Др. <i>Coleoptera</i>	6,1	4,0	1,3	1,1	17,1	5,3
<i>Diptera larvae</i>	1,6	5,9	0,8	1,1	5,3	20,3
Прочие	0,8	2,9	2,4	1,1	11,7	5,3
Всего	66,6	230,7	118,6	113,2	402,0	373,4

В целом, облик населения почвенных беспозвоночных в хвойных лесах района исследований довольно однообразен. Основными доминантами в подстилке и почве всех биотопов являются пауки (*Aranei*) и шелкоуны (*Elateridae*) (главным образом личинки). Субдоминирующие позиции занимают стафилины (*Staphylinidae*), жу-желицы (*Carabidae*) и косянки (*Lithobiidae*). Те же группы, хотя и в ином порядке доминирования, наиболее активны и на поверхности подстилки: *Aranei*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Elateridae*. Однако, степень доминирования разных групп мезофауны и уровень ее общей численности и активности существенно отличаются в различных биотопах и во многом определяются их положением в сукцессионных рядах послепожарного возобновления леса (рис. 9.10, 9.13).

Таблица 9.5. Динамическая плотность населения почвенных беспозвоночных (экз./10 лов.-сут.) в лесных биотопах. Величины менее 0,1 отмечены знаком "+" (присутствие). Обозначения биотопов - в табл. 9.4

Dinamical density of soil mesofauna in forest biotope (exemplar/10 trap-day). Symbol "+" means value less then 0,1. The biotope markers - see table 9.4

Группы беспозвоночных	Биотопы				
	C24	C73	C143	EC115	E220
<i>Mollusca</i>	+	0,1	+	0,1	0,2
<i>Lumbricidae</i>	+	-	-	-	-
<i>Lithobiidae</i>	+	-	-	-	-
<i>Aranei</i>	7,2	2,1	1,4	0,5	0,4
<i>Carabidae</i>	0,5	1,2	0,8	0,8	5,4
<i>Staphylinidae</i>	0,1	0,4	0,2	0,4	0,7
<i>Elateridae</i>	0,2	1,8	0,2	+	-
<i>Curculionidae</i>	-	-	0,1	-	-
<i>Byrrhidae</i>	0,1	-	-	-	-
оп. Coleoptera	0,1	0,1	+	0,2	0,7
Diptera larvae	+	-	-	-	-
Прочие	+	-	0,2	0,1	-
Всего	8,2	5,7	2,9	2,1	7,4

9.6.1. Сукцессионный ряд сосновых лесов

Плотность почвенных беспозвоночных (по данным почвенных проб) в сосновых лесах с разной длительностью послепожарного восстановления существенно отличается (Рис. 9.10, а). Достоверные различия наблюдаются как между средними показателями, так и почти между всеми парами одноименных станций опытных площадей (Табл. 9.6). Прежде всего, отметим достоверно более низкие значения плотности мезофауны на наиболее молодой гари, по сравнению с 73- и 143-летней, что, очевидно, связано с относительно малой продолжительностью восстановления нарушенного пожаром подстильно-почвенного горизонта. Однако, прямой корреляции между давностью пожара и плотностью почвенного населения не прослеживается. Так, C73 заселен в 1,2-3,4 раза обильнее, чем C143. Это, по-видимому, обеспечивается лучшим прогревом почвы под 73-летними соснами, чем под более плотно сомкнутым 143-летним древостоем, что в условиях северной тайги имеет большое значение для почвенной фауны.

Наибольшую роль в группировках беспозвоночных почв сосновых гарей играют *Aranei* (32-43%) и личинки *Elateridae* (21-52%) (Рис. 9.10, b). При этом показатели абсолютной плотности этих групп минимальны в пределах станций 24-летней гари и максимальны - в станциях C73. По мере старения сосняков, доля шелкоунов сильно возрастает, а доля пауков несколько снижается. Кроме пауков и шелкоунов, в станциях 24-летней гари заметную плотность имеют *Lithobiidae*, *Carabidae* и *Staphylinidae*. В станциях C73 плотность этих групп возрастает (существенно у *Staphylinidae*), но их роль в общей плотности группировки снижается. На 143-летней гари, в качестве субдоминантов остаются лишь косянки, а остальные группы малочисленны.

Таблица 9.6. Плотность и динамическая плотность почвенной мезофауны сосновых лесов по станциям. Символы *, + и @ означают достоверность различий между значениями плотности для пар биотопов: C24 и C73, C24 и C143, C73 и C143, соответственно. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Density (exemplar/m²) and dinamical density (exemplar/10 trap-day) of soil mesofauna in pine forests in different element of mesorelicf. Symbols *, +, @ means statistically reliable difference between density for pair of biotope: C24 & C73, C24 & C143, C73 & C143, accordingly. The biotope markers - see table 9.4

Стации	Плотность, экз/м ²			Динамическая плотность, экз/10 ловушко- суток		
	C24	C73	C143	C24	C73	C143
Вершина	69,3 * +	199,5 *	131,2 +	6,9 * +	2,6 *	2,9 +
Понижение	52,3 * +	265,6 * @	77,9 + @	11,8 +	16,4 @	4,1 + @
Сев. склон	80,0 *	264,5 * @	107,7 @	7,3 * +	3,8 * @	2,3 + @
Южн. склон	65,1 * +	193,0 *	158,9 +	6,8 * +	3,8 *	2,3 +
В среднем	66,6 * +	230,7 * @	118,6 + @	8,2 +	6,6	2,9 +

Соотношение между обилием обитателей подстилки и почвы показывает четкую тенденцию перехода от преобладания подстилочного комплекса (*Lithobiidae*, *Araneida*, *Carabidae*, *Staphylinidae* и др.) в C24 (как в целом, так и по станциям) к росту доминирования почвенных форм (*Lumbricidae*, *Geophilidae*, личинки *Elateridae*, *Curculionidae* и *Diptera*) в C73 и C143 (Рис. 9.11, 9.12).

Это, естественно, определяется более быстрым восстановлением яруса подстилки и значительно более длительным развитием собственно почвенного яруса по мере увеличения периода послепожарного возобновления соснового леса. Кроме того, в зрелых сосняках ухудшается температурный режим, что вызывает снижение численности подстилочных форм.

В отличие от плотности населения, активность поверхностно обитающих беспозвоночных достоверно выше на молодой гари и снижается по мере смыкания крон и уменьшения освещенности и прогрева поверхности почвы, в целом и во всех станциях восстанавливающихся сосняков (Рис. 9.13, а; Табл. 9.6).

Среди герпетобионтов наиболее значимыми во всех 3-х сосняках являются Aranei (Рис. 9.13). В C24 эта группа количественно подавляет все остальные, а в C73 и C143 ее активность и доля в структуре населения резко снижаются. *Carabidae* и *Elateridae* наиболее активны на 73-летней гари. По мере увеличения сомкнутости крон древостоя (C143) динамическая плотность большинства групп уменьшается. Доля жуужелиц в группировке существенно растет, субдоминантами остаются щелкуны и становятся *Staphylinidae* и личинки *Curculionidae*.

Влияние направленного характера изменения условий среды в восстанавливающихся после пожара сосняках на динамику почвенного населения подчеркивает анализ его группового разнообразия на разных стадиях возобновления (табл. 9.7). При этом учеты пробами и ловушками предоставляют различную информацию о ходе сукцессии и значимости важнейших факторов среды: тепловом режиме и развитии подстилочно-почвенного горизонта. Так, заметное снижение величины индекса Шеннона в пробах от 24-летней к более старым гарям может свидетельствовать о большей гетерогенности условий обитания и повышенном разнообразии подстилочного комплекса мезофауны (при низкой абсолютной плотности населения) на открытых прогреваемых участках (в C24). Напротив, резкий рост показателей разнообразия в учтах ловушками на старых гарях (при одновременном снижении активности наземного комплекса) может быть связан с выходом на поверхность подстилочно-почвенных форм в условиях менее благоприятного терморегима микроклимата. Для C73 и C143 величины индекса Шеннона одинаковы. Интересно также отметить, что значения индекса разнообразия, как правило, несколько выше на склонах южной экспозиции (имеющих, по-видимому, больше вариаций условий обитания), чем в других станциях.

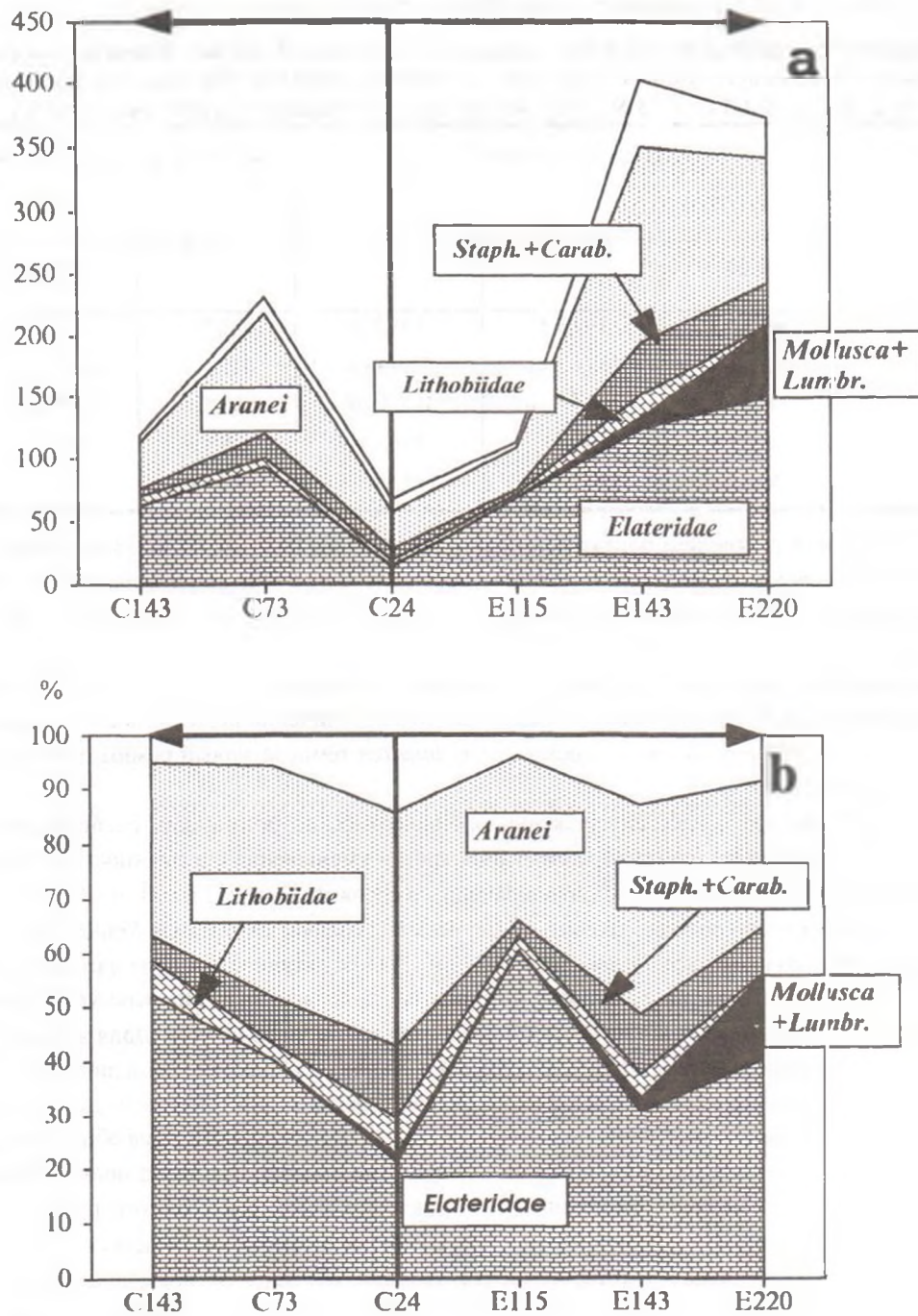


Рис. 9.10. Плотность (А), экз/м², и обилие (В), %, доминирующих групп подстильно-почвенной мезофауны в хвойных лесах Костомукшского заповедника; учеты почвенными пробами. Стрелка влево - ряд сосняков; стрелка вправо - сосно-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.10. Density (A), exemplar/m² and abundance (B), %, of dominant groups of litter-soil mesofauna in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by soil sample. Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. Biotope marked - see table 9.4

9.6.2. Сукцессионный ряд сосново-еловых лесов

Сукцессионная последовательность развития почвенного населения в более увлажненных местообитаниях представлена на примере 4 биотопов: С24, ЕС115, Е143 и Е220.

