УДК 630
ББК 43.4
В78

Ответственный редактор
доктор биологических наук *О.В. Смирнова*

Рецензенты:
академик *А.С. Исаев*,
доктор биологических наук *Л.П. Рысин*,
доктор биологических наук *Н.М. Чернова*

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов. – М.: Наука, 2004. – ISBN 5-02-033067-1 (общ.)

Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. – 2004. – 575 с.: ил. – ISBN 5-02-033066-3 (в пер.)

Во второй книге дан геоботанический и демографический анализ современных лесов Восточной Европы. Описаны наименее нарушенные лесные сообщества и массивы, представлены основные варианты сукцессионных систем неморально-бореальных, неморальных и бореальных лесов. Проанализирована структура и динамика растительного покрова в поймах малых и средних рек. Предложена концепция сохранения и восстановления природного разнообразия. Созданы имитационные модели динамики лесного покрова в лесах заповедного фонда и в эксплуатационных лесах. Описаны способы минимизации негативного воздействия лесозаготовительной деятельности на природное биологическое разнообразие и естественную динамику лесных экосистем.

Для экологов, геоботаников, лесоводов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

По сети АК

ISBN 5-02-033067-1 (общ.)
ISBN 5-02-033066-3 (кн. 2)

© Российская академия наук, 2004
© Издательство “Наука”
(художественное оформление), 2004

ОГЛАВЛЕНИЕ

Книга 1

Предисловие редактора 11

Глава 1. **Природная организация биогеоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы** 16

1.1. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии. *О.В. Смирнова* 16

1.2. Популяционная организация ненарушенного биогеоценотического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы. *О.В. Смирнова* 25

1.3. Имитационная модель динамики древесной синузии лесного ценоза. *С.И. Чумаченко* 43

Глава 2. **История развития лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современности** 59

2.1. Природные условия позднего плейстоцена. *В.Н. Калякин* 59

2.2. Изменение состава и распространения видов-эдификаторов природных экосистем Северной Евразии с конца плейстоцена до позднего голоцена. *В.Н. Калякин, О.В. Смирнова, С.А. Турубанова* 93

2.3. Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов. *О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, С.А. Турубанова, В.Н. Калякин* 134

2.4. Малонарушенные лесные территории севера европейской России. *П.В. Потапов, А.Ю. Ярошенко, С.А. Турубанова* 147

Глава 3. **Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса** 154

3.1. Общие представления популяционной биологии и экологии растений. *О.В. Смирнова, Н.А. Торопова* 154

3.2. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы. *О.В. Смирнова, Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов* 165

3.3. Популяционные стратегии видов деревьев. *О.И. Евстигнеев* 176

3.4. Популяционные стратегии видов кустарников. *О.И. Евстигнеев, Е.Г. Диденко* 205

3.5. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова. *А.А. Агафонова, Н.И. Шорина, О.В. Смирнова, Л.А. Жукова, Т.А. Полянская, О.П. Ведерникова, Э.В. Шестакова, Е.А. Скочилова, Г.О. Османова, Е.С. Закамская, Л.В. Прокопьева* 224
3.6. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп. *Л.А. Жукова* 256
3.7. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса. *Л.М. Носова, Н.Б. Леонова, М.В. Зимин* 270
3.8. Состав и синузиальная структура мхов лесного пояса. *А.А. Шестакова* 282

Глава 4. **Методы анализа состояния растительного покрова.** *В.Э. Смирнов, Л.Г. Ханина* 290
4.1. Градиентный анализ растительности 291
4.2. Типология растительных сообществ 296
4.3. Выделение групп (совокупностей) видов 300
4.4. Оценки биоразнообразия растительности 303
4.5. Оценка сукцессионного состояния сообществ 304
4.6. Пространственный анализ растительности 306

Глава 5. **Современное состояние лесного и почвенного покрова Европейской России** 314
5.1. Общая характеристика видового и возрастного состава древостоев современных лесов. *М.М. Паленова* 314
5.2. Оценка разнообразия и состояния региональных и локальных популяций видов деревьев – основных эдификаторов и доминантов современного лесного пояса. *С.И. Смирнов* 324
5.3. Грибные болезни в лесах Европейской России. *Е.А. Прудников, В.А. Мокрицкий, И.Г. Вишневская* 338
5.4. Влияние насекомых-фитофагов на состав и структуру лесов. *Н.И. Лямцев* 364
5.5. Лесные почвы: биотические и антропогенные факторы формирования. *М.В. Бобровский* 381

Список литературы 428

Приложение 471

Список родов и видов позвоночных животных, насекомых, деревьев и кустарников, а также возбудителей болезней деревьев 472
Список авторов книги 1 478

Книга 2

Предисловие редактора 10

Глава 6. **Леса неморально-бореальной полосы** 13

6.1. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов. *Л.Б. Заугольнова, О.В. Морозова* 13

6.1.1. Распространение неморально-бореальных лесов 13

6.1.2. Классификация и характеристика сообществ неморально-бореальных лесов 15

6.2. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклимаксовых неморально-бореальных сообществ. *А.И. Широков* 62

6.2.1. Образование окон в пологе леса и формирование парцеллярной гетерогенности 65

6.2.2. Динамика парцеллярной организации хвойно-широколиственных сообществ 71

6.2.3. Образование ВПК и формирование внутрипарцеллярной гетерогенности 79

6.3. Структура лесных катен в полосе неморально-бореальных лесов. *Л.Б. Заугольнова* 89

6.3.1. Общие представления о катенах 89

6.3.2. Основные типы катен неморально-бореальной полосы 90

6.3.3. Структура лесного покрова в катенах разного типа 92

6.4. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов и их связь с типами ландшафта и особенностями природопользования 108

6.4.1. Общая характеристика сукцессионных процессов в полосе неморально-бореальных лесов. *О.В. Смирнова* 108

6.4.2. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на суглинистых субстратах (на примере южно-таежных лесов Нижегородского Заволжья). *А.И. Широков* 118

6.4.3. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на песчаных субстратах и прогнозы их развития (на примере нац. парка “Марий Чодра”). *Л.Б. Заугольнова, М.Б. Бекмансуров* 125

6.4.4. Прогноз изменения растительного покрова в Приокско-Террасном заповеднике по лесотаксационным данным. *Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский* 131

6.4.5. Современное состояние и прогноз развития островных лесных массивов на примере Природно-исторического заповедника-леспаркхоза “Горки”. *В.Н. Коротков* 138

Глава 7. **Леса неморальной полосы** 142

7.1. Распространение и классификация неморальных лесов. *Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская, Н.А. Султанова* 142

7.1.1. Распространение неморальных лесов 142

7.1.2. Классификация и характеристика сообществ неморальных лесов 144

7.2. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазилимаксовых неморальных сообществ. *А.А. Чистякова, Н.А. Леонова* 161
7.2.1. Образование “окон” в пологе леса и формирование парцеллярной гетерогенности 164
7.2.2. Парцеллярная структура и динамика монодоминантных буковых и полидоминантных широколиственных сообществ 167
7.2.3. Образование ВПК и формирование внутрипарцеллярной гетерогенности 175
7.3. Структура лесных катен в полосе неморальных лесов 179
7.3.1. Структура лесной катены в эрозионном типе ландшафта в зоне широколиственных лесов (нац. парк “Угра”, Козельские засеки). *В.А. Макарова* 180
7.3.2. Структура лесного покрова и почв катен в зоне лесостепи (на примере песчаных террас Воронежского заповедника). *Н.А. Солнцев, Н.А. Калуцкова, О.В. Трегубов, Е.А. Стародубцева* 185
7.3.3. Структура лесной катены в эрозионном типе ландшафта в зоне лесостепи на покровных суглинках (Теллермановское опытное лесничество). *О.В. Смирнова* 194
7.4. Динамика лесного покрова на песчаных террасах Воронежского биосферного заповедника. *Е.А. Стародубцева, Ю.П. Лихацкий, О.В. Трегубов* 200
7.4.1. Долгосрочная динамика растительного покрова заповедника 200
7.4.2. Краткосрочная динамика растительного покрова заповедника 206
7.5. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморальных лесов и их связь с типами ландшафта и особенностями природопользования 236
7.5.1. Общая характеристика сукцессионных процессов в полосе неморальных лесов. *О.В. Смирнова* 236
7.5.2. Сукцессионные процессы в растительном покрове зандровых местностей (на примере заповедника “Брянский лес” и окружающих территорий). *О.И. Евстигнеев* 245
7.5.3. Сукцессионные процессы в растительном покрове моренно-зандровых местностей (на примере заповедника “Брянский лес” и окружающих территорий). *О.И. Евстигнеев* 260
7.5.4 Сукцессионные процессы в растительном покрове III супесчаной террасы Неруссо-Деснянского Полесья. *О.И. Евстигнеев* 266
7.5.5. Долговременный прогноз изменения растительного покрова в заповеднике “Брянский лес”. *О.И. Евстигнеев* 278
7.5.6. Сукцессионные процессы в дубравах лесостепи после прекращения сенокошения и выпаса. *А.А. Чистякова* 286

Глава 8. **Леса бореальной (таежной) полосы** 295
8.1. Распространение и классификация бореальных лесов. *Л.Б. Заугольнова, О.В. Морозова* 295
8.1.1. Распространение бореальных лесов 295
8.1.2. Классификация и характеристика сообществ бореальных лесов 298

8.2. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклимаксовых таежных лесов. *В.Н. Коротков, А.С. Морозов, А.Ю. Ярошенко* 330
8.2.1. Примеры описаний квазиклимаксовых таежных лесов 331
8.2.2 Общие признаки ненарушенных или малонарушенных темнохвойных лесов 345
8.3. Структура лесных катен в полосе бореальных лесов 347
8.3.1. Характеристика озерной катены (южная Карелия). *Е.А. Платонова* 347
8.3.2. Структура лесного покрова катен в связи с частотой пожарных нарушений (на примере Костомукшского заповедника). *В.Н. Коротков* 353
8.4. Сукцессионные процессы в растительном покрове бореальных лесов и их связь с особенностями природопользования 357
8.4.1. Общая характеристика сукцессионных процессов. *В.Н. Коротков* 357
8.4.2. Послепожарные сукцессии в долинных зандрах Костомукшского заповедника. *В.Н. Коротков* 359
8.4.3. Сукцессии на вырубках (на примере заповедника “Басеги”). *А.Ю. Ярошенко* 367
8.4.4. Основные варианты позднесукцессионных разновозрастных бореальных лесов. *О.В. Смирнова, В.Н. Коротков, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина* 376

Глава 9. **Структура и динамика растительного покрова в поймах рек лесного пояса** 384
9.1. Растительный покров в поймах рек лесного пояса. *Т.Ю. Браславская* 384
9.1.1. Специфика природных процессов в поймах 384
9.1.2. Геоморфологические процессы и их влияние на пойменную растительность 385
9.1.3. Влияние гидрологического режима на пойменную растительность 398
9.1.4. Структура пойменного ландшафта 404
9.1.5. Функциональная организация пойменной растительности 426
9.2. Растительный покров долин самых малых рек и ручьев и факторы его функциональной организации. *О.И. Евстигнеев* 473
9.2.1. Речной бобр и циклические сукцессии растительности 473
9.2.2. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников 484

Глава 10. **Сохранение и восстановление природного биоразнообразия** 492
10.1. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства. *С.И. Чумаченко, М.М. Паленова, В.Н. Коротков* 492
10.1.1. Описание комплекса программ FORRUS-S 492
10.1.2. Модель естественного развития 495
10.1.3. Модель экзогенных воздействий и имитация лесохозяйственных мероприятий 498

10.1.4. Возможные варианты сценариев ведения лесного хозяйства 498
10.1.5. Верификация и применение модели 499
10.2. Способы минимизации негативного воздействия лесозаготовительной деятельности на природное биоразнообразие и естественную динамику лесов. *А.Ю. Ярошенко* 507
10.2.1. Система рубок в лесах Европейской России 507
10.2.2. Меры по сохранению биологического разнообразия при промышленных рубках 514

Заключение 531

Литература 537

Приложение 563

Список видов сосудистых растений, мхов и лишайников 564
Список авторов 575

Предисловие редактора

Нашему Учителю
и Учителю наших учителей и коллег –
Алексею Александровичу Уранову

Предлагаемая читателям книга – результат многолетних исследований неформального коллектива авторов, объединенных общей концепцией – популяционной организацией растительных сообществ и общим объектом – восточноевропейскими лесами.

В первой книге дан синтез современных концепций теоретической экологии и авторских представлений о популяционной организации биогеоценотического покрова лесных территорий и предложена модель доантропогенной организации биогеоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы. С биогеографических позиций проведен критический анализ гипотезы гигантских покровных оледенений и экстремального похолодания климата. Представлены аргументы в пользу антигляциалистической гипотезы. В первой книге изложены методологические подходы и методы исследования растительного и почвенного покрова лесного пояса Восточной Европы, рассмотрены особенности популяционной биологии основных средопреобразователей и сопряженных компаний подчиненных видов растений, проведен эколого-ценотический и ареалогический анализ растительного покрова. На основе анализа истории природопользования и оценки роли биотических и антропогенных факторов формирования почвенного покрова лесных территорий сделано заключение, что определяющим фактором формирования современного почвенного покрова является хозяйственная деятельность.

Во второй книге дан флористический и геоботанический анализ современных лесов лесного пояса Восточной Европы (см. главы 6–8). Вслед за Г. Вальтером (1968) в пределах лесного пояса мы выделили неморально-бореальную, неморальную и бореальную лесные полосы. Специфика современной природно-антропогенной структуры лесного пояса в том, что в центральной полосе в большей степени сохранились особенности лесов среднего голоцена, тогда как две другие сохранили их в меньшей степени. Одинаковые антропогенные воздействия имели разные последствия в центре лесного пояса и в его северной и южной частях, поэтому при обсуждении современной лесной растительности сначала рассмотрена полоса неморально-бореальных лесов (глава 6), а затем в сравнении две остальные (главы 7 и 8). Для каждой природно-антропогенной полосы в соответствии с классификацией Браун–Бланке обобщены данные по синтаксономии и приведены диагнозы самых распространенных

синтаксонов. Оценка экологических характеристик и эколого-ценотического состава сообществ, относящихся к разным синтаксонам, позволила выявить группы синтаксонов, представляющих разные сукцессионные варианты, и сформировать представления о восстановленной растительности.

В результате длительной истории природопользования в лесном поясе Восточной Европы климаксовые лесные экосистемы отсутствуют, поэтому наименее нарушенные – квазиклимаксовые – оцениваются как эталонные. В пределах каждой полосы дана геоботаническая характеристика таких сообществ и выявлены их специфические признаки в неморально-бореальных, неморальных и бореальных лесах. Реконструкция особенностей структурного и таксономического разнообразия наименее нарушенных лесных сообществ и сопоставление их с особенностями сообществ, развивающихся после прекращения различных антропогенных воздействий, позволили выявить основные варианты сукцессионных систем. Особое внимание уделено положению в сукцессионных системах природных светолюбивых видов-эдификаторов, в первую очередь, дуба черешчатого и сосны обыкновенной, которые в современном лесном покрове могут доминировать только в сукцессионных сериях сообществ, сформированных в результате рубок, распашек и пожаров. На основе исследований в заповедниках Европейской России стало ясно, что из-за отсутствия в современных лесах ключевых видов лесного пояса – крупных стадных копытных – на заключительных этапах сукцессий доминируют теневые сообщества (хвойно-широколиственные, широколиственные или темнохвойные). В них нет и светолюбивых видов-эдификаторов, и большей части подчиненных светолюбивых видов растений.

Помимо характеристики сообществ на разных стадиях сукцессий, для каждой лесной полосы описаны закономерности размещения лесного покрова в пределах малых речных бассейнов, которые рассматриваются как элементы структуры лесного покрова в целом. Подразделение территории на малые речные бассейны и исследование распределения элементов лесного покрова в их пределах позволили вскрыть закономерности взаимосвязей лесного покрова с геоморфологическими, литологическими и гидрологическими характеристиками земной поверхности и с наиболее распространенными типами антропогенных преобразований растительности и экотопов.

Этот подход позволяет составить представление о покрове, который в настоящее время мог бы сформироваться после полного прекращения антропогенных воздействий и был бы представлен квазиклимаксовыми лесными экосистемами и ландшафтами, т.е. о восстановленном лесном покрове.

Поскольку обязательный элемент ландшафта лесного пояса, помимо бассейнов малых рек и ручьев, – поймы средних и крупных рек, проанализированы их экотопические характеристики и выявлены особенности структуры и динамики наименее преобразованного растительного покрова пойм и основные варианты сукцессий (см. главу 9).

Сравнение представлений, изложенных в первом томе нашей книги, об облике потенциального растительного покрова и результатов исследований современного растительного покрова лесного пояса Восточной Европы позволило разработать модели и предложить методы экологически устойчивого лесопользования и восстановления природного биоразнообразия (см. главу 10), основанные на концепциях “gap mosaic” и популяционной организации биогеоценотического покрова лесных территорий.

Глава 6

ЛЕСА НЕМОРАЛЬНО-БОРЕАЛЬНОЙ ПОЛОСЫ

Леса на Восточно-Европейской равнине занимают территорию, протянувшуюся почти на две тысячи километров с севера на юг. В этом направлении происходит постепенное изменение в соотношении хвойных и широколиственных пород деревьев, что определяет возможность членения лесного покрова в меридиональном направлении, по крайней мере, на три полосы. Северная полоса, которая характеризуется практически абсолютным преобладанием хвойных пород в составе лесного полога, традиционно называется таежной, или *бореальной* (Вальтер, 1968). Следующая полоса имеет переходный характер, т.е. здесь в составе лесов одновременно принимают участие как широколиственные, так и хвойные виды деревьев. Это полоса смешанных (широколиственно-хвойных и хвойно-широколиственных) лесов, которую Г. Вальтер (1968) называет *неморально-бореальной*. Южная полоса отличается абсолютным преобладанием широколиственных видов деревьев; она называется *неморальной*.

6.1. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов

6.1.1. Распространение неморально-бореальных лесов

Ранее, во введении и в главе 2 обосновывался исходный для всего лесного пояса характер неморально-бореальной полосы восточноевропейских лесов, поскольку по составу древесных видов она проявляет наибольшее сходство с лесами среднего и отчасти позднего голоцена. В связи с этим, рассмотрение современного состояния растительности лесного пояса и выявление их природных особенностей начато именно с лесов этой полосы.

В составе неморально-бореальной полосы в направлении с севера на юг выделяются *две зоны*: *южной тайги* и *подтаежных* (хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных) *лесов* (Растительный покров СССР, 1956; Растительность европейской части СССР, 1980). В первой зоне широколиственные виды деревьев занимают подчиненное положение, а их видовой состав постепенно беднеет по мере продвижения к северу. Обычно они входят только во второй подъярус древостоя или существуют в виде подлеска. Во второй зоне широколиственные и хвойные виды деревьев занимают сходные позиции в сообществе: и те, и другие достигают первого подъяруса древостоя, правда, в силу разных причин могут пре-

обладать то хвойные, то лиственные виды деревьев. В травяном покрове лесов обеих зон основу (по численности и биомассе) составляют неморальные и бореальные виды трав.

Надо отметить, что в зарубежной литературе предлагается несколько иное членение этой полосы (Ahti et al., 1968): южная тайга и северная часть широколиственно-еловых лесов объединяются в гемибореальную (hemiboreal) зону, а южная часть широколиственно-еловых лесов отнесена к умеренной (temperate) зоне.

Сравнение ареалов деревьев (Ареалы деревьев..., 1977, 1980, 1986) и зональных карт растительного покрова показывает, что северная граница полосы неморально-бореальных лесов на большом протяжении совпадает с северной границей ареала *Tilia cordata*, а южная – с южной границей *Picea abies* и *P. obovata* (Цинзерлинг, 1931; Яковлев, Воронова, 1959; Богачев, 1964). Северные пределы сплошных ареалов *Acer platanoides* и *Quercus robur* в западной части Восточно-Европейской равнины также совпадают с северной границей неморально-бореальных лесов. На востоке сплошной ареал дуба черешчатого и клена остролистного проходит южнее этой границы. Однако изолированные местонахождения этих видов отмечены далеко к северу, до 60° с. ш. (Курнаев, 1973).

Традиционно в доминантной системе неморально-бореальные леса Восточной Европы с запада на восток подразделяются на следующие региональные типы (Растительность европейской части СССР, 1980):

1. Буково-пихтово-еловые леса Карпат. Это леса с очень богатым видами древостоем. Среди хвойных видов деревьев господствуют *Picea abies* и *Abies alba*. Деревья достигают больших размеров (высота 30–35 м, диаметр более 1 м) и доживают до 300–400 (600) лет. Среди лиственных видов деревьев обычно доминирует *Fagus sylvatica*, который может достигать первого подъяруса, но чаще он формирует второй подъярус древостоя, где также встречаются *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Tilia cordata, Ulmus glabra* и *Carpinus betulus* (Козій, Стойко, 1958; Голубец, 1978).

2. Буково-грабово-еловые леса восточной Польши, Прибалтики, запада России (Калининградская область). Древесный ярус также многовидовой, в его состав входят *Picea abies, Fagus sylvatica, Tilia cordata, Carpinus betulus, Fraxinus excelsior, Acer platanoides, A. pseudoplatanus, Ulmus glabra* и др. (Вимба, 1959; Расиньш, 1964; Бобров, 1971).

3. Широколиственно-еловые леса Польши, Прибалтики и центральной части Белоруссии (Traczyk, 1962; Кайрюкштис, 1966; Растительный покров Белоруссии, 1969; Matuszkievicz, 1981; Балявичене, 1991). Древесный ярус многовидовой, видовой состав практически такой же, как и в предыдущем типе, но без бука.

4. Широколиственно-еловые леса Центра Русской равнины (Рыбаков, 1935; Булохов, 1973, 1976, 1979). Они включают большую часть перечисленных выше видов широколиственных деревьев, кроме *Fagus sylvatica, Carpinus betulus* и *Acer pseudoplatanus* (Растительность Европейской части СССР, 1980). Из темнохвойных деревьев в лесах первых четырех вариантов преобладает *Picea abies* (Правдин, 1975). В среднем Поволжье (север Костромской и Нижегородской областей) и далее – за Волгой, начинается зона интрогрессии, где отмечаются гибридные формы *Picea abies* и *Picea obovata* (часто объединяемые в *Picea* × *fennica*).

5. Широколиственно-пихтово-еловые леса Заволжья, в которых в качестве содоминантов выступают *Picea obovata* (включая гибридные формы), *Abies sibirica* и *Tilia cordata*; участие дуба в древостое небольшое (Жилкин, 1928; Васильев, 1935; Порфирьев, 1947; 1961; 1970).

6. Липово-пихтово-еловые леса Предуралья и Урала. Здесь среди широколиственных видов существенную роль играют только *Tilia cordata* и отчасти *Ulmus glabra*, в составе сообществ постоянно присутствует *Abies sibirica*, хотя и с невысоким обилием.

В направлении с запада на восток и с юга на север в составе неморально-бореальных лесов сокращается число видов в древесной синузии и многие деревья-эдификаторы становятся видами второго подъяруса или даже кустарникового яруса (Зубарева, 1967; 1975; Лесорастительные условия..., 1973; Информационные материалы, 1975; 1976; 1977; Карпов и др., 1983).

6.1.2. Классификация и характеристика сообществ неморально-бореальных лесов

Для классификации сообществ использован флористический метод (Westhoff, van der Maarel, 1978), в основе которого лежит тщательное выявление и использование всего флористического состава сообществ и сопоставление встречаемости и обилия всех видов растений. Флористический подход характеризуется относительной простотой самой процедуры обработки собранного материала и ее высокой объективностью. Для каждого синтаксона определено соотношение эколого-ценотических групп видов (рис. 6.1), его положение в экологическом пространстве (рис. 6.2) и в осях флористического варьирования (рис. 6.3)

Исходным материалом для классификации послужили геоботанические описания, собранные преимущественно в течение последнего десятилетия (1991–2001 гг.) в различных географических точках (14 пунктов) разными авторами. Описания организованы в виде электронной базы данных FORUS (Леса европейской России), структура и содержание которой подробно рассмотрены в главе 4. Число описаний для полосы неморально-бореальных лесов (включая южную тайгу) составляет более 1300, большая часть описаний сделана на площадках размером 100 м^2. Помимо оригинальных описаний использованы опубликованные материалы, содержащие геоботанические описания или синоптические таблицы (Порфирьев, 1950; Шик, 1950; Шапошников и др., 1988; Хазиахметов и др., 1989; Коротков, Морозова, 1986; 1988; Булохов, Соломещ, 1991а, б; Коротков, 1991; Соломещ и др., 1993; Соломещ, 1994; Морозова, 1999; Василевич, 2001).

К сожалению, для лесов Центра Европейской России флористическая классификация до сих пор еще полностью не разработана, и, несмотря на кажущееся обилие описаний, еще не все типы сообществ охарактеризованы достаточно полно. Поэтому в данной работе использованы только наиболее характерные для водораздельных территорий рассматриваемой полосы синтаксоны, которые снабжены достаточным числом геоботанических описаний. Здесь представлена характеристика таких типов сообществ, которые по своему видовому составу и соотношению видов наиболее близки к квазиклимаксовому и субклимаксовому состоянию.

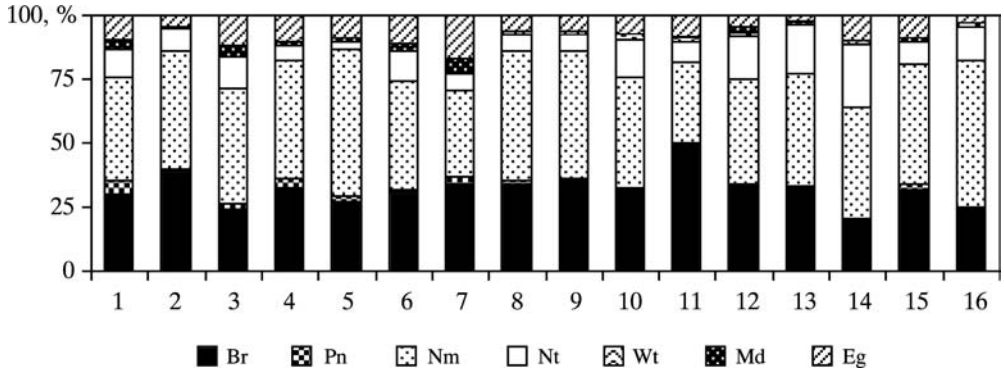


Рис. 6.1. Эколого-ценотические спектры смешанных (темнохвойно-широколиственных и широколиственно-темнохвойных) лесов Европейской России.

Обозначения участков: 1 – Новгородская обл., 2 – Тверская обл., 3 – Московская обл., 4 – Московская обл. (юг), 5 – Брянская обл. (север), 6 – Костромская обл. (бассейн реки Корба), 7 – Костромская обл. (бассейн реки Тома), *8* – республика Марий Эл (бассейн реки Куярка), 9 – республика Марий Эл, национальный парк Марий Чодра (бассейн реки Уба), 10 – Нижегородская обл. (север), 11 – Костромская обл. (север), 12 и 13 – Свердловская обл., заказник Сабарский, 14 – Башкирия, 15 – Татария (север), 16 – Башкирия, Удмуртия.

В соответствии с классификационной системой Браун-Бланке большая часть лесных сообществ неморально-бореальной полосы относятся к двум классам: классу хвойных бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* и классу широколиственных лесов *Querco-Fagetea*. Ниже приведена синтаксономия и характеристика некоторых наиболее распространенных синтаксонов неморально-бореальной полосы.

- Класс *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939
- • Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawl. in Pawl., Sokol. et Wallish. 1928
- • • Союз *Carpinion betuli* Issler 1931 em. Mayer 1937 (включая союз *Querco-Tilion* Solomesč et Laivinsh in Solomesč et al. 1993)
- • • • • Ассоциация *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Korotkov 1986
- • • • • Ассоциация *Querco-Tilietum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solomesč et al. 1993
- • • Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomesč in Solomesč et al. 1993
- • • • • Ассоциация *Tilio-Piceetum obovatae* Shubert, Jager et Mahn 1979 ex Mirkin et Solomesč 1990
- 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., Sissingh et Vlieger 1939
- • • • П/союз *Eu-Piceenion* K.-Lund 1981
- • • • •Ассоциация *Querco-Piceetum abietis* (W. Mat. 1952) W. Mat. et M. Pol. 1955
- • Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* K.-Lund 1967
- • • Союз *Dicrano-Pinion* Libbert 1933
- • • • • Ассоциация *Querco roboris-Pinetum* J. Mat. 1981

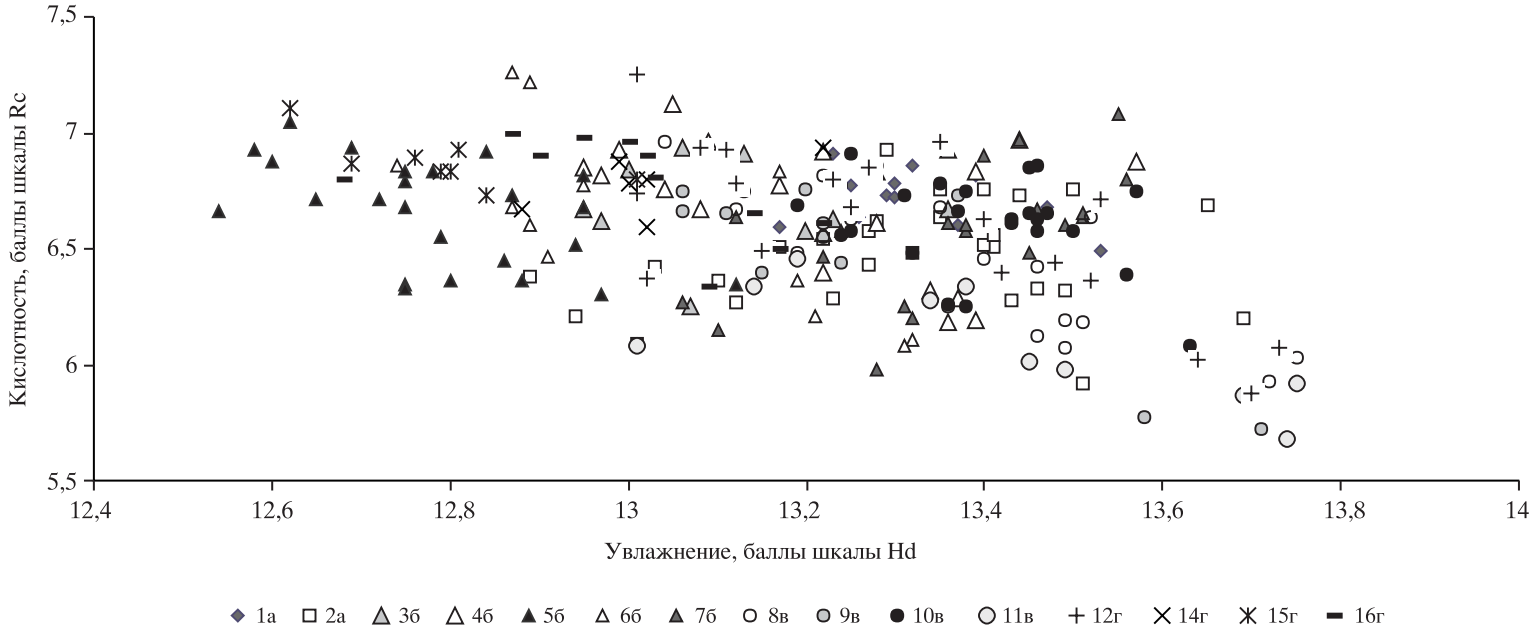


Рис. 6.2. Экологическое пространство синтаксонов смешанных (темнохвойно-широколиственных и широколиственно-темнохвойных) лесов Европейской России.

Арабские цифры обозначают разные участки, соответствующие номерам колонок в табл. 6.1 и подписям к рис. 6.1.

Одинаковыми буквами обозначены участки, относящиеся к одному из следующих синтаксонов: а – *Rhodobryo-Piceetum typicum*, б – *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae*, в – *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae*, г – *Tilio-Piceetum obovatae*.

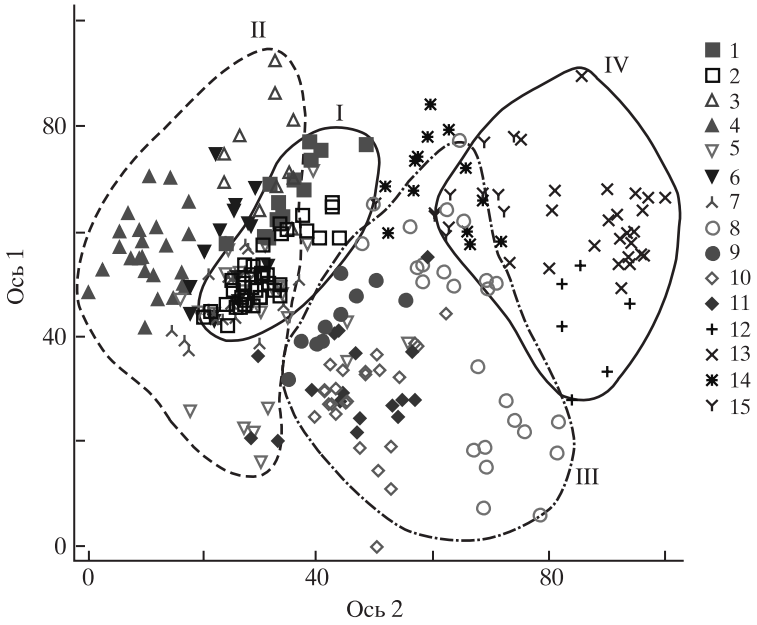


Рис. 6.3. Флористическая ординация синтаксонов смешанных (темнохвойно-широколиственных и широколиственно-темнохвойных) лесов Европейской России.

I – *Rhodobryo-Piceetum typicum* (1, 2), II – *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* (3–7), III – *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* (*8*–11), IV – *Tilio-Piceetum obovatae* (12–15). Номера участков соответствуют рис. 6.1 и табл. 6.1. Оси 1 и 2 – абстрактные оси варьирования.

Характеристика наиболее распространенных синтаксонов

В классе *Querco-Fagetea* сначала рассмотрим ассоциации, хотя и относящиеся к разным союзам, но сходные по эколого-ценотической структуре: неморальные и бореальные виды присутствуют примерно в равных пропорциях (*Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* и *Tilio-Piceetum obovatae*); затем – ассоциацию с преобладанием неморальных видов над бореальными (*Querco-Tilietum*).

Ассоциация *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*

Диагноз. В ассоциацию входят ельники с густым подлеском из широколиственных видов деревьев, елово-широколиственные и широколиственно-еловые леса (с участием дуба и липы) с хорошо развитым травяным покровом из неморальных и бореальных видов. Ассоциация впервые описана в северной части Валдайской возвышенности, и в ее диагноз, помимо сосудистых растений, вошли некоторые виды мхов (Коротков, Морозова, 1986). Сопоставление видов, дифференцирующих ассоциацию в разных частях ее ареала, позволило оставить в качестве диагностических видов ассоциации лишь ограниченное число (табл. 6.1, 6.2): *Picea abies, Carex digitata, Gymnocarpium dryopteris, Luzula pilosa, Rhodobryum roseum, Plagiomnium affine*. Стоит заметить, что на востоке Русской равнины (Нижегородская, Костромская области, республика Марий Эл) популяции ели представлены гибридными формами (*Picea* × *fennica*), т.е. *Picea abies* как конкретный вид по

сути дела теряет свою диагностическую значимость в этом регионе, но сохраняет ее как представитель данного рода.

Характеристика сообществ. Ассоциация богата во флористическом отношении и характеризуется не только высокой видовой насыщенностью (25–32 видов на 100 м^2), но и весьма гетерогенной эколого-ценотической структурой (см. рис. 6.1). Эколого-ценотические спектры сообществ, принадлежащих к этой ассоциации, включают практически все группы видов, характерные для этой полосы (лесные и опушечные: неморальные, бореальные, нитрофильные и боровые, а также луговую и некоторые другие). Для сообществ ассоциации характерны флористическая неоднородность и мозаичный характер распределения видов (Коротков, 1991). Именно на их примере была впервые установлена и изучена парцеллярная структура лесных сообществ (Дылис, 1960; Дылис, Уткин, 1964; Бязров и др., 1971). Она связана, прежде всего, с различным средообразующим влиянием хвойных, мелколиственных и широколиственных видов деревьев. В доминантной классификации эти сообщества обычно называют сложными или неморальными ельниками. Далее в тексте мы используем последнее название.