Общая плотность мезофауны в этом ряду достоверно растет от С24 до максимума в Е143 и почти одинакова в чистых ельниках (Рис. 9.10, а). Ее увеличение коррелирует с повышением влажности местообитания и восстановлением подстильно-почвенного яруса. Плотность мезофауны в обоих ельниках также достоверно выше, чем в любом из биотопов уже рассмотренного ряда сосняков. Основными доминантами во всех биотопах сосново-елового ряда являются пауки и личинки щелкунов, т.е. те же группы, что и в ряду сосняков (Рис. 9.10, б). Их плотность в ряду биотопов последовательно растет, а относительное обилие примерно постоянно для пауков и сильно колеблется для щелкунов. Вначале прирост Elateridae обгоняет увеличение плотности других групп, и в елово-березово-сосновом лесу (ЕС115) эта группа является основным доминантом, а затем ее рост относительно замедляется. В чистых ельниках плотность Aranei и Elateridae максимальна, Aranei многочисленнее в Е143, а Elateridae - в Е220, где явно сильнее выражен ветровально-почвенный комплекс в структуре почвенного яруса, что обеспечивает большие запасы разлагающейся древесины, активно заселяемой щелкунами. Кроме указанных групп, в этих мезофитных местообитаниях существенно присутствие жуков-стафилинов и таких влаголюбивых организмов, как слизни (*Mollusca*) и дождевые черви. Слизни даже входят в число второстепенных доминантов в Е220, вместе с *Staphylinidae* и личинками двукрылых. Плотность как подстильных, так и почвенных форм в ряду биотопов возрастает; относительное обилие этих групп сильно колеблется, при некоторой тенденции к увеличению доли почвенных форм (Рис. 9.11, а, б).

Динамическую плотность герпетобionтов в сосново-еловом ряду определяют группы пауков и жужелиц, проявляющие взаимно противоположные тенденции изменений в ходе послепожарного восстановления: значимость *Aranei* резко снижается от подавляющего доминирования в С24 до малосущественной в Е143, тогда как для *Carabidae* абсолютная и относительная уловистость в такой же степени растет, и в Е143 это основная группа герпетобionтов (Рис. 9.13, а, б). Среди прочих групп мезофауны следует отметить лишь *Staphylinidae*, позиции которых в ЕС115 и Е143 заметно представительнее, чем в С24.

Динамика группового разнообразия мезофауны (по индексу Шеннона, Табл. 9.8) отражает происходящие изменения в биотопах сосново-елового ряда. Осветленные прогреваемые участки молодой гари С24, заселяемые различными группами подстильно-почвенного комплекса мезофауны, при ее еще низкой общей численности (учеты пробами), характеризуется относительно высокой величиной индекса по сравнению с ЕС115, где наблюдается высокая степень доминирования лишь двух групп (*Elateridae* и *Aranei*).

В ельниках Е143 и Е220 развитие ветровально-почвенного комплекса и благоприятные условия увлажнения стимулируют рост как общей заселенности биотопов, так и разнообразия почвенных беспозвоночных, что выражается в повышении величины индекса. С другой стороны, сильное доминирование пауков в комплексе герпетобionтов (учеты ловушками) обуславливает низкое значение индекса разнообразия в С24. Перестройка комплекса герпетобionтов в ЕС115 (усиление значимости других групп, в частности, в результате выхода в наземный ярус ряда подстильных групп мезофауны) обуславливает увеличение индекса, а резкое усиление степени доминирования жужелиц в Е143 определяет его снижение.

Разные группы беспозвоночных проявляют свою специфику реагирования на изменения условий обитания в подстильно-почвенном ярусе в ходе послепожарной сукцессии. Жужелицы, - одна из групп с ярко выраженной реакцией такого рода, - рассмотрены здесь в виде примера *Carabidae*, сравнительно немногочисленные в лесных биотопах района исследований, тем не менее являются в них важным компонентом мезофауны, участвуя в функциональной регуляции почвенного сообщества в качестве хищников высшего порядка.

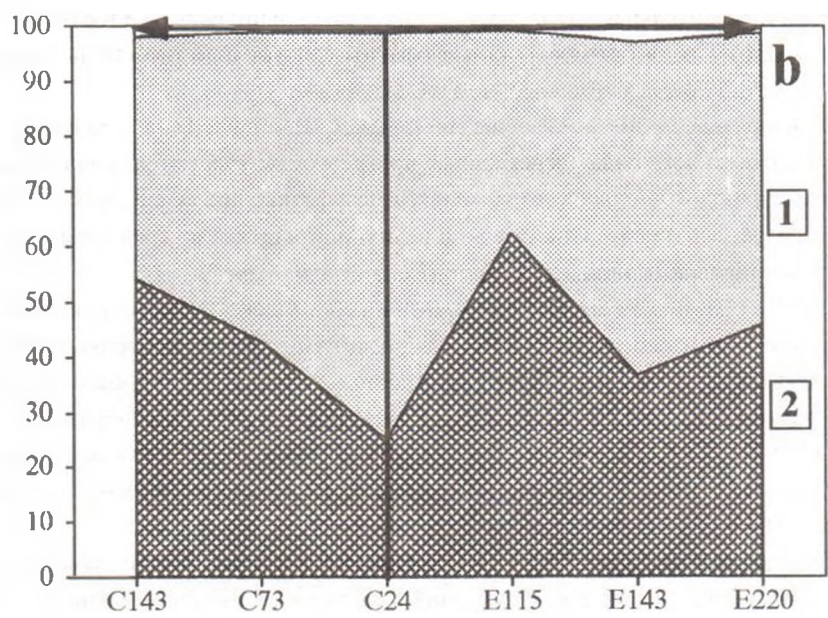
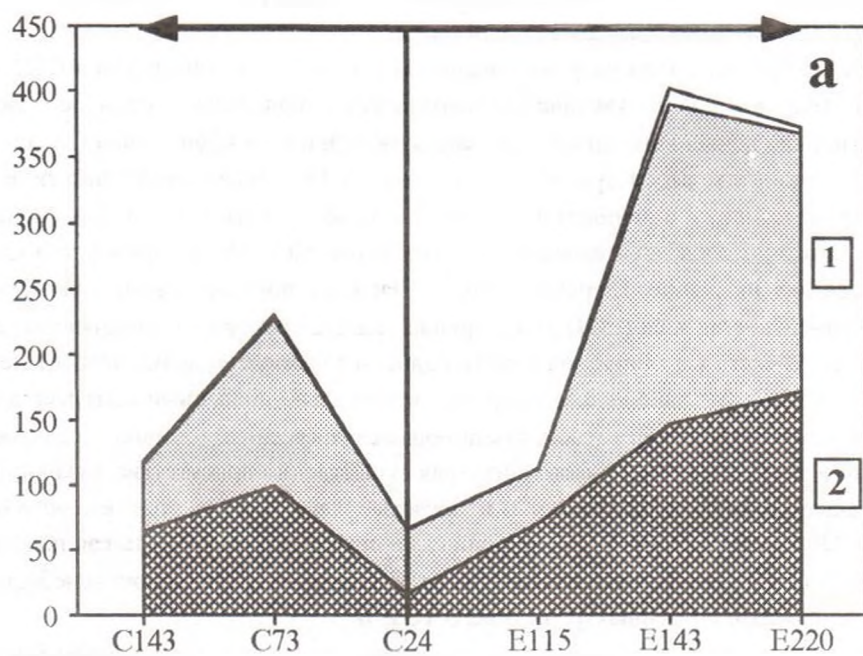


Рис. 9.11. Плотность (а), экз/м², и обилие (б), %, подстильных (1) и почвенных (2) представителей мезофауны в хвойных лесах Костомукшского заповедника; учеты почвенными пробами. Стрелка влево - ряд сосняков, стрелка вправо - сосново-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.11. Density (a), exemplar/m² and abundance (b), %, of litter (1) and soil (2) groups of mesofauna in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by soil sample. Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. The biotope markers - see table 9.4

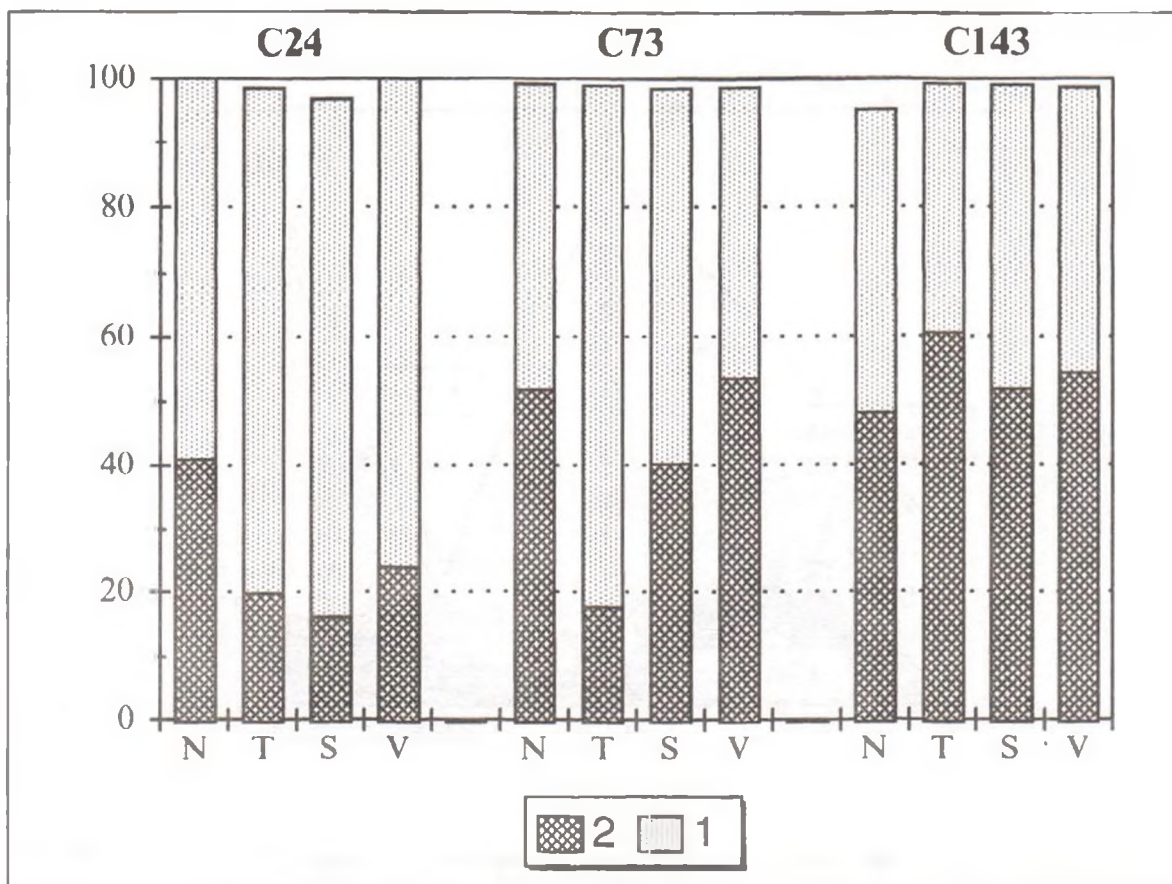


Рис. 9.12. Обилие, %, подстильных (1) и почвенных (2) представителей мезофауны в различных стадиях сосняков Костомукшского заповедника; учеты почвенными пробами. Стадии: N - северный склон, T - вершина гряды, S - южный склон, V - понижение. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.12. Abundance, %, of litter (1) and soil (2) groups of mesofauna in different element of mesorelief in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by soil sample. Elements of mesorelief: N - northern slope, T - top of the hill, S - southern slope, V - depression. The biotope markers - see table 9.4.