Соотношение видов в древесном ярусе этой ассоциации может довольно сильно варьировать – от абсолютного преобладания ели (Коротков, 1991) до смешанного по составу древесного полога со сложной возрастной и ярусной структурой (Коренные южно-таежные леса, 1988; Широков, 1998). В западной части ареала неморальных ельников в древесном ярусе заметно участие *Betula pubescens* и местами *Populus tremula*; на востоке формируется древостой со значительным участием *Tilia cordata* и *Abies sibirica* (Зубарева, 1967, 1975; Зубарева, Теринов, 1967; Фирсова, Ржанникова, 1972; Турков, 1979а, 1985). В общем, чем лучше сохранность лесов этого типа, тем более разнообразен состав древесного полога (Попадюк и др., 1999). Кустарниковый ярус, в основном, образован подростом широколиственных видов деревьев, а также лещиной, жимолостью лесной, рябиной, крушиной ломкой и черемухой обыкновенной. В северной части ареала ассоциации (в зоне южной тайги) хвойные виды деревьев достигают абсолютного преобладания в верхнем подъярусе древостоя. Широколиственные виды деревьев занимают подчиненное положение, т.е. встречаются преимущественно во втором подъярусе древостоя (высотой до 15–20 м) и в подлеске. На северном пределе неморально-бореальной полосы (на северном Валдае, в верховьях Вятки, Ветлуги, Камы, Печоры) неморальные виды входят в состав только подлеска и травяного покрова (Соколов, 1931; Сукачев, 1934; Цинзерлинг, 1931; Алехин, 1936; Бобровский, 1957; Яковлев, Воронова, 1959; Ниценко, 1960 б).

Покрытие травяного яруса часто составляет 80–90%. В травяном покрове, который можно разделить на несколько подъярусов, в качестве доминантов могут выступать *Aegopodium podagraria, Carex pilosa, Galeobdolon luteum*. Высоким постоянством обладают и другие виды класса *Querco-Fagetea: Galium odoratum, Pulmonaria obscura, Stellaria holostea, Milium effusum, Asarum europaeum*. В окнах полога и на вывалах преобладают различные виды папоротников (*Dryopteris filix- mas, D. dilatata, D. carthusiana, Gymnocarpium dryopteris*). Нередко в качестве доминанта или содоминанта выступает *Oxalis acetosella*.

Напочвенный моховой покров фрагментарен, его покрытие редко достигает 20–30%, хотя видовой состав довольно богат. Мхи, в основном, пред-

Таблица 6.1

Основные ассоциации широколиственно-темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесов Европейской России

	Ассоциация	*Rhodobryo-Piceetum abietis*											*Tilio-Piceetum obovatae*				
	Субассоциация	*typicum*		*caricetosum pilosae*					*abietetosum sibiricae*				*typicum*				*car. rhiz.*
	Вариант	*typica*	*Galium odoratum*	Варианты не выделены					*typica*			*Actaea erythrocarpa*	*Diplazium sibiricum*		*typica*	*Carex pilosa*	нет
	Местоположение	Новгородская обл.	Тверская обл.	Московская обл.		Брянская обл. (север)	Костромская обл.		Марий Эл		Нижегородская обл.	Костромская обл. (север)	Свердловская обл.		Башкортостан	Татарстан (север)	Башкортостан
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Число описаний	13	40	11	25	11	15	62	25	24	25	10	24	30	6	13	11
	Сомкнутость яруса A, %	70	53	70	61	68	67	66	67	62	48	70	НД	НД	67	60–80	58
	Покрытие яруса B, %	30	65	30	9	48	48	29	38	48	30	10–40	НД	НД	НД	50–80	6
	Покрыие яруса C, %	70	75	73	55	34	63	64	62	60	64	70–80	НД	НД	58	70–80	56
	Покрытие яруса D, %	26	10	30	14	НД	14	6	1	< 1	НД	10–30	НД	НД	НД	50–80	4
	Диагностические виды асс. ***Rhodobryo-Piceetum abietis***																
A	*Picea abies*	**V**^{4}	**V**^{4}	**V**^{4}	**V**^{2}	**V**^{4}	**V**^{3}	**III**^{2}	**V***^{2}	**III***^{2}	**IV***^{1}	**V***^{2}					
B	*Picea abies*	**III**	**НД**	**V**	**III**	**V**	**IV**^{2}	**V**^{2}	**IV**^{2}	**V**^{2}	**IV**^{1}	**V**^{3}					
C	*Picea abies*	**V**	**НД**	**V**	**III**	**V**	**III**	**III**	**III**^{1}	**I**	**IV**^{1}	**НД**					
	Carex digitata K_{QF}	**IV**^{1}	**I**	**V**^{1}	**III**	**III**^{1}	**II**	**I**	**IV**^{1}	**IV**^{1}	**I**	**V**^{1}	I	I		IV	V
	Gymnocarpium dryopteris	**III**^{2}	**V**^{1}	**V**^{2}	**I**	**V**	**II**	**II**	**I**	**III**^{1}	**IV**	**V**^{2}	III	I	II	II	**III**^{1}
	Luzula pilosa	**V**^{1}	**III**^{1}	**V**	**II**	**IV**^{1}	**III**	**II**	**IV**^{1}	**II**		**V**^{1}	II				V
	Ranunculus cassubicus	**I**	**I**	**V**^{1}	**II**		**II**	**II**	**I**	**I**	**I**	**I**					
	Диагностические виды субасс. ***Rhodobryo-Piceetum typicum***																
	Dryopteris dilatata	**V**^{2}	**V**^{2}	III						**II**^{1}		**V**^{2}	IV	**V**^{1}			
	Hepatica nobilis	**V**^{2}	**IV**^{1}			I											
	Anemone nemorosa	**IV**^{1}	**III**														
	Cinna latifolia	**II**	**III**						I		I	IV^{1}	III	V		I	

	Диагностические виды *Rhodobryo-Piceetum typicum* var. *typica*																	
B, C	*Ribes spicatum*	**IV**				I					II	I	I					
	Galium triflorum	**III**	I							I	IV							I
	Urtica urens	**III**																
	Диагностические виды *Rhodobryo-Piceetum typicum* var. *Galium odoratum*																	
	Galium odoratum O_{Fs}		**V^1**	II		III		II	III	I	III	III^2	IV	V	III^1	IV	III	
	Festuca altissima V_{AP}		**II**									IV^2	II	IV	IV^1			
	Диагностические виды субасс. *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae*																	
B (C)	*Corylus avellana* K_{QF}		III	**V^1(II)**	**I**	**V^5**	**IV^3(V)**		I	I						V	I	
	Carex pilosa V_{Cb}			**IV^2**	**III^1**	**V**			I	I					II	IV	I	
A	*Quercus robur* K_{QF}			**II**	**I**	**IV**									I	I	I	
B	*Quercus robur* K_{QF}			**III**	**I**				I	I						II	II	
C	*Quercus robur* K_{QF}			**IV**		**II**			I	I					III^1	II		
	Диагностические виды субасс. *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae*																	
A	*Tilia cordara* O_{Fs}		II	I	I				**V^3**	**V^3**	**V^2**	**IV^2**	I	III^2	V^3	IV	II	
A	*Abies sibirica* V_{AP}								**II^2**		**IV^2**	**IV^2**	II^1	IV^2	III^3	V	V^1	
B	*Abies sibirica* V_{AP}								**I**	**I**	**IV^1**	**IV**	IV^1	IV^1	II	IV	V	
C	*Abies sibirica* V_{AP}								**II^1**	**III^1**	**IV^1**	**НД**	IV	III	III^2	II	НД	
C	*Pulmonaria obscura* O_{Fs}	II	V^2	III^1	II	II		I	**IV^2**	**V^1**	**IV^1**	**IV^1**	V	V^1	IV	V^1	V	
B (C)	*Acer platanoides* O_{Fs}	I	V^2	II(I)	I	V			**III^3(II)**	**$III^1(II^1)$**	**I(V^1)**	**IV^5**	II(III)	II(II)	$III^1(III^1)$	V^1(II)	II	
	Диагностические виды *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* var. *typica*																	
	Dryopteris carthusiana	III	I	V^1	IV	V	V	V	**IV^1**	**IV^1**	**V^1**	I	II	I	II	III	V	
B (C)	*Euonymus verrucosa*			IV(II)	III	V^2	III		**III^1(II)**	**$III(III^1)$**	**(IV^1)**					IV(I)	V	
	Glechoma hederacea	II		I	II	III	I		**III^1**	**III^1**	**V**		II	I	V^2	IV	IV	
	Диагностические виды *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* var. *Actaea erythrocarpa*																	
	Vaccinium myrtillus K_{VP}	II	II	III	I	II	II	IV^1	II	I		**V^1**						II	
B	*Rosa acicularis*											**IV^1**						
	Linnaea borealis O_{VP}		I	I			I		I	I		**IV**	I					II
	Actaea erythrocarpa											**II**	II	II				III
	Диагностические виды асс. *Tilio-Piceetum obovatae*																	
	Aconitum septentrionale	II	III^1				I	I	I	I		III^1	**V**	**V^2**	**V^1**	**IV**	**III**	
A	*Picea obovata* V_{AP}												**III^2**	**V^2**	**III^2**	**V^4**	**V^2**	

Таблица 6.1 (*продолжение*)

	Ассоциация	*Rhodobryo-Piceetum abietis*											*Tilio-Piceetum obovatae*				
	Субассоциация	*typicum*		*caricetosum pilosae*					*abietetosum sibiricae*				*typicum*				*car. rhiz.*
	Вариант	*typica*	*Galium odoratum*	Варианты не выделены					*typica*			*Actaea erythrocarpa*	*Diplazium sibiricum*		*typica*	*Carex pilosa*	нет
	Местоположение	Новгородская обл.	Тверская обл.	Московская обл.		Брянская обл. (север)	Костромская обл.		Марий Эл		Нижегородская обл.	Костромская обл. (север)	Свердловская обл.		Башкортостан	Татарстан (север)	Башкортостан
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Число описаний	13	40	11	25	11	15	62	25	24	25	10	24	30	6	13	11
B	*Picea obovata* V_{AP}												**IV**[1]	**III**[1]	**II**	**II**	**V**
C	*Picea obovata* V_{AP}												**IV**	**III**	**III**[1]	**I**	**НД**
	Cacalia hastata												**IV**	**V**	**V**[1]	**IV**	
	Senecio nemorensis												**II**	**I**	**V**[1]		
	Lamium album												**III**	**IV**	**IV**[1]		
	Диагностические виды *Tilio-Piceetum obovatae* var. ***Diplazium sibiricum***																
	Adoxa moschatellina		I							I		II	**V**	**V**			II
	Myosotis sylvatica							I				II	**V**	**V**	II		
	Cicerbita uralensis V_{AP}												**IV**	**V**[1]	I		
	Diplazium sibiricum											I	**IV**	**IV**[1]	I		
B (C)	*Sambucus racemosa*	II		III(I)			I						**I(III)**	**I(V)**			
	Диагностические виды *Tilio-Piceetum obovatae* var. ***typica***																
	Conioselinum tataricum												I		**III**		I
	Crepis sibirica											II	I		**V**[1]		
	Knautia tatarica												I		**III**		
	Диагностические виды субасс. *Tilio-Piceetum obovatae caricetosum rhizinae*																
	Carex rhizina				I				II		**IV**	I	III	I	II		**V**
A	*Pinus sylvestris*	II		I	II			I	I	I							**III**
	Galium spurium																**III**

	Диагностические виды синтаксонов высокого уровня																
	Aegopodium podagraria K_{QF}	V^{1}	V^{1}	V^{2}	IV^{2}	IV^{1}	IV^{2}	III^{1}	V^{3}	III^{2}	V^{1}	V^{2}	V^{2}	V^{2}	V^{3}	V^{2}	V^{2}
	Asarum europaeum O_{Fs}	V^{1}	III	V^{1}	IV^{1}	IV	IV	V	V^{2}	IV^{1}	V	IV^{1}	V^{1}	V	V^{2}	IV	V
	Stellaria holostea V_{Cb}	V^{1}	V^{1}	V^{1}	IV	IV	III	IV	V^{2}	V^{3}	IV^{1}	V^{2}	V	V	V^{1}	III^{1}	V
	Dryopteris filix-mas O_{Fs}	III	I	V^{1}		IV	II	I	II	IV^{1}	IV^{1}	I	III	V	III^{1}	V^{1}	IV
B (C)	*Lonicera xylosteum* O_{Fs}	$V(IV^{1})$	IV	$V^{1}(I)$	II	III	(V^{1})	III^{1}	II	$II(II^{1})$	(V^{1})	IV^{1}	I(IV)	IV	(I)	$IV^{1}(II)$	V
	Paris quadrifolia O_{Fs}	V	III	V	II	III	I	IV	II	I	I	II	III	III	III	II	IV
	Melica nutans K_{OF}	IV	I	V	II	V	II	III	III^{1}	III^{1}	I	V^{1}	II	I	I	III	IV
	Lathyrus vernus O_{Fs}	III	III^{1}	II	III	III	I	II	III^{1}	III^{1}	III	I	IV	IV	IV^{1}	IV	V
	Milium effusum O_{Fs}	III	IV^{2}	III	II	III	II	II	III	IV	III	V	IV	V	IV^{1}	IV	IV
B	*Tilia cordata* O_{Fs}		IV	III	II^{2}	II		I	V^{4}	IV^{3}	V^{2}	IV^{2}	V^{2}	V^{2}	V^{3}	V	V^{1}
C	*Tilia cordata* O_{Fs}		НД	I	I				III^{2}	II^{1}	V^{1}	НД	IV	V^{2}	V^{3}	I	НД
	Mercurialis perennis O_{Fs}	V^{2}	III^{2}	I	II	II	I	I	II^{1}	III^{2}						IV^{3}	
B (C)	*Daphne mezereum* O_{Fs}	III	I	III	I	II	I	I	I		III	I	(II)	(I)	(III)	(I)	III
	Convallaria majalis K_{OF}	V		IV^{1}	IV			III	I	III^{1}							
B (C)	*Ulmus glabra* O_{Fs}		IV^{1}						I	I(I)	$II^{1}(IV^{1})$		V	$IV^{2}(V^{2})$	$III^{1}(V^{2})$	IV	I
	Viola mirabilis O_{Fs}	II	I	III	II		I		III^{1}	II^{1}	II		IV	II	V^{1}	IV	IV
	Galeobdolon luteum O_{Fs}	V^{2}	V^{2}	IV^{2}	IV^{1}	V	V^{1}	I									
	Прочие виды																
	Oxalis acetosella	V^{4}	V^{2}	V^{3}	V^{2}	V^{1}	V^{2}	V^{2}	V^{2}	V^{1}	V	V^{3}	IV	IV	III^{1}	V^{3}	V^{2}
B	*Sorbus aucuparia*	V^{1}	V	V	II	V	V	V^{1}	IV^{2}	V^{3}	II	V^{2}	II	II	III	V^{2}	V
C	*Sorbus aucuparia*	V	НД	IV	III	НД	III	III	II^{1}	III^{1}	IV^{1}	НД	V	III	V^{1}	II	НД
	Maianthemum bifolium	V^{1}	V^{1}	V^{1}	IV	V^{1}	III	IV	V^{1}	V^{1}	IV	V^{2}	III	I	I	V	V
	Equisetum pratense	V^{2}	I	III^{1}		II			III^{1}	II^{1}		IV^{2}	IV	II	I	V^{3}	V
	Calamagrostis arundinacea	V^{1}	II	IV	V^{1}	II	III	IV^{1}	II^{2}	IV^{2}		I	IV^{1}	V^{1}	IV^{2}	II	III
	Fragaria vesca	V	II	V	II	III	IV	V	I	II	IV	IV^{1}	II		II	IV	III
	Solidago virgaurea	V	II	V	III		III	V	II	II	II	IV^{1}	I		III		IV
	Rubus idaeus	IV^{1}	III	IV^{1}	II	III	V	II^{1}	II	III^{1}		IV^{1}	IV^{1}	V^{2}	V^{1}	V	III
	Rubus saxatilis	IV	V^{1}	V^{1}	V^{1}	IV	IV	V^{1}	IV^{1}	IV^{1}	V	V^{2}	I		III^{1}	IV^{1}	V
	Athyrium filix-femina	IV	V^{1}	V^{1}	I	III	I	I	I	I	III^{1}	III^{1}	V	V^{1}	V^{1}		I
	Trientalis europaea O_{VP}	V	IV	II	II		I	III	IV^{1}	III^{1}	IV	V^{1}	II				III
	Actaea spicata	IV	I	III			II	II	I		I	II	III	IV	III^{1}	II	I
A	*Betula pubescens*		I	II	III		I	III^{1}	III^{2}	II	II	V^{2}	II	II	IV^{2}		
B (C)	*Betula pubescens*	IV		I	(III)		(II)	(III)	I(I)	I(I)	I(II)		II(II)	(I)	I(I)		III

Таблица 6.1 (*продолжение*)

Ассоциация	*Rhodobryo-Piceetum abietis*											*Tilio-Piceetum obovatae*				
Субассоциация	*typicum*		*caricetosum pilosae*					*abietetosum sibiricae*				*typicum*				*car. rhiz.*
Вариант	*typica*	*Galium odoratum*	Варианты не выделены					*typica*			*Actaea erythrocarpa*	*Diplazium sibiricum*		*typica*	*Carex pilosa*	нет
Местоположение	Новгородская обл.	Тверская обл.	Московская обл.		Брянская обл. (север)	Костромская обл.		Марий Эл		Нижегородская обл.	Костромская обл. (север)	Свердловская обл.		Башкортостан	Татарстан (север)	Башкортостан
Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Число описаний	13	40	11	25	11	15	62	25	24	25	10	24	30	6	13	11
Stellaria nemorum	V[2]	III[1]	III[1]	I		IV	I		I	I	III[1]	V	V[1]	IV[1]	III	
B (C) *Padus avium*	IV[1]	I	II	I	I	II	III	II(I)	II(I)	II(I)	II	III(IV)	II(II)	III[1](V[1])		V
A *Populus tremula*	III[2]	IV	IV	II			III[3]	III[3]	I	I		I		III[2]		III
C *Populus tremula*			III			I	III	II	I	II		I		I		
Equisetum sylvaticum	II	V	III	II	I	II	V	III[1]	II	V	IV[1]	III	II	II[1]	III	III
Circaea alpina	II	III	II			I	II			III	III[1]	IV	III	III	III	I
Ajuga reptans	IV		V[1]	II	III	IV	V		I		III[1]	IV	II			II
Urtica dioica	IV	II	IV	II	I	IV	II	II	II	IV		V[2]	V[2]	IV[1]	V	III
B (C) *Frangula alnus*	II(I)	I	V(I)	II		I(III)	(III)	I(II)	I(II)	I					I	III
Geranium sylvaticum	III		V	I	I	I	I					II	III	I	I	I
Matteuccia struthiopteris		I							I	II		I	I	III[1]	I	
Geum urbanum	IV		III	I	I	III	III	I				I	II	V[1]	III	II
Phegopteris connectilis		V[1]	I		I	I			I	IV	V[1]	II			I	
Pteridium aquilinum	IV			I								I		III	III	
Ranunculus repens	I		V	I		II	II	I		I	II	I			II	
Stachys sylvatica			I						I	I		III	IV[1]	IV[1]	II	I
Veronica chamaedrys	III		V	I		I	III	I	I			I				II
Viola riviniana	III		II			I	II									

	Filipendula utmaria	I	I		I			I	I	I	III		I		II	II	I
	Impatiens noli-tangere		II	II	I				I	I	III		IV	V	III	I	I
	Chrysosplenium alternifolium	II	II	II		I	III		I		III		IV	V[1]		II	
	Viola selkirkii	III		I							III	III[1]	IV	IV			I
	Moehringia trinervia	II		IV	I				I								III
	Mycelis muralis	III		IV													
	Chelidonium majus	IV		I					I	I					III	I	IV
B (C)	*Viburnum opulus*	II		V			(I)	(I)	(I)	(I)	(I)			(I)	(I)	(I)	IV
	Elymus caninus	II		II	I								I		II	II	II
	Vicia sepium	II		II	II			I	I	I			I		II	II	IV
	Chamaenerion angustifolium	II		III			I						II	I	I	I	I
	Vaccinium vitis-idaea K_{VP}	II		III	II	I	I	II	II[1]								I
	Veronica officinalis	II		III				II									I
	Deschampsia caespitosa	II		V	I	II	III	V	I	I		I	I	I		I	II
	Thalictrum aquilegifolium	II		IV	I												
	Prunella vulgaris	I		IV	I	III	II	III					I			I	
	Poa nemoralis	I		IV				I					I		I	II	I
	Orthilia secunda O_{VP}	I		III	I	III	I	II	I	I			I			II	II
	Dactylis glomerata	I		III			I	I					I		II		I
	Festuca gigantea			III	I			I		I			I			II	I
	Epilobium montanum	I		III				I					I		II	I	
	Geum rivale			III	II		I	I	I	I			I			I	
	Crepis paludosa	I		III	I		I	II					I				
	Lysimachia vulgaris	I		III	I	I		I									
	Viola canina			III		II	II			I							
	Galium intermedium				III[1]	III											
A (C)	*Betula pendula*			II(I)	II	III	III[3]	IV[2]	I	(I)					I		
	Pyrola rotundifolia	I		II	I	III		II	I	I	I		I			I	
	Agrostis tenuis	II		II	I	IV				I			I				
	Stachys officinalis			IV	I												
	Carex pallescens	I		II	I	III		I									
	Hypericum maculatum	II		II		II	I	I									
A	*Alnus incana*	III				II	I	III[1]									
	Angelica sylvestris	I		II	I		I	III		III	I				I	I	
	Rorippa sylvestris										III						
	Cardamine impatiens			I		III					III		I	II		I	

Таблица 6.1 (*окончание*)

	Ассоциация	*Rhodobryo-Piceetum abietis*											*Tilio-Piceetum obovatae*				
	Субассоциация	*typicum*		*caricetosum pilosae*					*abietetosum sibiricae*				*typicum*				*car. rhiz.*
	Вариант	*typica*	*Galium odoratum*	Варианты не выделены					*typica*			*Actaea erythrocarpa*	*Diplazium sibiricum*		*typica*	*Carex pilosa*	нет
	Местоположение	Новгородская обл.	Тверская обл.	Московская обл.		Брянская обл. (север)	Костромская обл.		Марий Эл		Нижегородская обл.	Костромская обл. (север)	Свердловская обл.		Башкортостан	Татарстан (север)	Башкортостан
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Число описаний	13	40	11	25	11	15	62	25	24	25	10	24	30	6	13	11
	Thalictrum minus												IV				
	Thalictrum flavum													IV			
	Polygonatum multiflorum			I									I	III	IV[1]	II	
	Campanula latifolia												I	I	III		
	Stellaria bungeana														V[1]		
	Valeriana wolgensis														III		
	Cirsium oleraceum				I				I			I	I	I	III	II	
A	*Ulmus glabra*								I		I	I		I		IV	

Примечание. Арабские цифры (верхний индекс) соответствуют медиане обилия в баллах, если оно равно или выше 1. Римские цифры обозначают классы постоянства с размером класса 20%.

Единично встречаются (встречаемость выше класса I приведена в скобках после номера описания):

A – *Acer platanoides* 3, 11, *Padus avium* 1(III), *Salix caprea* 11,12;

B – *Alnus incana* 12, *Betula pendula* 9, *Grossularia reclinata* 3, *Lonicera caerulea* 11, *Populus tremula* 3(II), 8(II), 9, 12, 14, *Ribes nigrum* 1, *Rosa glabrifolia* 14(II), *Salix caprea* 11, 12;

C – *Alnus incana* 7(II), 14, *Juniperus communis* 7, *Pinus sylvestris* 9, *Pyrus communis* 4, *Ribes nigrum* 4, 7, 8, 10(II), 12, 15, *Rosa canina* 9, *Rosa majalis* 3, 4, *Salix caprea* 3, 12, 13, *Swida sanguinea* 4, *Ulmus laevis* 14; *Aconitum lasiostomum* 4, *Adenopora lilifolia* 14, *Agrostis stolonifera* 1(II), 3, 9, *Alchemilla vulgaris* 1(II), *Anemoides ranunculoides* 9, *Angelia archangelica* 3, 8, *Anthriscus sylvestris* 1, 4, 6(II), 7, 12, 14, *Avenella flexuosa* 1, 3, *Bistorta major* 3, 14, *Brachypodium sylvaticum* 3(II), *Bromopsis benekenii* 3, *Bupleurum longifolium* 14(II), *Calamagrostis epigeios* 4, 7, *Calamagrostis langsdorffii* 11, 12(II), *Calamagrostis canescens* 7, *Caltha palustris* 1, 12, *Campanula patula* 3, 7, *Campanula persicifolia* 1, 15, *Campanula rapunculoides* 1, *Campanula trachelium* 4, 9, 15, *Cardamine pratensis* 7, *Carex cespitosa* 1, 4, 9, *Carex dioica* 1, *Carex inflata* 15, *Carex lachenalii* 5(II), *Carex loleacea* 3, *Carex nigra* 4, *Carex sylvatica* 3(II), *Carex vesicaria* 15, *Catabrosa aquatica* 15, *Chaerophyllum aromaticum* 1(II), *Circaea lutetiana*

15, *Cirsium heterophyllum* 1, 3(II), 7(II), 9, 12, 14, *Clinopodium vulgare* 1, 3, 4, *Coccyganthe flos-cuculi* 3, 4, *Corydalis bulbosa* 3, *Crepis paludosa* 12, *Cypripedium calceolus* 15(II), *Dactylorhiza fuchsii* 4, 7, *Delphinium elatum* 12, 14(II), *Digitalis grandiflora* 14(II), *Dryopteris cristata* 9, *Eleocharis palustris* 15, *Equisetum hyemale* 1, *Epilobium palustre* 10, 15, *Epilobium roseum* 1, *Epipactis helleborine* 4, 15, *Fragaria moschata* 3, 4, 7, *Galeopsis bifida* 14, *Galeopsis tetrahit* 1(II), *Galeopsis speciosa* 1, *Galium boreale* 4, 9, 14, *Heracleum sibiricum* 12, 14(II), *Hieracium umbellatum* 3, 7, *Humulus lupulus* 14, *Hylotelephium triphyllum* 4, *Hypericum perforatum* 3, 4, 7, 15, *Impatiens parviflora* 4, *Lamium maculatum* 3, 8, 9, 15(II), *Lamium purpureum* 14(II), *Lathraea squamaria* 9, *Lathyrus sylvestris* 1, *Ligularia sibirica* 4, *Linaria vulgaris* 4, *Lycopodium annotinum* 1, 3(II), 11, 12, *Lysimachia nummularia* 3(II), 4, 5, *Malachium aquaticum* 15(II), *Melampyrum nemorosum* 3, 4, 7, *Melampyrum pratense* 3, 4, 6, 7, 8, 11, *Melampyrum sylvaticum* 1(II), 7, *Molinia caerlea* 4, *Moneses uniflora* 15, *Mulgedium hispidum* 15, *Myosotis palustris* 10, 12, 15, *Myosoton aquaticum* 14, *Origanum vulgare* 3, *Picris hieracioides* 7, *Pleurospermum uralense* 14, 15(II), *Poa annua* 1(II), 3(II), *Poa trivialis* 3, *Polygonatum odoratum* 1(II), 3, 4, 16, *Potentilla erecta* 1, 3, 7, *Primula macrocalyx* 14(II), *Primula veris* 9, 15, 16, *Pulmomaria mollis* 14, *Pyrola media* 3, 7, *Pyrola minor* 3, 7, *Ranunculus acris* 7, *Ranunculus auricomus* 1, 3, 6, 9, *Rumex obtusifolius* 3, *Scirpus sylvaticus* 15, *Scrophularia nodosa* 3(II), 7, *Sedum telephium* 4, *Silene nutans* 15, *Sisymbrium strictissimum* 14, *Stachys palustris* 9, *Stellaria media* 3, 7, 15(II), *Solanum dulcamara* 3, 8, 10, *Succisa pratensis* 3, 4, 6, 7(II), *Taraxacum officinale* 3(II), 12, 13, *Trifolium medium* 1, 7, *Trollius europaeus* 1, 3, 6(II), *Tussilago farfara* 1, 3, *Valeriana officinalis* 12(II), 13(II), *Veratrum lobelianum* 12, 13, *Veronica beccabunga* 15, *Vicia cracca* 1, *Vicia sylvatica* 3, 4, 7, 15(II), *Viola elatior* 3, *Viola epipsila* 1, 8, *Viola hirta* 1(II), 4, 16(II), *Viola odorata* 3, *Viola palustris* 1, 7, 11(II), *Viola rupestris* 1, *Viola umbrosa* 15(III).

Ярусы: A – древесный, B – подлесок, включающий кустарники и подрост деревьев, C – травяно-кустарничковый. B, C – указано постоянство вида сразу в двух ярусах; B (C) – постоянство указано раздельно по ярусам в одной строке.

* – присутствует гибридная форма ели.

Аффинные виды: K_{VP} – класса ***Vaccinio-Piceetea***, K_{OF} – класса ***Querco-Fagetea***, O_{Fs} – порядка ***Fagetalia syvaticae***, O_{VP} – порядка ***Vaccinio-Piceetalia***, V_{Cb} – союза ***Carpinion betuli***, V_{AP} – союза ***Aconito-Piceion***.

Источники данных: 1 – Коротков, Морозова, 1986 (асс. ***Rhodobryo-Piceetum***); 2 – Шапошников и др., 1988 (субас. ***Rhodobryo-Piceetum asperuletosum***); 3 – Коротков, Морозова, 1988 (вариант ***Rhodobryo-Piceetum*** var. ***Carex pilosa***); 4 – описания Л.Б. Заугольновой, Приокско-Террасный заповедник, 1995–1997; 5 – Булохов, Соломещ, 1991а (асс. ***Aceri platanoidis-Piceetum abietis*** Bulokhov et Solomesč 1991); 6 – описания Л.Б. Заугольновой, В.В. Шутова, Е.В. Тихоновой, Судиславский р-н, склон террасы реки Корба, 1999 г.; 7 – описания Л.Б. Заугольновой, В.В. Шутова, Е.В. Тихоновой, Судиславский р-н, бассейн реки Тома, 1999 г.; 8 – описания М.В. Бекмансурова и Ю.А. Дороговой, Национальный парк «Марий Чодра» 2000 г., бассейн реки Уба; 9 – описания Ю.А. Дороговой, близ Йошкар-Олы, бассейн реки Куярка, 1997–98 гг.; 10 – описания А.И. Широкова, Килемарский заказник, 1996 г.; 11 – Коренные темнохвойные леса южной тайги, 1988 (Кологривский лес); 12 – описания О.В. Смирновой, Р.В. Попадюка, Т.О. Яницкой, 1993 г., Сабарский заказник, склоны террас реки Уфа; 13 – то же, 1994 г., лесной массив на водоразделе; 14 – Хазиахметов и др., 1989; Соломещ, 1994; 15 – описания В.С. Порфирьева (1950); 16 – Соломещ, 1994 (субасс. ***Carici rhizinae-Piceetum obovatae typicum*** Solomesč et al., 1993).

НД - нет данных.

Таблица 6.2

Встречаемость видов наземных мхов в сообществах ассоциаций *Rhodobryo-Piceetum* и *Tilio-Piceetum*

Ассоциация	*Rhodobryo-Piceetum*								*Tilio-Piceetum*		
Местоположение	Новгородская обл.	Тверская обл.	Московская обл.	Брянская обл. (север)	Костромская обл.	Костромская обл.	Марий Эл	Костромская обл. (север)	Башкортастан	Татарстан	Башкортастан
Порядковый номер	1	2	3	5	6	7	8	11	14	15	16
Диагностические виды асс. *Rhodobryo-Piceetum*											
Rhodobryum roseum	**V**	**I**	**III**	**V**	**III**	**I**	**I**	**IV**	I	IV	I
Plagiomnium affine	**IV**	**V**	**IV**		**I**	**I**	**I**	**IV**		II	
Прочие виды											
Pleurozium schreberi K_{VP}	V	III	IV	V	III	IV	I	V	II	IV	III
Hylocomium splendens K_{VP}	IV	III	III	II	I	I	I	V	III		III
Dicranum scoparium K_{VP}	V	III	III	II			II	IV	II		III
Cirriphyllum piliferum	IV	II	V		V	III	I	II	II		III
Brachythecium starkei	V	IV	V		V	V	I	II	I		
Brachythecium salebrosum	III		III				III	I	III	IV	I
Rhytidiadelphus triquetrus	II	I	IV	IV	II	III		V	III	V	
Plagiomnium cuspidatum	I		III		III	II	V	I	V	III	III
Dicranum polysetum	II	I	II	II			II	V			

Climacium dendroides	II		II		I	II		IV		II	III	
Plagiomnium elatum	IV		II						II			
Plagiochila porelloides	III	I	III		II	I		II	II			
Ptilium crista-castrensis	III		I					III	II			
Polytrichum commune		I		II			I	III				
Brachythecium oedipodium					IV		IV					
Eurhynchium hians					II			V				
Atrichum undulatum					III	III				I		
Dicranum bonjeanii								IV				
Sphagnum squarrosum		I						III				
Pseudobryum cinclidioides			I					II				
Brachythecium reflexum									III			
Brachythecium curtum										V		

Примечание. «Порядковый номер» соответствует таблице 6.1.

Единично встречаются:

Brachythecium populeum 6, 7, *Brachythecium rivulare* 14, *Brachythecium rutabulum* 3, 6, 7, 8, *Calliergon cordifolium* 7, *Chyloscyphus polyanthus* 3, 7, *Dicranum majus* 11, *Dicranum viride* 14, *Drepanocladus aduncus* 15, 16, *Eurhynchium pulchellum* 8, *Fissidens bryoides* 3, 7, *Fissidens viridulus* 3, *Hylocomium proliferum* 15(II), *Hylocomiastrum pyrenaicum* 11(II), 14(II), *Hylocomiastrum umbratum* 11, *Hypnum pallescens* 3, 8(II), 14(II), *Lophocolea heterophylla* 3(II), *Marchantia polymorpha* 15(II), 16(II), *Mnium stellare* 3, 8, *Plagiomnium ellipticum* 6(II), 7, 11, *Plagiomnium medium* 6(II), 7, *Plagiomnium undulatum* 3, 6, 7, *Plagiothecium denticulatum* 3(II), 6, 7, 11, 14, *Polytrichum formosum* 1, *Polytrichum juniperinum* 1, 14, *Polytrichum longisetum* 1, 3, *Rhizomnium punctatum* 3, 7, *Rhytidiadelphus calvescens* 11, *Rhytidiadelphus squarrosus* 1, 3(II), 7, *Sphagnum girgensohnii* 8, 11(II), *Thuidium philibertii* 14(II), *Thuidium recognitum* 3, 7.

ставлены различными видами родов *Plagiomnium* и *Brachythecium*, часто присутствуют обычные виды бореальных лесов *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens* и *Dicranum scoparium*, *Rhodobryum roseum* входит в состав покрова практически всех описанных сообществ, но далеко не всегда этот вид имеет высокую встречаемость (см. табл. 6.2).

Соотношение видов в древесном пологе, как и в травяном покрове, может варьировать в широких пределах при сохранении эколого-ценотической структуры, свойственной сообществам этой ассоциации: от абсолютного преобладания ели до содоминирования ели (до 4–5 единиц в формуле древостоя) с широколиственными и мелколиственными видами деревьев. Неморальные ельники Подмосковья и сопредельных областей в подтаежной зоне, по-видимому, имеют искусственное происхождение, т.е представляют собой культуры ели или возникли в результате возобновления от посадок (Абатуров, Антюхина, 2000).

Особенности экологии. В экологическом отношении сообщества этой ассоциации довольно близки к широколиственным лесам неморально-бореальной полосы (Björndalen, 1980; Sokołowski, 1980; Коротков, Морозова, 1986). Однако, на Восточно-Европейской равнине в пределах ландшафтов всех типов они хорошо дифференцированы от собственно широколиственных лесов и встречаются в экотопах с пониженным дренажем, более кислыми и умеренно увлажненными почвами. В подтаежной зоне они обычно размещены на плоских пониженных участках (с относительной высотой над урезом водотоков менее 10–15 м) и пологих склонах моренных и зандровых равнин, нередко при близком залегании карбонатной морены. Почвы преимущественно дерново-подзолистые, иногда с признаками оглеения. По мере продвижения от центральной части неморально-бореальной полосы к северу массивы неморальных ельников перемещаются с водораздельных пространств на крутые и хорошо дренируемые части склонов южной экспозиции, а затем и в долины рек (Порфирьев, 1947, 1961, 1964; Денисов, 1970; Орлов и др., 1974; 1980; Кологривский лес, 1986).

В экологическом пространстве по факторам увлажнения и кислотности (см. рис. 6.2) сообщества этой ассоциации занимают центральное положение (см. также раздел 6.3, рис. 6.22): по кислотности их диапазон составляет 4,3–6,5 pH (или 5,5–7,0 баллов в девятибалльной шкале Цыганова, 1983), по увлажнению – 12,6–13,8 баллов по 20-балльной шкале Цыганова; при этом общий диапазон лесных сообществ в неморально-бореальной полосе по этой шкале составляет 11,5–16,0 баллов.

Сложные ельники неоднородны по доминированию видов в травяно-кустарничковом ярусе. В доминантной классификации группы сообществ с разными доминантами относят к разным ассоциациям, но поскольку эти единицы оказываются весьма мелкими, их иногда объединяют в более крупные подразделения (серии, циклы). *Серия* объединяет коренную ассоциацию (выделенную на основе доминирования видов) и ее производные на тех же местообитаниях. *Цикл* – это более крупная единица, которая включает несколько серий с общим доминирующим видом в одном из нижних ярусов сообществ (Порфирьев, 1961; Соколов, 1962; Рысин, 1982). На этой основе В.С. Порфирьевым (1961; 1964) разработана классификация лесов для Волжско-Камского междуречья. Для сложных ельников Подмосковья выделено несколько циклов сообществ (Савельева, 2000; Рысин, Савельева,

2002), в составе которых значительную роль играют неморальные виды. Разные циклы трактуются как группы сообществ экологического ряда; так, сообщества волосистоосокового, зеленчукового, ясменникового циклов встречаются на наиболее дренированных местообитаниях; сообщества снытевого цикла – на почвах с признаками оглеения; на пониженных местообитаниях – пролесникового, а в сырых – гравилатового и таволгового циклов.

Изучение динамики неморальных ельников Подмосковья (Меланхолин, 2000) показало, что в течение 15 лет наблюдений, в местообитании одного типа, доля площадок, на которых произошла смена доминантов, варьировала от 18 до 58%. Это обстоятельство еще раз указывает на то, что ассоциации доминантной классификации отражают динамические (сукцессионные или флюктуационные) состояния сообществ в рамках одной флористической ассоциации.

Л.И. Савельева (2000) рассматривает сложные (неморальные) ельники как исходные сообщества по отношению к широколиственным лесам. Проведенный нами флористический и эколого-ценотический анализ сложных ельников и елово-широколиственных сообществ, а также сопоставление их положения в экологических рядах лесных катен (см. раздел 6.3) позволяют с уверенностью говорить, что часть неморальных ельников возникла на месте широколиственных лесов (снытевый, пролесниковый, ясменниковый циклы) за счет создания культур ели, а представители других упомянутых здесь циклов (волосистоосокового, зеленчукового, гравилатового и таволгового) могли образоваться на месте хвойно-широколиственных лесов как за счет выборочных рубок, так и в результате посадок ели по пашне или вырубкам.

В южной тайге (Центрально-Лесной заповедник) описаны сообщества с разными доминантами в травяном покрове, которые можно отнести по флористическому составу к ассоциации *Rhodobryo-Piceetum*; их распределение связано с изменениями условий экотопа на разных элементах мезорельефа. Здесь крупные массивы неморальных ельников расположены на сильно расчлененной водораздельной равнине с глубоко врезанными долинами ручьев и речек и с близким залеганием карбонатной морены (0,6–0,8 м). В верхних частях сравнительно крутых склонов (на слабодерново-подзолистых и палево-подзолистых почвах различной степени гумусированности) размещаются неморально-кисличные ельники. На наиболее выпуклых повышениях этих склонов встречаются небольшие участки кленово-зеленчуковых ельников. Средние части склонов занимают сообщества ельников липняково-ясменниковых, произрастающих на дерново-буро(палево)-подзолистых и палево-подзолистых почвах. В нижних частях склонов, непосредственно примыкающих к руслам ручьев и речек, размещаются сообщества ельников ильмово-пролесниковых (Кураева и др., 1999). Почвы этих ельников дерново-слабо-подзолистые с признаками оглеения почвенного профиля.

В южнотаежных ландшафтах Висимского заповедника на Среднем Урале (Коломыц, 1979), где перепады высот составляют около 300 м, пихто-ельники с липой и неморальными видами трав распространены на верхних и средних частях склонов; разнотравно-зеленомошные пихто-ельники с господством бореальных видов трав тяготеют к нижним участкам склонов и их подножиям. Автор связывает это с особенностями температурных инверсий, с распределением осадков, удаленностью верхней границы коренных геологических пород от поверхности, характером дренажа и пр.

На юге подтаежной зоны (Брянская область – Булохов, 1974) неморальные ельники (широколиственно-еловые леса) сохранились в виде небольших фрагментов. Эти леса возникли после рубок и для них характерен смешанный древостой, включающий дуб, липу, ель и клен остролистный. Соотношение видов в древесном пологе, скорее всего, отражает разные сукцессионные варианты исходных сообществ широколиственно-еловых лесов. Эти сообщества сформированы на песчано-супесчаных субстратах, с чем связано практически постоянное присутствие сосны, пониженная роль липы (липа встречается только во втором подъярусе древостоя) и значительная роль дуба в древесном пологе (Булохов, 1974).

В юго-восточной части подтаежной зоны (Раифский участок Волжско-Камского заповедника) неморальные ельники с липой и доминированием *Mercurialis perennis* встречаются только в наиболее увлажненных местообитаниях по склонам террас малых рек и днищам водотоков (Порфирьев, 1961, 1964) и непосредственно контактируют с широколиственными лесами на водоразделах. Именно леса, включающие одновременно хвойные и широколиственные виды деревьев, В.С. Порфирьев (1950, 1961) рассматривал в качестве типичных исходных сообществ зоны смешанных (подтаежных) лесов.

Синтаксономия. В доминантной системе сообщества этой ассоциации разными авторами называются богатыми (по видовому составу), сложными (по структуре), неморальными ельниками (по значительному участию неморальных видов). В системе единиц флористической классификации такие ельники относят к классу *Querco-Fagetea* по комплексу признаков: практически отсутствуют характерные виды *Vaccinio-Piceetea*, в нижних ярусах сообществ преобладают виды неморальной группы. Некоторые авторы (Björndalen, 1980; Sokołowski, 1980; Коротков, Морозова, 1986) полагают, что в экологическом отношении такие ельники близки к широколиственным лесам. Значительные трудности представляет отнесение ассоциации к конкретному союзу. Некоторые авторы предлагают поместить широколиственно-еловые леса в новый союз *Querco-Tilion* (Миркин, Наумова, 1998), сходное решение (союз *Tilio-Piceion*) было предложено при описании неморальных ельников Норвегии (Björndalen, 1980). Однако синтаксономически эти подходы мало обоснованы, поскольку указанные выше союзы не имеют четко отграниченных флористических признаков. При первом синтаксономическом описании эти ельники были помещены в союз *Carpinion betuli*, на том основании, что в южных вариантах сообществ присутствуют такие виды союза как *Carex pilosa, Stellaria holostea, Ranunculus cassubicus* (Коротков, Морозова, 1986; Коротков, 1991). Нами в соответствии с первоначальной интерпретацией ассоциация отнесена именно к этому союзу.

Ранее в рамках этой ассоциации были выделены две субассоциации, обе описанные на Валдае – *typicum* (Коротков, 1991), *asperuletosum* (Шапошников и др., 1988), а также вариант *Carex pilosa* из Подмосковья (Коротков, Морозова, 1988). Привлечение материала из других частей ареала сложных ельников позволило уточнить внутреннюю дифференциацию синтаксона. Ассоциацию *Rodobryo-Piceetum* можно разделить на три субассоциации – *typicum, caricetosum pilosae* и *abietetosum sibiricae*, – имеющие как флористические (см. табл. 6.1, рис. 6.3), так и экологические различия (см. рис. 6.2).

Субассоциация *Rhodobryo-Piceetum typicum* отличается присутствием *Dryopteris dilatata, Hepatica nobilis, Anemone nemorosa, Cinna latifolia*. Сообще-

ства этой субассоциации распространены, в основном, в северо-западной части ареала неморальных ельников. В северной и южной частях Валдайской возвышенности описаны очень близкие по составу и экологии сообщества (Коротков, Морозова, 1986; Шапошников и др., 1988). Экологическое пространство, выделенных ранее субассоциаций (*typicum* и *asperuletosum*), практически полностью совпадает (см. рис. 6.2), а их эколого-ценотическая структура весьма сходна (см. рис. 6.1). По этой причине они объединены в рамках одной субассоциации (*typicum*). Флористические различия при сходстве экологических свойств позволяют разделить валдайские сложные ельники на два варианта: var. *typica* (северный Валдай) и var. *Galium odoratum* (южный Валдай). В ельниках южного Валдая (Центральный лесной заповедник), в отличие от северного, присутствует густой подлесок из широколиственных видов деревьев, а в состав травяного покрова входят *Galium odoratum, Festuca altissima, Pulmonaria obscura, Phegopteris connectilis*. Более южный вариант характеризуется несколько упрощенной эколого-ценотической структурой (отсутствуют боровая, болотная, луговая группы), а также более высоким участием видов бореальной группы и пониженной ролью опушечных видов (см. рис. 6.1).

Субассоциация *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* объединяет более южные типы сообществ неморальных ельников. Они характеризуются значительным участием *Carex pilosa, Corylus avellana*, присутствием дуба в древостое, а также бóльшим обилием неморальных видов в кустарниковом ярусе и травяном покрове, особенно *Stellaria holostea*. Сообщества субассоциации в экологическом пространстве сдвинуты в более сухую область (см. рис. 6.2). К этой же субассоциации относятся сообщества асс. *Aceri platanoidis-Piceetum abietis* Bulokhov et Solomesč 1991, описанной в Брянской области А.Д. Булоховым (Булохов, Соломещ, 1991а). Еловые леса из Костромской области (Заугольнова и др., 2000 б) также можно включить в эту субассоциацию, несмотря на отсутствие видов, характеризующих синтаксон. Хвойно-мелколиственные леса южной части Костромской области (Судиславский район), скорее всего, представляют собой обедненный вариант липо-ельников, которые были характерны для юга области еще в XIX веке. Уже в начале XX столетия отмечено хищническое уничтожение таких лесов и изменение их состава, выразившееся в уничтожении липы (Дюбюк, 1918) и замене ее на мелколиственные виды деревьев. Однако до сих пор именно эти сообщества поддерживают наиболее высокое видовое разнообразие среди лесов, исследованных на юге Костромской области, и характеризуются высокой продуктивностью (Заугольнова и др., 2000 б).

Субассоциация *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* представлена в восточной части ареала этой ассоциации. Синтаксон описан по материалам из Среднего Поволжья (Заугольнова и др., 2001): север Нижегородской и Костромской областей и республика Марий Эл. Для сообществ этой субассоциации характерен древостой, состоящий из ели, липы и пихты, березы пушистой, осины, иногда с присутствием сосны. В рамках субассоциации выделяются два варианта: var. *typica* (подтаежная зона) и var. *Actaea erythrocarpa* (южная тайга), который характеризуется высоким участием бореальных видов (черника, линнея северная) (см. рис. 6.1, порядковый номер 11).

Общая черта ассоциации *Rhodobryo-Piceetum* – относительно высокое участие бореальных видов (см. рис. 6.1), которое варьирует в зависимости от гео-

графического положения. Для субассоциации *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* амплитуда изменения этого показателя наиболее узкая (24–33%), у субассоциации *Rhodobryo-Piceetum typicum* (30–40%) она невелика, но сам показатель выше; наконец, для субассоциации *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* диапазон варьирования показателя наиболее широк (30–50%).

Для всех трех субассоциаций неморальных ельников характерно значительное перекрывание экологического пространства (см. рис. 6.2). При этом у сообществ *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* оно сдвинуто в сторону низкого увлажнения и кислотности (высокие балловые показатели шкалы Rc), а у *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* – в сторону высокого увлажнения и кислотности (низкие балловые показатели шкалы Rc); сообщества *Rhodobryo-Piceetum typicum* занимают промежуточное положение в экологическом пространстве.

Флористические различия между субассоциациями (помимо сопоставления постоянства видов) показаны также с помощью ординационного метода (анализ соответствий с удаленным трендом – DCA) на рис. 6.3. Центральное положение в осях варьирования занимает *Rhodobryo-Piceetum typicum*, при этом два флористических варианта этого синтаксона (var. *typica*, var. *Galium odoratum*) разделяются довольно четко. Обширное скопление, примыкающее к этой субассоциации в верхней левой части диаграммы, принадлежит *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae*, а в правой части с ней практически смыкается *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae*, представляющая переход к синтаксонам, распространенным на самом востоке смешанных лесов.

Распространение. Ассоциация *Rhodobryo-Piceetum* имеет широкий ареал, охватывающий зону южной тайги и подтаежных лесов от Прибалтики и северо-запада России до Среднего Поволжья. Флористические и экологические особенности неморальных ельников в различных частях ареала обусловливают внутреннюю дифференциацию синтаксона. Субассоциация *Rhodobryo-Piceetum typicum* описана для зоны южной тайги на Валдайской возвышенности. Похожие ельники встречаются в Литве, на некоторых возвышенностях Белоруссии, на пологих склонах Клинско-Дмитровской гряды (Растительность Европейской части СССР, 1980). Сообщества *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* распространены в центральной и южной частях ареала ассоциации – в Московской и сопредельных с ней областях. Южная граница ареала ассоциации проходит по северу Брянской и Калужской областей, где неморальные ельники спорадически встречаются в зандровом и моренно-зандровом ландшафтах (Булохов, 1974; Соловьева, Хомутова, 1969; Булохов, Соломещ, 1991 а). По нашим наблюдениям в Козельских засеках (юг Калужской области) в полосе неморальных лесов (собственно в широколиственной зоне) эта ассоциация представлена в моренно-зандровом типе ландшафта в основании пологих склонов речных террас и в плоских понижениях на водоразделах. В заповеднике "Калужские засеки" (Заугольнова и др., 2001) фрагменты этой ассоциации имеют полностью искусственное происхождение и формируются только в культурах ели. В южной части Костромской области представлен вариант очень близкий к этой субассоциации (см. рис. 6.3, номера 6, 7), но ее наиболее характерный вид – *Carex pilosa* – исчезает. Особенность этой выборки состоит в том, что она обнаруживает флористическое сходство как с *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* (см. рис. 6.3, номера 3–5), так и с *Rhodobryo-Piceetum typicum* (см. рис. 6.3, номера 1, 2).

На севере Костромской и Нижегородской областей, на территории республики Марий Эл распространены сообщества субассоциации *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae*. Большой интерес представляют сообщества неморальных липо-пихто-ельников, описанные на тех участках (Килемарский заказник, Кологривский лес), которые слабо затронуты хозяйственным воздействием (Коренные темнохвойные леса южной тайги, 1988; Широков, 1998). Их отличает развитие ветровально-почвенного комплекса, высокая внутренняя пространственная и флористическая гетерогенность всех ярусов. Сообщества, описанные в Кологривском лесу, флористически близки к более западной субассоциции *Rhodobryo-Piceetum typicum* (var. *Galium odoratum*) (см. рис. 6.3, номер 2), а участки из Килемарского заказника занимают на ординационной диаграмме промежуточное положение между *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* (номера 8–11) и сообществами более "восточной" ассоциации *Tilio-Piceetum obovatae* (см. рис. 6.3, номер 12).

Ассоциация *Tilio-Piceetum obovatae*

Диагноз. Ассоциация объединяет темнохвойно-широколиственные леса восточной части неморально-бореальной полосы (Предуралье) и является викарирующей по отношению к *Rhodobryo-Piceetum*. Видами, характеризующими ассоциацию на той территории, где она исследована, являются *Picea obovata, Abies sibirica, Tilia cordata, Aconitum septentrionale, Cacalia hastata* (см. табл. 6.1). Первоначально ассоциация была описана в Башкирии и имела большее число дифференцирующих видов (Хазиахметов, 1989; Соломещ, 1994; Соломещ и др., 1993); привлечение материала из других географических пунктов позволило уточнить диагноз синтаксона. В результате некоторые виды, которые авторами предыдущих работ были включены в число диагностических (*Crepis sibirica, Festuca altissima, Senecio nemorensis, Knautia tatarica, Cirsium oleraceum, Conioselinum tataricum* – по Соломещ, 1994), по сути дела оказались связанными с более мелкими единицами в рамках ассоциации.

Характеристика сообществ. Сообщества ассоциации имеют полидоминантный древесный ярус, в котором можно выделить 2–3 подъяруса, причем широколиственные виды представлены преимущественно в нижних подъярусах. Ярус кустарников хорошо выражен и также разнообразен по составу. По составу этих ярусов данная ассоциация весьма сходна с субасс. *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae*. В травяном покрове преобладают мезофильные виды класса *Querco-Fagetea* и порядка *Fagetalia* (см. табл. 6.1). Отличительная особенность сообществ асс. *Tilio-Piceetum obovatae* – высокая константность видов с урало-сибирским типом ареала (*Cacalia hastata, Crepis sibirica, Knautia tatarica*).

Для лесных участков с хорошо сохранившимся разновозрастным древостоем (Сабарский заказник) описано значительное разнообразие парцелл по доминантам верхних ярусов (Самохина, 1997; Попадюк и др., 1999), которое трактуется как отражение процессов внутриценотической динамики, связанной с вывалами. Липа, как правило, входит в состав первого яруса именно в окнах вывала. Все популяции древесных видов характеризуются полночленными онтогенетическими спектрами, что обеспечивает устойчивое поддержание состава и структуры сообществ. Детальные исследования распределения растительности по профилю бассейна малой реки не выявили сущест-

венных различий на внепойменных экотопах; только растительность поймы хорошо отличается от них по высокому участию нитрофильных видов трав (Самохина, 1997; Попадюк и др., 1999).

Моховой покров или отсутствует вовсе или имеет очень низкое покрытие. Лишь в сообществах типа *Tilio-Piceetum obovatae* var. *Carex pilosa* из Татарии покрытие мхов достигает 50–90% (Порфирьев, 1950), что, вероятно, связано с относительно низким участием широколиственных видов деревьев в составе древостоя и преобладанием темнохвойных (ели и пихты). В этом случае образуется подстилка из хвои, не представляющая препятствий для развития мхов. Наиболее часто встречаются здесь *Brachythecium curtum, Rhytidiadelphus triquetrus* (см. табл. 6.2).

Особенности экологии. Ассоциация объединяет смешанные липово-еловые с пихтой леса горно-лесной области Предуралья, Среднего и Южного Урала, которые встречаются на водоразделах и по террасам малых и средних рек. Она распространена на богатых дерново-подзолистых (часто щебнистых) почвах нормального увлажнения (Соломещ, 1994) или бурых лесных почвах (Зубарева, Фирсова, 1963; Зубарева, Теринов, 1967).

На западе ареала, в Татарии, липо-пихтово-еловые леса распространены на слабо подзолистых почвах; pH в верхних горизонтах составляет от 6,0 до 6,86. На водоразделах, на глубине около 1 м, pH выше (8,43-8,56), а в логах – ниже – 5,25 (Порфирьев, 1950).

По занимаемому экологическому пространству эта ассоциация полностью перекрывается с *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* (см. рис. 6.2), т.е. является ее экологическим гомологом (см. Соломещ, 1995) в восточном секторе неморально-бореальной полосы. Эколого-ценотическая структура характеризуется повышенным участием нитрофильной группы видов, что, возможно, объясняется хорошей сохранностью описанных лесных массивов с выраженной микромозаикой условий (наличие ветровальных впадин).

Синтаксономия. Данная ассоциация отнесена к союзу *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomesč in Solomesč et al., 1993 (Соломещ и др., 1993) по присутствию *Abies sibirica, Picea obovata, Festuca altissima, Cicerbita uralensis*. Союз объединяет смешанные леса Южного Урала и рассматривается в составе порядка *Fagetalia sylvaticae*. Расширение фактического материала позволяет говорить о неоднородности этой ассоциации. В пределах описанного ареала этого синтаксона выделяются две субассоциации (см. табл. 6.1).

Субассоциация *Tilio-Piceetum obovatae typicum* объединяет хвойно-широколиственные и широколиственно-хвойные леса Башкирии, Среднего и Южного Урала. При очень близкой экологии они имеют небольшие флористические различия и делятся на несколько вариантов. Более северные сообщества – var. *Diplazium sibiricum* (Сабарский заказник, Свердловская область) – дифференцируются по присутствию *Adoxa moschatellina, Myosotis sylvatica, Cicerbita uralensis, Diplazium sibiricum, Sambucus racemosa*; более южные сообщества var. – *typica* (Башкирия) – по присутствию *Conioselinum tataricum, Knautia tatarica* и *Crepis sibirica*. Экологическое пространство по факторам увлажнения и кислотности у этих вариантов перекрывается (см. рис. 6.2), т.е. они представляют собой экологические гомологи.

Наиболее западные сообщества этой субассоциации, описанные в северной Татарии, объединены в var. *Carex pilosa*. Они дифференцируются внут-

ри ассоциации по высокой встречаемости *Mercurialis perennis, Carex pilosa*, а также *Corylus avellana* в кустарниковом ярусе (см. табл. 6.1). Сообщества данного варианта распространены на водоразделе Камы и ее притоков по склонам террас малых рек на элювиально-делювиальных и постплиоценовых отложениях, перекрывающих пермские карбонатные породы (Порфирьев, 1950). Они приурочены к местообитаниям с повышенным увлажнением: склонам и днищам логов, плоским понижениям на водоразделах. По мере спуска по склону в сообществах возрастает участие ели, тогда как участие пихты снижается. В этом же направлении увеличивается обилие кислицы и доля нитрофильных видов.

Субассоциация *Tilio-Piceetum obovatae caricetosum rhizinae* включает леса, ранее описанные в северной Башкирии и Удмуртии в качестве самостоятельной ассоциации *Carici rhizinae-Piceetum obovatae* (Хазиахметов и др., 1989; Полозов, 1999; Соломещ и др., 1993). Однако, их флористическое сходство с остальными сообществами ассоциации *Tilio-Piceetum* значительно, что отражено на ординационной диаграмме (см. рис. 6.3) в виде хорошо очерченного скопления, включающего обе ранее выделенные ассоциации. Видимо, эта субассоциация представляет собой флористически обедненный вариант *Tilio-Piceetum obovatae typicum*. В сообществах субассоциации *Tilio-Piceetum obovatae caricetosum rhizinae* снижается участие видов с урало-сибирским типом ареала, они также отличаются от сообществ предыдущей субассоциации по присутствию *Carex rhizina, Galium spurium* и участию сосны в древостое. Присутствие и повышенное участие сосны косвенно свидетельствует о послепожарном происхождении этих сообществ. В то же время этот синтаксон (см. рис. 6.3, номер 14) по флористическому составу обнаруживает явную близость к выборкам, относящимся к *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricae* (см. рис. 6.3, номера 8, 9) в зоне южной тайги. В экологическом пространстве этот синтаксон, по сравнению с *Tilio-Piceetum obovatae typicum*, занимает область более сухих и менее кислых местообитаний (см. рис. 6.2, номер 15).

Распространение. Ассоциация характерна для низкогорных лесов Среднего и Южного Урала и Предуралья: Башкирия (Хазиахметов и др., 1989; Соломещ и др., 1993), северная Татария (Порфирьев, 1950), южная Удмуртия (Полозов, 1999).

На других ассоциациях в пределах этого союза, отмеченных в литературе (Соломещ и др., 1993), мы не останавливаемся, поскольку они имеют локальное распространение и описаны лишь из ограниченного числа пунктов.

Основная часть широколиственных водораздельных сообществ, описанных в подтаежной зоне и встречающихся в южной тайге, объединена в ассоциацию *Querco-Tilietum* Laivinsh 1983 (синоним *Tilio-Carpinetum geranietosum sylvaticae* Korotkov et Morozova 1988, *Mercurialo-Tilietum* Laivinsh et Vorotnikov 1992).

Ассоциация *Querco-Tilietum*

Диагноз. Ассоциация объединяет широколиственные леса и их производные. При сравнении с хвойно-широколиственными лесами видно, что в ассоциации отсутствуют свои диагностические виды (табл. 6.3). Наиболее четкие различия сводятся к низкой константности ряда бореальных видов (*Picea abies, Gymnocarpium dryopteris, Luzula pilosa* и др.) и к высокой константности, а также повышенному обилию, неморальных видов (рис. 6.4).

Таблица 6.3

Ассоциация *Querco-Tilietum* (широколиственные леса)

Субассоциация		*typicum*			*caricetosum pilosae*									
Вариант		Не выделен			*typica*				*Aconitum septentrionale*					
Местоположение		Латвия	Смоленская обл.	Новгородская обл.	Московская обл.				Марий Эл	Марий Эл	Татарстан	Кировская обл.	Кировская обл.	Чувашия, Татарстан
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Число описаний	29	18	9	14	48	35	14	34	22	5	28	10	20
	Сомкнутость яруса A, %	78	70	70	70	72	82	67	45	56	90	68	70	40–90
	Покрытие яруса B, %	22	41	40	30	22	55	20	50	45	78	63	34	20–70
	Покрытие яруса C, %	58	65	63	63	79	92	85	57	61	78	49	85	25–70
	Покрытие яруса D, %	4	< 1	2	7	< 1	2	5		< 1				
	Диагностические виды субассоциации	***Querco-Tilietum typicum***												
B, C	*Fraxinus excelsior* O_{Fs}	**IV**[1]	**II**	**IV**[2]			I	I					II	II
A	*Fraxinus excelsior* O_{Fs}	**III**	**II**	**IV**[1]				I						
	Stachys sylvatica	**II**	**III**[1]	**III**		I	I	I		I	V[1]		II	IV
	Hepatica nobilis	**II**	**III**[1]	**II**										
	Stellaria nemorum	**I**	**IV**[1]	**III**		I		I			III			I
A(B)	*Picea abies*	**II(I)**	**II**[1]**(III)**	**IV**[1]**(II)**	I(II)	I		I						I
	Anemonoides nemorosa	**II**		**V**[1]										
	Диагностические виды субассоциации	***Querco-Tilietum caricetosum pilosae***												
	Carex pilosa V_{Cb}		I		**V**[3]	**IV**[1]	**V**[3]	**V**[3]	**II**	**I**	**II**	**V**[1]	**IV**	**III**
B,C	*Euonymus verrucosa*		II		**IV**	**III**	**II**	**I**	**III**	**III**	**V**[1]	**V**	**V**	**IV**
	Диагностические виды *Querco-Tilietum caricetosum pilosae* var. ***typica***													
	Galeobdolon luteum O_{Fs}	IV[1]	V[2]	III[1]	**V**[1]	**IV**[1]	**V**[2]	**V**[2]						
	Ajuga reptans		II	V	**IV**	**III**	**II**	**V**						I
	Galium intermedium V_{Cb}				**III**[1]	**II**								

	Диагностические виды *Querco-Tilietum caricetosum pilosae* var. *Aconitum septentrionale*													
	Mercurialis perennis O_{Fs}	I	II	III^{2}	III	II	III^{1}	II	**V^{2}**	**IV^{2}**	**V^{3}**	**V**	**V^{3}**	**V^{2}**
	Glechoma hederacea	I	II	I	II	II		II	**III**	**V**	**V^{1}**	**IV**	**IV**	**IV**
	Aconitum septentrionale			III	II			III^{1}	**II**	**III**	**V^{1}**	**III**	**III**	**IV**
	Lamium maculatum								**IV**	**IV**	**II**			**II**
A B C	*Abies sibirica* V_{AP}								**I**	**II**		**II**	**I(II)**	
	Афинные виды класса *Querco-Fagetea*													
	Aegopodium podagraria K_{QF}	IV^{2}	V^{1}	V^{2}	V^{2}	V^{1}	IV^{2}	IV^{2}	V^{2}	V^{2}	V^{3}	V^{3}	V^{1}	V
B	*Corylus avellana* K_{QF}	IV^{1}	IV^{2}	IV^{1}	V^{1}	II	III	V	III	II	V	V^{2}	IV^{1}	V^{3}
A (B)	*Quercus robur* K_{QF}	V^{5}(II)	II^{2}	V^{3}	IV^{2}	III^{1}	IV^{2}	III^{1}	I	I	V^{1}(IV)	V^{2}(IV)	I^{1}	V^{3}
C	*Quercus robur* K_{QF}	II	II	IV^{1}	V	III	II	I						I
B	*Lonicera xylosteum* O_{Fs}	III	III	V	V/1	III	IV	IV	I	II		III	III	III
	Stellaria holostea V_{Cb}	II	III^{2}	V^{2}	V^{1}	V	IV	III	III	V	V^{1}	IV	IV	V^{1}
	Pulmonaria obscura O_{Fs}	II	III^{1}	III^{2}	V^{1}	IV	II	IV^{1}	IV	V	V^{1}	IV	V	V^{1}
	Lathyrus vernus O_{Fs}	II	II	IV	V	IV	III	III	III	II		IV	III	IV
	Dryopteris filix-mas O_{Fs}	II	II	II	IV	I	III	V^{1}	V	IV	V^{1}	V	V	V
	Asarum europaeum K_{QF}	I	III^{1}	III	V^{1}	V	IV	III	IV	V	V^{1}	V	IV	V^{1}
A	*Tilia cordata* O_{Fs}	II	III^{3}	III	III^{2}	V^{2}	III^{4}	V^{3}	V^{2}	V^{3}	V^{2}	IV	V^{5}	V^{3}
B	*Tilia cordata* O_{Fs}	II	II^{2}	II	V^{2}	V^{1}	V	V	II	III^{1}	IV	V^{2}	V^{5}	IV
C	*Tilia cordata* O_{Fs}	I	II^{1}	I	III	IV	IV	I	I	I				II
A	*Acer platanoides* O_{Fs}	I	II	II^{2}	II	I	I	I	II	I			II	V^{1}
B	*Acer platanoides* O_{Fs}	I	II	IV^{2}	V	I	II	IV	V^{2}	V^{2}	V^{2}	V	V	V
C	*Acer platanoides* O_{Fs}	II	III	IV^{2}	V	III	II	II	IV	I				V
	Paris quadrifolia O_{Fs}	II	I	IV	IV	III	II	III	I	I	II	I	II	III
	Polygonatum multiflorum O_{Fs}	II	IV	III	II	I	I	I	III	II	IV^{1}	IV	III	V
	Ranunculus cassubicus V_{Cb}	II	I	IV	IV^{1}	II	V	IV^{1}	I			II	III	III
	Viola mirabilis O_{Fs}	I	II	II	IV	IV	II	I	II	I	II	IV	II	V
	Convallaria majalis K_{QF}	II		IV	V^{1}	IV	III	I	I	I		IV	I	II
	Milium effusum O_{Fs}	I	II		III	I	II	III	I	II	V		III	V
	Galium odoratum O_{Fs}		II		I	I	I	III^{2}	V	IV			V	V^{1}
	Melica nutans K_{QF}	II		IV	IV	III	II		I	I		II	I	II
	Carex digitata K_{QF}	II	I		II	I			I	II			I	I
A (B)	*Ulmus glabra* O_{Fs}	I	IV^{1}	II(I)		I	I	IV	IV^{2}	II	V(V)	IV(V)	II(II)	IV
B	*Daphne mezereum* O_{Fs}	I	I	IV	II	I								I
C	*Ulmus glabra* O_{Fs}	I							II			II		I
B, C	*Ulmus laevis* O_{Fs}								I	II			I	

Таблица 6.3 (*продолжение*)

Субассоциация		*typicum*			*caricetosum pilosae*									
Вариант		Не выделен			*typica*				*Aconitum septentrionale*					
Местоположение		Латвия	Смоленская обл.	Новгородская обл.	Московская обл.				Марий Эл	Марий Эл	Татарстан	Кировская обл.	Кировская обл.	Чувашия, Татарстан
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Число описаний	29	18	9	14	48	35	14	34	22	5	28	10	20
	Прочие виды													
B	*Sorbus aucuparia*	III	III	V	V	III	III	I	III	III	II	III	III	III
B (C)	*Padus avium*	IV[1]	V[1]	IV(II)	II(I)	II	I	I	I	I	V[2]	II	I	IV
	Athyrium filix-femina	IV	II	III	III	I	IV	III	I	I	III			
C	*Viburnum opulus*	II	I	III	III	II	IV	I	I	I		II	I	II
	Rubus saxatilis	I	II	IV[1]	V	IV	II	I	II	II		IV	I	III
	Dryopteris carthusiana	I	III	V	III	II	III	IV	I	III			II	
	Equisetum pratense	II	III		II	II	II	III	III	III	V[1]	I	I	II
	Urtica dioica	II	III	III		II	I	I	III	II	V[2]	I	III	IV
	Geum urbanum	II	II	V	I	II	III		I	I	II	II	III	IV
A B C	*Populus tremula*	I	I	III	V[2]	II	II	IV	I	I		I(I)	I(II)	I
	Veronica chamaedrys	II		IV[1]	III	II	II	I	I					I
	Angelica sylvestris	II	III	III	III	I	I	I						II
A	*Betula pendula*	II	I	I	III[1]	II	II	I	II	I		I	I(I)	I
	Oxalis acetosella	III	IV	IV	II	I			I	II			I	
	Geum rivale	II	II		II	I	III	IV	I	I				
	Maianthemum bifolium	I	II	II	V	III	I	I	I	I			I	
	Deschampsia cespitosa	II	I	V	III	I	III	I						
	Calamagrostis arundinacea	I	I	V	IV	IV	I			I				I
	Vicia sepium	I		III	IV	II	I		I	I		I		I
	Geranium sylvaticum			V	V	II	II							II
	Trollius europaeus			V		I								

	Melampyrum nemorosum V_{Cb}	I		IV	III	I									
C	*Picea abies*	I	I	II	III	I									
	Gymnocarpium dryopteris		II	I	II			I	I						
	Adoxa moschatellina				I	II			II	IV	I				
A	*Alnus incana*	I	II	II			I								
B, C	*Alnus incana*	I	II	II			I								
	Actaea spicata	I	I	II											II
A	*Betula pubescens*			III	II	II	I	IV[1]	I	II					
	Anemonoides ranunculoides			II	I	II	I	II			II				
	Anthriscus sylvestris			III		II	I		I		II				I
	Stachys officinalis				III	I	I								I
	Brachypodium sylvaticum	II	I		III		II	I							I
	Carex sylvatica	IV[1]	I				I	II		I					I
	Campanula latifolia		I	I			I	II			II		II		III
	Campanula trachelium	II	I	II	II	I	II					II			III
	Crepis paludosa	II	I	IV	II	I		III							
	Equisetum sylvaticum	I	I	IV	I	I		III	I						I
	Festuca gigantea	II	I	II	II	I	I				II				II
	Filipendula ulmaria	II	I	II	I		II	II							I
	Fragaria vesca	II	I	V	III	II	II		I	I		II			I
B, C	*Frangula alnus*	I		III	III	I	II		I	I		II			I
	Lysimachia vulgaris	I		IV	II	I	II	I							I
	Poa nemoralis	III		II	II	I	II			I		II			II
	Impatiens noli-tangere	II	I			II			I						I
	Ranunculus repens	I	I	II	II	I	II	I							I
	Scrophularia nodosa	II	I	III	II	I	II	I				I			I
	Rubus idaeus	I	II	III		II	I	I	I	I	II				I
	Dactylis glomerata			III	II	I	I								I
	Luzula pilosa			II	III	I			I	I					
	Galium mollugo			II	II	I	I								
	Polygonatum odoratum	I			III	I									
	Solidago virgaurea		I	III	III	I			I	I		I			
	Viola canina			V[1]	II	I	I								
	Vicia sylvatica			V	I	I									I
	Trientalis europaea O_{VP}			II	II	I	I			I					I
	Viola riviniana	III		II	I										
	Ranunculus lanuginosus		III												

Таблица 6.3 (*окончание*)

Субассоциация		*typicum*			*caricetosum pilosae*									
Вариант		Не выделен			*typica*				*Aconitum septentrionale*					
Местоположение		Латвия	Смоленская обл.	Новгородская обл.	Московская обл.				Марий Эл	Марий Эл	Татарстан	Кировская обл.	Кировская обл.	Чувашия, Татарстан
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Число описаний	29	18	9	14	48	35	14	34	22	5	28	10	20
A, B	*Picea abies x obovata*								II	V[1]	V			
	Matteuccia struthiopteris	I	I						I		V			II
	Crepis sibirica										V		I	II
	Carex rhizina					I				I				
	Dryopteris dilatata									I	II			II
	Humulus lupulus										IV			
	Mulgedium macrophyllum										III			
A (B)	*Picea obovata*											I(I)	I(III)	

Примечание. Единично встречаются (встречаемость выше единицы приведена в скобках после номера описания):

A – *Alnus glutinosa* 1, *Larix gmelinii* 3, *Padus avium* 3, *Pinus sylvestris* 3, 4, 5, 8, 10(II), 11, *Salix caprea* 1, *Sorbus aucuparia* 3(II), 8, *Ulmus laevis* 1, 8, 9, 13;

B – *Alnus glutinosa* 5, *Betula pendula* 5, 6, 7, 8, 9, 13, *Caragana arborescens* 3(II), *Crataegus curvisepala* 1, *Euonymus europaea* 1, 9, *Grossularia reclinata* 1, *Juniperus communis* 4(II), *Malus sylvestris* 1, 3(II), 4, 13, *Rhamnus cathartica* 1, *Ribes alpinum* 1, *Ribes nigrum* 1, *Ribes spicatum* 1(II). 3, *Rosa canina* 1, *Rosa majalis* 1, 4(II), 5, 6, *Salix caprea* 5, 6, *Sambucus racemosa* 4, *Spiraea media* 3, *Swida alba* 3, *Swida sanguinea* 1, *Syringa vulgaris* 3;

C – *Betula pendula* 5, 6, 7, 8, 9, *Betula pubescens* 8, *Juniperus communis* 4, *Malus sylvestris* 4, 6, *Picea abies x obovata* 8, 9, *Pinus sylvestris* 4, *Ribes nigrum* 5, *Ribes rubrum* 6, *Sambucus racemosa* 6, *Sorbus aucuparia* 1;