Фауна жуслиц обследованных местообитаний представлена 12 видами, по 9 видов в биотопах каждого пирогенного ряда (высокая степень фаунистического сходства по Жаккару - 80%) (Табл. 9.9).

Таблица 9.7. Групповое разнообразие почвенной мезофауны (индекс Шеннона) в сосняках с разной длительностью послепожарного возобновления, по учетам в пробах и ловушках. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Group diversity of soil mesofauna (Shannon index) in pine forests with different reestablishment period after fire, registration by soil sample and traps The biotope markers - see table 9.4

Положение в рельефе	Биотопы					
	C24			C73		
	Пробы	Ловушки	Пробы	Ловушки	Пробы	Ловушки
Вершина	2,3	2,0	1,5	0,6	1,8	1,8
Понижение	2,4	1,8	1,8	0,8	1,7	1,6
Сев. склон	1,9	1,5	1,7	0,9	1,7	1,7
Южн. склон	2,6	2,1	1,9	1,0	1,7	2,2
В среднем	2,3	1,8	1,7	0,8	1,7	1,8

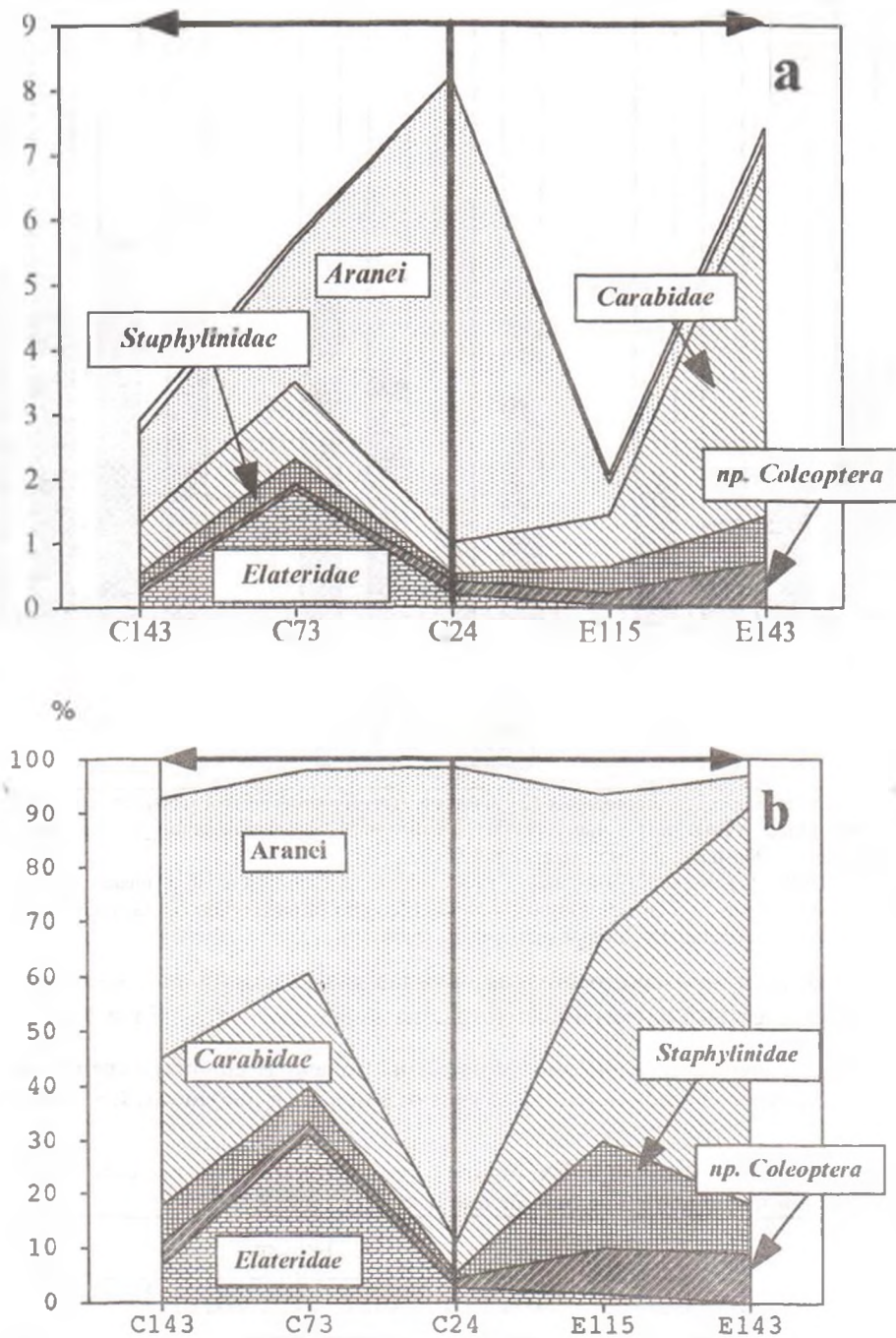


Рис. 9.13. Динамическая плотность (а), экз/10 ловушко-суток, и доля (б), %, представителей герпетобия в хвойных лесах Косгомукшского заповедника, учеты лонушками. Стрелка влево - ряд сосняков; стрелка вправо - сосново-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.13. Dynamical density (a), exemplar/10 trap-day and abundance (b), %, of dominant groups of mesofauna in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by traps. Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. The biotope markers - see table 9.4

Таблица 9.8. Групповое разнообразие почвенной мезофауны (индекс Шеннона) в биотопах сосново-елового сукцессионного ряда, по учетам в пробах и ловушках. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Group diversity of soil mesofauna (Shannon index) in pine-spruce forests with different reestablishment period after fire, registration by soil sample and traps. The biotope markers - see table 9.4

Способы учета	Биотопы			
	C24	EC115	E143	E220
Пробы	2,3	1,5	2,4	2,3
Ловушки	0,8	2,1	1,2	n/o

Основные тенденции сукцессионных изменений группировки жужелиц сходны в обоих рядах. Коррелируя с изменениями почвенно-климатических условий в биотопах, в ходе послепожарного восстановления древостоев: 1) снижается видовое и информационное разнообразие жужелиц; 2) снижается обилие фото- (*Cicindela silvatica*, *Miscodera arctica*) и мезофильных видов (*Synuchus nivalis* и *Notiophilus spp.*), и растет обилие лесных видов (*Carabus glabratus*, *Calathus micropterus*); 3) в зрелых сообществах в обоих рядах абсолютным доминантом становится *C. micropterus*; 4) по сравнению с общими показателями для мезофауны, обилие группировки жужелиц (по почвенным пробам) снижается, а уловистость в напочвенном горизонте (по ловушкам) относительно возрастает.

В заключение подчеркнем, что динамика комплексов почвенных беспозвоночных и отдельных групп мезофауны соответствует изменениям почвенно-климатических условий среды в изученных сукцессионных рядах и коррелирует с снижением прогресса и увеличением влажности почвы, а также ростом запасов подстилки как среды обитания и кормового субстрата почвенных организмов.

Таблица 9.9. Относительное обилие видов Carabidae в биотопах соснового и сосново-елового сукцессионных рядов (в % от общего числа особей, собранных в каждом биотопе). Стрелка влево - ряд сосняков; стрелка вправо - сосново-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Relative abundance of Carabidae species in biotops of pine and pine-spruce series (% from sum of individuals, which collected in every biotope). Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. The biotope markers - see table 9.4

Виды	Биотопы				
	← C143	C73	C24	EC115	E143 →
<i>Cicindela silvatica</i>	-	-	19,7	-	-
<i>Miscodera arctica</i>	-	-	18,4	-	-
<i>Synuchus nivalis</i>	-	8,7	17,1	-	-
<i>Notiophilus (hypocrita + aquaticus + palustris)</i>	5,1	-	26,3	8,3	-
<i>Trechus secalis</i>	-	17,4	3,9	-	-
<i>Amara sp.</i>	-	2,2	-	-	-
<i>Cychrus caraboides</i>	1,7	-	2,6	8,3	5,0
<i>Carabus glabratus</i>	32,2	10,9	6,6	33,3	-
<i>Calathus micropterus</i>	61,0	60,9	5,3	50,0	95,0
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-	-	-	-	+
Разнообразие по Шеннону	1,3	1,7	2,7	1,6	0,3

9.7. Заключение

Датировка пожаров по пожарным подсушинам в разных частях Костомукшского заповедника показала, что часть пожаров охватывала обширные площади и по времени совпадала с засушливыми периодами и периодами повышенной горимости, отмеченными для лесов Севера (Вакуров, 1975). К ним относятся пожары 40-х и 80-х годов XVII века, 10-х, 60-х, 90-х годов XVIII века, начала XIX века, 20-х, 40-х, 70-х годов XIX века и 20-х

годов текущего столетия. Причинами возникновения пожаров, по-видимому, были не только климатические, но и антропогенные факторы (брошенные кострища, палы).

Растительный покров заповедника "Костомукшский" в настоящее время представляет собой сукцессионную мозаику лесных сообществ, находящихся на разных стадиях послепожарного восстановления. Пирогенный фактор на протяжении многих столетий (а по данным А.Н.Громцева (1993) и тысячелетий) определял структуру и динамику лесных экосистем, способствовал формированию специфических фауно- и орнитокомплексов. Проведенные исследования приводят к выводу о том, что пожары играют ведущую роль в поддержании популяций сосны обыкновенной (согласно циклической эрозивно-пирогенной теории естественного возобновления сосны С.Н.Санникова (1983)) и комплекса связанных с ней видов светлохвойных лесов. Именно пожары определили абсолютное преобладание сосновых лесов в лесном покрове заповедника и прилегающих к заповеднику территорий. При полном отсутствии пожаров в прошлом могло бы произойти сильное уменьшение доли сосновых лесов на территории заповедника "Костомукшский".

Существенное влияние на пожарную динамику оказывают положение в рельефе и гидрологический режим. Сообщества верхних частей склонов являются наиболее пожароопасными и могут повреждаться пожарами 2-3 раза за столетие. Переувлажненные сообщества, приуроченные к нижним частям склонов, а также межгрядовые понижения пересыхают лишь в наиболее засушливые годы; вероятность возникновения пожаров очень низка (не чаще 1 раза в 200-300 лет). Увеличение частоты пожаров приводит к преобразованию ельников в монодоминантные сосняки паркового типа. При этом из состава сообществ практически полностью исчезает синузия трав и существенно увеличивается проективное покрытие синузий кустарничков, мхов и лишайников. Одновременно происходит уменьшение плотности и разнообразия населения птиц и беспозвоночных животных.