C – *Aconitum lasiostomum* 2, 4, 5(II), *Agrostis stolonifera* 3, 5, *Agrostis tenuis* 3(II), 4(II), *Alchemilla vulgaris* 6, *Alliaria petiolata* 13, *Allium rotundum* 5, *Amoria montana* 3, *Arctium nemorosum* 13, *Asplenium crenatum* 10(II), *Astragalus glycyphyllos* 4, 5, *Bistorta major* 3, *Brachypodium pinnatum* 4, *Bromopsis benekenii* 4(II), 6, 13, *Calamagrostis canescens* 1, 3, 4, 6, *Calamagrostis epigeios* 5, 9, *Campanula patula* 3(II), 5, *Campanula persicifolia* 3, 4(II), 5, *Campanula rapunculoides* 3(II), *Cardamine amara* 2, 7, *Cardamine impatiens* 5, 7, *Carex cespitosa* 5, *Carex contigua* 1, 13, *Carex elongata* 4, *Carex pallescens* 3(II), 4, *Carex vaginata* 1, *Centaurea jacea* 3, *Centaurea phrygia* 3, *Chaerophyllum aromaticum* 1, 2, *Chamaenerion angustifolium* 3, 5, 6, *Chelidonium majus* 9, *Chrysosplenium alternifolium* 1, 2, 3, 4, 5, 7, 13, *Cinna latifolia* 2, 8, 9, *Circaea lutetiana* 13, *Cirsium, heterophyllum* 3(II), 4(II), *Cirsium oleraceum* 1, 2, 5, 7, 9, *Clinopodium vulgare* 1, 3(II), 4, 5, 13, *Coccyganthe flos-cuculi* 1, 3, *Conioselinum vaginatum* 10(II), *Corydalis bulbosa* 10(II), *Corydalis cava* 8, *Crepis paludosa* 4(II), *Cypripedium calceolus* 9, 10, *Dactylorhiza maculata* 3, *Delphinium elatum* 4, *Dentaria bulbifera* 1,

Dryopteris assimilis 2, *Dryopteris cristata* 2, *Elymus caninus* 1, 4, 5, 6, 7, 8, 13, *Elytrigia repens* 5, *Epilobium montanum* 3(II), 4, 6, 13, *Epipactis helleborine* 8, 13(II), *Equisetum hyemale* 1, 5, 8, 13, *Eupatorium cannabinum* 13, *Festuca altissima* 13, *Ficaria ranunculoides* 1, 5, 6, 7, 10(II), *Fragaria moschata* 3(II), 6, *Galeopsis tetrahit* 3(II), 4, 5, *Galium aparine* 4, *Galium boreale* 3, 5, 8, 11, *Galium palustre* 3(II), 5, *Galium verum* 5, *Geranium palustre* 6, *Genista tinctoria* 8, *Geranium robertianum* 13, *Heracleum sibiricum* 5, *Hieracium auratum* 1, *Hieracium vulgatum* 1, *Hieracium umbellatum* 3(II), *Huperzia selago* 3, *Hypericum maculatum* 3(II), 4, 5, 6, *Hypericum perforatum* 5, 13, *Juncus effusus* 4, *Impatiens parviflora* 3, 6, *Iris pseudacorus* 1, *Kadenia dubia* 8, *Knautia arvensis* 5, *Lamium maculatum* 1, *Lapsana communis* 1, 3, 13, *Lathyrus sylvestris* 13, *Lilium martagon* 3(II), 13, *Listera ovata* 3(II), 13, *Lunaria rediviva* 13, *Luzula luzuloides* 3, *Lycopodium annotinum* 1, *Lycopus europaeus* 1, *Lysimachia nummularia* 1, 4(II), 5, 6, 13, *Melampyrum pratense* 3, 4(II), 5, *Moehringia trinervia* 1, 5, 8, *Molinia caerulea* 5, *Mycelis muralis* 1, *Myosotis sylvatica* 3, *Neottia nidus-avis* 3, 4(II), 13, *Orchis mascula* 5, *Orthilia secunda* O_{VP} 4(II), 5, 8, 13, *Phegopteris connectilis* 2, *Phleum pratense* 3, *Phyteuma spicatum* 1, *Picris hieracioides* 6, *Platanthera bifolia* 3(II), 4(II), *Poa pratensis* 4, *Potentilla erecta* 3(II), 6, *Primula veris* 5, 13, *Prunella vulgaris* 3(II), 13, *Pteridium aquilinum* 1, 2, 3(II), 4, 5, *Pyrola minor* 4, *Pyrola rotundifola* O_{VP} 4(II), 5, *Ranunculus acris* 5, *Ranunculus auricomus* 13, *Ranunculus flammula* 1, *Ranunculus nemorous* 10, *Ranunculus polyanthemos* 3, 13, *Rubus caesius* 1, *Rumex acetosa* 1, 3(II), *Sanicula europaea* 1, 2, 4, 7(II), *Selinum carvifolia* 4, 5, *Senecio tataricus* 1, *Solanum dulcamara* 1, *Stellaria media* 1, 3, 5, 6, *Succisa pratensis* 3, 5, 6, *Taraxacum officinale* 5, *Thalictrum aquilegifolium* 2, 3, 4(II), 5, 6, *Trifolium medium* 5, 6, *Vaccinium myrtillus* 4, 8, 9, *Vaccinium vitis-idaea* K_{VP} 3, 4(II), 5, 8, *Valeriana officinalis* 1, *Veratrum lobelianum* 5, 6, *Veronica officinalis* 3(II), *Veronica teucrium* 5, 6, *Vicia cracca* 13, *Vicia pisiformis* 13, *Viola collina* 9, 12, 13, *Viola elatior* 4, *Viola hirta* 3, 4, 8, 13, *Viola odorata* 4, *Viola selkirkii* 3;

D – *Brachythecium mildeanum* 3, *Brachythecium rutabulum* 4, *Bryum pallens* 3, *Chyloscyphus polyanthus* 4, *Cirriphyllum piliferum* 3, 4, *Climacium dendroides* 4, *Dicranum scoparium* K_{VP} 3, 4, *Eurhynchium hians* 3, *Eurhynchium angustirete* 3, 4(II), *Fissidens bryoides* 4, *Hypnum cupressiforme* 4, *Plagiomnium affine* 3, *Plagiomnium cuspidatum* 4(II), *Plagiomnium undulatum* 4, *Plagiochila porelloides* 3, *Plagiothecium laetum* 3, *Pleurozium schreberi* K_{VP} 4, *Polytrichum juniperinum* 3, *Rhodobryum roseum* 3, *Rhytidiadelphus squarrosus* 3, *Rhytidiadelphus triquetrus* 3.

Ярусы: A – древесный, B – подлесок, включающий кустарники и подрост деревьев, C – травяно-кустарничковый, D – ярус наземных мхов. * – присутствует гибридная форма ели.

Аффинные виды: K_{VP} – класса ***Vaccinio-Piceetea***, K_{QF} – класса ***Querco-Fagetea***, O_{Fs} – порядка ***Fagetalia sylvaticae***, O_{VP} – порядка ***Vaccinio-Piceetalia***, V_{Cb} – союза ***Carpinion betuli***, V_{AP} – союза ***Aconito-Piceion***.

Источник данных: 1 – Латвия (Laivins, 1989); 2 – национальный парк «Смоленское Поозерье», описания Е.И. Киричок, 1996, 2001 гг.; 3 – Коротков, 1991 (асс. ***Trollio-Quercetum***, Новгородская обл.); 4 – Коротков, Морозова, 1988 (субасс. ***Tilio-Carpinetum geranietosum sylvaticae***); 5 – Приокско-Террасный заповедник; описания О.В. Смирновой, Р.В. Попадюка, 1990–1992 гг.; 6 – заповедник «Горки», описания В.Н. Короткова, 1990–1991 *гг.*; 7 – Московская обл., пос. Кресты, описания Л.Б. Заугольновой, Е.В. Тихоновой, 2000 г.; 8 – Кленовая гора, национальный парк «Марий-Чодра», описания М.В. Бекмансурова, 2001 г.; 9 – бассейн реки Уба, национальный парк «Марий-Чодра», описания Ю.А. Дороговой и М.В. Бекмансурова, 2000–2001 гг.; 10 – Волжско-Камский заповедник, Раифа; описания В.С. Порфирьева (1961); 11, 12 – бассейн реки Вятка (Василевич, 2001); 13 – Чувашия, Татария, асс. ***Mercurialo-Quercetum*** (Лайвиньш, Воротников, 1992–1993).

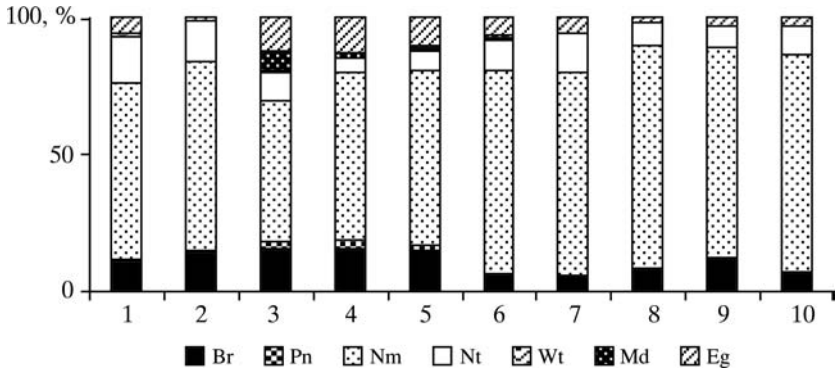


Рис. 6.4. Эколого-ценотические спектры широколиственных лесов неморально-бореальной полосы.

Обозначения участков: 1 – Латвия; 2 – национальный парк "Смоленское Поозерье"; 3 – Новгородская обл.; 4–7 – Московская обл., 4 – разные районы; 5 – Приокско-Террасный заповедник; 6 – заповедник "Горки", 7 – пос. Кресты; 8–9 – республика Марий Эл, национальный парк "Марий Чодра", 8 – Кленовая гора, 9 – бассейн реки Уба; 10 – Волжско-Камский заповедник, Раифа; для остальных участков (11–13) данные отсутствуют.

Порядковые номера соответствуют номерам участков и синтаксонов в табл. 6.3.

К сожалению, практически все описания, представленные в базе данных и опубликованные в печати, проводились в летний период, поэтому нет возможности показать различия в константности видов-эфемероидов в разных ассоциациях. Однако, хорошо известно, что при хорошей сохранности широколиственных лесов высоким постоянством обладают виды весенних эфемероидов (*Anemonoides ranunculoides, Corydalis intermedia, Corydalis solida, Gagea lutea*), которые слабо представлены в хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных лесах.

Характеристика сообществ. Физиономически широколиственные леса хорошо отличаются от хвойно-широколиственных, хотя всегда можно обнаружить переходные варианты. В древесном пологе доминируют широколиственные виды деревьев (дуб, липа), ель встречается спорадически и в небольшом количестве в сообществах наиболее увлажненных местообитаний. В ярусе подлеска хорошо представлены кустарники, включающие до 12 видов, среди которых нередко доминирует лещина; постоянно присутствуют рябина, а также подрост клена и липы. Травяной покров отличается большим набором неморальных видов и включает два сезонных аспекта – весенний, представленный эфемероидами, и летний. Доминантами травяного покрова выступают преимущественно виды с европейским типом ареала: *Carex pilosa, Aegopodium podagraria, Galeobdolon luteum, Mercurialis perennis, Galium odoratum, Asarum europaeum*. В составе сообществ преобладают неморальные виды, а бореальные составляют не более 10%; локальные различия между сообществами определяются долевым участием нитрофильных видов, отражающих повышенное увлажнение и богатство почв, и опушечных видов вкупе с луговыми, фиксирующими сукцессионное состояние сообществ (рис. 6.4), зависящее от разных причин.

Для широколиственных лесов не характерен напочвенный моховой покров за исключением пятен с *Atrichum undulatum*, которые появляются на

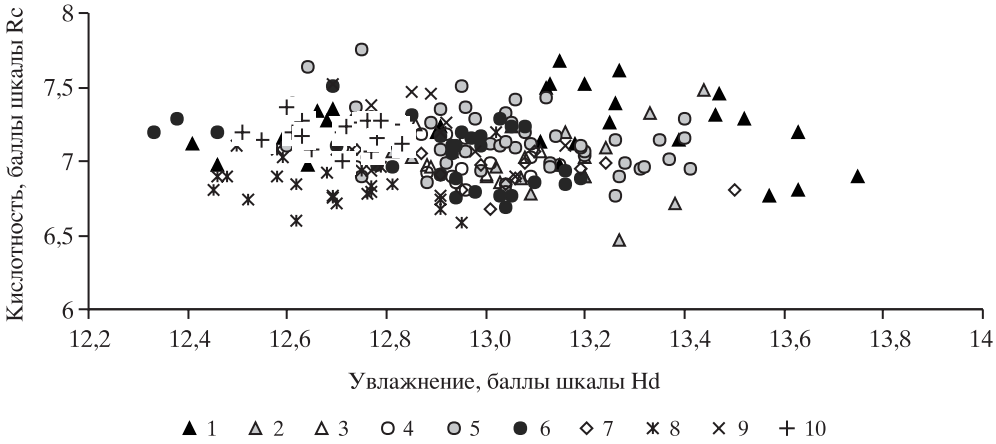


Рис. 6.5. Экологическое пространство широколиственных лесов неморально-бореальной полосы.

Порядковые номера с 1 по 10 – см. рис. 6.4.

выбросах землероев. На почве единично встречаются также мхи из родов *Plagiomnim, Rhizomnium*, а также некоторые виды печеночников. Наиболее полно синузия мхов представлена в основании стволов и на разлагающемся валеже.

Особенности экологии. В экологическом пространстве широколиственные леса этой полосы занимают область с достаточно низкой кислотностью (значения pH водной вытяжки почвы составляют от 6,5 до 8,0) и умеренным увлажнением (рис. 6.5). Они встречаются на наиболее дренированных участках местных водоразделов и относительно крутых склонах речных террас в катенах полночленного и промежуточного типов, а также занимают большую часть катены нейтрального типа (см. раздел 6.3). Почвы – умеренно увлажненные от серых лесных до дерново-подзолистых разного механического состава. На почвах легкого механического состава в сообществах увеличивается доля бореальных видов, примером могут служить широколиственные леса Приокско-Террасного заповедника (см. рис. 6.4).

Сообщества широколиственных лесов занимают наиболее дренированные участки катен, при ухудшении дренажа они сменяются хвойно-широколиственными лесами. В пределах ассоциации на экологическом профиле от водораздела к водотоку, по мере увеличении увлажнения, сменяются доминанты: *Carex pilosa, Aegopodium podagraria*, а затем и *Mercurialis perennis*; а в плоских понижениях на водоразделах увеличивается обилие *Matteuccia struthiopteris* (Порфирьев, 1961).

Синтаксономия. Для ассоциации *Querco-Tilietum* характерна высокая константность видов, аффинных для класса *Querco-Fagetea* и порядка *Fagetalia sylvaticae* (см. табл. 6.3). По высокому постоянству *Ranunculus cassubicus, Carex pilosa, Stellaria holostea*, а также по присутствию *Veronica chamaedrys, Dactylis glomerata* эта ассоциация относится к союзу *Carpinion betuli*, который объединяет широколиственные и хвойно-широколиственные леса.

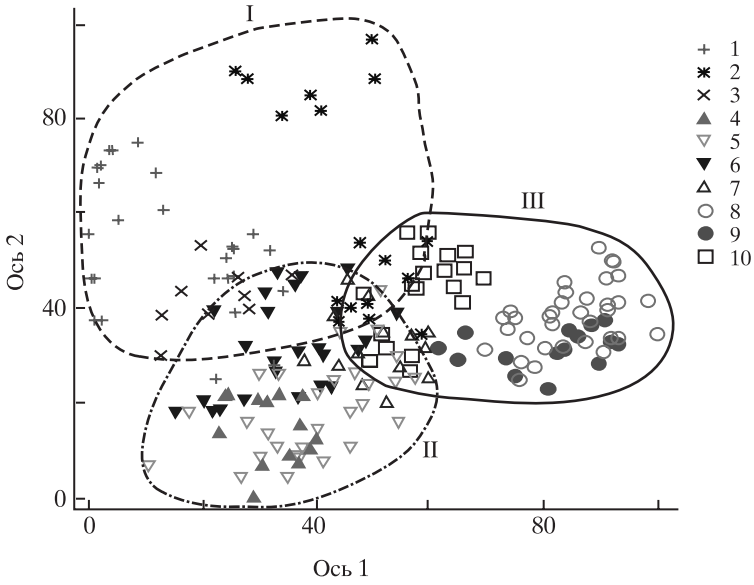


Рис. 6.6. Флористическая ординация синтасонов широколиственных лесов в подтаежной зоне.

Субассоциации: I – *Querco-Tilietum typicum*; II – *Querco-Tilietum caricetosum pilosae* var. *typica;* III – *Querco-Tilietum caricetosum* var. *Aconitum septentrionale*.

Обозначения участков те же, что на рис. 6.4. Оси 1 и 2 – абстрактные оси варьирования.

Ассоциация весьма неоднородна по флористическому составу и разделяется на несколько субассоциаций (см. табл. 6.3, рис. 6.6). В субассоциацию *Querco-Tilietum typicum* объединены сообщества, распространенные, в основном, в северо-западной части ареала ассоциации. Они характеризуются присутствием ясеня в древостое и подросте, а также *Hepatica nobilis* и *Anemonoides nemorosa*. Сообщества этой субассоциации в экологическом пространстве (см. рис. 6.5, 1–3) сдвинуты в более влажную область по сравнению с другими субассоциациями центральной и восточной частей ареала, что выражается в повышенной константности *Stellaria nemorum, Stachys sylvatica*. Некоторая избыточность увлажнения, вероятно, связана с относительно тяжелыми почвообразующими породами. Физиономически эти сообщества отличаются от сообществ других субассоциаций большей константностью кислицы, а также смешанным древостоем, для которого характерно присутствие ели. К этой же субассоциации отнесена выделенная ранее на Валдае асс. *Trollio-Quercetum* (Коротков, 1991), которая по структуре близка к *Querco-Tilietum* (см. рис. 6.6, 1 и 3), хотя и имеет свои диагностические виды. Поскольку аналогов этой ассоциации (*Trollio-Quercetum*) в других районах пока не описано, ее можно рассматривать как локальный вариант асс. *Querco-Tilietum*.

Широколиственные леса с высокой константностью *Carex pilosa* выделены в субассоциацию *Querco-Tilietum caricetosum pilosae*, которая хорошо дифференцирована (см. рис. 6.6, табл. 6.3) от субасс. *typicum* по флористическому составу. К этой же субассоциации отнесены сообщества, описанные

ранее в качестве *Tilio-Carpinetum geranietosum sylvaticae* (Коротков, Морозова, 1988). Сообщества *Querco-Tilietum caricetosum pilosae* включают один или два подъяруса древостоя, в котором ведущую роль играет липа, а роль дуба значительно понижается при движении к востоку. Более детальный флористический анализ сообществ, относимых к этой субассоциации (Заугольнова, Браславская, 2003), позволяет выделять некоторые локальные варианты; например, с высокой константностью *Calamagrostis arundinacea* на песчаных террасах Оки, с *Geum rivale, Ajuga reptans* – на плоских суглинистых водоразделах.

В восточной части ареала этой субассоциации появляется пихта сибирская, которая преимущественно встречается в составе подлеска и редко выходит в ярус древостоя. Ярус подлеска состоит из того же набора кустарников, что и типичная субассоциация. Набор доминантов травяного покрова меняется мало, только гораздо чаще в качестве содоминанта выступает *Mercurialis perennis*. Судя по литературным источникам (Смирнова, 1987) в составе этой субассоциации снижается видовое разнообразие весенних эфемероидов. Ряд флористических особенностей восточных широколиственных лесов (высокая константность *Aconitum septentrionale, Glechoma hederacea, Mercurialis perennis,* отсутствие *Galeobdolon luteum, Ajuga reptans*) позволяет рассматривать их в качестве варианта этой субассоциации (var. *Aconitum septentrionale*).

Распространение. Ассоциация *Querco-Tilietum* характерна для полосы неморально-бореальных лесов. На северо-западе полосы (в южной тайге) преимущественно представлены сообщества субассоциации *typicum* (Новгородская, Тверская, Смоленская области). Близкие по составу сообщества широколиственных (дубовых) лесов описаны также для Псковской и Ленинградской областей (Василевич, Бибикова, 2001), где они приурочены к хорошо прогреваемым местообитаниям (поймы рек, берега озер, вершины и склоны холмов с карбонатной мореной). Другая субассоциация – *Querco-Tilietum caricetosum pilosae* – характерна для подтаежной зоны, но на востоке встречается и в южной тайге, где она представлена var. *Aconitum septentrionale*. Сообщества этого варианта встречаются в Среднем Поволжье как на правом (республика Татарстан, Волжско-Камский заповедник), так и на левом берегу Волги (Республика Марий Эл). В северо-восточной части ареала широколиственные леса распространены в долине реки Вятка (Василевич, 2001).

Ниже приведена сравнительная характеристика ассоциаций смешанных (темнохвойно-широколиственных, широколиственно-темнохвойных) и широколиственных лесов. Широколиственные леса, с одной стороны, и смешанные с участием хвойных, с другой, существующие в пределах неморально-бореальной полосы, вполне четко различаются по флористическому составу (табл. 6.4): в широколиственных лесах снижается встречаемость или вовсе отсутствует ряд бореальных видов травяного покрова (*Gymnocarpium dryopteris, Luzula pilosa, Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea*); сокращается участие ели и пихты в древостое и подлеске. Вместе с тем, в широколиственных лесах этой полосы (*Querco-Tilietum*) по сравнению со смешанными (*Rhodobryo-Piceetum abietis, Tilio-Piceetum obovatae*) возрастает константность ряда неморальных видов: в древесном ярусе – *Quercus robur*, в ярусе кустарников – *Corylus avellana, Euonymus verrucosa*, в травяном

Таблица 6.4

Дифференциация сообществ смешанных (темнохвойно-широколиственных, широколиственно-темнохвойных) и широколиственных лесов

Ассоциация	*RP*	*RP*	*RP*	*RP*	*RP*	*TP*	*TP*	*TP*	*TP*	*QT*	*QT*	*QT*
Субассоциация	*typicum*	*typicum*	*caricetosum pilosae*	*abietetosum sibiricae*	*abietetosum sibiricae*	*typicum*	*typicum*	*typicum*	*caricetosum rhizinae*	*typicum*	*caricetosum pilosae*	*caricetosum pilosae*
Вариант	*typ*	*go*		*typ*	*ae*	*ds*	*typ*	*cp*			*typ*	*as*
Дифференцирующие виды двух ассоциаций смешанных лесов												
A *Picea abies*	**V**	**V**	**V**	**IV***	**V***					III	I	I
B *Picea abies*	**III**		**IV**	**IV**	**V**					I	I	
C *Picea abies*	**V**		**IV**	**III**						I	I	
Carex digitata K_{QF}	**IV**	**I**	**III**	**IV**	**V**	I		IV	V	I	I	I
Gymnocarpium dryopteris	**III**	**V**	**III**	**III**	**V**	II	I	II	III	I	I	
Luzula pilosa	**V**	**III**	**IV**	**II**	**V**	I			V	I	I	I
Ranunculus cassubicus V_{Cb}	**I**	**I**	**II**	**I**	**I**					II	III	II
Aconitum septentrionale	II	III	I	I	III	**V**	**V**	**IV**	**III**	I	I	III
A *Picea obovata*						**IV**	**IV**	**V**	**V**			I
B *Picea obovata*						**IV**	**III**	**II**	**V**			I
C *Picea obovata*						**IV**	**III**	**I**				
Cacalia hastata						**V**	**V**	**IV**				
Senecio nemorensis						**II**	**IV**					
Lamium album						**III**	**IV**					
Дифференцирующие виды смешанных и широколиственных лесов												
Oxalis acetosella	**V**	**V**	**V**	**V**	**V**	**IV**	**IV**	**V**	**V**	IV	I	I
Maianthemum bifolium	**V**	**V**	**IV**	**IV**	**V**	**II**	**I**	**V**	**V**	II	II	I
Trientalis europaea O_{VP}	**V**	**IV**	**III**	**IV**	**V**	**I**			**III**	I	I	I
Melica nutans K_{QF}	**IV**	**I**	**III**	**III**	**V**	**II**	**I**	**III**	**IV**	II	II	I
Solidago virgaurea	**V**	**II**	**IV**	**III**	**IV**	**I**	**III**		**IV**	II	I	I
Actaea spicata	**IV**	**I**	**II**	**I**	**II**	**IV**	**III**	**II**	**I**	I		I
Circaea alpina	**II**	**III**	**I**	**I**	**III**	**III**	**IV**	**III**	**I**			
D *Pleurozium schreberi* K_{VP}	**V**	**III**	**IV**	**III**	**V**	**НД**	**I**	**IV**	**I**		I	
D *Dicranum scoparium* K_{VP}	**V**	**III**	**II**	**I**	**IV**	**НД**	**II**		**III**	I	I	

	Phegopteris connectilis		**V**	**I**	**II**	**V**	**I**		**I**				
A	*Abies sibirica* V_{AP}				**III**	**IV**	**III**	**IV**	**V**	**II**			I
	Festuca altissima V_{AP}		**II**		**I**	**IV**	**III**	**IV**					
	Viola selkirkii	**III**			**II**	**III**	**IV**			**I**			
	Vaccinium myrtillus K_{VP}	**II**	**II**	**II**	**I**	**V**				**II**			
	Vaccinium vitis-idaea K_{VP}	**II**		**II**	**I**					**I**			
A	*Quercus robur*			II				I	I	I	**IV**	**IV**	**IV**
B	*Corylus avellana* K_{QF}		III	III	I				V	I	**IV**	**V**	**V**
B	*Euonymus verrucosa*			III	III				IV	V	**I**	**III**	**IV**
	Carex pilosa V_{Cb}			III	I			I	IV	I	**I**	**V**	**III**
C	*Acer platanoides* O_{Fs}			I	III		III	IV	II		**III**	**III**	**II**
B	*Acer platanoides* O_{Fs}	I	V	II	III	IV	II	IV	V	II	**III**	**III**	**V**
	Прочие виды												
	Stellaria holostea V_{Cb}	V	V	IV	V	V	V	IV	III	V	III	IV	IV
	Aegopodium podagraria K_{QF}	V	V	IV	IV	V	V	V	V	V	V	V	V
	Asarum europaeum K_{Fs}	V	III	IV	V	IV	V	V	IV	V	III	IV	V
	Dryopteris filix-mas O_{Fs}	III	I	III	III	I	IV	IV	V	IV	II	III	V
	Calamagrostis arundinacea	V	II	IV	III	I	IV	IV	II	III	II	II	I
	Stellaria nemorum	V	III	II	I	III	V	IV	III		III	I	I
	Equisetum sylvaticum	II	V	III	III	IV	III	I	III	III	II	I	I
	Fragaria vesca	V	II	IV	III	IV	I	I	IV	III	III	II	I
	Dryopteris carthusiana	III	I	V	V	I	II	II	III	V	III	III	II
	Galium odoratum O_{Fs}		V	II	II	III	IV	IV	IV	III	I	II	III
	Viola mirabilis O_{Fs}	II	I	I	II		III	V	IV	IV	II	III	III
A	*Tilia cordata* O_{Fs}		II	I	V	IV	III	IV	IV	III	III	V	V
B	*Tilia cordata* O_{Fs}		IV	II	V	IV	V	IV	V	V	II	V	IV
C	*Tilia cordata* O_{Fs}			I	III		IV	IV	I	V	I	III	I
	Mercurialis perennis O_{Fs}	V	III	I	II				IV		IV	III	V
	Galeobdolon luteum O_{Fs}	V	V	IV								V	

Примечание.

Ассоциации: *RP – Rhodobryo-Piceetum, TP – Tilio-Piceetum, QT – Querco-Tilietum.*

K_{QF} – класс *Querco-Fagetea*, O_{FS} – порядок *Fagetalia sylvaticae*, V_{Cb} – союз *Carpinion betuli*, V_{AP} – союз *Aconito-Piceion*, K_{VP} – класс *Vaccinio-Piceetea*, O_{VP} – порядок *Vaccinio-Piceetalia*, RP – ассоциация *Rhodobryo-Piceetum*, TP – ассоциация *Tilio-Piceetum*, QT – ассоциация *Querco-Tilietum*, *typ* – var. *typica*, *go* – var. *Galium odoratum*, *ae* – var. *Actaea erythrocarpa*, *ds* – var. *Diplazium sibiricum*, *cp* – var. *Carex pilosa*, *as* – var. *Aconitum septentrionale*.

*Ель представлена гибридными формами.

покрове – *Ranunculus cassubicus* и *Carex pilosa*. Правда, оказалось, что такой неморальный вид, как *Carex digitata* более характерен для широколиственно-еловых лесов. Бореальный вид *Aconitum septentrionale* служит для дифференциации как ассоциации широколиственно-еловых лесов, так и варианта широколиственных лесов (*Querco-Tilietum caricetosum pilosae* var. *Aconitum septentrionale*) в восточном секторе полосы. Широколиственно-еловые и широколиственные леса различаются также по степени развития мохового покрова и составу синузии мхов.

Значительные различия наблюдаются в эколого-ценотической структуре смешанных и широколиственных лесов (см. рис. 6.1 и 6.4): в первой группе лесов участие бореальных видов примерно равно или превышает долю неморальных, во второй – неморальных видов в несколько раз больше, чем бореальных. Эта два типа лесов достаточно четко распределены по рельефу (в зависимости от типа катен) и обнаруживают связь с литологическим составом земной поверхности. В подтаежной зоне широколиственные леса характерны для повышенных местообитаний водоразделов и дренированных склонов речных террас и часто связаны с карбонатной мореной или близким залегаем карбонатных пород; смешанные леса свойственны пологим склонам или пониженным участкам водоразделов. В южной тайге широколиственные леса занимают на водоразделах участки с карбонатной мореной, а также поймы рек и берега озер; хвойно-широколиственные леса перемещаются на хорошо дренированные склоны речных террас и холмов.

Ассоциация *Querco-Piceetum abietis*

Диагноз. В ассоциацию входят еловые леса, с более или менее развитым покровом из зеленых мхов и участием неморальных видов (табл. 6.5). В древостое или кустарниковом ярусе характерно наличие широколиственных пород (*Quercus robur, Corylus avellana, Acer platanoides*).

Характеристика сообществ. Первый ярус древостоя образован елью с примесью осины и характеризуется высокой сомкнутостью крон. В большинстве сообществ ассоциации в древесном пологе также присутствует дуб (Matuszkiewicz, 1977; Балявичене, 1991; Булохов, 1991б), единично встречаются березы бородавчатая и повислая и сосна. Последние два вида в основном участвуют в сообществах, описанных в Брянской области (Булохов, 1991б), что объясняется сильной антропогенной нарушенностью и сукцессионным состоянием сообществ. В ельниках этой ассоциации в Тверской области дуб отсутствует, а из широколиственных пород отмечены только клен и липа. Они сильно угнетены и представлены единичными деревьями высотой не более 12–14 м (Шапошников и др., 1988). Кустарниковый ярус имеет высокую сомкнутость (0,3–0,8) и состоит из *Corylus avellana, Sorbus aucuparia, Frangula alnus* и подроста дуба, реже встречается липа, клен, *Lonicera xylosteum*.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60–80%. Травяной покров мозаичен, и хотя в нем преобладают бореальные виды (*Vaccinium myrtillus, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Luzula pilosa, Calamagrostis arundinacea*), постоянно присутствуют небольшие пятна с *Galeobdolon luteum, Stellaria holostea, Milium effusum* и другими неморальными видами в сочетании с мелкими папоротниками *Gymnocarpium*

Еловые леса ассоциации *Querco-Piceetum*

Субассоциация		*typicum*			*dryopteride-tosum*		*galeobdole-tosum*
Местоположение		Польша	Брянская обл.	Брянская обл.	Польша	Литва	Тверская обл.
Число описаний		113	13	11	26	НД	20
Порядковый номер		1	2	3	4	5	6
	Виды, дифференцирующие ассоциацию						
B	*Corylus avellana* K_{QF}	IV	I	IV	II	V	III
	Stellaria holostea V_{Cb}	III	II	I	IV	III	V
	Calamagrostis arundinacea	IV	IV	V	III	I	I
	Thelypteris phegopteris	III		I	V		V
B	*Quercus robur* K_{QF}	V	V		III	II	
A	*Quercus robur* K_{QF}	IV		V		V	
	Виды, дифференцирующие субассоциации						
	Aegopodium podagraria K_{QF}	I		I	V	V	II
	Dryopteris filix-mas O_{Fs}	I		I	IV	III	
	Hepatica nobilis	I			IV	IV	I
	Lathyrus vernus O_{Fs}	I		I	III	V	I
	Viola reichenbachiana	I			IV	III	
	Paris quadrifolia O_{Fs}	I		I	III	III	I
	Dryopteris dilatata	I				I	V
B	*Acer platanoides* O_{Fs}	II				I	V
	Linnaea borealis O_{VP}		II				V
	Festuca altissima						III
	Аффинные виды класса *Vaccinio-Piceetea*						
D	*Pleurozium schreberi* K_{VP}	V	V	IV	V	II	IV
D	*Hylocomium splendens* K_{VP}	V	V	IV	V	II	IV
	Vaccinium myrtillus K_{VP}	V	V	V	III	II	V
	Trientalis europaea O_{VP}	V	V	V		III	V
D	*Dicranum scoparium* K_{VP}	IV	IV	IV	IV		IV
	Lycopodium annotinum O_{VP}	IV	III		III	IV	III
	Vaccinium vitis-idaea K_{VP}	II	V	II		I	I
	Orthilia secunda O_{VP}	II	IV	IV	IV		
D	*Dicranum polysetum* O_{CV}	II	V	III	I	I	
A	*Pinus sylvestris* O_{CV}	I	IV	IV	II	I	
	Аффинные виды класса *Querco-Fagetea*						
	Carex digitata K_{QF}	IV	IV	IV	V	V	II
	Galeobdolon luteum O_{Fs}	II		II	V	IV	IV
	Lonicera xylosteum O_{Fs}	I		II	II	III	I
	Asarum europaeum K_{QF}	I		I	I	I	I
	Melica nutans K_{QF}	I		IV	I	II	
	Pulmonaria obscura O_{Fs}				I	III	II
	Milium effusum O_{Fs}			I	I	II	III
	Galium odoratum O_{Fs}				I	IV	I

Таблица 6.5 (продолжение)

	Субассоциация	*typicum*			*dryopteride-tosum*		*galeobdole-tosum*
	Местоположение	Польша	Брянская обл.	Брянская обл.	Польша	Литва	Тверская обл.
	Число описаний	113	13	11	26	НД	20
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6
	Прочие виды						
A	*Picea abies*	V	V	V	V	V	V
	Oxalis acetosella	V	IV	V	V	V	V
	Maianthemum bifolium	V	V	V	V	V	V
B	*Sorbus aucuparia*	V	V	III	V	IV	V
	Dryopteris carthusiana	V	IV	IV	V	I	I
	Luzula pilosa	V	V	V	V	IV	V
	Anemonoides nemorosa	IV			V	IV	II
	Equisetum sylvaticum	III	I	I	V	III	IV
	Gymnocarpium dryopteris	III	III	III	V	I	V
	Rubus saxatilis	III	II	IV	I	III	IV
B	*Frangula alnus*	III	V	II	II	II	I
	Solidago virgaurea	II	IV	II	I	I	V
	Fragaria vesca	II		III	V	III	I
A	*Populus tremula*	III	IV		II	I	IV
	Rubus idaeus	III			V	III	II
D	*Plagiomnium affine+elatum*	II			III	II	IV
D	*Polytrichum commune*	III	IV		II		II
A	*Betula pendula*	II	V	V	I	I	
	Pteridium aquilinum	II	IV	IV	II	I	
D	*Rhytidiadelphus triquetrus*	II	II	IV	IV		II
	Platanthera bifolia		I	V		I	
	Athyrium filix-femina	II		III	IV		IV
	Convallaria majalis	I		V	I	II	
B	*Euonymus verrucosa*	I		III	II	IV	
	Viola riviniana	II		III	V	I	
	Ajuga reptans	I		II	II	II	
	Veronica officinalis	I	I	V	IV		
	Mycelis muralis	II			V		
A	*Betula pubescens*	II			I		IV
B	*Tilia cordata* O_{Fs}	II		I			III
D	*Sphagnum girgensohnii*	I	II		I		II
D	*Bazzania trilobata*	III			II		
D	*Eurhynchium angustirete*	III			IV		
D	*Polytrichum formosum*	IV	III		V		
D	*Rodobryum roseum*			IV			I
D	*Plagiochila porelloides*	II			III		II
	Hieracium vulgatum	I			III	I	
	Veronica chamaedrys	I			III	I	
	Ranunculus lanuginosus					IV	

Таблица 6.5 (окончание)

Субассоциация	*typicum*			*dryopteride-tosum*		*galeobdole-tosum*
Местоположение	Польша	Брянская обл.	Брянская обл.	Польша	Литва	Тверская обл.
Число описаний	113	13	11	26	НД	20
Порядковый номер	1	2	3	4	5	6
A *Tilia cordata* O_{Fs}	I				III	I
B *Brachythecium starkei*						III

Примечание.
Единично встречаются:
A – *Alnus glutinosa* 1(II), *Carpinus betulus* 1, 5, *Fraxinus excelsior* O_{Fs} 5, *Salix caprea* 1, 4(II), 6;
B – *Alnus glutinosa* 1, 4, *Daphne mezereum* O_{Fs} 3 (II), 5, *Euonymus europaea* 5, *Fraxinus excelsior* O_{Fs} 1(II), *Juniperus communis* 1, 4(II), *Padus avium* 5, *Ribes nigrum* 6, *Salix caprea* 1, 4(II), 6, *Ulmus glabra* 6;
C – *Betula pubescens* 1(II), *Fagus sylvatica* 1, *Viburnum opulus* 5;
C – *Actaea spicata* 5(II), *Adoxa moschatellina* 5(II), *Agrostis stolonifera* 5, *Agrostis tenuis* 3, *Anemonoides ranunculoides* 5, *Anthoxanthum odoratum* 1, 3, *Aquilegia vulgaris* 5, *Athyrium filix-femina* 5, *Brachypodium sylvaticum* 5, *Campanula persicifolia* 5, *Campanula trachelium* 5, *Carex cinerea* 1, *Carex lachenalii* 3, *Carex nigra* 1, *Carex pallescens* 1, 5, *Carex pilosa* V_{Cb} 5, *Carex pilulifera* 1, *Carex remota* 5, *Carex sylvatica* 5, *Chamaenerion angustifolium* 1, *Chaerophyllum aromaticum* 5(II), *Chrysosplenium alternifolium* 5, *Cinna latifolia* 6, *Circaea alpina* 1, 4(II), 5, 6, *Cirsium oleraceum* 5, 6, *Clinopodium vulgare* 3, *Corydalis solida* 5, *Crepis paludosa* 1, 6, *Cystopteris fragilis* 5, *Geranium robertianum* 1, 4 *Dactylorhiza maculata* 3, *Dentaria bulbifera* 5, *Deschampsia caespitosa* 1, 3(II), 5, *Digitalis grandiflora* 5, *Elymus caninus* 5, *Epilobium montanum* 1, 4, *Equisetum pratense* 3, *Festuca gigantea* 5, *Festuca ovina* 1, 4(III), *Filipendula ulmaria* 5, 6, *Galium boreale* 5, *Galium intermedium* 3, *Geranium sylvaticum* 3, *Geranium robertianum* 5, *Geum rivale* 5, 6, G*lechoma hederacea* 5, *Hieracium murorum* 1, *Huperzia selago* 5, 6, *Impatiens noli-tangere* I, 4(II), 5, *Juncus effusus* 1, *Listera ovata* 5, *Lathyrus niger* 5(II), *Lunaria rediviva* 5, *Lysimachia vulgaris* 1(II), *Melampyrum nemorosum* 3, *Melampyrum pratense* 1, 5, *Mercurialis perennis* O_{Fs} 5, *Moehringia trinervia* 5, *Molinia coerulea* 1, 2, *Moneses uniflora* 3, *Monotropa hypopitys* 3, *Neottia nidus-avis* 5, *Phyteuma spicatum* 5, *Poa nemoralis* 5, *Polygonatum multiflorum* 5, *Polygonatum odoratum* 2, *Polygonatum verticullatum* 1, 4, *Potentilla erecta* 1, 3, 4, *Prunella vulgaris* 1, 3, *Pyrethrum corymbosum* 3, *Pyrola rotundifolia* 1, 3, 6, *Ranunculus cassubicus* V_{Cb} 5, *Ranunculus repens* 1, 4, 5, 6, *Rubus caesius* 2, *Sanicula europaea* 5, *Sterllaria nemorum* 1, 5, 6, *Trollius europaeus* 5, *Trifolium medium* 3, *Trifolium pratense* 3, *Urtica dioica* 1, 4(II), 5(II), *Vicia sepium* 5, *Vicia sylvatica* 5, *Viola canina* 3, *Viola mirabilis* O_{Fs} 5(II), *Viola palustris* 1;
D – *Atrichum undulatum* 1, 4(II), *Cirriphyllum piliferum* 6(II), *Climacium dendroides* 5, *Hylocomiastrum umbratum* 6, *Plagiomnium undulatum* 1(II), *Plagiothecium denticulatum* 1, *Plagiothecium sp.* 6, *Sphagnum nemoreum* 1, *Sphagnum recurvum* 1, *Sphanum squarrosum* 1, 6, *Thuidium tamariscunum* 1, 4(II).

Источники данных: 1 – Matuszkiewicz, 1977 (субасс. *Querco-Piceetum typicum*); 2 – Булохов, 1991б (субасс. *Eu-Piceetum quercetosum roboris*); 3 – Булохов, 1991б (сообщества *Querco-Piceetum* var. *Veronica officinalis*); 4 – Matuszkiewicz, 1977 (субасс. *Querco-Piceetum dryopteridetosum*); 5 – Балевичене, 1991 (асс. *Querco-Piceetum*); 6 – Шапошников и др., 1988 (субасс. *Querco-Piceetum galeobdoletosum*).

dryopteris и *Phegopteris connectilis*. Часто встречаются также линнея северная и плаун годичный. Эколого-ценотическая структура сообществ этой ассоциации отличается от лесов асс. *Rhodobryo-Piceetum* высоким участием бореальных видов (50% и выше) и значительным их преобладанием над неморальными.

В ярусе наземных мхов, покрытие которого сильно варьирует (от 40 до 100%), постоянно присутствуют *Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium* и

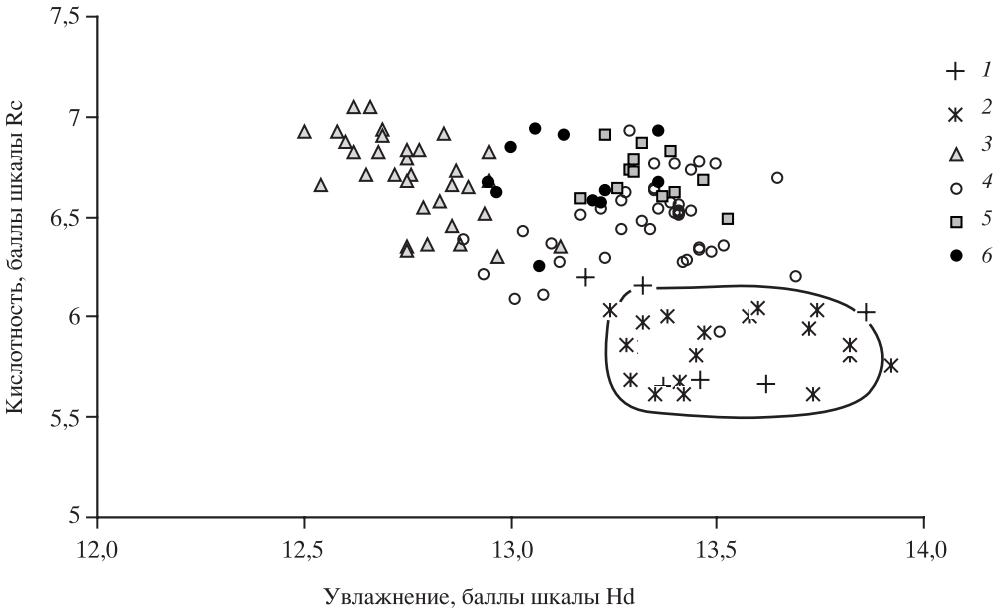


Рис. 6.7. Экологическое пространство асс. *Querco-Piceetum* в сопоставлении с асс. *Rhodobryo-Piceetum*.

Ассоциации: *1 – Querco-Piceetum typicum* (Польша, по Sokołowski, 1980); *2 – Querco-Piceetum galeobdoletosum* (Тверская обл., Шапошников и др., 1988); Ассоциация *Rhodobryo-Piceetum* включает следующие синтаксоны: *3 – Aceri platanoidis-Piceetum* (Брянская обл., север, Булохов, Соломещ, 1991а), *4 – Rhodobryo-Piceetum typicum* var. *Galium odoratum* (Тверская обл, Шапошников и др., 1988), *5 – Rhodobryo-Piceetum typicum* (Новгородская обл., Коротков, Морозова, 1986) *6 – Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* (Московская обл., Коротков, Морозова, 1988).

Обведена область экологического пространства, занимаемая асс. *Querco-Piceetum.*

Hylocomium splendens. Гораздо реже встречаются виды рода *Plagiomnium*, а также *Plagiochila porelloides* и *Rhytidiadelphus triquetrus*; характерно наличие *Polytrichum commune* и *Polytrichum formosum* (см. табл. 6.5). В небольших депрессиях микрорельефа на месте старых ветровалов нередко образуются пятна из *Sphagnum girgensohnii* с примесью *S. squarrosum* (Шапошников и др., 1988).

Особенности экологии. По сравнению с другими сообществами хвойно-широколиственных лесов с участием неморальных видов ельники ассоциации *Querco-Piceetum abietis* занимают область экологического пространства, сдвинутую в сторону более увлажненных местообитаний с повышенной кислотностью (рис. 6.7). По наблюдениям в Центральном лесном заповеднике эта ассоциация приурочена к относительно дренированным повышенным участкам пологих склонов. Почвы слабодерново-палевоподзолистые с признаками контактного и поверхностного оглеения (Шапошников и др., 1988). В целом для сообществ этой ассоциации характерно достаточно близкое залегание грунтовых вод, и оглеение почвенного профиля отмечается чаще, чем в почвах сложных ельников асс. *Rhodobryo-Piceetum*.

Синтаксономия. Синтаксономическое положение ассоциации на уровне высших ступеней иерархии достаточно ясно. По преобладанию боре-

альных видов она принадлежит к классу хвойных бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* порядку *Vaccinio-Piceetalia* и союзу *Vaccinio-Piceion*. В системе флористической классификации бореальные ельники с заметным участием неморальных видов класса *Querco-Fagetea* часто относят к подсоюзу *Melico-Piceenion* (Kielland-Lund, 1981), тем не менее авторы ассоциации отнесли ее к иному подсоюзу – *Eu-Piceenion* (J.M. Matuszkiewicz, 1977; W. Matuszkiewicz, 1981), который является типичным для темнохвойных бореальных лесов. По совокупности признаков (структура и физиономия сообществ, характеристика почвенного покрова) ассоциация оставлена нами в подсоюзе *Eu-Piceenion*, хотя при добавлении данных из других частей ареала ассоциации не исключен пересмотр ее синтаксономического положения.

Ассоциация неоднородна по флористическому составу и делится на три субассоциации, две из них описаны в Польше (*typicum* и *dryopteridetosum*), а одна (*galeobdoletosum*) – в Тверской области. Субассоциация *Querco-Piceetum typicum* не имеет своих дифференцирующих видов, в ней в меньшей степени, чем в других субассоциациях, представлены виды неморальных лесов. К этой же субассоциации относятся сообщества, описанные в Брянской области А.Д. Булоховым как сообщества асс. *Querco-Piceetum* var. *Veronica officinalis* и субасс. *Eu-Piceetum abietis quercetosum roboris* (Булохов, 1991б). Сообщества субассоциации *Querco-Piceetum dryopteridetosum* различаются как значительным числом неморальных видов, так и их повышенным участием (см. табл. 6.5).

Леса, описанные в Тверской области (ЦЛГЗ), имеют существенные флористические отличия от аналогичных лесов в Польше. Для них характерна высокая встречаемость *Linnaea borealis, Dryopteris dilatata, Gymnocarpium dryopteris, Festuca altissima*, что позволило выделить их в отдельную субассоциацию *Querco-Piceetum galeobdoletosum* (Шапошников и др., 1988). Экологическая обусловленность этой субассоциации не ясна. Тем не менее внутреннее подразделение синтаксона сохранено в соответствии с использованными литературными данными, поскольку небольшое количество фактического материала не позволяет провести его окончательную дифференциацию.

Распространение. Из-за недостатка конкретного материала полный ареал ассоциации очертить трудно. Западная граница ареала проходит на северо-востоке Польши и в Литве (Matuszkiewicz, 1977; Балявичене, 1991). Здесь сообщества ассоциации довольно редки и встречаются на небольших площадях. Значительно шире ельники с участием неморальных видов распространены на территории Европейской России в зоне южной тайги и на южной границе средней тайги. В северной части ареала этих сообществ неморальные виды могут входить в состав лишь нижних ярусов; к данной ассоциации, вероятно, относятся дубравно-травяные ельники, широкотравные ельники, кислично-папоротниковые ельники южной и средней тайги, отличающиеся от сложных ельников большим участием бореальных видов. В южной части таежной зоны в этих сообществах формируется хорошо выраженный ярус подлеска из широколиственных пород и *Corylus avellana* (Растительность Европейской части СССР, 1980). Южная граница ареала сообществ ассоциации проходит на севере Брянской области, где они встречаются фрагментарно на водораздельной равнине с близким залеганием морены (Булохов, 1991б).

Ассоциация *Querco-Pinetum*

Диагноз. Ассоциация объединяет сообщества дубово-сосновых лесов с более или менее развитым ярусом подлеска, разреженным травяным покровом и небольшим покрытием зеленых мхов. Собственных характерных видов у ассоциации нет, и дифференцируется она по участию неморальных видов (*Melica nutans, Corylus avellana, Carex digitata, Quercus robur*) при господстве в древесном пологе сосны (табл. 6.6).

Характеристика сообществ. Древостой чаще всего состоит из двух подъярусов. Первый подъярус образован сосной с примесью берез пушистой и повислой и осины, второй – составлен дубом с примесью липы, которая, в основном, характерна для широколиственно-сосновых лесов в восточной части их ареала. В первый ярус дуб выходит редко. Сомкнутость крон первого подъяруса 0,6, второго – 0,4–0,5. Ярус подлеска хорошо развит и составлен лещиной, бересклетом бородавчатым, рябиной и крушиной. Постоянно присутствует подрост дуба, клена, липы, ели. Сосна под пологом подлеска не возобновляется.

В травяном покрове доминирование каких-либо видов не выражено; он сильно разрежен из-за затенения древесным и кустарниковым ярусами, нередко имеет мозаичное сложение. Характерно наличие неморальных видов, хотя их обилие и участие невелико (*Stellaria holostea, Carex digitata, Aegopodium podagraria, Melica nutans, Lathyrus vernus*). Вместе с тем присутствуют виды бореальных лесов (*Trientalis europaea, Maianthemum bifolium, Vaccinium myrtillus, Rubus saxatilis*). Сплошной моховой покров в дубово-сосновых лесах, как правило, не развит и представлен единичными куртинами *Pleurozium schreberi, Brachythecium salebrosum*.

По доминантной классификации к этой ассоциации относятся сосняки разнотравные, сосняки смешанные и сложные (сложные боры).

Особенности экологии. Сообщества ассоциации распространены на ровных элементах рельефа II и III надпойменных террас и моренно-зандровой равнины. Они формируются на относительно богатых дерново-подзолистых песчано-супесчаных почвах (Булохов, 1991а; Морозова, 1999). Встречаются также на легких суглинках, подстилаемых супесью, как, например, на древних аллювиальных террасах рек Московской области (Савельева, 2000). Для древнеаллювиальных равнин характерен пересеченный холмисто-гривистый рельеф со значительным разнообразием экотопов, вследствие чего эти сосновые леса встречаются на небольших по площади участках в соседстве с лесными сообществами других типов.

Соотношение неморальных и бореальных видов в травяном покрове зависит от влажности и богатства почв. В Московской области для сосняков с липой и дубом отмечен следующий экологический ряд: на слегка повышенных, наиболее сухих и бедных местообитаниях распространены сосняки с *Carex pilosa*; выровненные пространства с умеренным увлажнением и замедленным дренажом заняты сообществами с участием черники; на верхних частях склонов при улучшении дренажа и повышении богатства почвы встречаются сосняки с преобладанием *Galeobdolon luteum*; на более увлажненных склонах появляются сосняки с пролесником (Савельева, 2000).

В экологическом пространстве эта ассоциация занимает область относительно сухих (менее 13 баллов по шкале Цыганова) и умеренно кислых ме-

Таблица 6.6

Дубово-сосновые леса (ассоциация *Querco-Pinetum*)

	Местоположение	Московская обл. (юг)	Московская обл. (вост.)	Марий Эл	Брянская обл.	Брянская обл.	Чувашия
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6
	Число описаний	19	8	24	8	8	20
	Сомкнутость яруса A (%)	51	38	57	64	64	40
	Покрытие яруса B (%)	31	56	18	44	31	18
	Покрытие яруса C (%)	61	57	68	47	34	23
	Покрытие яруса D (%)	4	1	10	<1	8	47
	Виды, дифференцирующие ассоциацию						
	Rubus saxatilis	IV	V	III	IV	V	II
	Melica nutans K_{QF}	V	II	III	V	IV	IV
C	*Acer platanoides* O_{Fs}	II	I	II	IV	IV	
B	*Acer platanoides* O_{Fs}		I	III	V	V	I
B	*Corylus avellana* K_{QF}		I	I	V	V	I
C	*Euonymus verrucosa*	III		I	V	V	I
B	*Euonymus verrucosa*	I		I	II	IV	II
	Carex digitata K_{QF}	IV	III	I	V	IV	IV
	Stellaria holostea V_{Cb}	IV	V	I	V	IV	I
	Aegopodium podagraria K_{QF}	II	I	I	III	II	
	Asarum europaeum K_{QF}	I	II	II	III	I	
	Аффинные виды класса *Vaccinio-Piceetea*						
A	*Pinus sylvestris* O_{CV}	V	V	IV	V	V	V
	Vaccinium myrtillus K_{VP}	IV	IV	V	IV	V	II
	Vaccinium vitis-idaea K_{VP}	IV	IV	IV	III	V	V
	Trientalis europaea O_{VP}	IV	V	I	IV	V	I
B	*Picea abies* O_{VP}	III	IV	III	IV	IV	V
C	*Picea abies* O_{VP}	III	II	I	II	I	III
	Orthilia secunda O_{VP}	II	II	II	II	II	I
A	*Picea abies* O_{VP}	I	II	II	II	II	I
D	*Pleurozium schreberi* K_{VP}	НД	НД	НД	II	III	V
D	*Dicranum scoparium* K_{VP}	НД	НД	НД	I	II	I
D	*Dicranum polysetum* K_{VP}					III	V
	Прочие виды						
	Convallaria majalis K_{QF}	V	V	IV	V	V	V
	Calamagrostis arundinacea	IV	V	V	V	V	IV
B	*Sorbus aucuparia*	II	V	IV	I	V	IV
C	*Sorbus aucuparia*	IV	IV	III	IV	IV	I
	Maianthemum bifolium	IV	V	IV	V	IV	II
B	*Quercus robur* K_{QF}	II	V	II	IV	V	V
C	*Quercus robur* K_{QF}	IV	V	I	IV	I	I
B	*Frangula alnus*	II	IV	II	III	IV	IV
C	*Frangula alnus*	III	II	II	III	III	I
	Fragaria vesca	IV	I	II	II	V	II
	Pteridium aquilinum	IV	IV	IV	IV	IV	II
	Dryopteris carthusiana	IV	IV	I	II	IV	II
	Luzula pilosa	III	V	III	V	II	V
	Solidago virgaurea	IV	V	IV	III	III	IV
	Rubus idaeus	IV	II	I	II	II	I

Таблица 6.6 (продолжение)

	Местоположение	Московская обл. (юг)	Московская обл. (вост.)	Марий Эл	Брянская обл.	Брянская обл.	Чувашия
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6
	Melampyrum pratense	II	II	II	III	III	V
A	*Betula pubescens*	III	II	II	I	IV	I
B	*Betula pubescens*	II	II	I	I	I	III
B	*Tilia cordata* O_{Fs}	III	III	II	IV	II	I
C	*Tilia cordata* O_{Fs}	III	II	I	II	II	I
A	*Betula pendula*	II	II	III	IV	II	II
	Hieracium umbellatum	I	I	I	III	II	III
C	*Populus tremula*	I	V	II	II	I	
A	*Populus tremula*	I	II	III	II	I	
A	*Quercus robur* K_{QF}	I	II	I	IV	V	
	Molinia caerulea	II	I	II		II	I
	Veronica chamaedrys	III		II	II	I	II
	Veronica officinalis	I	I	II	III	III	
C	*Corylus avellana* K_{QF}		II	I	IV		
	Milium effusum O_{Fs}	II	II	I	I	I	
	Viola canina	II		III		II	II
	Oxalis acetosella	II	IV	I			I
	Angelica sylvestris	I	II		II		
C	*Malus sylvestris*	I			III	II	
A	*Tilia cordata* O_{Fs}	I		I	II	II	
B	*Betula pendula*	I	II	I			III
C	*Pinus sylvestris*	I		I			III
B	*Pinus sylvestris*	I			I		III
	Moehringia trinervia	I		I		II	I
	Anthoxanthum odoratum	I				II	
C	*Viburnum opulus*	III		I	II		
	Galium mollugo	III			II		I
	Urtica dioica	II	I	I			
	Rubus caesius	I	I			II	
	Lathyrus vernus O_{Fs}	I	I	I	I	II	
C	*Padus avium*	I	I	I	I	I	
	Poa nemoralis K_{QF}	II				I	I
	Viola mirabilis O_{Fs}	II		I	I	II	
	Vicia sepium	I		I	I	I	
	Carex pilosa V_{Cb}	II	I		IV	I	
	Polygonatum odoratum	III			I	I	II
	Calamagrostis epigeios	II		I		I	IV
	Potentilla erecta	II			II	II	
	Pyrola rotundifolia O_{VP}	II				II	
	Chamaecytisus ruthenicus	I					II
	Geranium sylvaticum	II		I			
	Galium intermedium V_{Cb}	II					
	Melampyrum nemorosum	II					
	Hypericum maculatum	II					
	Galeopsis bifida				II		I
A	*Acer platanoides* O_{Fs}				II	I	
	Rubus nessensis				II		

Таблица 6.6 (окончание)

	Местоположение	Московская обл. (юг)	Московская обл. (вост.)	Марий Эл	Брянская обл.	Брянская обл.	Чувашия
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6
	Peucedanum oreoselinum				I	II	
	Festuca ovina				I	II	
	Carex ericetorum					II	II
	Koeleria grandis					II	
	Fragaria moschata					II	
D	*Cladina rangiferina*						III

Примечание.

Источники данных: 1 – Приокско-Террасный заповедник, описания О.В. Смирновой, Р.В. Попадюка, 1990–1992 гг.; 2 – Московская обл., Шатурский р-н, Тельминское и Черустинское лесничества, описания О.В. Смирновой, А. Агафоновой, 1994 г.; 3 – парк "Марий Чодра", описания Т. Полянской; 4 – заповедник "Брянский лес", описания О.И. Евстигнеева, 1996 г.: моренно-зандровый ландшафт; 5 – заповедник "Брянский лес", описания О.В. Морозовой, 1992 г.: вторая и третья надпойменные террасы; 6 – заповедник "Присурский", описания Н.А. Султановой, 1999–2002 гг.

K_{QF} – класс *Querco-Fagetea*, O_{Fs} – порядок *Fagetalia sylvaticae*, V_{Cb} – союз *Carpinion betuli*, K_{VP} – класс *Vaccinio-Piceetea*, O_{VP} – порядок *Vaccinio-Piceetalia*, V_{DP} – союз *Dicrano-Pinion*

Единично встречаются:

B – *Abies sibirica* 3, *Alnus incana* 1, 2, *Juniperus communis* 2, 3, *Lonicera xylosteum* O_{Fs} 1, 3(II), *Malus sylvestris* 4, 5, *Padus avium* 1, 3, *Populus tremula* 3, 5, 6, *Salix caprea* 2, *Ulmus glabra* O_{Fs} 3;

C – *Alnus incana* 2(II), *Betula pendula* 1(II), 2(II), *Betula pubescens* 1, 3, *Daphne mezereum* O_{Fs} 1, *Deschampsia cespitosa* 2, 6, *Juniperus communis* 1, 6, *Lonicera xylosteum* O_{Fs} 1(II), 3, *Ribes nigrum* 1, *Rosa majalis* 1, 6, *Salix aurita* 1;

C – *Achillea millefolium* 6, *Aconitum lasiostomum* 1, *Adoxa moschatellina* O_{Fs} 1, *Agrostis tenuis* 3, 6(II), *Ajuga reptans* 1(II), 2, *Antennaria dioica* 3, 6, *Anthriscus sylvestris* 1, *Athyrium filix-femina* 1, *Brachypodium sylvaticum* 5, *Bromopsis inermis* 1, *Campanula patula* 1, *Campanula persicifolia* 1, *Campanula rotundifolia* 5, *Carex pallescens* 1, *Carex rhizina* 1, 2(II), 3(II), *Chamaenerion angustifolium* 1, 2, 6, *Chelidonium majus* 3, 6, *Chimaphila umbellata* V_{DP} 6, *Cirsium oleraceum* 1, *Clinopodium vulgare* 1, 5, *Dactylis glomerata* 1, *Diphasiastrum complanatum* V_{DP} 6, *Dryopteris filix-mas* O_{Fs} 3, *Epipactis helleborine* 3, *Equisetum sylvaticum* 1, 3, *Festuca rubra* 1, 5, *Galeobdolon luteum* O_{Fs} 1, *Galeopsis tetrahit* 1, *Galium boreale* 6, *Galium odoratum* O_{Fs} 3, *Galium verum* 1, 6, *Genista tinctoria* 1, *Geranium sanguineum* 1, *Geum urbanum* 1, 3, *Glechoma hederacea* 1, 3, *Hylotelephium triphyllum* 6, *Hypericum perforatum* 1, 6, *Impatiens noli-tangere* 1, *Linaria vulgaris* 6, *Linnaea borealis* O_{VP} 3, 6, *Lycopodium annotinum* O_{VP} 1, *Lysimachia nummularia* 1, *Lysimachia vulgaris* 1, 2, *Mercurialis perennis* O_{Fs} 6, *Neottia nidus-avis* 1, *Paris quadrifolia* O_{Fs} 1, *Pimpinella saxifraga* 5, 6, *Poa angustifolia* 1, *Primula veris* 1, *Pulmonaria obscura* O_{Fs} 1, 3, *Pyrola chlorantha* V_{DP} 6, *Ranunculus cassubicus* V_{Cb} 1, *Ranunculus repens* 1, *Rumex acetosella* 4, 6, *Stachys officinalis* 1, *Stellaria graminea* 6, *Stellaria media* 1(II), *Stellaria nemorum* 1, *Steris viscaria* 6, *Tanacetum vulgare* 6, *Thalictrum aquilegifolium* 1, *Trommsdorfia maculata* 5, *Veronica spicata* 6, *Viola arenaria* 6, *Viola hirta* 3, 4, 6;

D – *Hylocomium splendens* K_{VP} 6, *Rhodobryum roseum* 5, *Sphagnum magellanicum* 6.

стообитаний, при этом ее экологическое пространство частично пересекается с областью, занятой сообществами ассоциации *Rhodobryo-Piceetum* (рис. 6.8, *а*). Последнее обстоятельство позволяет предполагать, что смешанные сосняки являются послепожарными производными сообществами, занимающими потенциальные местообитания богатых ельников и широколиственных лесов.

Аналогичной точки зрения придерживаются и другие исследователи (Рысин и др., 2000), которые справедливо полагают, что сложные сосняки являются сообществами сукцессионного типа; они сформировались на гарях или на вырубках. Динамика таких сообществ направлена в сторону усиления позиций неморальных видов (так называемый, процесс неморализации). По

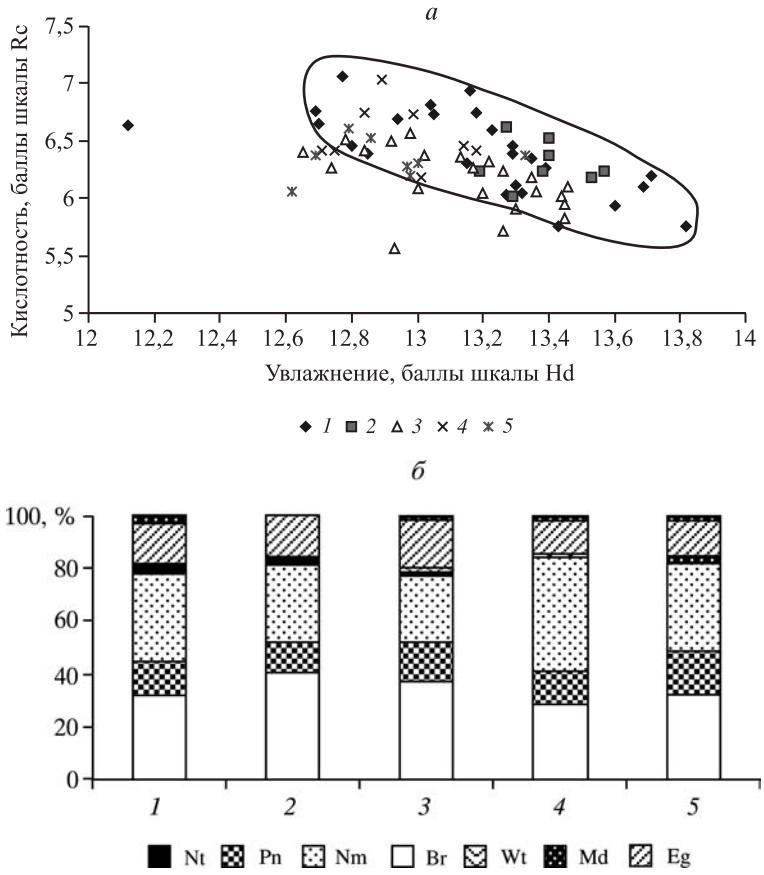


Рис. 6.8. Экологическое пространство (*а*) ассоциации *Querco-Pinetum* и ее эколого-ценотическая структура (*б*).

Участки: *1* – Приокско-Террасный заповедник; *2* – Черусти; *3* – заповедник "Брянский лес", зандровый тип местности; *4* – морено-зандровый тип местности; *5* – республика Марий Эл, национальный парк "Марий-Чодра".

Обведена область экологического пространства асс. *Rhodobryo-Piceetum.*

результатам многолетних наблюдений в Серебряноборском лесничестве (Московская область) возобновление сосны в разнотравных сосняках и смешанных сосновых лесах не происходит. Сосновый подрост практически полностью отсутствует, при этом достаточно прочно положение дуба и увеличивается численность липы. В травяно-кустарничковом покрове усиливается позиция неморальных и ослабляются у бореальных видов. Примечательно, что эта тенденция выражена и в динамике мохового покрова, где бореальные мхи уступают место мхам, которые типичны уже для широколиственных лесов (Рысин и др., 2000). Сукцессионные связи этих сообществ с елово-широколиственными лесами подтверждаются также тем, что ель постоянно присутствует в ярусе подлеска и уже появляется в древесном пологе (см. табл. 6.6).

Синтаксономия. Ассоциация *Querco-Pinetum* относится к группе смешанных дубово-сосновых лесов (W. Matuszkiewicz, 1981; 1984; J. Matuszkiewicz,

1988) и занимает переходное положение от класса бореальных к классу широколиственных лесов. На первый взгляд отнесение ассоциации *Querco-Pinetum* к высшим синтаксонам вызывает определенные сомнения из-за присутствия в ней группы неморальных видов и предпочтение следует отдать классу широколиственных лесов *Querco-Fagetea*. Если же рассмотреть участие аффинных видов классов с учетом обилия, то большим весом обладают виды *Vaccinio-Piceetea* (60%), что позволяет поместить дубово-сосновые леса в класс хвойных бореальных лесов. В сообществах южной части ареала ассоциации (Брянская область) отмечено значительное участие *Corylus avellana, Melica nutans, Aegopodium podagraria* и *Carex digitata*. Возможно, что дубово-сосновые леса Брянской области относятся к субассоциации *Querco-Pinetum coryletosum*. Для этих сообществ отмечен довольно высокий коэффициент сходства Серенсена с сообществами субассоциации *Querco-Pinetum coryletosum* в Польше, он равен 66% (Морозова, 1999). К этому же синтаксону относятся сообщества, описанные А.Д. Булоховым в Брянской области как *Festuco-Pinetum* Bulokhov 1991 var. *Quercus robur* (Булохов, 1991а).

Распространение. Ареал ассоциации простирается от южной тайги до зоны широколиственных лесов. На севере и на юге этого ареала сообщества дубово-сосновых лесов представлены фрагментарно и больших площадей не занимают. В Московской области они распространены на древних террасах рек Москвы, Оки и других рек. Основные массивы этих лесов сосредоточены преимущественно в западных и центральных районах Европейской России на террасах рек Десны, Цны, Мокши, Суры, вдоль реки Днепр в Белоруссии (Растительность Европейской части СССР, 1980), встречаются на севере Украины (Зеленая книга Украинской ССР, 1987). Западная граница ареала ассоциации проходит в западной части Польши (W. Matuszkiewicz, J. Matuszkiewicz, 1996). От сообществ ассоциации *Querco-Pinetum* в Польше дубово-сосновые леса Восточной Европы отличаются относительно большим участием неморальных видов (Морозова, 1999), а также отсутствием граба. Граб характерен для сообществ западной части ареала ассоциации: Польша, бассейн Припяти, реже он встречается в дубово-сосновых лесах междуречья Десны и Днепра.

* * *

Анализ обширного материала, отражающего флористический состав лесных сообществ неморально-бореальной полосы, позволяет выделить два основных типа этопически обусловленных сообществ, которые существуют в местообитаниях с различными экологическими режимами. Первый тип сообществ – смешанные леса (с участием как широколиственных, так и хвойных видов деревьев), включающие ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis, Tilio-Piceetum obovatae*; второй тип сообществ – широколиственные леса ассоциации *Querco-Tilietum*.

Не исключено, что такое разграничение могло существовать и в доантропогенной растительности. К сожалению, мы сейчас не можем однозначно решить вопрос, маркируют ли широколиственные леса в пределах этой полосы доантропогенную специфику экотопов или эта дифференциация есть результат антропогенных воздействий.

Одновременный учет разных аспектов состава и структуры лесных сообществ позволяет отразить роль разных факторов в их дифференциации.

Сопоставление состава лесного покрова в разных географических точках позволяет выявить различия, связанные как с климатическими особенностями секторов, так и с историей формирования флоры. Сравнение полного флористического состава сообществ в ландшафтах и местностях разного типа способствует выявлению флористических особенностей, связанных со структурой земной поверхности. Привлечение данных по занимаемому экологическому пространству позволяет показать степень экотопической дифференциации разных синтаксонов и зачастую помогает решить вопрос об их синтаксономическом уровне. Дополнительно анализ экологического пространства синтаксонов в сопоставлении с составом доминантов древесного полога дает возможность выяснить сукцессионные взаимоотношения между сообществами. Анализ эколого-ценотических спектров позволяет показать сходство и различия в структуре синтаксонов и тем самым служит дополнительным аргументом в пользу выделения тех или иных синтаксонов; в случае различий флористического состава (особенно при исчезновении диагностических видов из состава лесов) сходство спектров облегчает выбор синтаксономического решения.

Таким образом, использование всей совокупности перечисленных методов анализа при решении синтаксономических задач позволяет представить структуру и состав потенциального лесного покрова той или иной территории, особенно в тех случаях, когда потери видового разнообразия касаются группы диагностических и дифференцирующих видов растений.

6.2. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклимаксовых неморально-бореальных сообществ

Квазиклимаксовые леса неморально-бореальной полосы характеризуются максимальной среди всего лесного пояса пространственной гетерогенностью (наличие окон возобновления, образованных лиственными и хвойными деревьями, и ветровально-почвенных комплексов) и максимальным видовым разнообразием (Порфирьев, 1947; 1961; Смологонов, 1970; Дыренков, и др. 1972; Иссупова, Турков, 1975; Алейникова и др., 1979; Турков, 1977, 1979а,б; Дыренков, 1984; Дылис, Прокуронов, 1986; Smirnova et al., 1995; Самохина, 1997; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000). Квазиклимаксовые леса изучены в отдельных сообществах, которые показаны на карте (рис. 6.9.). В связи с большим интересом к проблеме сохранения природного биоразнообразия число точек, где описаны фрагменты квазиклимаксовых, субклимаксовых (или приближающихся к ним по составу и структуре) малонарушенных лесов, постоянно растет.

В данном разделе рассматриваются только те участки лесов, где исследования были проведены (в большей или меньшей мере) в соответствии с теоретическими разработками (см. главы 1, 2) и методами популяционной биологии растений (см. главу 3), изложенными в первой книге. Одновременно используются отдельные факты, дополняющие имеющиеся представления.