В лесных ландшафтах заповедника "Костомукшский" на верхних и средних частях склонов выделяется магистральный путь послепожарного развития растительности - от вересково-лишайниковых пустошей к ценозам климаксового типа. Климаксовые сообщества представлены зональным типом растительности - словыми лесами. В их структуре четко выражены синузии деревьев, кустарников, кустарничков, трав и мхов. Древесная синузия климаксовых лесов на водоразделах характеризуется многовидовым составом. В ее состав входят разновозрастные популяции ели, осины, ивы козьей, березы пушистой и березы бородавчатой.

В сукцессионных преобразованиях отмечена общая закономерность: на первых этапах развития ведущая роль в организации сообществ принадлежит экотопу, на последующих эта функция постепенно переходит к популяционной жизни дерева-эдификатора, которая определяет изменения не только в синузиях автотрофов, но и в среде гетеротрофов.

Скорость и направление послепожарных сукцессий определяется возможностями заноса и приживания диаспор ели и других позднесукцессивных видов. Для первого варианта смен характерно отсутствие или недостаточный занос семян ели, возникающий в результате частого повреждения лесов пожарами и элиминации ели на обширных площадях. В этом случае восстановление климаксовых лесов может длительно задерживаться на стадии разновозрастных сосняков, представляющих собой диаспорический субклимакс, либо проходить через стадию разновозрастных елово-сосновых лесов.

Для второго варианта смен, протекающих в непосредственной близости от сохранившихся участков еловых лесов, характерно постепенное возрастание участия ели и комплекса связанных с ней видов и формирование на заключительных стадиях сукцессии разновозрастных ельников климаксового типа. В этом случае развитие сообществ можно разделить на 2 периода. Первый период отличается господством в сообществах сосны обыкновенной. Эти ценозы лишены собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов. Инвазионные популяции ели и других позднесукцессивных видов формируются за счет притока диаспор с окружающих территорий (долин ручьев и рек), которые являются убежищами этих видов во время пожаров. Длительность первого периода для сообществ верхних и средних частей гряд может составлять до 150-170 лет. Начало второго периода характеризуется появлением в сообществах собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов. В сообществах верхних и средних частей гряд восстановление полноценной гене-

ративной фракции ели при условии заноса семян происходит через 170-200 лет после пожара. На заключительных этапах сукцессионного развития сообществ изменяются свстовые и экотопические условия, что приводит к прекращению возобновления сосны. В результате сосна постепенно уменьшает свое участие и полностью выпадает из состава древостоев. В связи с высокой продолжительностью жизни сосны в условиях севера полное исчезновение этой древесной породы из состава древостоев может произойти лишь через 400 - 500 лет после пожарного нарушения.

Resume

Peculiarities of distribution of vegetation and soil mesofauna of Kostomukshsky nature reserve (Kareliya) are revealed in connection with fire infringements of different remotenes and location in relief on the basis of complex researches on 4-th stationary sample areas by the sizes from 11 up to 18 hectar in 1992-1993 years.

Dating fires for the last 400 years on the basis of dendrochronological research of fire wounds of 80 pine trees is spent on the sample areas. The schems of distribution and the repeatability of fires are made in scale 1:1000 and in scale 1:10000.

116 geobotanical descriptions is carried out on a technique the J.Braun-Blanke in limits of the stationary sample areas on plots 100 m². On each stationary sample area is spent mapping of vegetation, the analysis of ontogenic structure population of trees species in limits of fire areas of different age.

All forest communities of Kostomukshsky nature reserve concern to a class coniferous boreal forests *Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939*. Pine and the pine-spruce forests order *Cladonio-Vaccinietalia*, where enter and bog pine forests, prevail in the reserve. Wet valley spruce forests, sphagnum spruce & spruce-pine forests concern to order *Vaccinio-Piceetalia*. Syntaxonomy of forests of Kostomukshsky reserve is resulted below in table.

Order	Alliance	Suballiance	Association	Subassociation
<i>Cladonio-Vaccinietalia</i> K.-Lund 1967	<i>Phyllodoco-Vaccinion</i> Nord. 1936	<i>Cladonio-Pincinion</i> K.-Lund 1981	<i>Cladonio-Pinetum</i> (Caj. 1921) K.-Lund 1967	<i>typicum</i> K.-Lund 1967
		<i>Iedo-Pinenion</i> K.-Lund 1981	<i>Oxycocco quadripetali-Pinetum</i> K.-Lund 1981	<i>vaccinietosum myrtilli</i> subass. nov. <i>polytrichietosum communis</i> subass. nov.
	<i>Dicrano-Pinion</i> Libbert 1933		<i>Vaccinio-Pinetum boreale</i> Caj. 1921	
<i>Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl.</i> 1939 em K.-Lund 1967	<i>Vaccinio-Piceion</i> Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939	<i>Sphagno-Piceenion</i> K.-Lund 1981	<i>Rubo chamaemori-Piceetum</i> K.-Lund 1962	<i>vaccinietosum</i> subass. nov.
			<i>Carici loliacae-Piceetum</i> ass. nov.	

Essential influence to fire dynamics of communities render a location in relief and hydrologic regime. The forests of the top parts of slopes are the most subject to fires, they are damaged by fires 2-3 times in century. Moist communities, located in the bottom parts of slopes, and also depressions between ridge dry up only in the most droughty years; probability of fires occurrence in them is very low (not more often 1 time in 200-300 years). Increase of frequency of fires results in transformation spruce forests in monodominant parkland pine forests. Thus from structure of communities practically completely disappears herb sinusium and essentially is increased projective cover degree of sinusiums of small shrubs, mosses and lichens.

The direction postfire successions is determined by opportunities of seeds drift and seedling surviving of a spruce and other climax species. Of the first variant of changes absence or insufficient drift of spruce seeds, arising in result of frequent damage of woods by fires and elimination of spruce population on the extensive areas is characteristic. In this case finishing successions stage are uneven age subclimax pine forests. Of the second variant of changes, proceeding in

direct affinity from kept sites of spruce forests, gradual increase of participation of a spruce and complex of species connected with it and formation at final succession stages uneven age climax spruce forests is characteristic.

The collection of soil mesofauna is spent by two methods (standard soil samples 25x25 centimeters and soil snares), adding each other and allowing the most full to reveal a complex of soil invertebrate in researched biotope. Is selected total 347 soil samples, is fulfilled 2957 snares-days. Volume of an assembled material - 5085 copies of soil invertebrate.

Change of the soil invertebrate population and separate groups of mesofauna are investigated in successional series. The change of a group variety of soil mesofauna is connected to transformation of soil and climatic conditions of environment in a course of postfire successions (decrease temperature of ground, increase of soil humidity, growth of litter stocks).

The research result in a conclusion that the fires play a conducting role in maintenance of pine populations and connected with it biota species complex of light coniferous forests. At complete absence of fires in current of long-duration time there was the strong reduction of pine forests square in Kostomukshsky nature reserve.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди природоохранных и экологических проблем современности сохранение биоразнообразия занимает одно из ведущих мест. В практическом решении этой проблемы важное значение приобретает система особо охраняемых природных территорий, являющаяся наиболее эффективной территориальной формой охраны природы и сохранения биоразнообразия, прежде всего, на региональном уровне.

В этой системе природные заповедники по своему природоохранному статусу и ведущимся в них долгосрочным научным исследованиям занимают приоритетное положение. В заповедниках инвентаризация флоры и фауны, растительных сообществ, почв и т. д. изучение динамики популяций редких, фоновых, хозяйственно ценных видов являются традиционными направлениями научных исследований. Во многих заповедниках проведена многокомпонентная инвентаризация экосистем, имеются многолетние ряды данных по динамике численности и другим популяционным характеристикам отдельных видов.

При анализе этих материалов с позиций сохранения естественного биоразнообразия и его изменения, оценки роли и значения заповедников в поддержании биологического разнообразия в том или ином регионе, изучение сукцессионной динамики экосистем в заповедниках приобретает особую актуальность.

На примере восьми лесных заповедников, отличающихся как зональным положением, так и различной историей природопользования, характером и степенью антропогенного воздействия на природные системы, рассмотрены общие методологические подходы и предложены методы анализа сукцессионных процессов. Изложенный фактический материал с позиций концепций мозаичности и иерархичности природных систем позволяет подойти к анализу многообразия форм динамики и сукцессионных процессов лесных экосистем, их механизмов, направленности и скорости с достаточной полнотой, а также решить ряд прикладных задач.

Естественно, что в книге рассмотрены далеко не все компоненты лесных экосистем. Поэтому приведенные выводы и некоторые рекомендации следует рассматривать как предварительные, требующие дальнейшего изучения, а в некоторых случаях и экспериментальной проверки.

Совершенно очевидно, что изучение сложных и многообразных процессов динамики лесных экосистем требует многолетних, регулярных и комплексных исследований и должны быть продолжены.

Вместе с тем, полученные результаты исследований уже сейчас позволяют внести определенные коррективы в планирование деятельности заповедников, направленные на поддержание устойчивого развития природных комплексов и сохранение биоразнообразия. Так, на основе проведенных исследований можно структурировать территории заповедников и обосновать их минимальную площадь, оптимизировать функционирование охранных зон.

Мы надеемся, что публикация этой книги окажется весьма полезной и поможет в постановке и расширении исследований сукцессионной динамики лесной растительности и в других заповедниках.

ЛИТЕРАТУРА

- Абражко В.И. Водный стресс в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 563-573.
- Аверинцев С. Rhizopoda пресных вод. Вып.1,2. С.-Петербург, 1906. 352 с.
- Аветов Н.А., Балабко П.Н. Типология пойм. Развитие взглядов и современное состояние проблемы // Почвоведение. 1994. N 9. С. 22-27.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука. 1969. 275 с.
- Александровский А.Л. Эволюция почв Восточноевропейской равнины в голоцене. М.: Наука. 1983. 150 с.
- Алексеев Л. В. "Оковский лес" Повести временных лет // Культура средневековой Руси. - Л., 1974.
- Алексеева Л.И. Терофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука. 1977. 215 с.
- Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. // Вальтер Г., Алехин В.В. Основы ботанической географии. М.-Л. 1936. С. 306-680.
- Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Высшая школа, 1969. 104 с.
- Андриенко Т.Л. Класс Vaccinio-Piceetea. Сосновые леса Украинского Полесья. // Классификация растительности СССР. Под ред. Б.М. Миркина. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 112-120.
- Андриенко Т.Л., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. Киев: Наук. думка. 1983. 217 с.
- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Коваленко В.Г. и др. Морфологическое изучение географических ландшафтов // Ландшафтоведение. М.: АН СССР. 1963. С. 5-28.
- Арнольд Ф.К. Хозяйство в Русских лесах. СПб. 1880. 290 с.
- Археологическая карта России. Брянская область. Москва. 1993. 301 с.
- Архипова Н.П., Горчаковский П.Л. Охрана растительного мира Свердловской области // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск. 1980.
- Баладин С.В. Антропогенные изменения флоры горных лугов заповедника "Басеги" // Институт экологии растений и животных (Екатеринбург). Ботанические исследования на Урале: информационные материалы. Свердловск, 1988.
- Банников М.В. Гидрологический режим и диагностика легких почв полесий в зоне распространения неминерализованных грунтовых вод (на примере Рязанской Мещеры). Автореф. канд. биол. наук. М. 1995. 22 с.
- Баранова О.Ю. Антропогенные изменения дерново-подзолистых почв и их эволюция при лесовозобновлении // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 1987. 23 С.
- Баранова О.Ю., Номеров Г.Б. Изменение морфологических свойств дерново-подзолистых почв при восстановлении лесов на пашнях // Тезисы Докладов VII Делегатского съезда Всесоюзного общества почвоведов. Ташкент, 1985. Т. 1. С. 147.
- Баранова О.Ю., Тощева Г.П.. Некоторые диагностические признаки антропогенно нарушенных лесных почв (вырубки, пашни) // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по ландшафтной индикации для рационального использования природных ресурсов. М., Наука, 1986. С. 78-79.
- Белоусова И.А., Данилов П.И., Зимин В.Б. и др. Костомукшский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. Ч. 1. М.: Мысль. 1988. С. 90-100.
- Бобылева Н.А. Позднеголоценовая динамика растительности Центрально-Лесного заповедника по материалам спорово-пыльцевого анализа торфяника "Старосельский мох". Дипл. работа, Москва, МГУ, 1993. – 36 с.