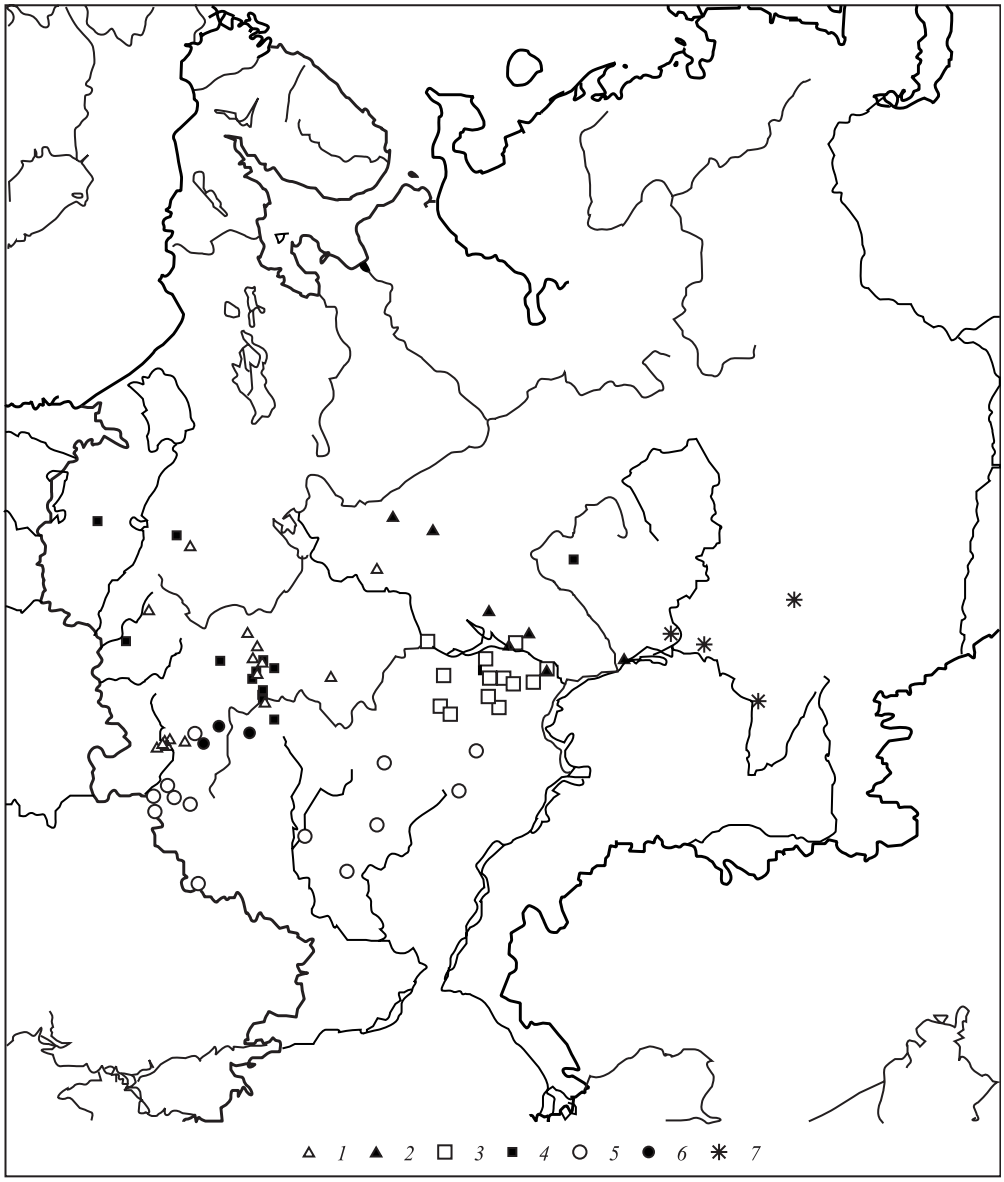


Рис. 6.9. Карта расположения сообществ основных ассоциаций широколиственных и хвойно-широколиственных лесов.

Обозначения: *1, 2* – хвойно-широколиственные леса двух субассоциаций в составе *Rhodobryo-Piceetum abietis*; *3, 4* – широколиственные леса ассоциации *Ouerco-Tilietum cordatae*; *5, 6* – широколиственные леса ассоциации *Aceri campestris-Quercetum; 7* – хвойно-широколиственные леса ассоциации *Tilio-Piceetum obovatae*.

В качестве примеров рассмотрены елово-пихтово-буковые леса Карпат (Рипа, 1997), пихтово-буковые леса Тебердинского заповедника (Широков, 2003); ельники с липой Центрально-лесного биосферного заповедника (Скворцова и др., 1983; Сукцессионные процессы..., 1999), пихтово-еловые леса с липой заказника "Кологривский лес" Костромской области (Дылис, Прокуронов, 1986), Килемарского заказника Нижегородской области (Широков, 1998) и Республики Татарстан (Порфирьев, 1947); пихто-елово-липовые леса с кленом остролистным и вязом Сабарского заказника Свердловской области (Самохина, 1997; Сукцессионные процессы..., 1999); пихто-ельники с липой Висимского заповедника (Турков, 1979 а, б, 1985).

Во всех перечисленных пунктах даже наименее нарушенные леса обладают далеко не полным перечнем черт квазиклимаксовых лесов. По большинству параметров квазиклимаксовым сообществам неморально-бореальной полосы соответствуют леса Сабарского заказника (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы ..., 1999). Именно здесь не только растительность, но и почвы (см. раздел 5.5) не имеют явных следов антропогенных нарушений.

Следует отметить, что все найденные и описанные участки квазиклимаксовых лесов приурочены к суглинкам. Практически нет таких лесов, приуроченных к песчаным почвам. Как было показано в разделе 2.5, именно на песчаных субстратах наиболее рано появилось лесное земледелие, что привело к ранней деградации этих субстратов и формированию на них пирогенных комплексов с господством сосны обыкновенной уже в среднем голоцене.

За последние 100–250 лет структура и состав неморально-бореальных лесов существенно изменены широко распространенными сплошными и выборочными рубками. На вырубках обычно высаживали ель европейскую (*Picea abies*), сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris*), реже – пихту сибирскую (*Abies sibirica*) и со временем на огромных территориях, занятых ранее неморально-бореальными лесами, стали преобладать чистые ельники, сосняки с елью или пихто-ельники разного возраста с господством в травяном покрове бореальных видов. В результате этих процессов из состава древесного яруса исчезли такие эдификаторы, как дуб черешчатый (*Quercus robur*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), клен остролистный (*Acer platanoides*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), а липа (*Tilia cordata*) заняла подчиненные позиции. Исчезновение дуба в лесах, сформировавшихся естественным или искусственным путем после рубок, во-первых, можно объяснить ухудшением световой обстановки в лесах, а во-вторых, – отсутствием достаточного количества плодоносящих особей в непосредственной близости.

Сокращение численности популяций всех остальных широколиственных видов, кроме липы, объясняется невозможностью их восстановления после рубок из-за слабой способности к образованию поросли, небольшой дальностью разноса семян и ухудшением роста требовательных к богатству почв широколиственных видов деревьев вследствие существенного обеднения почв в результате рубок (см. раздел 5.5).

Сохранение липы после рубок разного типа объясняется ее огромной порослеобразующей способностью (см. раздел 3.1), однако усиление позиций хвойных видов деревьев и значительное обеднение почв определило ее положение как подчиненного вида в древостое – вида второго–третьего подъярусов древостоя. Полное отсутствие липы в лесных сообществах неморально-бореальной полосы есть следствие того, что территория этих сооб-

ществ была распахана или на ней был верховой пожар. Даже сильный лесной выпас и сбор липы населением не мог полностью уничтожить этот вид в конкретном сообществе, а лишь предельно сокращал ее численность. Сочетание таких особенностей липы как способность выживать при любых рубках и посадках и очень медленное распространение семенами позволяет считать ее отсутствие в лесах рассматриваемой полосы результатом былых распашек или верховых пожаров.

Итогом выборочных и сплошных рубок стало преобразование полидоминантных неморально-бореальных лесов в олиго- или монодоминантные темнохвойные или широколиственные леса: на Карпатах и на Северном Кавказе – это чистые буковые леса и темнохвойные (елово-пихтовые, пихтовые или еловые леса), на территории Русской Равнины – широколиственные (чаще всего липовые) и темнохвойные леса разного состава. В современной синтаксономии они могут относится к ассоциациям двух разных классов – *Querco-Fagetea* и *Vaccinio-Piceetea* (подробнее см. раздел 6.1).

Общие критерии оценки современных квазиклимаксовых лесов приведены в разделе 1.2. Специфика состава квазиклимаксовых неморально-бореальных лесов – содоминирование в древесном ярусе широколиственных и темнохвойных видов деревьев и содоминирование в травяном покрове неморальных и бореальных видов (см. раздел 6.1). Специфика их структуры – сочетание в древесном пологе взрослых деревьев темнохвойных видов с конической, охвоенной до высоты травяного покрова кроной и лиственных деревьев с более высоко поднятой эллипсовидной или шаровидной кроной. Такая конструкция создает сложный узор освещенности травяного покрова (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999) и разнообразную конфигурацию окон.

6.2.1. Образование окон в пологе леса и формирование парцеллярной гетерогенности

Гетерогенная структура квазиклимаксовых лесов обусловлена, в первую очередь, формированием мозаики окон в процессе потоков поколений в популяциях видов деревьев (см. раздел 1.2). Наличие окон, наряду с абсолютной разновозрастностью насаждения, – один из главных признаков спонтанно развивающегося лесного сообщества. При этом под окном обычно понимается фрагмент лесного сообщества, лишенный сомкнутого полога деревьев (начальная стадия развития “возрастной парцеллы”, по Н.В. Дылису, 1969). Формирование в окне сомкнутого полога подроста, который начинает изменять состав и структуру травяного и мохово-лишайникового покрова в результате затенения, означает завершение фазы окна как первого этапа формирования возрастной парцеллы. Особенности конфигурации окон и их систем в хвойно-широколиственных лесах определяется сочетанием деревьев с разной формой крон. В местах скопления хвойных деревьев, система окон имеет вид узких ветвящихся коридоров (рис. 6.10, *а*), а в местах скопления широколиственных деревьев их широкие, высоко поднятые над поверхностью земли, кроны обусловливают формирование системы окон округлой или овальный формы (рис. 6.10, *в*). В результате, в неморально-бо-

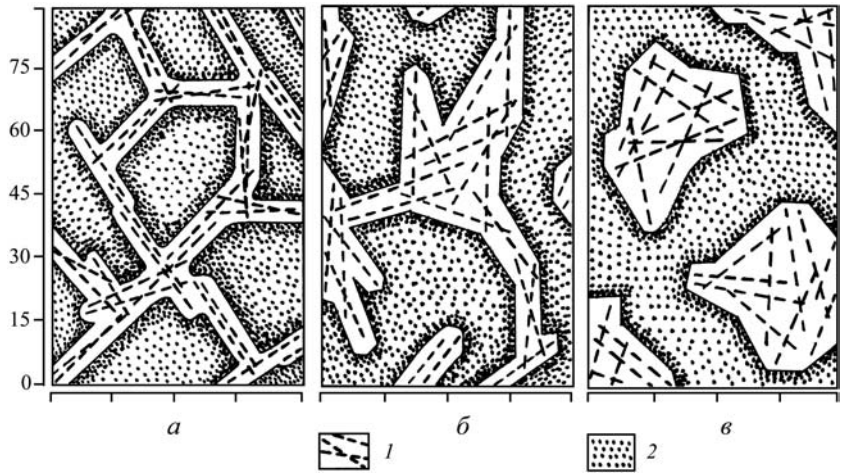


Рис. 6.10. Схема мозаики окон в условно-климаксовых лесах:
а – в хвойно-мелколиственных, *б* – в хвойно-широколиственных, *в* – в широколиственных лесах; *1* – окна, *2* – сомкнутые участки леса.

реальных лесах, в целом, система окон представляет собой комбинацию "коридоров" и расширений (рис. 6.10, *б*). Определить границы отдельных окон в спонтанно развивающихся хвойно-широколиственных сообществах – достаточно трудная задача, решить ее можно только при условии определения абсолютного возраста каждого растущего дерева на анализируемой площади. В связи с этим, для определения размеров и конфигурации окон в конкретных работах картировались участки лесов площадью 1–2 га и более. Одновременно определялись онтогенетическое состояние и абсолютный возраст деревьев, а по косвенным признакам (степени гумифицированности валежины, наличию и положению плодовых тел грибов на валеже, надломам веток деревьев, соседствующих с окном, развитию и повреждениям подроста) устанавливался примерный возраст окна. Более подробно методика таких исследований изложена при описании разновозрастных многовидовых широколиственных лесов (Восточноевропейские..., 1994).

Доли площадей окон в сообществах квазиклимаксовых и субклимаксовых неморально-бореальных лесов разных географических пунктов приведены в табл. 6.7: соотношение окон, как фрагментов сообществ с отсутствием деревьев, так и фрагментов с сомкнутым пологом древостоя в различных хвойно-широколиственных сообществах, сильно различается. При этом площадь окон составляет от 5 до 40% площади всего сообщества. Причины такого разброса значений различны. Это связано с видоспецифичными биоэкологическими свойствами деревьев – различиями в размерах крон, различной теневыносливостью видов и способностью к развитию в окнах небольших размеров, особенностями размножения и развития подроста. Так, меньше всего доля окон в пихтово-буковых лесах, что можно объяснить высокой теневыносливостью пихты (*Abies alba*) и бука (*Fagus sylvatica*), а также способностью бука к интенсивному боковому разрастанию крон у окружающих окно деревьев. В результате такого разрастания крон бука маленькие окна за 5–10 лет часто полностью смыкаются до формирования полога подроста в окне.

Таблица 6.7

Доля окон и участков с сомкнутым пологом в квазиклимаксовых лесах неморально-бореальной полосы

Леса	Окна, %	Сомкнутый полог, %
Пихтово-буковые леса Карпат (Рипа,1997)	15	85
Пихтово-буковые леса Тебердинского заповедника	5–10	95–90
Ельники липовые Центрально-лесного заповедника (Скворцова и др., 1983)	10–30	90–70
Пихто-ельники липовые заказника "Кологривский лес" (Дылис, Прокуронов, 1986)	10	90
Пихто-ельники липовые Килемарского заказника Нижегородской обл. (Широков и др., 1997, 1998)	5–40	95–60
Пихто-ельники липовые Сабарского заказника Свердловской обл. (Самохина, 1997)	5–35	95–65

Таблица 6.8

Размеры окон (кв.м) в различных лесах неморально-бореальной полосы

Леса	Размеры окон		
	Минимальные	Средние	Максимальные
Пихтово-буковые леса Карпат (Рипа, 1997)	107	380	1249
Пихтово-буковые леса Тебердинского заповедника	180	375	850
Пихто-ельники липовые Килемарского заказника Нижегородской обл. (Широков, 1998)	75	210	670
Пихто-ельники липовые Сабарского заказника Свердловской обл. (Самохина, 1997)	250	420	800

В исследованных сообществах неморально-бореальных лесов размеры окон различны (табл. 6.8), что создает экологически и ценотически различные условия для возобновления таких теневыносливых видов деревьев, как бук лесной и восточный (*Fagus orientalis*), ель европейская и сибирская (*Picea obovata*), липа сердцевидная, пихта сибирская, вяз голый. То же справедливо для светолюбивых видов из рода *Betula* и *Populus tremula* (Самохина, 1997; Широков и др., 1997; Широков, 1998).

Исследование южнотаежных лесов в Центральном лесном государственном биосферном заповеднике на трансекте длиной более 40 км позволили выделить в них окна разного возраста (от 5 до 80 лет и более) и установить, что ежегодно на 0,4–2% площади массива образуются новые окна. Средний размер окна в этих лесах составляет 50×70 м (Георгиевский, 1992).

Структура образующегося окна неоднородна как по параметрам основных экологических факторов (главным образом световому режиму), так и по особенностям возобновления древесных видов. Так, в пихто-ельниках липовых Нижегородского Заволжья в пределах окна, образовавшегося в результате вывала одного дерева, можно выделить три зоны (рис. 6.11): центральную (упавший ствол с подростом ели и пихты); приствоповую (с преобладанием порослевой липы, реже пихты, преимущественно вегетативного происхождения); периферическую (граница окна и сомкнутого полога древостоя) – в ней преобладает пихта, липа и сильно разросшийся подлесок.

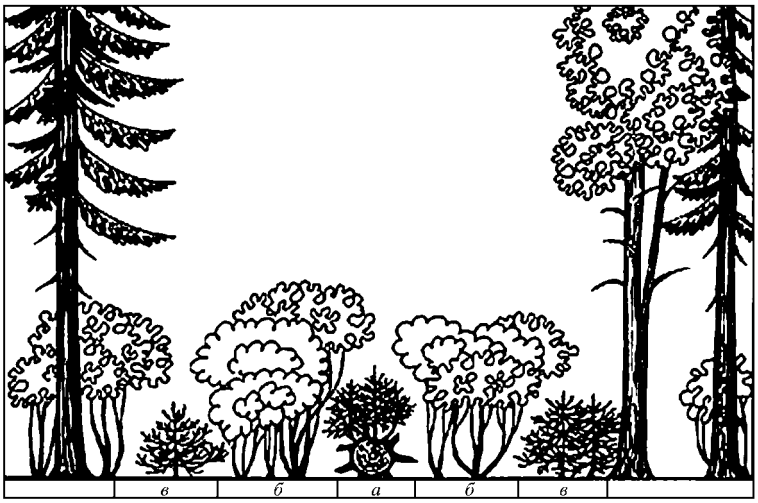


Рис. 6.11. Структура окна, сформированного в результате вывала отдельного дерева:

а – центральная зона (колода); *б* – приствоповая; *в* – периферическая.

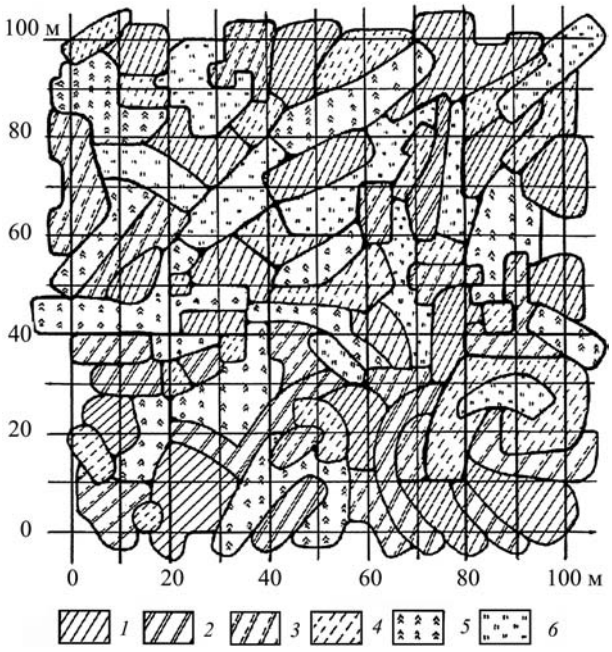


Рис. 6.12. Парцеллярное сложение пихто-липо-елового леса:

1 – еловая парцелла; *2* – пихтовая парцелла; *3* – липовая парцелла; *4* – мелколиственная парцелла; *5* – окна на месте хвойных парцелл; *6* – окна на месте лиственных парцелл.

Таблица 6.9

Некоторые параметры парцелл бореально-неморальных пихто-ельников с липой, Килемарский заказник Нижегородского Заволжья

№ п/п	Название парцеллы	Средние размеры парцелл, кв. м	Доля общей площади ценоза, %	Господствующие виды деревьев	Доминирующее онтогенетическое состояние
1	Еловая	167,6	27,1	Ель европейская	g_1–g_3
2	Пихтовая	77,65	6,5	Пихта сибирская	g_1–g_3
3	Липовая	135,2	19,2	Липа сердцевидная	g_1–g_3
4	Мелколиственная	46,2	7,4	Березы бородавчатая и пушистая, осина, ольха серая	g_1–g_3
5	Хвойного и лиственного подроста (зарастающие окна)	186,1	34,8	Ель европейская, пихта сибирская, липа сердцевидная, березы бородавчатая и пушистая, осина	*im–v*
6	Высокотравья (молодые окна)	249,8	5	–	–

Окна зарастают в несколько этапов: 1) боковое разрастания крон деревьев, окружающих окно; 2) рост в высоту подроста, сформировавшегося до образования окна; 3) развитие нового поколения деревьев. Стадии развития видов деревьев в окне, от молодого подроста до древостоя, образованного генеративными и сенильными особями, формируют сложную пространственную структуру или мозаику хвойно-широколиственных лесов. Элементы ее – возрастные парцеллы (Дылис, 1978) различаются набором видов деревьев и преобладающим онтогенетическим состоянием (см. раздел 1.2).

Сведения по парцеллярному сложению неморально-бореальных лесов приводятся в ряде работ (Порфирьев, 1947; Курнаев, 1968; Дылис и др., 1964; Дылис, 1978; Дылис, Прокуронов, 1986; Бязров и др., 1971). Курнаев (1968) отмечает, что чем выше возраст лесного массива, тем более четко выражена его парцеллярная структура. Дылис и Прокуронов (1986), рассматривая парцеллярное сложение пихто-липо-ельника бореально-неморального в заказнике "Кологривский лес" (Костромская область), выделяют в его структуре парцеллы с различным сочетанием в древостое древесных видов и особенностями видового состава травяного покрова. Они отмечают, что парцеллы с преобладанием ели занимают 38% площади сообщества, липы – 40%, пихты – 12%, а окна в пологе древостоя составляют 10%.

В бореально-неморальных пихто-ельниках с липой Нижегородского Заволжья выделено шесть типов возрастных парцелл на основе нескольких признаков: наличие древесного яруса; состава доминантов древостоя; онтогенетического состояния и абсолютного возраста деревьев (Широков, 1998). С учетом специфики травяного покрова и подлеска число типов парцелл достигает 12–15. Определение площадей возрастных парцелл и их доли от общей площади сообщества (рис. 6.12; табл. 6.9) показало, что самые большие по площади парцеллы – окна, однако, их доля в сложении сообществ мини-

Таблица 6.10

Некоторые характеристики травяного покрова в парцеллах с разными доминантами в бореально-неморальном пихто-ельнике с липой Сабарского заказника Свердловской области (Самохина, 1997)

Парцеллы и характеристики их травяного покрова	Еловая	Пихтовая	Липовая	Березовая	Осиновая
Среднее число видов на 400 кв. м	37	42	36	34	38
Среднее число видов с обилием* 2 балла и более	9	13	10	6	9
Число доминантов группы NmF	1	3	1	1	1
Число доминантов группы BrF	5	7	2	2	1
Число доминантов групп NmEg, BrEg и NtEg	1	3	1	–	1

Примечание. * Использована шкала покрытия–обилия Браун–Бланке (см. главу 4).
Эколого-ценотические группы: NmF – неморальная лесная, BrF – бореальная лесная, NmEg – неморальная опушечная, BrEg – бореальная опушечная и NtEg – нитрофильная опушечная.

мальна. Большая площадь окон по сравнению с парцеллами взрослых деревьев связана, с одной стороны, с сокращением площади парцеллы в результате бокового разрастания соседствующих со свежеобразовавшимся окном деревьев (наиболее ярко это выражено в пихтово-буковых лесах), а с другой, – с разделением пространства окна между подростом разных видов деревьев с разной скоростью роста и формированием на его основе разных парцелл. При этом распределение и прорастание семян происходит относительно равномерно, а дальше молодые растения приживаются лишь в подходящих экологических условиях. Небольшие размеры и малая доля площадей парцелл мелколиственных видов деревьев, вероятно, связаны с тем, что семена прорастают и проростки развиваются только на свежем обнаженном субстрате, а таких микросайтов в пределах любого окна немного.

Сравнение травяного покрова в разных вариантах парцелл (табл. 6.10) (Дыренков, 1984; Кологривский лес, 1986; Самохина, 1997; Широков, 1998) показывает, что наиболее разнообразны по видовому составу и эколого-ценотической структуре парцеллы с преобладанием в древесном пологе генеративных особей пихты. В их травяном покрове нет ярко выраженных доминантов, но можно выделить до 10–15 содоминирующих видов. Ель, как сильный конкурент, создает неблагоприятные условия для существования сопутствующих видов, поэтому в парцеллах с преобладанием ели число видов трав меньше, чем в елово-пихтовых и пихтовых парцеллах. Наименьшее видовое разнообразие и наиболее простая ярусная структура травяного покрова описаны в парцеллах с доминированием в древостое генеративной липы. В липовых парцеллах ярко выражено доминирование неморальных лесных видов (*Aegopodium podagraria, Pulmonaria obscura*), опушечных видов (*Crepis sibirica, Aconitum septentrionale*) и др.

Таким образом, особенность парцеллярной организации квазиклимаксовых неморально-бореальных лесов – сочетание в древесном пологе разных возрастных парцелл, различающихся преобладанием эдификаторных видов с разными биоэкологическими свойствами. Пространственная гетерогенность парцеллярного сложения сообществ создает разнообразные условия для подроста, кустарников, трав и мхов.

6.2.2. Динамика парцеллярной организации хвойно-широколиственных сообществ

Мозаичная организация неморально-бореальных лесов, обусловленная образованием и развитием возрастных парцелл, представляет собой вариант внутриценотической динамики. Длительность развития парцеллы определяется длительностью онтогенеза доминирующего в ней вида дерева. Данные о продолжительности онтогенеза деревьев восточноевропейских лесов обобщены в разделе 3.1. Здесь в качестве примера приведены средние значения продолжительности онтогенетических состояний у особей основных видов деревьев в пихто-ельнике липовом Килемарского заказника (табл. 6.11): в исследуемом массиве длительность развития парцелл хвойных видов деревьев составляет 170–250 лет, лиственных – 110–180 лет.

Процесс развития парцелл в пихто-ельниках липовых Сабарского заказника (Самохина, 1997) включает несколько стадий (рис. 6.13).

1. Вновь образовавшееся окно – стадия доминирования реактивных видов: *Urtica dioica* и *Rubus idaeus* (обилие-покрытие до 4 баллов по шкале Браун–Бланке); проективное покрытие часто составляет 100%. Высокие баллы обилия-покрытия имеют и другие крупные растения: *Aconitum septentrionale* (до 3 баллов, обычно цветет), *Stachys sylvatica* (до 2 баллов, цветет), *Cicerbita uralensis* (цветет, обилие небольшое), *Aegopodium podagraria* (цветет, обилие небольшое), *Calamagrostis arundinacea* (обычно не цветет), нередко обилен *Matteuccia struthiopteris*. Если диаметр окна больше 30 м, то из-за сильного увеличения влажности почвы доминирует *Matteuccia struthiopteris*, а *Urtica dioica* и *Rubus idaeus* содоминируют. В отдельных частях окна начинают быстро развиваться кустарники. Вновь образовавшиеся окна занимают около 4% площади сообщества.

2. Молодое окно с крупными конкурентными и толерантными видами трав. В травяном покрове начинает доминировать комплекс крупных опушечных видов: нитрофильных, бореальных и неморальных, а также лесной неморальный вид – сныть обыкновенная. Покрытие составляет около 100%. Верхний подъярус травяного яруса составляют очень высокие побеги *Urtica dioica* и *Rubus idaeus*. Обилие-покрытие их ниже, чем на первом этапе – от 2 до 3 баллов. Средний подъярус образован вегетативными побегами *Calamagrostis arundinacea* (обилие 2–4 балла), *Dryopteris expansa* (обилие до 3 баллов), *Aconitum septentrionale, Aegopodium podagraria, Cicerbita uralensis*, а нижний подъярус со-

Таблица 6.11

Продолжительность онтогенетических состояний у особей видов деревьев в пихто-ельнике с липой бореально-неморальном Нижегородского Заволжья

Виды	Продолжительность онтогенетических (возрастных) состояний, лет									Длительность онтогенеза, лет
	j	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s	
Picea abies	1–5	5–15	10–20	10–20	10–20	20–30	40–60	70–80	2–5	170–260
Abies sibirica	1–5	5–10	10	10–15	10–15	20–30	40–50	70–80	2–3	170–220
Tilia cordata	1–5	5–10	5–15	10–15	10–15	15–20	30–40	30–50	2–3	110–180

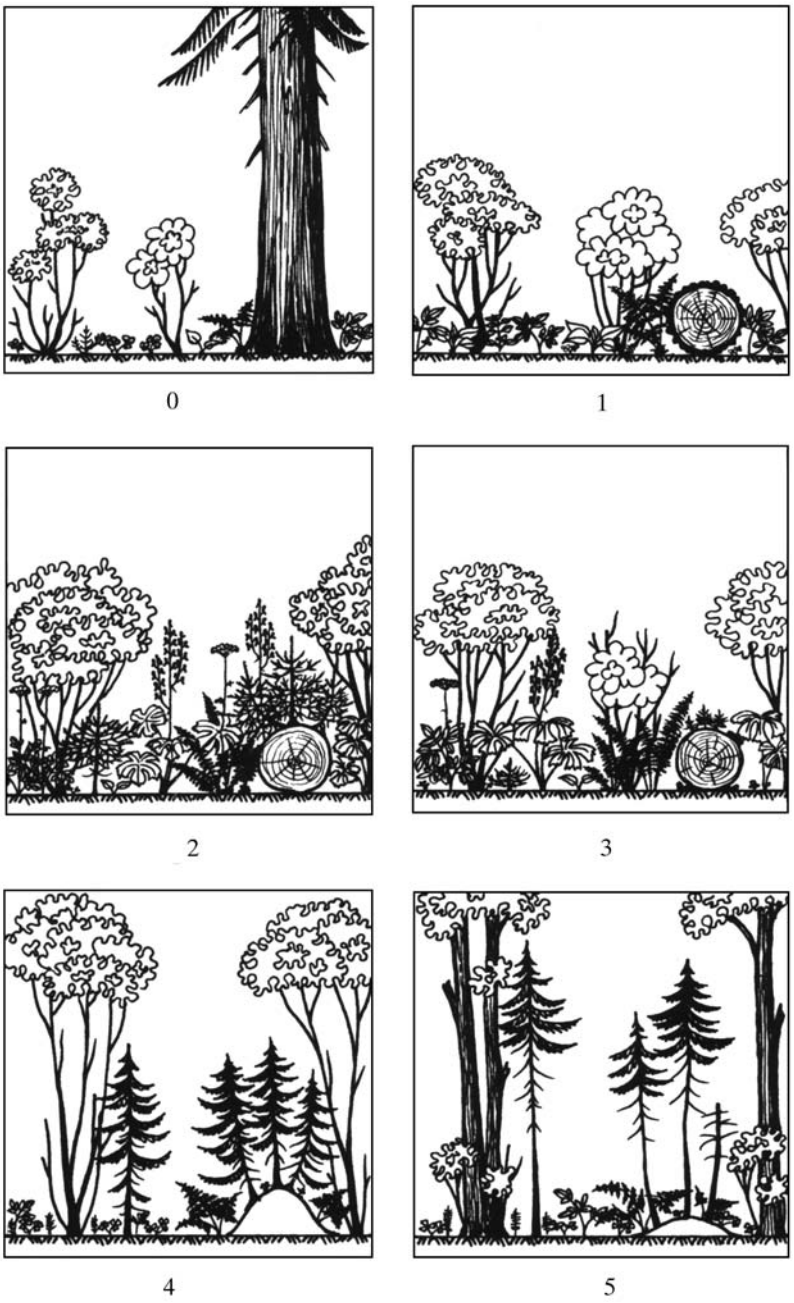


Рис. 6.13. Схема развития парцеллы (стадии 1–5 – описание в тексте).

ставляют мелкие бореальные виды – *Oxalis acetosella, Viola selkirkii, Cinna latifolia* и др. Молодые окна занимают около 5% площади сообщества.

3. Стадия формирования и развития подроста. Парцеллы развиваются различно в зависимости от того, подрост каких видов – лиственных или хвойных – преобладает.

3а. Подрост широколиственных видов деревьев (главным образом, липы), а также вяза голого и клена остролистного, изредка черемухи обыкновенной (*Padus avium*) и рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) начинает затенять высокие травы и кустарники. Проективное покрытие травяного яруса несколько меньше, чем на первом этапе (до 80%). Травяной ярус состоит только из двух подъярусов, так как самый высокий подъярус из генеративных побегов крупных трав отсутствует в связи с недостатком света. При мощном развитии подроста липы верхний подъярус двухъярусного травяного покрова составляют вегетативные побеги *Aegopodium podagraria*. Относительно обильно могут быть представлены как вегетативно-подвижные *Cicerbita uralensis* (обычно преобладают вегетативные побеги), так и вегетативно-неподвижные *Aconitum septentrionale* (вегетативные побеги) и *Dryopteris expansa* виды. Нижний подъярус составляют бореальные лесные виды, те же, что и на второй стадии развития.

3б. При обильном развитии подроста хвойных видов деревьев травяной покров испытывает еще большее угнетение, его покрытие не более 30–40%, он состоит из одного яруса, который по высоте особей и по составу видов соответствует третьему подъярусу травостоя первого и второго этапов развития парцелл. Максимального обилия (2 балла) достигает теневыносливый вид *Galium odoratum*, обычно обильны (до 1 балла) *Chrysosplenium alternifolium* и *Oxalis acetosella*.

Участки на третьей стадии развития занимают около 40% площади сообщества.

4. Стадия формирования древостоя. Деревья образуют сомкнутый полог в третьем и четвертом подъярусах древесного яруса. Травяной покров одноярусный и состоит только из низких бореальных лесных видов (*Oxalis acetosella, Viola selkirkii, Cinna latifolia* и др.), а также *Dryopteris expansa* и зеленых мхов. Участки древостоя, находящиеся на этой стадии развития, занимают более 3% площади сообщества.

5. Стадия развитого древостоя. Полог древостоя сомкнулся; в травостое преобладают бореальные лесные виды (мелкотравье), участие неморальных лесных видов и крупных папоротников из других ЭЦГ невелико. Участки развитого древостоя занимают более 55% площади сообщества. Это последняя стадия развития; после распада древесного яруса вновь образуется окно, и цикл повторится, но обычно в несколько иных границах.

В Висимском заповеднике (северный вариант южнотаежных лесов Урала), как и в Сабарском заказнике, в окнах распада господствуют *Rubus idaeus*, однако роль папоротников больше, чем в Сабарском заказнике. Здесь содоминантами (реже доминантами) выступают *Matteuccia struthiopteris, Dryopteris expansa*. В отличие от Сабарского заказника, *Urtica dioica* обычно не господствует в травяном покрове. По мере зарастания окон формируются следующие варианты парцеллы: 1) с подростом ели, пихты и лесных бореальных трав; 2) с подростом рябины в сочетании с лесными неморальными и опушечными травами; 3) с подростом липы в сочетании с лесными неморальными и бореальными травами. Площадь молодых окон составляет более 3%, парцелл подроста (*im, v*) липы, пихты и ели – более 14%, парцелл взрослых деревьев пихты, ели и липы – около 83% (Информационные материалы..., 1975).

Поскольку в каждой возрастной парцелле присутствует только часть особей популяции того или иного вида дерева, то устойчивый поток по-

Рис. 6.14. Схема циклов развития парцелл в хвойно-широколиственных лесах Сабарского заказника (Самохина, 1997).

колений в популяциях деревьев осуществляется только в том случае, если в сообществе есть все разнообразие возрастных парцелл в соотношении, необходимом для достижения баланса между рождаемостью и смертностью.

Популяции деревьев с устойчивым оборотом поколений имеют левосторонний онтогенетический спектр. Расчет минимальной площади, на которой регистрируется левосторонний онтогенетический спектр (характерный, или базовый) в популяциях деревьев, методом увеличивающихся площадок (см. главу 1) в пихто-ельниках липовых Сабарского заказника Свердловской области и Килемарского заказника Нижегородской области показал, что эта площадь для ели сибирской составляет 2–3 га, а для пихты сибирской и липы сердцевидной – около 1–2 га. Следовательно, площадь от 4 до 7 га – это тот необходимый минимальный размер пробной площади для данного лесного массива, на которой можно учесть все разнообразие состава и структуры растительного сообщества.

Определение длительности онтогенеза деревьев-эдификаторов пихтово-еловых и еловых лесов с липой и предположение о том, что в ходе спонтанной динамики парцелл виды последовательно сменяют друг друга, позволило определить, что сходный состав парцелл формируются на одном и том же месте с периодом не менее 550–600 лет (Турков, 1979б; Георгиевский, 1992).

Анализируя состав парцелл с доминированием генеративных особей ели и/или пихты, можно отметить преобладание среди подроста имматурных и

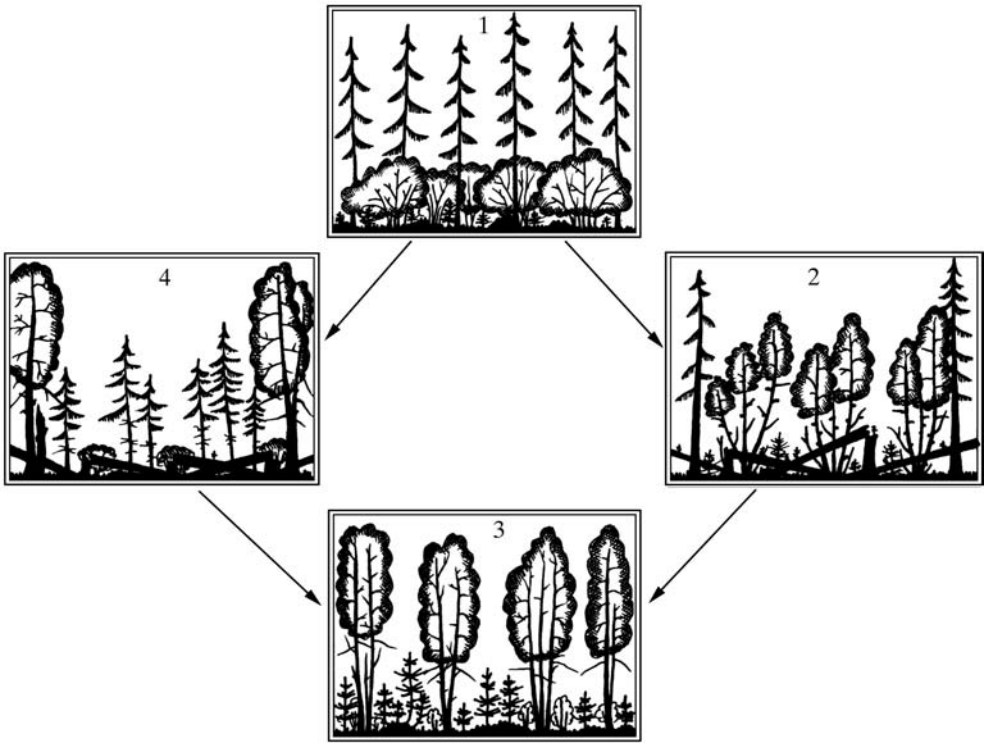


Рис. 6.15. Схема смен парцелл в пихто-липо-ельнике Нижегородского Заволжья (стадии 1–4 – пояснения в тексте).

виргинильных особей липы. При этом в парцеллах с преобладанием генеративных особей лиственных видов зарегистрировано четко выраженное доминирование имматурных и виргинильных особей хвойных видов. Аналогичные закономерности описал С.Ф. Курнаев (1968) в старовозрастных ельниках липовых Московской области.

В пихто-ельниках с липой Сабарского заказника (Самохина, 1997) описаны циклы развития парцелл со сменой древесного доминанта и без смены (рис. 6.14). Парцеллы без смены доминанта обычно формируются в долинах ручьев, где эдификаторы водораздельных сообществ – ель, пихта, липа – не всегда доживают до взрослого состояния, подрост этих видов постоянно появляется из семян, поступающих с соседних территорий.

Наиболее характерный и специфичный для неморально-бореальных лесов циклический тип развития парцелл – со сменой эдификаторов (рис. 6.15); в нем выделено несколько стадий:

1) доминирование в древостое генеративных особей ели и пихты, а в подросте липы вегетативного происхождения и сильно угнетенных особей хвойных видов;

2) распад хвойного древостоя, сопровождающийся быстрым ростом молодых особей липы и подавлением ею подроста хвойных видов;

3) доминирование в древостое генеративных особей липы, а в подросте хвойных деревьев,

4) распад древостоя из липы, сопровождающийся быстрым ростом молодых особей хвойного видов.

Далее цикл развития повторяется.

Цикличность развития обусловлена несколькими причинами:

• способностью липы вегетативно размножаться и образовывать кустовидную и стланиковую формы, что позволяет ей, при недостатке света под пологом ели и пихты, долго накапливать биомассу, увеличивать число вегетативных потомков и "ожидать" изменения условий для перехода к древесной форме;

• способностью пихты вегетативно размножаться в неблагоприятных условиях и накапливать особи вегетативного происхождения в форме стланика;

• способностью ели при недостатке света минимизировать процессы роста и оставаться в имматурном состоянии при низкой жизненности до 160–170 лет, а при улучшении световой обстановки выйти в древостой (Абатуров и др., 1988; Абатуров, 2000; Диагнозы и ключи.., 1989; Smirnova et al., 1999).

Важную роль в развитии парцелл играют особенности возобновления эдификаторов. В малонарушенных неморально-бореальных лесах возобновление ели преимущественно приурочено к гниющей древесине пней и стволов (рис. 6.16) (Обновленский, 1935; Карпов, 1969; Дыренков, 1970; 1984; Широков, 1998); *j* и *im* особи на почве крайне редки. Это связано с тем, что ель (особенно на первых этапах развития) – ярко выраженный микотроф; она очень чувствительна к температуре, влажности, химическому и механическому составам почвенного субстрата (Абражко, 1969; 1970; Иванова, 1969; Карманова, 1969; Карпов, 1969; Катрушенко, 1969; Карпов, Патриевская, 1970). Нормальное развитие молодых растений ели обусловлено микоризообразователями (базидиальных грибов-сапротрофов), участвующими в разложения древесины. Кроме того, растущая на валеже ель избегает конкуренции за свет с травами и кустарничками.

В развитии возобновления ели на валеже есть некоторые закономерности (см. рис. 6.16). На свежем валеже постоянно прорастают семена ели, но только часть проростков переходит в ювенильное состояние и затем, как правило, погибает. По мере гумификации валежа увеличивается вероятность приживания проростков и их дальнейшего развития. На валеже последних стадий гумификации обычно присутствует имматурный подрост, но часто он имеет пониженную жизненность из-за пересыхания валежа в засушливые периоды, недостатка комплекса грибов-гумификаторов и неблагоприятной световой обстановки. Если окончание процесса гумификации валежины совпадает с образованием окна, жизненность имматурного подроста улучшается и многие особи переходят в виргинильное состояние.

Возобновление пихты, как и ели, встречается на гниющей древесине поваленных стволов и пней, но, в основном, она возобновляется на почве, что связано с большей, чем у ели, теневыносливостью и скоростью развития на первых стадиях онтогенеза. Например, в пихто-ельнике с липой Сабарского заказника на разлагающемся валеже насчитывается почти до 40 особей/100 кв. м, а на почве – до 20. Численность подроста пихты на древесине – 8 особей/100 кв. м, а на почве – 58 особей/100 кв. м (Самохина, 1997).

Возобновление липы в хвойно-широколиственных лесах имеет свои особенности (рис. 6.17): проростки единичны, а размножение преимущественно вегетативное.

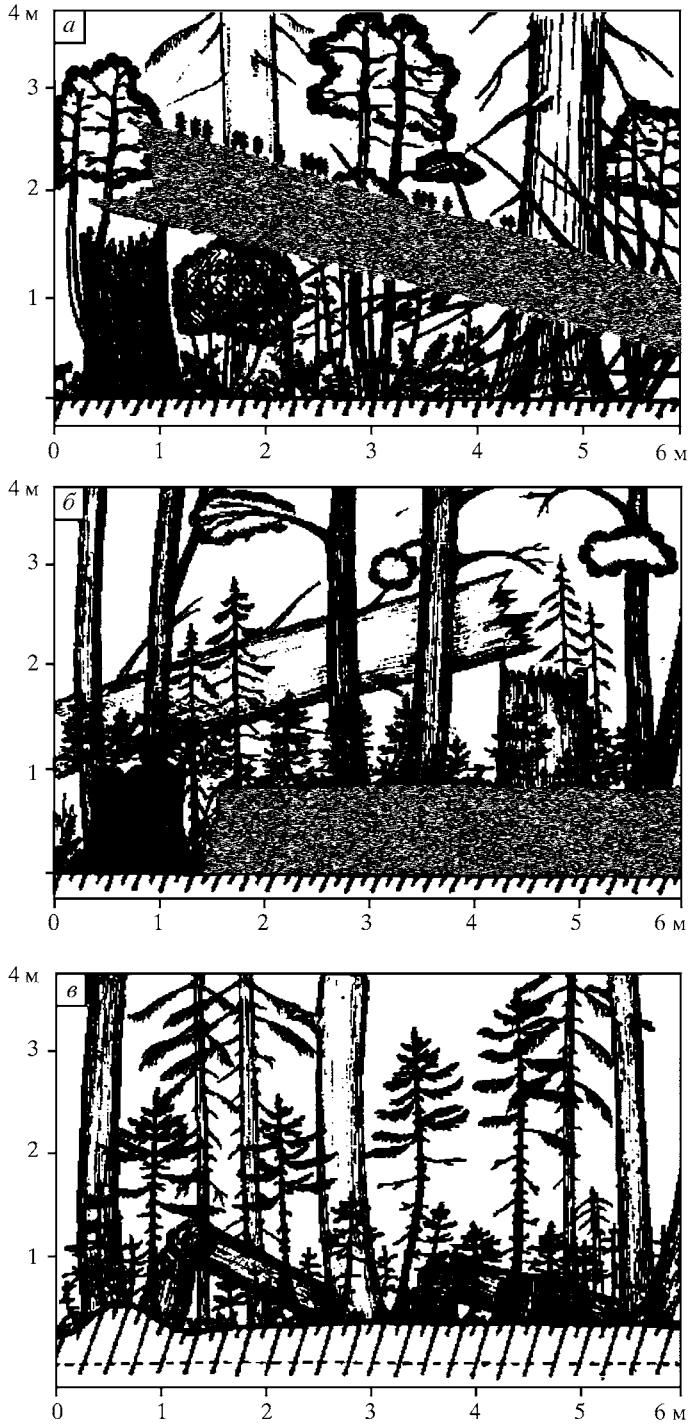


Рис. 6.16. Возобновление ели на валеже:

а – поселение проростков на упавшем стволе; *б* – угнетенные особи на разлагающейся колоде; *в* – активизация ростовых процессов на гумифицированной древесине.

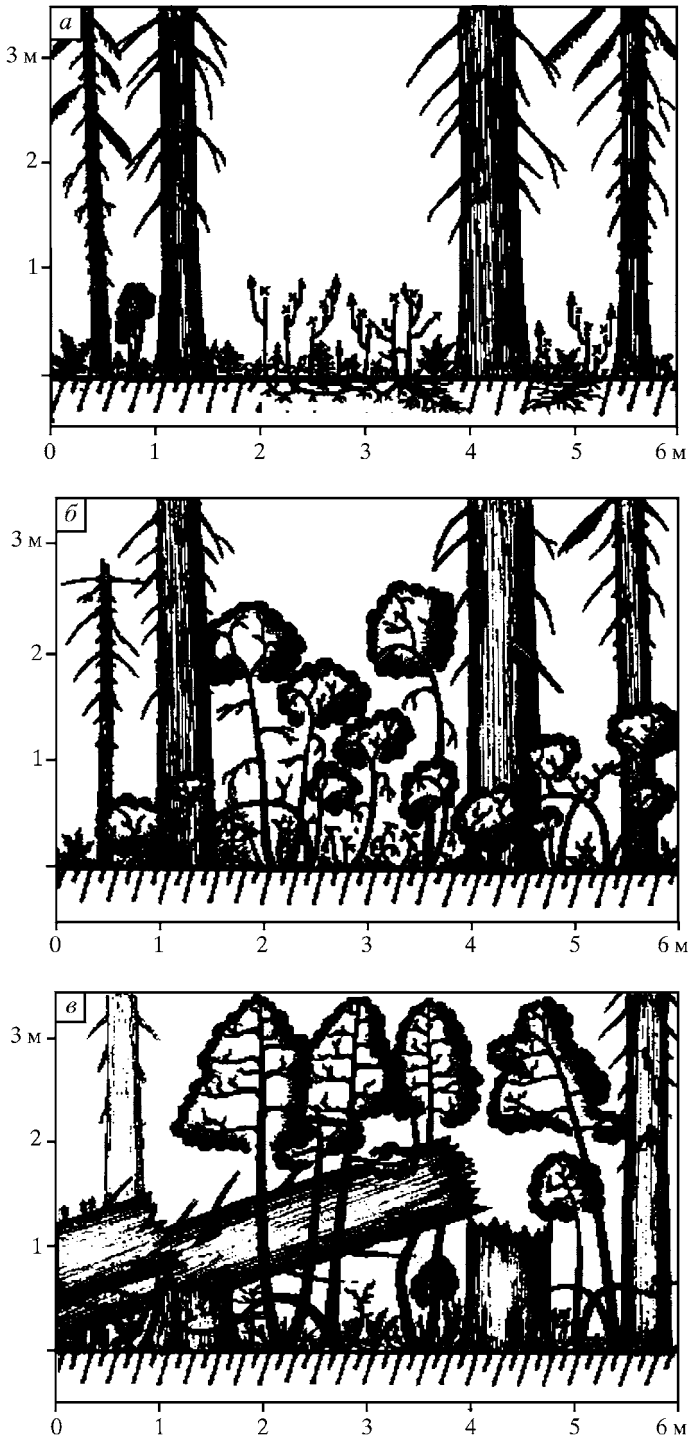


Рис. 6.17. Возобновление липы под пологом елового древостоя:

а–б – формирование кустарниковой формы в условиях недостаточного освещения; *в* – активизация роста и формирование древесной формы при образовании окна.

Смена хвойных эдификаторов лиственными и обратно в процессе циклического развития парцелл существенным образом отличает хвойно-широколиственные леса от собственно широколиственных и определяет максимальную гетерогенность этих лесов во всем лесном поясе Восточной Европы.

6.2.3. Образование ВПК и формирование внутрипарцеллярной гетерогенности

Вывалы и ветровально-почвенные комплексы как неотъемлемые части малонарушенных лесных сообществ разносторонне изучены (Мамаев, 1974; Скворцова и др., 1983; Строганова и др., 1985; Васенев, Просвирина, 1988; Стороженко, 1990; 2001 а, б; Рипа, 1997; Самохина, 1997; Широков, 1998; Бобров и др., 1999; Niemela, Renvall, 1994; Ulanova, 2000).

В качестве примеров рассмотрены особенности структуры и развития ВПК в елово-пихтово-буковых лесах Карпат (Рипа, 1997) и в пихто-ельниках липовых Нижегородского Заволжья (Широков, 1998; Широков и др., 2001).

В елово-пихтово-буковых лесах Карпат описаны 4 стадии развития ВПК.

1. Возраст ВПК – 1–2 года. Разложение древесины отсутствует или оно началось с поселения сумчатых и несовершенных грибов. Форма ствола, почвенного кома и кора сохранены. На стволе начинают селиться мохообразные и травы.

2. Возраст ВПК 3–40 (50) лет. Начинается разложение древесины базидиальными грибами, опадение коры и осыпание почвенного кома. Кроме мхов, на стволе могут поселяться сосудистые растения (травы, кустарники и деревья).

3. Возраст ВПК 40 (50) – 120 лет. Древесина сильно разложилась, стала трухлявой, вся (или почти вся) покрыта мхами и травами. Кора полностью опала, почвенный ком полностью осыпался.

4. Возраст ВПК 120–300 лет. Древесные остатки полностью минерализованы. Положение ствола и почвенного кома угадывается по микроповышениям.

По мере развития ВПК размеры бугров и западин изменяются (табл. 6.12).

Подрост разных видов деревьев приурочен к разным элементам ВПК. *Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, A. platanoides* появляются на разных эле-

Таблица 6.12

Средние размеры некоторых элементов ветровально-почвенных комплексов в елово-пихтово-буковом лесу Карпатского национального парка (Рипа, 1997, с изменениями)

Этап развития ВПК	Элемент ВПК	Число изученных ВПК	Высота/глубина, см	Диаметр, см	Толщина подстилки, см	ОПП яруса С, %
1	Бугор	8	268	375		1
	Яма	6	95	285	1,4	2
2	Бугор	10	114	236		27
	Яма	10	59	229	2,3	20
3	Бугор	9	88	208		23
	Яма	9	43	197	3,0	27
4	Бугор	3	65	180		55
	Яма	3	25	183	3,2	40

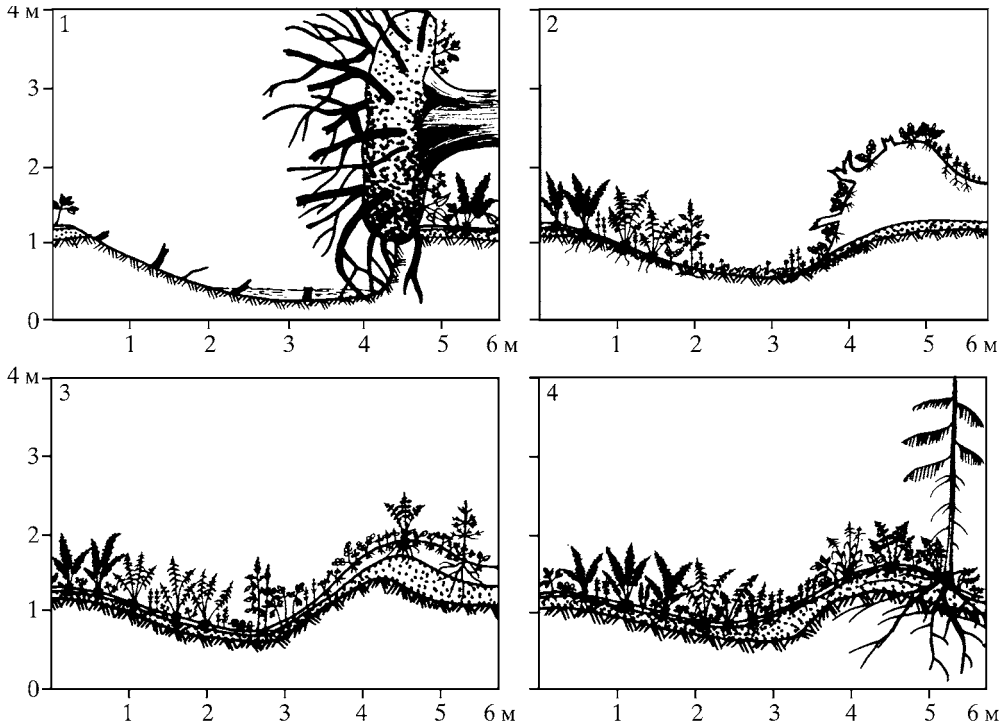


Рис. 6.18. Схема развития напочвенного покрова на микросайтах вывалов (стадии 1–4 – пояснения в тексте) на примере пихто-липо-ельника Нижегородского Заволжья.

ментах ВПК, но преобладают на ненарушенной вывалом почве; подрост *Abies alba*, и *Sorbus aucuparia, Sambucus racemosa* встречается на всех элементах ВПК, предпочтение отдается валеж и ненарушенной почве (пихта); подрост *Picea abies, Ulmus glabra, Salix caprea* и *Betula pendula* найден только на вывальных буграх (рис. 6.18).

На вывальных буграх число видов трав минимальное на первой стадии развития, максимальное – на второй и несколько меньшее – на третьей и четвертой стадиях (табл. 6.13). Виды, встречающиеся на вывальных буграх:

1) только на первых двух стадиях зарастания – *Geranium robertianum, Chrysosplenium alternifolium* и *Cardamine amara*;

2) только на третьей стадии зарастания – *Calamagrostis arundinacea, Dryopteris carthusiana, Dryopteris expansa, Galium odoratum, Mycelis muralis, Poa nemoralis, Urtica dioica* и *Veronica chamaedrys*;

3) только на четвертой стадии зарастания – *Dentaria bulbifera, Dryopteris filix-mas* и *Rubus hirtus*;

4) на всех стадиях зарастания – *Dentaria glandulosa* и *Rubus idaeus*.

На стенках вывальных ям на первой стадии зарастания отмечены только два вида: *Oxalis acetosella* и *Dentaria glandulosa*, последний встречается чаще. На второй и третьей стадии зарастания число видов трав значительно больше, чем на первой; кроме *Oxalis acetosella* и *Dentaria glandulosa* здесь наиболее часто встречаются *Rubus idaeus* и *Athyrium filix-femina*. На послед-

Таблица 6.13

Число видов сосудистых трав (А) и мхов (Б), встречающихся на разных элементах ВПК в елово-пихтово-буковом лесу Карпатского национального парка (Рипа, 1997)

Класс возраста вывала	Вывальный бугор		Вывальная яма (стенка)		Ствол вывального дерева (валежина)	
	А	Б	А	Б	А	Б
1	9	20	2	–	4	14
2	24	19	17	–	7	17
3	13	10	17	–	4	8
4	14	6	12	–	–	–

ней стадии видов несколько меньше, чем ранее, но наиболее часто встречаются все те же виды.

В вывальных ямах (западинах) обнаружены виды, которые встречаются на протяжении всех стадий зарастания – *Oxalis acetosella* и *Dentaria glandulosa*; только на средних стадиях зарастания – *Cardamine amara, Dryopteris expansa, Geranium robertianum, Stellaria nemorum, Fragaria vesca, Ranunculus repens, Urtica dioica, Stachys sylvatica* и *Viola reichenbachiana*; только на последних стадиях зарастания – *Impatiens noli-tangere*. На валеже травы поселяются достаточно редко и число видов мало. На первой стадии на стволе появляются *Rubus idaeus, Petasites albus, Dryopteris carthusiana* и *Luzula luzuloides*. На второй стадии чаще других встречается *Oxalis acetosella*, на третьей – *Oxalis acetosella* и *Athyrium filix-femina*. Вне вывалов, на ненарушенной почве, чаще других видов отмечены *Rubus idaeus, Galeobdolon luteum, Oxalis acetosella* и *Athyrium filix-femina* и *Dentaria glandulosa*.

Сравнение наборов видов разных элементов ВПК на разных этапах развития с помощью коэффициента сходства Жаккара (табл. 6.14) показали, что на начальных этапах зарастания все элементы ВПК сильно отличаются по видовому составу друг от друга, особенно резко различается видовой состав бугров и ям; эти различия нивелируются по мере развития элементов ВПК (Рипа, 1997). На разных элементах ВПК растет 30 видов зеленых мхов. Девять видов встречается только на вывальных буграх, один вид – только на валеже, а остальные – на вывальных буграх и валеже одновременно (см. табл. 6.13). По мере развития ВПК число видов мхов уменьшается. Мхи поразному заселяют вывальные бугры и валеж.

Некоторые виды мхов встречаются только на первых стадиях зарастания бугра, среди них *Dicranodontium denudatum* и *Tetraphis pellucida* встречаются наиболее часто. Только на средних стадиях зарастания отмечены три вида: *Plagiochila porelloides, Pogonatum aloides* и *Isothecium alopecuroides*. *Plagiomnium cuspidatum* встречается только на последних стадиях зарастания вывального бугра. На всех стадиях существования ВПК на вывальных буграх обнаружены три вида: *Atrichum undulatum, Dicranella heteromalla* и *Plagiothecium cavifolium*, первый из этих видов встречается наиболее часто.

На валеже число видов мхов сначала немного увеличивается, затем по мере разложения древесины уменьшается. На первой стадии развития чаще других видов встречается *Dicranodontium denudatum*. Реже, и только на первой стадии встречаются *Polytrihastrum alpinum, Plagiochila porelloides* и *Eurhynchium angustirete*; только на третьей стадии – *Brachythecium rutabulum*;

Таблица 6.14

Показатели флористического сходства (коэффициент Жаккара) элементов ветровально-почвенного комплекса разных стадий развития и ненарушенной вывалами поверхности (Рипа, 1997)

Элемент ВПК			Яма			Комель				Ствол			Вне вывалов
	Стадии развития ВПК		2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	
		*N**	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Яма	1	*1*	0,27	0,23	0,31	0,63	0,18	0,33	0,23	0,40	0,42	0,63	0,19
	2	*2*		0,54	0,48	0,26	0,45	0,54	0,43	0,25	0,43	0,32	0,47
	3	*3*			0,71	0,27	0,42	0,56	0,62	0,21	0,45	0,33	0,59
	4	*4*				0,29	0,33	0,65	0,64	0,28	0,53	0,47	0,48
Комель	1	*5*					0,21	0,32	0,27	0,50	0,38	0,56	0,23
	2	*6*						0,46	0,46	0,24	0,26	0,21	0,35
	3	*7*							0,56	0,30	0,53	0,39	0,43
	4	*8*								0,21	0,39	0,33	0,53
Ствол	1	*9*									0,27	0,36	0,14
	2	*10*										0,64	0,33
	3	*11*											0,28

N^* – номер площадки.

Atrichum undulatum, Dicranella heteromalla и *Plagiothecium cavifolium* встречаются на всех стадиях развития ВПК.

Аналогичные стадии развития ВПК описаны в пихто-ельниках липовых Нижегородского Заволжья (см. рис. 6.18). Характеристики этих стадий во многом сходны с таковыми в елово-пихтово-буковых лесах Карпат, но отличаются в деталях описания особенностей микроэкотопов и по наборам видов.

Стадия 1 – "свежеобразовавшийся вывал". В образовавшейся от вывала западине скапливается вода; растительность, подстилка и гумусовый горизонт отсутствуют. Бугор (образованный прикомлевой частью и вывернутой корневой системой) осыпается, на нем сохраняются отдельные особи растений, произраставшие здесь до образования вывала.

Стадия 2 – "начало заселения растениями". Дно западины изредка (в период дождей) подтопляется и зарастает мхами – *Marchantia polymorpha, Plagiomnium sp., Climacium dendroides*. По краям западины появляются влаголюбивые нитрофильные виды: *Filipendula ulmaria, Athyrium filix-femina, Matteuccia struthiopteris, Impatiens noli-tangere*. Бугор активно зарастает *Cardamine impatiens*. Иногда появляются проростки и ювенильные растения хвойных видов.

Стадия 3 – "активная гумификация древесины". Моховой покров в западине сменяется влаголюбивыми сосудистыми растениями: *Filipendula ulmaria, Athyrium filix-femina, Equisetum sylvaticum, Myosotis palustris*, местами развивается *Glechoma hederacea, Chrysosplenium alternifolium*. Бугор заселяет-

Рис. 6.19. Видовой состав напочвенного покрова в различных микросайтах ВПК (по Т.Ю. Минаевой, см. Smirnova et al., 1995).

ся бореальным мелкотравьем – *Oxalis acetosella, Viola selkirkii*, местами *Dryopteris cartusiana* и *D. expansa*, а также проростками хвойных видов.

Стадия 4 – "стабилизация". Происходит окончательная гумификация колоды и формируется мощный слой гумусового горизонта из разложившейся древесины корневой системы. Как в западине, так и на бугре полностью отсутствуют виды первых стадий. В западине преобладают крупные папоротники. На бугре бореальное мелкотравье вытесняется видами неморальной лесной группы.

В неморально-бореальных ельниках с липой в Центрально-лесном биосферном заповеднике на разных элементах одного ВПК совместно растут экологически и эколого-ценотически контрастные виды (рис. 6.19): *Sphagnum girgensohnii* (бореальный мезогигрофит), *Vaccinium myrtillus* (бореальный мезофит), *Urtica dioica* (нитрофильный мезофит) и *Mercurialis peren-*

Таблица 6.15

Продолжительность (годы) гумификации валежа разных видов деревьев в пихто-ельниках с липой бореально-неморальных Нижегородского Заволжья

Виды	Стадии гумификации							Всего, лет
	0	1	2	3	4	5	6	
Picea abies	2–3	5–8	5–6	5–6	5–6	5–6	5–6	30–35
Abies sibirica	2–5	8–10	5–6	5–6	5–6	5–6	5–6	35–40
Tilia cordata	1–2	5–8	5–6	5–6	5–6	5–6	5–6	30–35

nis (неморальный мезофит) и др. (Смирнова и др...., 1990; Сукцессионные процессы ..., 1999).

Процессы изменения совокупностей видов на конкретных элементах (микросайтах) ВПК на разных стадиях его развития можно, видимо, трактовать как микросукцессии; именно они определяют стабильность видового состава квазиклимаксового сообщества в целом.

Крупный валеж (стволы упавших деревьев, колоды) – элемент ВПК, которому посвящено наибольшее число работ, в связи с его значительной ролью в возобновлении видов деревьев и в поддержании общего биоразнообразия (Скворцова и др., 1983; Стороженко, 1990; 2001 а, б; Самохина, 1997; Широков, 1998; Махатков, 1991; Бобров и др., 1999; Спирин, Широков, 2002; Niemela, Renvall, 1994). Достаточно дискуссионен вопрос скорости гумификации колод. Длительность гумификации валежа оценивается по-разному, максимальные сроки – 150 лет (Скворцова и др., 1983; Стороженко, 1990; 2001 а, б; Niemela, Renvall, 1994). В условиях южнотаежных пихто-ельников липовых Нижегородского Заволжья полное разложение валежа ели происходит за 25–40 лет (табл. 6.15) (Широков и др., 2001; Спирин, Широков, 2002).

Активная деструкция и гумификация древесины обусловлена деятельностью комплекса грибов. Многие антропогенные воздействия подавляют этот комплекс: переуплотнение подстилки в процессе выпаса и рекреации сокращают число подстилочных видов и численность их популяций; периодические (даже очень редкие) низовые пожары приводят к стерилизации оснований стволов деревьев и верхних слоев почвенного субстрата, что изменяет видовой состав и численность ксилотрофных и подстилочных видов; сильное изреживание древостоев рубками ухода и санитарными рубками нарушает среду сообщества, что приводит к снижению численности грибов и т.д.

Схема динамики населения валежин (включая грибы, мхи, сосудистые растения) в процессе их деструкции и гумификации, приведена на рис. 6.20, выделено семь стадий (Спирин, Широков, 2002).

Стадия 0. На упавшем стволе (0–2 года) имеется кора и ветви. Механические свойства древесины такие же, как и у живого дерева. Сосудистые растения отсутствуют (могут встречаться проростки ели, но они быстро погибают). Начинается заселение патогенными грибами – *Fomitopsis pinicola*, *Heterobasidion annosum* и др. Моховой покров представлен только эпифитными видами, которые присутствовали до падения дерева: *Ortodicranum montanum, Dicranum scoparium*, *Ptilidium pulcherrimum*, виды родов *Eurhynchium*

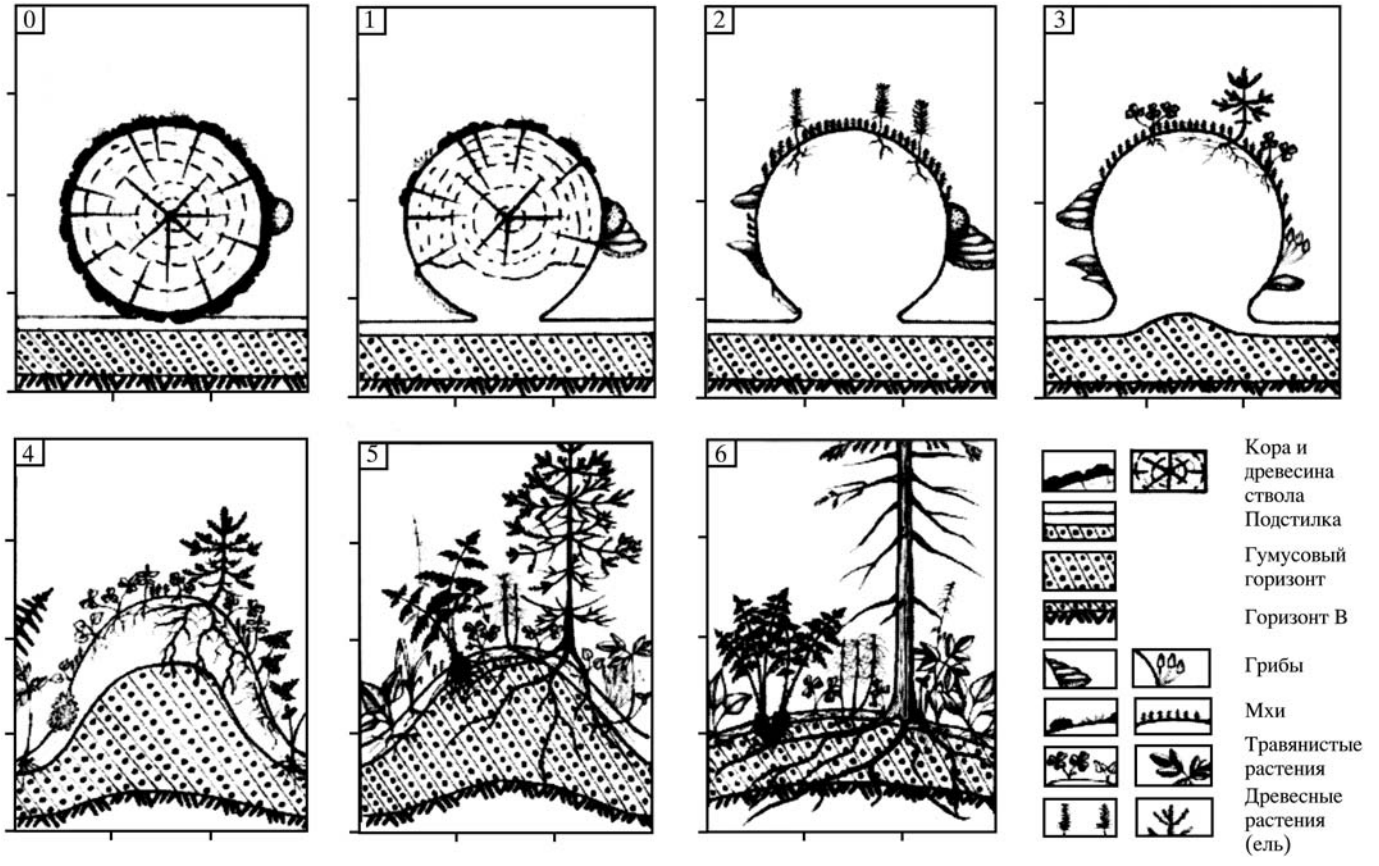


Рис. 6.20. Схема стадий гумификации валежа (стадии 0–6 – пояснения в тексте)

и *Plagiothecium*. Состав мохового покрова варьирует в зависимости от вида дерева и локализуется, главным образом в прикомлевой зоне.

Стадия 1 – "начало деструкции" (5–10 лет после падения дерева). Частично отслаивается кора; ветви, поддерживающие колоду, распадаются. Древесина на нижней стороне ствола, где поселяются пионерные грибы-ксилотрофы – *Phellinus ferrugineo-fuscus* и др. – изменяет свои механические свойства (становится более рыхлой). Сосудистые растения отсутствуют (могут появляться и отмирать проростки ели). Патогенные виды трутовиков (отмеченные на предыдущей стадии) продолжают свое развитие. К концу стадии появляются ксилотрофы и на боковых поверхностях ствола (*Fomitopsis rosea*). Начинается инвазия на ствол зеленых мхов, в основном, это *Callicladium haldanianum,* несколько реже *Brachythecium salebrosum* и печеночников (*Lophocolea heterophylla, Ptilidium pulcherrimum*), общее проективное покрытие (ОПП) достигает 5–10%. На участках с повышенным увлажнением (в пихтово-ельниках приручьевых) процесс гумификации, а следовательно, и заселение мхами, начинается значительно раньше (примерно через 2 года). Приуроченность видов мхов к разрушающимся стволам тех или иных видов деревьев практически не выражена, однако древесина лиственных деревьев быстрее разрушается и, соответственно, быстрее заселяется мхами, но они и быстрее вытесняются на более поздних стадиях разложения сосудистыми растениями. Исключение представляет береза, гладкая кора которой плохо заселяется мхами. Всего на данной стадии отмечено 12 видов мхов.

Стадия 2 – "стадия интенсивной деструкции древесины" (10–15 лет после падения ствола). Кора частично сохраняется, ствол полностью опускается на землю. Древесина теряет прежние механические свойства (становится рыхлой, легко расслаивается). На верхней стороне ствола начинается интенсивный процесс гумификации. Пионерные виды трутовиков сменяются комплексами видов: *Fomitopsis rosea* сменяется на *Skeletocutis odora* и *Phlebia centrifuga*; *Heterobasidium annosum* сменяется на *Junghuhnia collabens* и *Dichostereum boreale*; *Fomitopsis pinicola* сменяется на *Pycnoporellus fulgens* и *Phellinus weirii*. Мхи достигают максимального развития (общее проективное покрытие 50–60%); доминируют *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum, Callicladium haldanianum,* характерно участие *Sanionia uncinata, Brachythecium oedipodium*, *B. reflexum*, *B. starkei*, *Campylium sommerfeltii*, *Hylocomium splendens*. Именно на данной стадии разложения формируются идеальные условия увлажнения и освещения для развития мхов, у большинства видов интенсивно развиваются спорогоны. На участках с повышенным увлажнением, кроме перечисленных выше видов мхов, присутствуют *Leptodictyum riparium, Drepanocladus aduncus, Calliergon cordifolium* и др. Всего отмечено 27 видов мхов. Характерно появление сосудистых растений: проростков ели (проективное покрытие до 10%) и отдельных особей бореального мелкотравья (*Oxalis acetosella, Viola selkirkii*).

Стадия 3 – "стадия полной деструкции древесины" (15–20 лет после падения ствола). Древесина легко крошится и окрашена в красно-бурый цвет. Ксилотрофные макромицеты максимально разнообразны по жизненным формам. Преобладают виды с эфемерными базидиомами и слабо выраженными деструктивными свойствами – *Oligoporus stipticus*, *Leptoporus mollis*, *Physisporinus sanguinolentus*, *Rigidoporus crocatus*, *Asterodon ferruginosus*. Проективное покрытие мхов значительно снижается в результате конкуренции

с бореальным мелкотравьем. Оно составляет не более 25–35%. Основные доминанты среди мхов сохраняют свое положение, но в целом повышается роль типично эпигейных видов: на стволах поселяются *Polytrichum commune*, *Rhodobryum roseum*, *Climacium dendroides* и др., характерно присутствие *Tetraphis pellucida* и *Plagiochila porelloides*, только на данной стадии разложения отмечается *Plagiothecium cavifolium*. На участках с повышенным увлажнением характерно присутствие видов рода *Rhizomnium*. Всего отмечено 25 видов. Общее проективное покрытие сосудистых растений составляет 25–30%, среди них доминирует *Oxalis acetosella*, ее проективное покрытие 15–20%. Сосудистые травы представлены видами бореальной лесной группы (бореальное мелкотравье – *Gymnocarpium dryopteris, Oxalis acetosella, Viola selkirkii*), появляются ювенильные особи папоротников (*Dryopteris expansa* и *D. cartusiana*). На этой стадии продолжается развитие ели (ее проективное покрытие достигает 10–15%), появляются единичные проростки пихты, рябины, вяза.