- Богдановская-Гиснэф И.Д. Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. Вып. 5. С. 265-377.
- Борисенков Е. П., Пасецкий В. М. Экстремальные природные явления в русских летописях XI - XVII вв. - Л., 1983.
- Боч М.С, Смагин А.В. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. С-Пб.: Гидрометеоиздат. 1993
- Брадис Е.М., Бачурина Г.Ф. Болота УРСР. Київ, 1969. 240 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 1. Порядок *Quercetalia pubescentis* Br.-Bl. 1931. М. ДЭП ВИНТИ. N 1099-B91. 1991а. 48 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 5. Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* K.-Lund 1967. М., ДЭП ВИНТИ. N 1103-B91. 1991б. 37 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия растительности лесных болот и пойменных ивняков Южного Нечерноземья. 7. Классы *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Vaccinietea uluginosi* Tx. 1955, *Salicetea purpureae* Moog 1958. М., ДЭП ВИНТИ, N 1105-B91, 1991в. 33 с.
- Вакуров А.Д. Лесные пожары на севере. М.: Наука. 1975. 100 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Т.1. Леса умеренной зоны. Сокр. Пер. с нем. Под ред. Т.А.Работнова. 1974. 423 с.
- Васенев И.И., Таргульян В.О. Ветровал и тасжное почвообразование. Режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий. М.:Наука, 1995. 247 с.
- Васильевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии М.: Наука. 1983. 248 с.
- Вахрамеева М.Г. Клен остролистный // Биологическая флора Московской области. Вып.1. М.: МГУ. 1974. С. 106-119.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Печеночница багородная // Биологическая флора Московской области. Вып.4, 1978. С.71-78.
- Вахрамеева М.Г., Малева Н.В. Майник двулистный // Биологическая флора Московской области. Вып.8, 1990. С.91-101.
- Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты? Л.: Наука. 1979. 196 с.
- Видина А.А. Методические вопросы полевого крупномасштабного ландшафтного картографирования // Ландшафтоведение. М.: АН СССР. 1963. С. 102-127.
- Владышевский Д.В. Кормодобывающая деятельность лесных птиц и зверей и ее биогеоценологическое значение: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.,1980. 38 с.
- Военно-статистическое описание Орловской губернии, составленное в 1852г. ЦГВИА. ф.ВУА. е.х. 18909.
- Воробьев Г.Т. Почвы Брянской области. Брянск. 1993. 160 с.
- Воробьев Д.В. Типы лесов европейской части СССР. Киев.: АН УССР. 1953. 450 с.
- Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого подхода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. М.: МГУ им. В.И.Ленина. 1987. С. 116-119.
- Воропанов П.В. Ельники Севера. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1950. 180 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса (ред. О.В. Смирнова) М.: Наука. 1994. 364 с.
- Гедымин А. В. Опыт использования материалов Генерального межевания в географических исследованиях. // Вопросы географии. Сб. 50, -М., 1960.

Гедых В.Б. Коэффициенты формы листовой пластинки некоторых Брусничных // Лесохозяйственная наука и практика. - Вып.23. - 1973. - С.72-73

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Раковинные амебы (Testacida, Protozoa) в почвах // Генезис и экология почв Центрально-Лесного государственного заповедника. М.:Наука,1979. С. 197 – 229.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Почвенные раковинные амебы и методы их изучения. М.:МГУ, 1985. 78 с.

Генеральные уездные планы Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА. ф.1356. е.х.3906. е.х. 6973. е.х. 6974.

Герберштейн С. Записки о московитских делах. -СПб, 1908.

Гиляров М.С. 1955. Почвенные раковинные амебы (Testacea) и их использование при изучении болотных почв.//Почвоведение, 1955, N10, с.61-65.

Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. 1975. С. 12-29.

Глушков Н.Н., Долбилин И.П., Венгеров В.И., Тишалева Ф.С. Леса Урала. Свердловск. 1948. 241 с.

Гольева А.А. Опыт применения фитолитного анализа в почвоведении // Почвоведение. 1995. N 12.

Гомилевский В. Сельскохозяйственные пользования в лесах. СПб. 1897. 64 с.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск. 1968. 207 с.

Горчаковский П.Л., Шнятов С.Г. Физиономическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале // Зап. Свердловского отд. Всесоюзного ботанического общества. 1970. вып. 5. с. 14-34.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Предуралья. М.: Наука. 1982. 208 с.

Готье Ю. В. Замосковский край в 17 в. -М., 1906.

Готье Ю.В. Замосковский край в XVII веке. Опыт исследования по истории экономического быта Московской Руси. М.: Соцэкгиз. 1937. 410 с.

Гроздов Б.В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск. 1950. 54 с.

Громцев А.Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги // Экология. 1993. N 3. С. 22-26.

Грызлова О.В., Вахрамеева М.Г. Седмичник европейский // Биологическая флора Московской области. Вып.8, 1990. С.198-209.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей. 1989. 106 с.

Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных. М.: Наука. 1968.

Дорофеев П.И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР, М.-Л.: АН СССР. 1963. вып. IV. с. 5-180.

Древняя Российская Идрография, содержащая описание Московского государства рек, протоков, озер, кладезей и какие на них города и урочища и на каких оных расстояниях. Изд. Н. Новиков. -СПб, 1773.

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

Дыренков С.А., Чертов О.Г., Кобак Э.О. и др. Структура и динамика ненарушенных древостоев средне - и южнотаежных ельников // Леса Урала и хозяйство в них (Уральская ЛОС ВНИИЛМ) Свердловск. 1970. вып. 5. с. 71-74.

Евстигнцев О.И. Особенности развития широколиственных дересьев под пологом леса при различной освещенности // Бот. журн. 1988. Т. 73. N 12. С. 1730-1736.

- Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. 1991. N 8. С. 20-29.
- Евстигнеев О.И. Популяционная организация лесных биоценозов в долинах малых рек // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов (Материалы Российско-Украинской научной конференции, посвященной 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, пос. Заповедный, Курская область, 22-27 мая 1995 г.). Москва, 1995. С. 116-118.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1992. Т. 97. вып. 2. С. 81-89.
- Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. (ред. Сулей М.) М.: Мир. 1989. 224 с.
- Заповедники европейской части РСФСР. ч.II. М.: Мысль. 1989. 303 с.
- Заугольнова Л.Б. Ясень обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып.1. М.: МГУ. 1974. С. 142-159.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. 1992. М.: Наука. С.51-59.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Препринт. Пушкино. 1995. 51 с.
- Земельная реформа в России. 1996
- Зозулин Г.М. Анализ лесной растительности степной части бассейна р. Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей. Рукопись дисс....д-ра биол.наук. Л. 1970. 287 с.
- Зубарева Р.С. Влияние современных способов очистки лесосек на лесовосстановление вырубок в темнохвойных лесах Среднего Урала // Материалы производственно-технической конференции по улучшению, использованию и восстановлению лесов Прикамья. Пермь. УФАИ СССР. 1960. с. 44-45.
- Зубарева Р.С., Тернов Н.И. Сабарский заповедный участок темнохвойно-широколиственных лесов // Охрана природы на Урале. 1967. Вып. 6. С. 77-87.
- Ибрагимов А.К., Полуяхтов К.К. Динамика лесной растительности и методы ее изучения. Учебн. пособие. Горький, 1982. 82 с.
- Игошина К.Н. Растительность Среднего Урала // Сов. ботаника. 1944. N 6. с. 73-77.
- Изучение и характеристика геолого-геоморфологического строения и почвенное картирование с характеристикой на ключах лесной энтомофауны и почвенной мезофауны как основы для выделения природно-территориальных комплексов заповедника "Брянский Лес". Брянский технологический институт, кафедра лесных культур и почвоведения. Рукопись. Брянск. 1990. 226 с.
- Ипатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот.журн. 1990. Т. 75. N 10. С. 1380-1388.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. М.: Наука. 1986. 150 с.
- Исаченко А.Г. Методы прикладных ландшафтных исследований. Л.: Наука. 1980. 220 с.
- Исаченко А.Г. Прикладное ландшафтоведение. Л.: ЛГУ. 1976. 153 с.
- Исаченко Т.И. Южнотаежные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.:Наука,1980. С.93-96
- Историко-статистическое описание Тверской губернии. т. 1 - 2., -Тверь, 1879 - 1880.
- Казмиров Н.И. Ельники Карелии// Л.: Наука. 1971. 140 с.
- Каляев А.И. Смена пород и естественное возобновление леса в условиях заповедания. Рукопись отчета. 1967-1969. Библиотека Приокско-террасного заповедника. 316 с.

- Карпачевский Л.О. Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1983. 296 с.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная пром-ть. 1981. 264 с.
- Карпачевский Л.О., Носова Л.М., Лозинов Л.Г. Влияние сосны на суглинистую дерново-подзолистую почву // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Полмосковья. М.: Наука. 1987. С.34-51.
- Карпачевский Л.О., Строганова М.Н. Почвы Центральнолесного заповедника и их экологическая оценка // Динамика, структура почв и современные почвенные процессы. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 10-29.
- Карпачевский Л.О., Строганова М.Н., Баранова О.А., Гоцева Г.П., Щеголькова Н.М. Эволюция почвенного покрова при лесовосстановлении // Успехи почвоведения (советские почвоведы к XIII Международному конгрессу почвоведов). М.: Наука, 1986. С. 135-142.
- Карписонова Р.А. Дубравы лесопарковой зоны Москвы. М.: Наука. 1967. 104 с.
- Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трескин П.П. Возрастная структура популяции и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем южной тайги. Л.:Наука. 1983. С 35-62.
- Карпов В.Г., Шапошников Е.С. Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. М.: Наука. 1983. С. 7-34.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 242с.
- Классификация растительности СССР. (ред. Б.М. Миркин). М.: МГУ. 1986. С. 121-133
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 1990. 352 с.
- Колесников Б.П. Леса Пермской области // Леса СССР, т. 4. М.: Лесн. пр-сть. 1969. с. 5-63.
- Количественные методы в почвенной зоологии. Под ред. М.С. Плярова. Б.Р.Стригановой. М.:Наука. 1987. 288 с.
- Комарицкий Н.А., Томин М.П., Красильников Н.А. Определитель низших растений. Лишайники, бактерии и актиномицеты. Том 5 (ред. Л.И. Курсанов) М.: Высшая школа. 1960. 296 с.
- Комаров А.С., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В. и др. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биологические науки. 1991. N 8. С. 45-51.
- Комин Г.Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений. Лесной журнал. 1963, № 3. С. 16-18.
- Комин Г.Е. Смены поколений в разновозрастных лесах и возможности их прогноза // Лесоведение. 1982. № 4. С.49-55.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура насаждений и принципы ее типизации// Лесоведение. 1970, № 2. С. 49-55.
- Корнблом Э.А. Основные уровни морфологической организации почвенной массы // Почвоведение. 1975. N 9. С. 36-48.
- Корнблом Э.А., Любимова И.Н., Гурсина Т.В. Мозаичные почвенные профили и способы их описания // Почвоведение. 1972. N 8.
- Коротаев А.А. Влияние плотности почвы на рост корневых систем саженцев древесных пород // Лесоведение. 1992. N 4. С. 74-78.
- Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ "Горки Ленинские" и Каневского заповедника). Дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. М. 1992. 290 с.
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7-20.
- Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука. 1991. 160 с.

- Коротков К.О., Морозова О.В. Класс *Quercus-Fageteta*. Леса Валдайского лесничества. // Классификация растительности СССР. Пред. Б.М. Миркина. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 121-133.
- Коротков К.О., Морозова О.В. Некоторые лесные сообщества союза *Carpinion betuli* в Подмосковье. Ден. рукопись. ВИНТИ, 04.05.88, N 3395-B88. М. 1988. 33 с.
- Корочкина Л.Н. Состав лесной травянистой растительности в питании европейских зубров в заповеднике "Беловежская пушта" // Беловежская пушта. Минск. 1971. N 4. с.121-126.
- Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Геоботаника. Вып. 9. М.-Л.: АН СССР. 1954. С. 75-149.
- Корчагин А.А. К вопросу о типах леса по исследованиям в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня. 1929.
- Котюков А.Е. Опыт восстановления дуба в лесах Подмосковья. М.: МСХ РСФСР. 1961. 34 с.
- Кочин Г. Е. Сельское хозяйство на Руси конца XIII - начала XVI века. -М., 1965.
- Кошечев А.Л. Заболочивание вырубок и меры борьбы с ним. М.: АН СССР, 1955. 167 с.
- Кошечев А.Л., Лавров И.А. Опыт восстановления леса на заболоченных лесосеках. М.-Л., 1953. 28 с.
- Кренке Н.А. Археологическая карта заповедника "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улисс. 1995. С. 90-121.
- Кузнецов О.Л. Растительность и продуктивность болот Карелии. Эколого-флористическая классификация сфагновых сообществ болот // Методы исследований болотных экосистем тажной зоны. Л.: Наука. 1991. С. 4-24.
- Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А., Евстигнев О.И., Козленко А.Б., Русанова О.М. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (КАРЕЛИЯ) // Бюл. МОИП. Отд биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3-15.
- Кулешова Л.В., Потапова Н.А., Яновичкая Т.П. Послепожарные сукцессии в биосферных заповедниках: оценка их хода и последствий // Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований. I международный конгресс по биосферным заповедникам. М. 1983. С. 231-248.
- Кулешова Л.В., Потапова Н.А., Яновичкая Т.П. Рекомендации по организации стационаров для комплексного изучения лесных сообществ в заповедниках // Методические рекомендации по размещению, территориальной организации и оформлению документации стационаров в государственных заповедниках. М. 1987. С. 23-30.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука. 1976. 284 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.
- Кучинский П.А. Почвенный покров Центрально-Лесного заповедника // Труды ЦЛГЗ, М., 1937. Вып.2. С.21-86.
- Лавренко Е.М., Исаченко Т.Г. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. Т.108. Вып.6. С.469-483.
- Лавренко Н.Н., Сорокин А.С., Шапошников Е.С. Картометрическая оценка состояния водосборных экосистем Тверской области (по показателям растительного покрова) // Отчет "Проект системы особо охраняемых территорий Тверской области". Тверской областной комитет экологии. Рукопись. 1991.
- Лайвиньш М.Я. Черноольховые лесные сообщества (*Carici elongatae-Alnetum* Koch 1926) озерных островов Латвии. // Ботан. журн. 1985. Т. 70. N 9. С. 1199-1208.
- Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Леонтьев А.М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81-222.

- Леса Южного Подмосковья. М.: Наука. 1985. 280 с.
- Лидов В.П. Геоорфологические особенности долины р. Оки на примере Приокско-террасного заповедника. Рукопись отчета. 1948. Библиотека Приокско-террасного заповедника. 146 с.
- Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С.17-40
- Малышев Л.И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Спб.: Наука. 1994. С. 34-87.
- Мамай И.И., Низовцев В.А., Пучкова Э.И. Современное состояние ландшафтов Московской области // Вестник МГУ. Сер. 5. 1987. N 6. С. 45-53.
- Манько Ю.М., Ворошилов В.П. Еловые леса Камчатки. М.: Наука, 1978. 256 с.
- Материалы к составлению статистического и топографического описания Орловской губернии - ЦГВИА, ф.ВУА, с.х. 18907.
- Материалы по истории Башкирской АССР. 1956
- Мелехов И.С. Рукоаодство по изучению типов концентрированных вырубок. М.:Наука. 1965. 180 с.
- Мельничук В.М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Из-во "Наукова думка", 1970. 442 с.
- Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа. 1989. 36 с.
- Милов Л. В. Исследование об экономических примечаниях к Генеральному межеванию. - М., 1965. 312 с.
- Милюков П. Н. Очерки по истории русской культуры. т. 1, ч. 2. -М., 1993.
- Минаева Т.Ю. Опыт изучения лесных фитоценозов на постоянных пробных площадях в Центральнoлесном заповеднике // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках. Под ред. В.Г.Онищенко, Д.А.Петелина. М.: ЦНИЛ, 1988. С.130-146.
- Миняев Н.А. Умеренные восточно-европейские элементы флоры Северо-Запада европейской части СССР // Вестн.ЛГУ. 1965. Т.21. № 1 С.44-56.
- Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. Флора Центральнo-Лесного государственного заповедника. Л.:Наука, 1976. 104 с.
- Миркин Б.М. О растительных континуумах // Журн. общей биол. 1990. т.51. N 3 С.316-326.
- 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. Теоретические основы современной фитоценологии. М: Наука. 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии М.: "Наука", 1989. 221 с.
- Миронов Б.А. Антропогенные смены пород в лесах Урала // Институт экологии растений и животных (Екатеринбург). Ботанические исследования на Урале: информационные материалы. Свердловск. 1988, С. 70.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Приложение: характерные уровни воды (погодичные данные) // Гос. ком. по гидрометеорологии и контролю природной среды. Л.: Гидрометеониздат. 1988. Т. 1. ч. 1. вып. 2. 51 с.
- Мурзая Э. М. Топонимика и география. М., 1995.
- Мурзаева М.К. Особенности микроклимата на лесосеках различных способов рубок // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. научных трудов Уральской лесной опытной станции ВНИИЛМ. 1978 вып. 11. С. 73-77.

Нешатаев В.Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. // Ботан. журн. 1985. Т. 70. N 10. С. 1362-1373.

Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических описаний. Л.: ЛГУ. 1987. 189 с.

Низовцев В.А. Ландшафтно-экологическая характеристика района ГИЗЛ "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улисс. 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.: Улисс. 1995. С. 37-43.

Нилов В.Н. Возобновление леса на вырубках еловых лесов южной тайги // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., 1967. С.185-197.

Ниценко А.А. Еловые леса Ленинградской области // Вестник ЛГУ. 1960. N 9. Вып. 2. С. 5-16.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. N 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.

Новиков В.С. Род Ожика // Биологическая флора Московской области. Вып. 5. 1980. С.74-93

Носова Л.М., Гельцер Ю.Г., Холопова Л.Б., Раськова Н.В. и др. Влияние смены древесной породы на биологические свойства дерново-подзолистых почв // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. 1988. С. 154-183.

Обыденников В.И., Кожухов Н.И. Типы вырубок и возобновление леса. М, 1977. 174 с.

Одум Ю. Основы экологии. М. Мир, 1975. 740 с.

Озернковский Н. Я. Путешествие на озеро Селигер. - СПб., 1817.

Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л.: Наука. 1978. 305 с.

Определитель растений Мещеры. (ред. В.Н. Тихомиров) М.: МГУ. Часть 1. 1986. 240 с. Часть 2. 1987. 224 с.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука. 1974. 231 с.

Офман Г.Ю., Пономаренко С.В., Пономаренко Е.В. Реконструкция истории природопользования на Самарской Луке в эпоху раннего средневековья // Культура степей Европы 2-й половины I-го тысячелетия н.э. Самара. 1995. С. 8-35.

Павлов В.М. Анализ ведения прошлого хозяйства в лесах Среднего Урала и пути рационального использования лесных ресурсов. // Леса Урала и хозяйство в них (Урал. ЛОС ВНИИЛМ). 1970. вып.5. Свердловск. С. 27-31.

Парфенова Е.И., Ярилова Е.А. Руководство к микроморфологическим исследованиям в почвоведении. М.: Наука. 1977.

Петров В.В. Новая схема геоботанического районирования Московской области // Вестник МГУ. Сер. биол., почв. 1968. N 5. С. 44-50.

Петров В.П. Подсечное земледелие. Киев. 1968, 186 с.

Пидошничко И.Г. О ледниковом периоде. Киев.: АН УССР. 1954. вып. 3. 220 с.

Планы дач Генерального межевания Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА, ф.1354, оп.323, ч.1.

Планы дач Специального межевания Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА, ф.1354, оп.323, ч.2.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос. 1968. 440 с.

- Покровский В. И. Сборник статистических сведений по Тверской губернии. т. 12 Осташковский уезд. вып. 1. - Тверь., 1896.
- Полевая геоботаника. Т.5. Под ред. Е.М.Лавренко, А.А.Корчагина. Л., 1976. 320 с.
- Полынов Б.Б. Ландшафт и почвы // Природа. 1925. №1-3, С.74-88
- Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю. Анализ природной среды и природопользования в лесостепной зоне в средние века на примере городищ Пензенской области // Страницы истории Волгодонья. Пенза. 1995. С. 3-32.
- Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю. Почва как она есть // Природа. 1993, N 3. С. 16-26.
- Пономаренко С.В., Пономаренко Е.В., Офман Г.Ю. Сравнительный анализ истории хозяйственного освоения территории и изменения структуры почвенного покрова // Сб. тез. докл. международного симпозиума "Структура почвенного покрова". М. 1993. С. 281-284.
- Постников А. В. Развитие крупномасштабной картографии в России. -М., 1989.
- Потапова Н.А. Население почвенных беспозвоночных в лесных сообществах Костомукшского заповедника // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сб. научн. трудов ВНИИприроды. М. 1989. С. 152-157.
- Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. Брянск: Приокское кн. изд-во. 1975. 610 с.
- Прозоровский А.В. Изучение биоценологических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Сов. ботаника. 1940. N 5-6. С. 302-316.
- Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск:Навука і тэхніка. 1992. 204 с.
- Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания // Вестник зоологии 1991. N5. С. 45-53; 1992. N1. С. 58-66; N4. С.73-81; 1993. N1. С. 63-71; N4. 59-67.
- Пушкова Л.Н. Москворецко-Окская равнина в процессе освоения ее человеком // Уч. зап. МОИИ. Вопросы природных ресурсов. 1968. Т. 207. Вып. 1. С. 58-80.
- Пьявченко Н.И. "Нижняя ель" в торфяниках // Материалы по изучению лесорастительных условий на торфяно-болотных почвах лесной зоны и в тундре. М.: Тр. Ин-та леса, 1957.. Т.36. С.178-186.
- Пьявченко Н.И. Изменение состава лесов на юге Валдайской возвышенности в голоцене // Докл. АН СССР, 1953. Т.90. № 6. С.1143-1146
- Пьявченко Н.И. История лесов Центрально-Лесного заповедника в послеледниковое время. Труды Комис.по изучен. четвертичн. периода АН СССР, 1955. N 12. С.70-90.
- Пьявченко Н.И. К познанию истории лесов Центрально-лесного заповедника // Комплексные биогеоценологические исследования в ЦЛЗ за 50 лет. Тез. докл. Научн. Конф. 27-29 июля 1982 г. М., 1982. С.8-9.
- Пьявченко Н.И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с.
- Пьявченко Н.И. Условия заболачивания еловых лесов и гарей по наблюдениям в Великолукской и Вологодской областях. Труды Ин-та леса АН СССР, 1955. Вып.26. С.1-19.
- Работнов Т.А. О ценологических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях // Ботан.журн. - 1995. - Т.80. - № 7. - С.67-72
- Работнов Т.А. Типы серо-ольховых насаждений северо-западной части Московской области // Ботан. журн., 1939. № 1.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ. 1983. 296 с.
- Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 1983. 216 с.

- Раменская М.Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск. 1960. 485 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз. 1938. 620 с.
- Раменский Л.Г., Паценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 1956. 472 с.
- Рассказ о том, как у нас на Руси началось и шло земледелие. М. 1899. 126 с.
- Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 430 с.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. 1980. 431 с.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М.-Л.: АН СССР, 1956. Ч. 1. 460 с. Ч. 2. 971 с.
- Рожков Н. Сельское хозяйство Московской Руси в XVI веке. Б.м., б.г. 512 с.
- Рудзский А. Краткий очерк истории лесоустройства. СПб. 1899. 151 с.
- Русанова О.М. Пространственная структура ландшафтов Костомукшского заповедника // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сб. научн. трудов ВНИИ природы. М. 1989. С. 91-102.
- Рысин Л.П. Ассоциация ельник кислично-щитовниковый (*Piceetum oxalidoso-dryopteridetosum*). // Сообщ. Лабор. лесовед. 1961. Вып. 5. С. 90-97.
- Рысин Л.П. Липа сердцевидная // Биологическая флора Московской области. Вып. 7. М.: МГУ. 1983. С. 128-152.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Дуб обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М.: МГУ. 1990. С. 102-130.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М., 1987. 207 с.
- Сашников С.Н. Циклически эрозивно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. N 1. С. 10-20.
- Сашников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука. 1992. 262 с.
- Сахаров М.И. Элементы лесных биоценозов // Докл. АН СССР. 1950. Т. 71. С. 557-560.
- Сборник статистических сведений по Орловской губернии. Том 3. Трубчевский уезд. Орел. 1887. 305 с.
- Спицин М.Г., Русанов А.В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. вып. 5. с. 30-40.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пр-сть. 1983. 192 с.
- Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного заповедника // Труды Приокско-Террасного заповедника. 1958. Вып. 2. 246 с.
- Смирнова З.Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Труды Петергофского естест. научн. ин-та. 1928. N 5. С. 119-259
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 1987. 206 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. N 4. С. 438-448.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. 1988. Т. 73. N 10. С. 1423-1434.

- Смирнова О.В., Горопова М.И. Зеленчук желтый // Биологическая флора Московской области. Вып.3. 1976. С.139-150
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. 1989. N 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: ОИТИ НЦБИ АН СССР 1990. 92 с.
- Смолоногов Е.П. Материалы к характеристике микроклиматических условий на концентрированных вырубках // Тр. института биологии УФАИ. 1966. вып. 16. с. 25-39
- Советов А. О системах земледелия. Сиб.: Типография товарищества "Общественная польза". 1867. 286 с.
- Соколов В.Е. Фауна мира. Млекопитающие. М.: Агропромиздат. 1990..
- Соколов Н.Н. Некоторые данные о рельефе и четвертичных отложениях Центрального лесного заповедника (по наблюдениям 1939 года). Рукопись. 1939. Архив ЦДБГЗ. 68 с.
- Соколов Н.Н. Рельеф и четвертичные отложения Центрального лесного заповедника. Уч.зап.ЛГУ, сер.геогр.наук, 1949, 6 С. 52-155.
- Соколов С.Я. Типы леса восточной части Быковско-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехнической академии. 1931. вып. 2. С. 115-251.
- Соколов С.Я. Типы леса восточной части Быковско-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. // Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехнической академии, 1931, вып. 2. С. 115-251.
- Сороченков В.Ф. Геологическое строение территории Центрально-Лесного государственного заповедника // Труды ЦДБГЗ. Вып.2. Смоленск, 1937. С.13-19.
- Состояние лесов Орловской губернии // Лесной журнал. 1947. N 24. С.37-49.
- Сочава В.В. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука. 1978. 319 с.
- Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР / Миркин Б.М., Соломец А.И., Ишбирдин А.Р., Алимбекова Л. М. - М., 1989. - 46 с.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к древоразрушающим грибам. М., 1992. 221 с.
- Страздайте-Балаявичене Ю. Кадастр синтаксонов растительности Литвы. Вильнюс: Институт ботаники АН ЛитССР. 1988. 41 с.
- Строганова М.Н., Скрыбина О.И., Шоба В.И. Структура почвенного покрова Центрально-лесного заповедника // Генезис и экология почв Центрально-лесного государственного заповедника. М.:Наука, 1979. С.54-86.
- Строганова М.Н., Таргульян В.О., Гончарук Н.Ю., Васенев И.И. Особенности почвообразования ветровальных комплексов в ельниках южной тайги // Вестн.Моск.ун-та, Сер.Почвоведение, 1985, №3, с.23-31
- Строганова М.Н., Тошева Г.П., Трошина М.Г. Влияние рубок на эволюцию подзолистых почв южной тайги // Тезисы докладов VII Делегатского съезда ВОИ. Ташкент, 1985. Т. 4. С. 90.
- Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1934.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука. 1975. Т. 3. 543 с.
- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.;Л.: Госиздат, 1931. 327 с.
- Тарноградский Д.А. 1959. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа.//Работы Северо-Кавказской гидробиологической станции. Орджоникидзе, т.VI, вып.3. 58 с.

Териннов Н.И. Из истории лесоустройства горнозаводских лесных дач на Урале (XVIII-XIX в.в.) // Труды института экологии растений и животных (Екатеринбург). Вып. 77. Динамика и строение лесов на Урале. 1970. с. 161-173.

Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Наука. 1954. 195 с.

Толмачев А.И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. Ленингр. Ун-та. Сер. Биол., 1970. Т.15. № 3. С.62-74.

Топачевский В.А. Фауна СССР. Млекопитающие. Ч.III вып. 3. Л.: Наука. 1969.

Тошева Г.П. Изменение почвенного покрова на вырубках ельников южной тайги // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 1988. 24 С.

Трофимов Т.Г. Материалы к флоре папоротникообразных и цветковых растений Центрального лесного заповедника. Архив ЦЛГЗ, Рукопись, 1940.

Трофимов Т.Г. Еловые леса района верховьев Волги и ЦЛЗ. Архив ЦЛГЗ, Рукопись, 1941.

Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения и их разведка. М.-Л., 1949.

Удра И.Ф. Расселение и миграции древесных растений в умеренном поясе Евразии. Научн. докл. ... докт. биол. наук. М., 1990. 38 с.

Узянов А.А. Освоение Среднерусской возвышенности славянами в раннем Средневековье // Экологические проблемы в исследованиях средневекового населения Восточной Европы. М. 1993. с. 45-50.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 327 с.

Уланова Н.Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М., 1995. С.72-90.

Учватов В.П. Ландшафты Приокско-Террасного биосферного заповедника // Ландшафтно-геохимические основы мониторинга природной среды. М.: Наука. 1989. С. 103-117.

Фалалеев П. И. Лесное право. М.: Изд-во Сытина. 1912. 359 с.

Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: МГУ. 1963. 450 с.

Фридланд Почвы Приокско-террасного заповедника. Рукопись отчета. 1949. Библиотека Приокско-террасного заповедника. 180 с.

Цветков М.А. Изменение лесистости европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: АН СССР. 1957. 213 с.

Целищева Л.К., Строганова М.Н., Тошева Г.П. Диагностика процессов восстановления почв после вырубки леса // Тезисы конференции "Диагностика деградации и воспроизводства лесных почв". Тарту, 1987. С. 99-100.

Ценные объекты живой природы Московской области (охраняемые и нуждающиеся в охране). Пояснительный текст к карте. М.: ГУКГ. 1986. 56 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука. 1988. 184 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л. 1932. 376 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 1983. 215 с.

Чазов Б.А. Восточный (горный) лесной естественно-географический район Пермской области // Уч.зап. ПГУ. 1956. т. X. вып. 2. с. 261-271.

Чевсдаев А.А. Дуб, его свойства и значение. М.: Гослесбуиздат. 1963. 234 с.

- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Санкт-Петербург: Мир и семья-95. 1995. 990 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука. 1981. 510 с.
- Черненко Т.В., Шорина Н.И. Кислица обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М., 1990. С. 154-171.
- Чесноков П.И. Дубовые леса Московской области и пути их восстановления: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М. 1954. 17 с.
- Чмыр А.Ф. Биологические основы восстановления еловых лесов южной тайги. Л.:Изд-во ЛГУ, 1977. 160 с.
- Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Труды инст. геол. наук. 1951. В. 135. 276 с.
- Шапошников Е.С. Ассоциации еловых лесов Центрально-Лесного государственного заповедника. Дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. Л., 1988. 144 с.
- Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. К синтаксономии еловых лесов Центрально-лесного заповедника. Часть I. Неморальные и травяно-болотные ельники. М. ДЕП ВНИИГИ. N 4083-В388. 1988. 71 с.
- Шапошников Е.С., Ющенко Л.Н., Минаева Т.Ю. Изменения в сообществе ельника пушицево-осоково-сфагнового в результате прогрессирующего заболачивания // Болота охраняемых территорий. под ред. Боч М.С.:Тез.докл. XI семинара-экскурсии по болотоведению. - Ленинград. 1991. - С.73-77.
- Шахов А.А. Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза // Бюл.МОИП. Отд.биол. 1945. Т.50. вып.3-4. С. 120-127.
- Шелгунов Н. История Русского лесного законодательства. СПб. 1857. 378 с.
- Шенников А.П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биол. 1942. Т.3. N 5-6. С. 331-361.
- Шергольд О.Э., Тимофеев Г.П., Дыренков С.А. К изучению истории и результатов рубок главного пользования в елово-пихтовых древостоях Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них: сб. научных трудов Уральской лесной опытной станции ВНИИЛМ. 1968. вып. 2. с. 84-86.
- Шергольд О.Э., Тимофеев Г.П., Дыренков С.А. Лесоводственные результаты различных рубок, применявшихся в прошлом в Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них (Уральская ЛОС ВНИИЛМ) Свердловск. 1970. вып.5. С.
- Шиятов С.Г. Экологические типы верхней границы леса на Урале // Институт экологии растений и животных (Екатеринбург). Ботанические исследования на Урале. информационные материалы. Свердловск. 1984. с. 39-41.
- Экономические примечания к планам дач Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА, ф.1355, е.х.214, е.х.1018, е.х.1019.
- Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот.журн. 1991. Т.76. N 3. С. 305-313.
- Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. отд. биол. 1982. Т. 87. вып. 4. С. 3-23.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во ПГУ. 1991. 80 с.
- Яновская Т.П. Геоботанические исследования на стационарных площадях в заповедниках // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сб. научн. трудов ВНИИ природы. М. 1989. с. 142-152.
- Acker S.A. Vegetation as a component of non-nested hierarchy: a conceptual model. // J.of Veg. Sci. 1990. V.1. N 5. P. 683-690.
- Allen T.F.H., Starr T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. of Chicago Press. 1982. 218 p.

- Andel van J. A population ecological approach to evaluate the rate of disturbance of plant communities // Proc. of VI Inter.Ecol.Cong.Manchester. 1984. P. 30-47.
- Austin M.P., Gaywood M.J. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory // J. of Veg. Sci. 1994. V. 5. N 4. P. 473-482.
- Barkman J.J., Moravec S., Rauschert R. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1976. V. 67. N 3. P. 145-195.
- Bjorndalen J.E. Urterrike granskoger i Grenland, Telemark. // Blyttia. 1980. Bd. 38. N 2. S. 49-66.
- Bodeux A. Alnetum glutinosae // Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N.F. 1955. H. 5. S. 114-137
- 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.
- Bornkamm R. Hemerobie und Landschaftsplanung // Landschaft+Stadt, Stuttgart. 1980. N 12. S. 49-55.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien: Springer. 1964. 316 S.
- Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio-Piceetea. // Prodrum der Pflanzengesellschaften. 1939. N 6. 123 S.
- Cajander A.K. Ueber Waldtypen // Acta for. fenn. 1909. V. 1. N 1. 175 S.
- Cajander A.K. Ueber Waldtypen im allgemeinen. // Acta for. fenn. 1921. V. 20. N 1. S. 1-41.
- Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegi Inst. 1916. 96 p.
- Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. The hierarchical continuum concept // J. of Veg. Sci. 1993. V. 4. N. 2. P. 149-156.
- Dierschke H. Natürliche und naturnahe Vegetation in den Talern der Böhme und Fintau in der Lüneburger Heide // Mitteil. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N.F. 1969. H. 14. S. 377-397
- 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. Gottingen. 1974. 216 p.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulßen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. // Scripta Geobotanica. 1991. V. 18. p. 37-59.
- Falinski J. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. Vegetatio. 1978, 38, 175-183.
- Falinski J. Windwürfe als Faktor der Differenzierung und der Veränderung des Urwaldbiotopes im Lichte der Forschungen auf Dauerflächen. Phytocoenosis. 1976, 5, 85-108
- Fischer Von A., Abs G., Lenz F. Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf Ansätze einer „Urwaldforschung“ in der Bundesrepublik. Forstw. Cbl. 1990. 109, 309-326.
- Forest cover types of the United States and Canada. Washington: Soc. Am. For. 1980. 165 p.
- Forest Succession: concept and Application. Berlin; N.J.:Springel, 1981. 517 p.
- Gabbrielli A. Qualche notizia sulle vicende storiche del bosco in Calabria // Ibid 1991 a, vol. 46. N 3. S. 205 -218.
- Gabbrielli A. Quattro secoli di storia della foresta demaniale dell'Abetone. // Ital. forest. e mont. 1991. vol. 46 N 5. S. 329-340.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y. 1979. 222 p.
- Grospietsch Th. Rhizopodenanalytische Untersuchungen an Mooren Ostholstacins. // Arch.f.Hydrobiol. 1953. 47,3:341-452.
- Gruell G.E. To burn or not to burn: a wildlife management dilemma // West. Wildlands. 1984. V. 10. N 3. P. 9-15.

- Haapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession // *Annales Zoologici Fennici*. 1965. V.2. P. 153-196.
- Haapanen A., Siitonen P. Kulojen esiintymisen Ulvinsalon luonnonpuistossa // *Silva Fennica*, 1978. V. 12. N 3. P. 187-200.
- Hanspach D. Untersuchungen zur landschafts- und vegetation geschichte des Schraden // *Abh. und Ber. Naturkundemus. Gortitz* 1988-1989. vol. 62 S. 1-22, 42-44, 60-63.
- Hanspach G. History of the landscape and vegetation of the lowland Schraden (Cottbus country, G.D.R.). // *Vegetatio*. 1990. vol. 84. N 2. S. 183-184.
- Harnisch O. Rhizopodenanalyse der Moore. // *Biol.Zentralbl.* 1948. 67, 11/12:551-561.
- Harper J.L. Population biology of plants. L., N-Y. Acad. press. 1977. 892 p.
- Heal O.W. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa:Rhizopoda) in Sphagnum. // *J.Animal Ecol.* 1964.V.33, p.395-412.
- Hoogenraad H.R., De Groot A.A. Rhizopoda and Heliozoen aus dem Susswasser der Niederlande // *Arch.Neerl.Zool.* 1935. V. Vol.1, h.432-488.
- Hytteborn H., Liu Qing-Hong, Verwijst Th. Natural disturbance and gap dynamics in a Swedish boreal spruce forest. // *Coniferous forest ecology from an international perspective*. Eds. N.Nakagoshi and F.B.Golley. The Netherlands. 1991. pp 93-108
- Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa. A journal of briology*. 1992. V. 1. N 1-2. P. 1-85.
- Johnstone I.M. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential // *Biol.Rev.*,1986. 6, 369-394.
- Kalela A. Synspunkter pa forenhetligandet av undersökningarna rörande den boreala regionens skogsvegetation i Norden. Helsinki, mimeogr., 1970. 9 S.
- Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. // *Phytocoenologia*. 1981. V. 9. N 1/2. S. 53-250.
- Kilgore B.M. Restoring fire's natural role in America's wilderness // *West. Wildlands*, 1984. V.10. N3. P.2-5.
- Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa. A journal of briology*. 1992. V. 1. N 1-2. P. 87-127.
- Koop H. Walderjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandortliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung // *Ber. Int.Symp. Int. Ver. Vge.kde. „Struktur und Dynamik von Wäldern“*. Red. H.Dierschke. 1982, 235-273.
- Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moskow, 1991. 346 p.
- Kulczynsky S. Torfowiska Polesia. Bd.1, 2. 1939/40. 777 s.
- Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veroff. Goebot. 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*. (Ed. A.J.Hansen and F. di Castri) Springer-Verlag. N.-Y. 1992. P. 76-106.
- Mäkinen A. Peat quality and peat formation in Finnish alder swamps // *Proceed of Inter. Symp. Hyytiälä, Finland. "Classification of peat and peatlands"*, Helsinki, 1979. P. 171-183.
- Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk lesnych Polski. Cz. 3. Lasy i zarosła legowc. // *Phytocoenosis*. 1976. V. 5. N 1. 66 s.
- Matuszkiewicz W. Die karte der potentiellen natürlichen vegetation von Polen. // *Braun-Blanquetia*. 1984. V. 1. 99 p.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa: PWN, 1981. 298 s.

- Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe. // *Phytococnosis*. 1973. V. 2. N 4. 356 s.
- Minajeva T.Yu., Menshich T.B., Shaposnikov E.S. Peatland expansion on southern taiga spruce forests of the russian plain // *Peat Industry and Environment*, Parnu, Estonia 12-15.09.1995. - P.108
- Minayeva T.Yu., Shaposnikov E.S., Sorokin A.D. Experience in using of stand valuation survey reports for vegetation survey and monitoring in large territories. - Abstracts of Int.Symposium Large area vegetation surveys Bailleul, France. 19-23 Sept.1994 - p. 40
- Neuhausl R. Subkontinentale Hochmoore und ihre Vegetation. // *Studie ČSAV*. 1972. 13. 121 p.
- Oksanen J., Ahti T. Lichen-rich pine forest in Finland. // *Ann. Bot. Fennici*. 1982. N 19. P. 275-301.
- Omberg A. Noen furuskogstyper i Ulvik. Hhardanger. // *Kgl. Norske Vid. Selsk. mus. Rapp. Bot. ser.* 1980. N 5. P. 92-102.
- O'Neill R.V., De Angelis D.L., Waide J.B., Allen T.F.H. A hierarchical concept of the ecosystem. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 1986. 196 p.
- 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.
- Pinowski J., Williamson K. Introductory informations of the 4th Meet. of the International Bird Census Committee // *Acta Ornithol.* 1974. V. 14. N 6. P. 9-20.
- Popadyouk R.V., Smirnova O.V, Evstigneev O.I., Yanitskaja T.O., Chumatchenco S.I., Zaugolnova L.B., Korotcov V.N., Chistyakova A.A., Khanina L.G., Komarov A.S. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodeversity, structure and dynamic. Pushchino, 1995. 74 p.
- Pott R., Huppe J. Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands // *Abch. westfal. Mus. Naturk.* 1991. vol. 53. N 1-2. S. 5-313.
- Riquier G., Les phytolites de certain sols tropicaux et des podzols. *Trans. YII. Internat. Congr. Soil Sci.* 1960. V. 4.
- Schaetzl R., Burns S, Johnson D., Small Th. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio*. 1989, 79, 165-176-
- Schaetzl R.I., Tree uprooting: review of terminology process and environmental applications // *Can. Journ. of For. Res.* 1989. v. 19. P. 1-11.
- Schluter H. Kennzeichnung und bewertung des Naturlichkeitsgrades der Vegetation // *Acta Bot. Slov. Acad. Sci Slovacae. Ser A. suppl.1.* 1984. S. 277-283.
- Schmidt-Voght H. Die Fichte. - Hamburg; Berlin, 1977. Bd.1. 677 s.
- Schonborn W. 1963. Die Stratigraphische lebender Testaceen im Sphagnetum der Hochmoore // *Limnologia*. 1, s.315-321.
- Seischab F.K., Orvig D. Catastrophic disturbaces in the presentlement forests of western New York // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1991. vol. 118. N 2. P. 118-122.
- Sernander R. The primitive forest in Granskär and Fiby. A study of the part played by storm-gaps and dwarf trees in the regeneration of the Swedish spruce forests // *Acta phytogeogr. Succ.*1936, 8: 1 -232 (in Swedish, sum. - English).
- Smirnova O.V, Popadyouk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T.Yu., Shaposnikov, 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, biodeversity, dynamic. Pushchino. 1995. 77 p.
- Sokolowski A. Zbiorowiska leśne polnocno-wschodniej Polski. // *Monographiae botanicae*. 1980. V. I.X. 205 s.
- The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.:Acad press. 1985. 472 p.
- The mosaic-cycle concept of ecosystem. (ed Remmert H.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, N-Y. 1991. 168 p.

- Tolonen K. 1986. Rhizopod analysis // Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology, p.645-666.
- Van Breemen N. Soils: biotic constructions in a Gaian sense // Responses of forest ecosystems to environmental changes. London-New York, 1992. 189-207.
- Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J.Ecol. 1947. 35, 1-22.
- White D.W., Worthen W., Stiles E.W. Woodlands in a post agricultural landscape in New Jersey // Abch. westfal. Mus. Naturk. 1990. vol. 117. N 3. p. 256-265.
- Whittaker R.H. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern // Ecol. Monogr. 1953. V.23. P. 41-78.
- Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation // Biol.Revs. 1967. V.42. N2. P. 207-264.
- Williams A.B. The composition and dynamics of a beech-maple climax community // Ecol. Monogr. 1936. V. 6, N3. P. 317-408.

**Сукцессионные процессы в заповедниках России
и проблемы сохранения биологического разнообразия**

Подписано в печать 25.11.98. Формат 60X84/8.
Печать офсетная. Бумага для офсетной печати. Объём 68,6 печ. л.
Тираж 2000 экз. Заказ № 1641.

Нелидовская типография

Тверская обл., г. Нелидово, Школьный пер., 4