Стадия 4 – "окончание гумификации" (20–25 лет после падения ствола). Нижняя часть разложившейся колоды слабо отличима от гумусового горизонта, лишь верхний слой (мощность 10–15 см) имеет структуру слежавшейся подстилки. Ксилотрофные макромицеты отсутствуют. Общее проективное покрытие (15–20%) и набор видов мхов меньше, чем на предыдущей стадии. Наряду с *Plagiomnium cuspidatum* доминируют *P. medium* и *Mnium stellare*, на боковых сторонах колоды развивается *Plagiothecium laetum*, окончательно выпадают эпифитные виды. Всего на этой стадии отмечено 22 вида мхов. Из сосудистых растений на этой стадии присутствуют имматурные особи ели (проективное покрытие до 25%), продолжается развитие особей указанных выше деревьев и кустарников. Бореальное мелкотравье начинают вытеснять крупные папоротники – *Dryopteris expansa, D. cartusiana* (их проективное покрытие до 10–15%), доминирующая роль кислицы снижается (проективное покрытие не более 10%). Появляются *Carex rhizina* и всходы *Rubus idaeus*. Общее проективное покрытие яруса С не более 40–50%.

Стадия 5 – "стадия земляного вала" (25–30 лет после падения ствола). В травостое формируется комплекс, существовавший до образования вывала (преобладают крупные папоротники – *Dryopteris expansa, D. carthusiana*, неморальные лесные виды *Aegopodium podagraria, Pulmonaria obscura, Equisetum pratense, Stellaria holostea, Ajuga reptans* и др.). Общее проективное покрытие трав до 70%. Моховой покров полностью изреживается (проективное покрытие не более 3%), присутствуют виды родов *Plagiomnium, Eurhynchium, Brachythecium rutabulum*. Только на этой стадии отмечены *Cirriphyllum piliferum* и виды рода *Fissidens*. Всего отмечается 16 видов мхов.

Стадия 6 – "стадия сглаживания земляного вала" (30–40 лет после падения дерева).

Приведенные сведения по разложению стволов после падения характерны для одиночного вывала с площадью окна в пологе древостоя до 200 кв.м. В окнах большего размера (от 400 кв.м и более) развитие происходит медленнее вследствие сильного локального изменения лесной фитосреды (режимов освещения, влажности и температуры).

В различных работах дискутируется, какое количество валежа и какие стадии разложения характерны для квазиклимаксовых лесов. Сравнение сообществ разной степени нарушенности, определенной по состоя-

нию растительности, почвенного покрова и по документам об истории природопользования, позволило сформулировать следующие предварительные критерии квазиклимаксовых и субклимаксовых лесов по характеристикам валежа:

присутствие валежин всех стадий разложения примерно в равных соотношениях;

покрытие почвы валежом 5–10% (Ярошенко, 1999).

Полное отсутствие валежа свидетельствует об интенсивной хозяйственной деятельности (сбор древесины населением, практиковавшийся в хвойно-широколиственных лесах до 60–80-х годов XX столетия), большое количество валежа, обычно одной стадии разложения, – о естественном развале первого поколения леса после массового нарушения (сплошной рубки, верхового пожара, распашки).

Таким образом, рассматривая процесс образования ВПК и связанную с ним динамику напочвенного покрова, следует отметить наличие ярко выраженного комплекса микросайтов, характеризующихся существенными различиями условий местообитания. Совокупность микросайтов в квазиклимаксовом сообществе формирует гетерогенность пространственной структуры напочвенного покрова и обусловливает возможность сосуществования видов различных эколого-ценотических групп.

* * *

Обзор литературы и собственные исследования фрагментов квазиклимаксовых хвойно-широколиственных лесов показал, что в настоящее время, вне средопреобразующего воздействия животных эдификаторов, гетерогенность спонтанно развивающихся лесных сообществ поддерживается на двух уровнях организации: на внутриценотическом в результате циклической смены парцелл темнохвойных и широколиственных видов деревьев и на внутрипарцеллярном за счет микросукцессионных процессов в растительном покрове разных элементов ВПК.

Высокое видовое и структурное разнообразие квазиклимаксовых хвойно-широколиственных лесов и их малая доля в лесном покрове неморально-бореальных лесов вызывает необходимость рассматривать их как резерваты биологического разнообразия.

На современном этапе развития представлений о мозаичной организации и спонтанной динамике восточноевропейских неморально-бореальных лесов существует несколько актуальных задач, решение которых могло бы значительно усовершенствовать наши представления о потенциальной растительности в условиях современного климата. Это следующие задачи:

• разработка алгоритма поиска малонарушенных лесных массивов на основе синтеза экспертного опыта, лесотаксационных данных и аэро- и космических снимков;

• организация планомерного выявления рефугиумов малонарушенных хвойно-широколиственных лесов;

• анализ функциональных связей между разными признаками организации рефугиумов малонарушенных сообществ,

• придание любым фрагментам хвойно-широколиственных лесов статуса резервата биологического разнообразия и отнесение их к особой категории ООПТ.

6.3. Структура лесных катен в полосе неморально-бореальных лесов

6.3.1. Общие представления о катенах

Любую территорию можно представить как совокупность бассейнов малых рек и ручьев в сочетании с поймами средних и крупных рек. Поскольку закономерности размещения лесного покрова наиболее четко проявляются именно в пределах малых речных бассейнов, то эту единицу земной поверхности можно рассматривать в качестве элементарной при изучении структуры лесного покрова. Подразделение территории на малые речные бассейны и исследование распределения лесного покрова в их пределах позволяет вскрыть закономерности взаимосвязей лесного покрова с геоморфологическими, литологическими и гидрологическими характеристиками земной поверхности.

Территория любого речного бассейна имеет четкую вертикальную структуру: наиболее возвышенные участки водораздельных пространств (здесь проходит граница соседних бассейнов), пологие участки водоразделов, речные террасы и заливаемые весенними водами пойма или днище водотока. Такая упорядоченная последовательность участков получила название катены (от лат. katena – цепь).

Понятие катены впервые было предложено в почвоведении (Milne, 1935), а затем получило дальнейшее развитие в геохимическом ландшафтоведении, благодаря работам М.А. Глазовской и ее последователей (Ландшафтно-геохимические основы..., 1989). Термин "катена" сначала использовался только для обозначения комплекса почв, последовательно сменяющих друг друга от водораздела до водотока (почвенная катена, см. Урусевская, 1990). М.А. Глазовская и ее последователи предложили термин "геохимическая катена" для обозначения сменяющих друг друга ландшафтных образований, которые были названы элементарными ландшафтами. Тем самым подразумевалось, что все составляющие элементарных ландшафтов изменяются вполне согласованно в пределах катены. Однако, развитие таких смежных наук как геоботаника, ландшафтоведение, геоэкология и использование методов послойного картографирования природных объектов привело к необходимости раздельного анализа и последующего совмещения таких сложных образований, какими являются ландшафты. Слоистый характер и полимасштабная вертикальная дифференциация географической оболочки выступают как важнейшие закономерности ее строения (Ласточкин, 1995). Эти закономерности приводят к необходимости анализа ландшафтных единиц как совокупности налегающих друг на друга слоев (абиотических и биотических), у которых границы элементов совпадают в разной степени. Такой подход требует формирования понятийного аппарата и терминов для абиотических и биотических слоев. Нам представляется логичным оставить термин "*геокатена*" за абиотическим (геосистемным) слоем и относить его к элементам земной поверхности. Термин "*фитокатена*" предложен А.Е. Катениным (1988) и С.С. Холодом (1991) для характеристики растительного покрова геокатены. Фитокатена как последовательность сообществ, располагающихся по гидрохимическому стоку (в соответствии с то-

пографическим положением сообществ), может рассматриваться в качестве одной из наиболее распространенных форм упорядоченной неоднородности растительного покрова. При анализе почвенного покрова можно использовать термин "*педокатена*" (почвенная катена). В том случае, когда (в той или иной мере, прямо и косвенно) анализируются биотические и абиотические слои, мы используем общий термин – "*катена*".

Представления о структуре биотических и абиотических слоев катены может быть получено путем обобщения данных, полученных на экологических профилях, пересекающих речной бассейн. Характеристика основных типов малых речных бассейнов на основе исследования катен позволяет составить наиболее полное представление о современной лесной растительности анализируемой территории и об ее экотопической обусловленности. Это, в свою очередь, дает возможность высказать предположение о потенциальной растительности основных типов малых речных бассейнов. Следует особо подчеркнуть, что эти представления следует рассматривать как сугубо предварительные, поскольку в настоящее время проведено недостаточно исследований о восстановлении исходных свойств экотопов в ходе восстановительных сукцессий.

В пределах неморально-бореальной полосы к настоящему времени структура катен наиболее подробно изучена в подтаежной зоне.

6.3.2. Основные типы катен неморально-бореальной полосы

Опыт изучения лесного покрова в неморально-бореальной полосе показал, что для понимания основных закономерностей его структуры весьма эффективным методом является ординация катен в экологическом пространстве по ведущим факторам среды. При этом в качестве интегральной оценки факторов среды используют видовой состав самого лесного покрова (балловые оценки по экологическим шкалам), одновременно привлекают данные о непосредственно измеренных параметрах (Заугольнова, 1997, 1999; Заугольнова и др., 2000 а, б). Таким образом, катену можно характеризовать на основе совокупности экологических режимов, которые формируются при взаимодействии рельефа и литологической структуры земной поверхности с растительным покровом.

Для зоны подтаежных лесов, наиболее значимыми факторами дифференциации лесного покрова в пределах катены оказываются кислотность (pH) и увлажнение (Hd) почв. Диапазон этих показателей связан с характером абиотических составляющих среды (литологическая структура территории и положение в рельефе, определяющие степень дренажа), а варьирование в пределах этого диапазона – как с мезо- и микрорельефом земной поверхности, так и с биотическими составляющими (главным образом, с влиянием доминантов древесного полога).

На основе характеристики экологического пространства по факторам увлажнения и кислотности в пределах подтаежной зоны выявлены четыре основных типа катен.

Катена "полночленного типа". Определение диапазонов анализируемых экологических факторов (Hd и pH) в экотопах этой катены показало, что они максимальны по сравнению с экотопами катен других типов в пределах

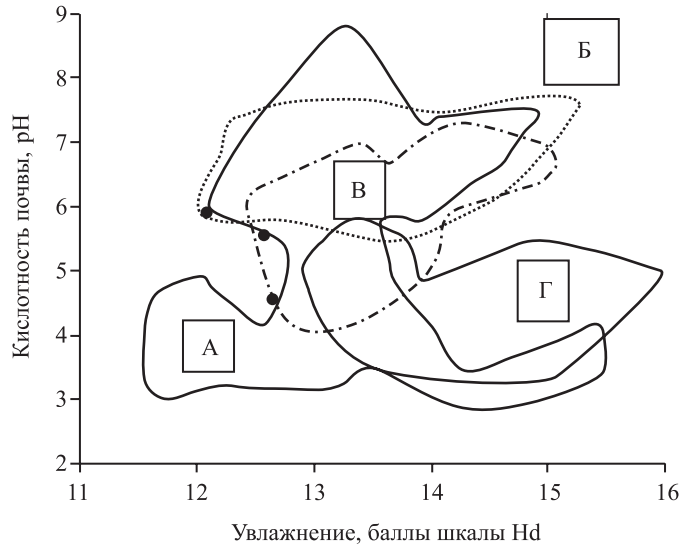


Рис. 6.21. Экологическое пространство основных типов катен.
Тип катены: А – полночленный, Б – нейтральный, В – промежуточный, Г – кислый.

неморально-бореальной полосы: диапазон pH 3,0–8,5 единиц, диапазон Hd 11,7–17,0.

Эти диапазоны характеризуют практически полностью основное экологическое пространство (рис. 6.21, А), где возможно существование лесного покрова в подтаежной зоне. Этот тип катен характерен для ландшафтов зандровых и водно-ледниковых равнин, а также обширных песчаных речных террас крупных и средних рек.

Почвенный покров близок к такому типу почвенных катен, который определен для аналогичных ландшафтов южной тайги как подчиненно-гидроморфный дерново-подзолистый, болотный (Урусевская, 1990). В качестве основного фактора дифференциации в такой почвенной катене автор называет глубину залегания грунтовых вод. Катена включает дерново-подзолистые почвы на дренированных участках водоразделов, а при подстилании известняками – дерново-карбонатные, на плоских участках водоразделов при замедленном дренаже – дерново-подзолисто-глеевые, реже торфяные, а в поймах малых рек – дерново-аллювиальные. В пределах этого типа катен существуют варианты с разной степенью выраженности олиготрофных и мезотрофных экотопов, занятых болотами. Такой тип катен описан в Приокско-Террасном заповеднике, он также представлен в заповеднике “Брянский лес”.

Катена “нейтрального типа”. В сообществах катены этого типа диапазон pH у́же, чем в сообществах предыдущего типа катен, и характеризуется значениями, приближающимися к нейтральным (от 5,8 до 7,5 единиц), а диапазон увлажнения 12–15 (рис. 6.21, Б). Катена этого типа свойственна хорошо дренированным моренным ландшафтам, особенно тем, которые залегают на известняках или доломитах. Однако подобный тип катен может формироваться и при подстилании другими типами дочетвертичных отложений (например, юрскими глинами с прослойками песков). Такой вариант катен широко представлен в южном Подмосковье и может проявляться в двух вариантах.

1. На моренных равнинах с подстиланием известняками, с выровненным рельефом и близким залеганием грунтовых вод. Здесь автоморфные местообитания постоянно перемежаются с гидроморфными (слабо проточными переувлажненными понижениями, занятыми эутрофными и мезотрофными болотами). Эутрофные болота образуются вокруг ручьев со слабым стоком, а мезотрофные служат истоками малых рек и ручьев. Экологическое пространство этой катены смещено в сторону более влажных местообитаний с показателями кислотности, близкими к 7; этот вариант отмечен в Чеховском районе Московской области (окрестности п. Дубна).

2. На моренных равнинах с преобладанием автоморфных местообитаний при наличии холмов-камов с глубоким залеганием грунтовых вод. Этот вариант катены выявлен (рис. 6.21 Б) на основе материалов, собранных В.Н. Коротковым в Ленинском районе Московской области (Коротков, 2000). Педокатена в этом районе характеризуется как подчиненно-полугидроморфная овражно-балочная (Урусевская, 1990), для нее характерно практическое отсутствие болотно-торфяных почв. Основной фактор дифференциации почвенного и растительного покрова – перераспределение поверхностных вод.

Катена "промежуточного типа". Диапазон pH от 4,3 до 7,5, а увлажнение изменяется в диапазоне 12–15 баллов (рис. 6.21, В). Характерна для умеренно дренированного полого-волнистого моренного ландшафта с диапазоном высот 20–25 м по отношению к водотоку. Этому типу соответствует подчиненно-гидроморфный дерново-подзолисто-болотный тип педокатен (Урусевская, 1990), где сочетаются дерново-подзолистые почвы водоразделов и склонов террас, дерново-подзолистые-глеевые – у их подножия, и торфянисто-перегнойно-глеевые – в низинах с мезотрофными и эутрофными болотами.

Катена "кислого типа". Диапазон pH от 3,5 до 6 (рис. 6.21, Г), с увлажнением 13–16 баллов. Отмечена на слабо дренированных моренных равнинах с покровными суглинками и охарактеризована на примере бассейна р. Тома на юге Костромской области (Заугольнова, 2000 б). Педокатена – подчиненно-гидроморфная дерново-подзолисто-болотная (Урусевская, 1991). В катене этого типа гидроморфные местообитания встречаются гораздо чаще, чем в нейтральном и промежуточном типе и могут занимать обширные площади; они представлены болотами преимущественно мезотрофного типа, но встречаются и небольшие олиготрофные болота.

6.3.3. Структура лесного покрова в катенах разного типа

Представление об эколого-ценотических комплексах

Растительный покров катены (т.е. фитокатена) включает набор фитохор, т.е. территориальных единиц растительного покрова в пределах катены. Фитохоры можно выделять как по признакам земной поверхности (например, в границах экотопов, различающихся по рельефу, типу почвообразующих и подстилающих пород), так и по признакам самой растительности.

Для этих целей обычно используют следующие признаки (см. раздел 4.5):

- доминирование видов в разных ярусах,
- группы диагностических видов с высоким постоянством,
- соотношение эколого-ценотических групп видов.

Совместное использование всех перечисленных признаков позволяет составить более полное представление о структуре и динамике лесного покрова катен.

Распределение лесного покрова в катенах разного типа определяется тем набором экологических режимов, которые способны поддерживать составляющие ее экотопы. Связь между составом покрова и свойствами экотопов легче наблюдать, если сообщества типизируются по соотношению экологически сходных групп видов (эколого-ценотических комплексов). Практика работы в лесах неморально-бореальной полосы позволила выявить следующие *эколого-ценотические комплексы* (ЭЦК) лесной растительности:

1. Неморальный (Nm) – в составе сообществ преобладает группа неморальных видов, экологическая амплитуда которых по кислотности сдвинута в сторону высоких значений pH. Большинство этих видов является диагностическими для класса *Querco-Fagetea*. Участие бореальных видов не превышает 15%.

2. Бореальный (Br) – преобладают виды бореальной группы, многие виды этого комплекса характеризуют класс *Vaccinio-Piceetea*. Участие бореальных видов более чем в два раза превосходит участие неморальных.

3. Неморально-бореальный (Nm-Br) – содоминируют неморальные и бореальные лесные виды; соотношение неморальных к бореальным колеблется от 1 до 0,5.

4. Неморально-нитрофильный (Nm-Nt) – в его составе содоминируют неморальные и нитрофильные (30–50%) лесные виды с высокой требовательностью к богатству почв и увлажнению.

5. Неморально-бореально-боровой (Nm-Br-Pn) – в составе комплекса содоминируют все три группы лесных видов, т.е. их соотношение относительно уравновешено.

6. Бореально-боровой (Br-Pn) – в нем содоминируют бореальные и боровые лесные виды при низком участии неморальных (или практически полном отсутствии).

7. Бореально-олиготрофно-болотный (Br-Olg) – преобладают виды, характерные для застойного увлажнения в сочетании с высокой кислотностью (растения олиготрофных болот); в состав этого комплекса также входит небольшое число бореальных видов.

8. Нитрофильно-болотный (Nt-Wt) – содоминируют нитрофильные и травянистые болотные виды, приспособленные к повышенному увлажнению и среднему уровню кислотности.

В этих комплексах в состав групп неморальных, бореальных, боровых и нитрофильных (ольшанниковых) включены только собственно лесные виды, которые господствуют в современных лесах с сомкнутым пологом древостоя, без окон естественного происхождения. Опушечные виды рассматриваются отдельно, так как они обычно маркируют сообщества с хорошо выраженной или с формирующейся gap-mosaic. Иногда заметное участие опушечных (особенно нитрофильных) видов в сообществах может свидетельствовать об антропогенных нарушениях, например таких, как выборочные, санитарные рубки или рубки ухода, особенно если в светлых участках леса остается много гниющей древесины. Однако, в таких случаях опушеч-

ная группа включает преимущественно виды R- стратегии. Участие луговых видов в лесных сообществах обычно маркирует антропогенные нарушения; оно максимально в выпасаемых лесах.

Распределение эколого-ценотических комплексов видов в составе лесного покрова катен

Каждый из этих комплексов занимает свою часть экологического пространства и определенное место в катене того или иного типа.

В катенах всех выделенных типов центральную часть экологического пространства занимает Nm-Br комплекс (рис. 6.22, *1*). В неморально-бореальной полосе он характеризует зональную растительность и встречается в катенах всех типов на водораздельных территориях и склонах террас. Наименьшую роль он играет в катене "нейтрального типа", где его фрагменты присутствуют на слабо дренированных склонах и в их основании, где задерживаются талые и грунтовые воды. В катенах "полночленного и промежуточного типов" этот комплекс занимает пологие склоны водоразделов и террас с ослабленным дренажем. В катене "кислого типа" он занимает все плоские водоразделы и пологие склоны.

Неморальный комплекс (Nm) в экологическом пространстве сдвинут в сторону пониженной кислотности и более низкого увлажнения по сравнению с предыдущим (рис. 6.22, *2*). В катене "нейтрального типа" он занимает практически все водоразделы и склоны террас; в катенах "полночленного и промежуточного типа" – повышенные участки водоразделов и крутых склонах речных террас с хорошим дренажем; в катенах "кислого типа" – практически отсутствует. Этот эколого-ценотический комплекс соответствует ассоциациям широколиственных лесов (*Querco-Tilietum cordatae, Aegopodio-Tilietum cordatae*), выделенным на основании их флористического состава, которые сменяют друг друга при перемещении с запада на восток в пределах подтаежной зоны (см. раздел 6.2).

Бореальный комплекс (Br) очень слабо представлен в подтаежной зоне и чаще встречается в южной тайге. Он занимает экологическое пространство в области кислых и увлажненных местообитаний (рис. 6.22, *6*) – в переходной зоне между неморально-бореальным и бореально-болотным комплексом. Бореальный комплекс существует в виде небольших фрагментов рядом или вокруг олиготрофных болот в бессточных депрессиях в составе катен "полночленного" и "кислого" типов.

Неморально-нитрофильный комплекс (Nm-Nt) (рис. 6.22, *3*) соответствует наиболее увлажненным местообитаниям с проточным увлажнением и низкой кислотностью (повышенными значениями pH). Во всех катенах он занимает поймы малых рек, а также плоские понижения со слабым стоком на водоразделах со средним уровнем кислотности (5,6–6,0). При повышении кислотности (т.е. на более кислых породах) в таких же условиях рельефа может формироваться неморально-бореально-нитрофильный комплекс с повышенным участием бореальных видов.

Бореально-олиготрофно-болотный комплекс Br-Olg занимает в экологическом пространстве ту часть, которая сдвинута в сторону наиболее высокой кислотности и увлажнения (рис. 6.22, *7*). Он встречается в плоских бессточных понижениях на кислых субстратах и соответствует облесенным ок-

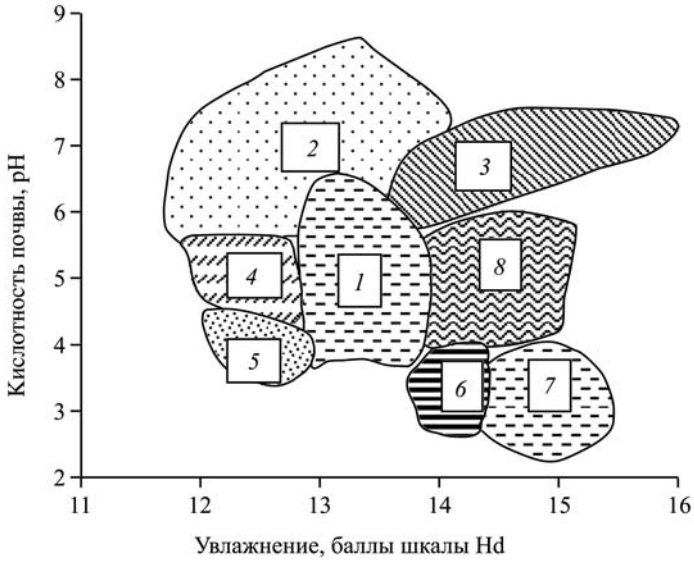


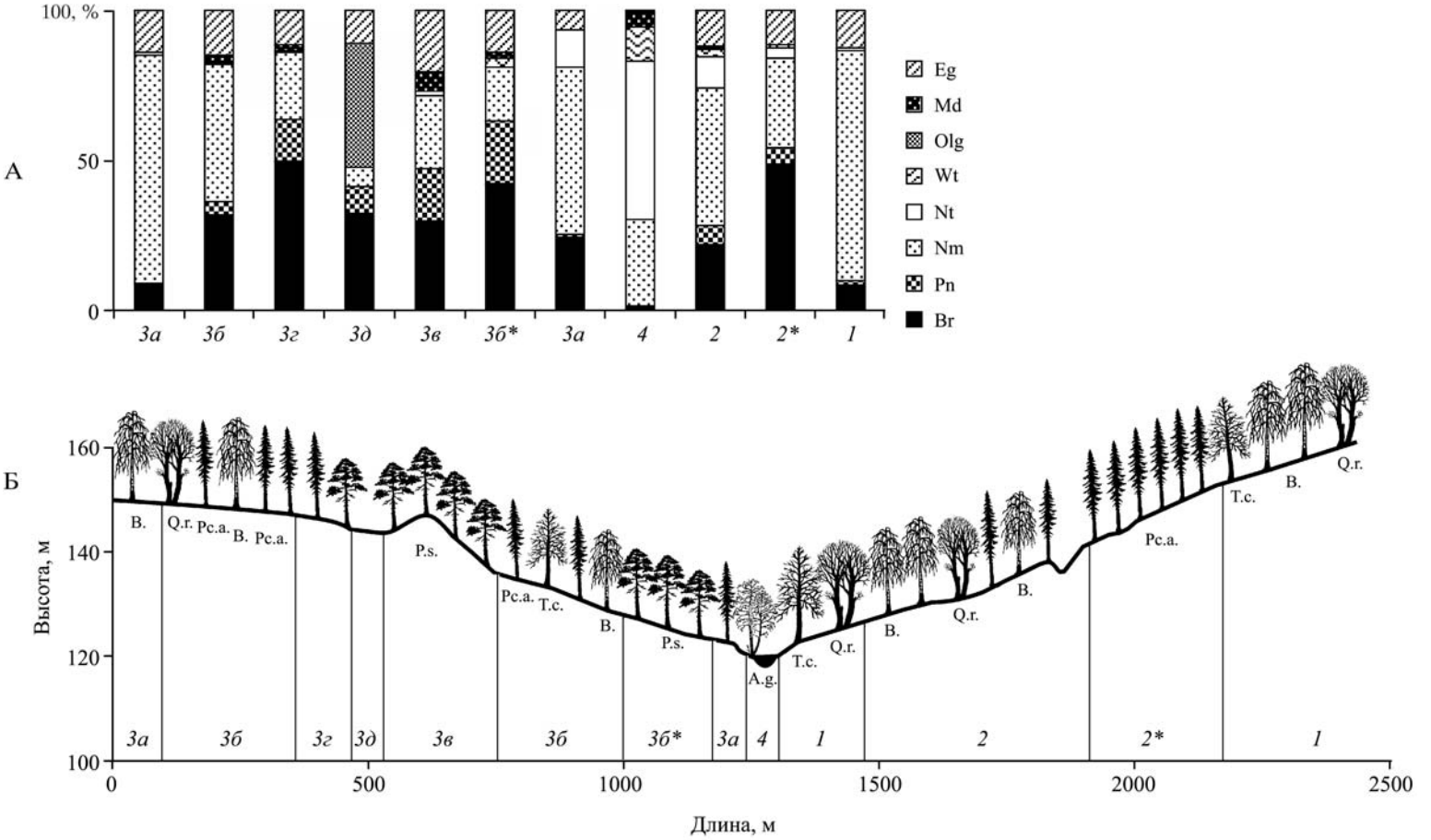
Рис. 6.22. Положение основных эколого-ценотических комплексов в пространстве факторов увлажнения и кислотности.

Эколого-ценотические комплексы: *1* – неморально-бореальный (Nm-Br), *2* – неморальный (Nm), *3* – неморально-нитрофильный (Nm-Nt), *4* – неморально-бореально-боровой (Nm-Pn), *5* – бореально-боровой (Br-Pn), *6* – бореальный (Br), *7* – бореально-олиготрофно-болотный (Br-Olg), *8* – нитрофильно-болотный (Nt-Wt).

раинам олиготрофных болот. Этот комплекс представлен только в катенах "полночленного и кислого типов".

Нитрофильно-болотный Nt-Wt комплекс (рис. 6.22, *8*) включает виды переувлажненных местообитаний с более низкими показателями кислотности (pH 4,5–5, 5–6); он описан в мезо и эутрофных заболоченных лесах. Этот комплекс не часто встречается в составе катен всех типов и обычно занимает небольшие территории.

Неморально-бореально-боровой Nm-Br-Pn (рис. 6.22, *4*) и бореально-боровой Br-Pn (рис. 6.22, *5*) комплексы встречаются только в сообществах катен "полночленного типа", формирующихся на мощных песчаных наносах. Хотя эти комплексы встречаются на повышенных местообитаниях с бедным песчаным субстратом, однако, некоторые наблюдения не позволяют говорить об их исключительно экотопической обусловленности. Например, при наличии потока семян ели этот вид может поселяться даже на мощных песчаных наносах, и тогда виды боровой группы резко сокращают свое участие. В случае инвазии широколиственных видов деревьев усиливаются позиции неморальных видов трав. Не раз в природе приходилось наблюдать в непосредственном контакте (буквально через просеку или дорогу) на одном и том же экотопе сосняки с повышенным участием боровых видов и елово-липовый лес с неморально-бореальным комплексом трав. По-видимому, комплексы с участием боровых видов формируются и существуют на промежуточных этапах послепожарных сукцессий.


А
100, %
50
0
Eg
Md
Olg
Wt
Nt
Nm
Pn
Br
3а
3б
3г
3д
3в
3б*
3а
4
2
2*
1
Б
Высота, м
160
140
120
100
0
500
1000
1500
2000
2500
Длина, м
B.
Q.r.
Pc.a.
B.
Pc.a.
P.s.
Pc.a.
T.c.
B.
P.s.
A.g.
T.c.
Q.r.
B.
Q.r.
B.
Pc.a.
T.c.
B.
Q.r.
3а
3б
3г
3д
3в
3б
3б*
3а
4
1
2
2*
1

Распределение лесного покрова в пределах катен

Рассмотрим последовательно распределение лесных сообществ в катенах разного типа.

Катены "полночленного типа". Могут формироваться на песчаных террасах со сложной литологической структурой, когда песчаные наносы подстилаются различными геологическими породами (известняками, глинами, моренными суглинками); примером практически полночленной катены может служить катена реки Таденка (рис. 6.23, рис. 6.24) на территории Приокско-Террасного заповедника (Заугольнова, 1999; Заугольнова, Есипова, 2000).

Почвообразующие породы в этой катене представлены аллювиальными и перевеянными песками разной мощности (от 70 см до нескольких метров). По положению в рельефе и литологической структуре земной поверхности в составе рассматриваемой катены выделены следующие экотопы, где песчаные наносы подстилаются:

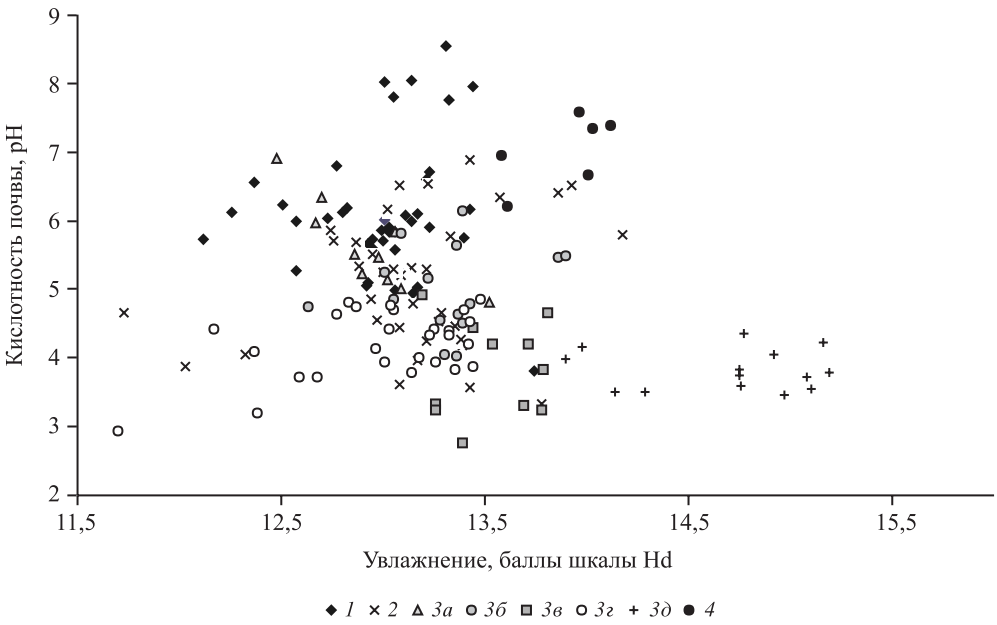


Рис. 6.23. Экологическое пространство и дифференциация экотопов катены полночленного типа на примере бассейна реки Таденка (Приокско-Террасный заповедник); варианты экотопов см. в тексте.

Рис. 6.24. Схема распределения лесных сообществ в полночленной катене (на примере бассейна реки Таденка, Приокско-Террасный заповедник).

А – эколого-ценотические спектры сообществ в разных экотопах. Б – размещение экотопов по рельефу.

Виды деревьев: Pc.a – *Picea abies,* P.s. – *Pinus sylvestris,* Q.r. – *Quercus robur,* T.c. – *Tilia cordata,* B. – *Betula pendula* и *B. pubescens,* P.t. – *Populus tremula*, A.g. – *Alnus glutinosa*

Названия эколого-ценотических групп видов: Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Br – бореальная, Pn – боровая, Eg – опушечная, Ogl – олиготрофно-болотная, Md – луговая, Wt – болотная. Обозначения экотопов – см. текст.

1 – известняками; этот тип экотопа представлен на хорошо дренированных, возвышенных, автоморфных участках слабоволнистых водоразделов с умеренным песчаным покровом и на склонах речных террас (рис. 6.24, *1*),

2 – юрскими глинами – это местные водоразделы и склоны террас с песчаным покровом не более 1,5 м (рис. 6.24, *2*),

3 – моренными суглинками – это местные водоразделы и склоны террас с мощными (2 м и более) песчаным покровом (рис. 6.24, *3*)

4 – пойма малой реки (рис. 6.24, *4*).

Экотоп *3* (на моренных суглинках) оказался неоднородным и, в свою очередь, был подразделен по степени дренажа и мощности песчаных наносов на экотопы второго порядка:

• хорошо дренированные склоны террас и верхние части местных водоразделов с песчаным покровом до 2 м (*3а*);

• пологие умеренно дренированные склоны местных водоразделов с покровом 1,5–2,0 и более (*3б*);

• слабо дренированные участки водоразделов, обычно прилегающие к бессточным депрессиям (*3в*);

• бугристные и выровненные участки водоразделов с мощным песчаным покровом более 2 м (*3г*);

• плохо дренированные депрессии водоразделов (*3д*).

Каждый из экотопов занимает определенную часть экологического пространства по увлажнению и кислотности: наиболее четко дифференцированы экотоп пойм (см. рис. 6.23, *4*), бессточных депрессий на моренных суглинках (экотоп *3д*), слабо дренированных склонов (экотоп *3в*), а также экотоп водоразделов на известняках (экотоп *1*). Экологические области экотопов *3б* и *3а*, а также экотопа *2* в значительной степени пересекаются, что свидетельствует о близости их экологических режимов и определяет сходство растительного покрова.

На схеме (см. рис. 6.24) показано распределение эколого-ценотических комплексов по профилю бассейна. В верхний части местного водораздела на моренных суглинках (6.24, *3а*) формируется неморальный комплекс, который характеризуется наибольшим участием неморальных видов при сопоставлении с другими экотопами на этом типе отложений. В древесном ярусе преобладают мелколиственные, а в подлеске представлены широколиственные (липа, клен остролистный) виды деревьев. Растительность по составу близка к ассоциации *Querco-Tilietum cordatae*.

На пологих склонах (см. рис. 6.24, *3б*) доля неморальных видов сокращается, и одновременно усиливаются позиции бореальных видов – здесь представлен неморально-бореальный комплекс. Древесный ярус – смешанный по составу с участием широколиственных, мелколиственных видов деревьев, а также ели (изредка сосны); в травяном покрове представлены пятна доминирования как неморальных (*Carex pilosa, Galeobdolon luteum, Stellaria holostea*), так и бореальных (*Calamagrostis arundinacea, Maianthemum bifolium, Vaccinium myrtillus*) видов растений. Моховой покров развит слабо. Этот вариант сообществ можно отнести к ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*.

На участке, окружающем небольшую депрессию (см. рис. 6.24, *3б*), представлен ЭЦК с наибольшим участием бореальных видов. Доминирование ели в этом типе экотопа определено экологическими факторами и соответствует потенциальной растительности местообитания. В нижнем ярусе гос-

подствуют бореальные виды, моховой покров с доминированием *Pleurozium schreberi* местами достигает 70–80% покрытия. В депрессии формируется бореально-болотный (олиготрофный) комплекс (см. рис. 6.24, *3г*). Древесный ярус разрежен (сосна, ель, береза пушистая); хорошо развит сфагновый моховой покров (преимущественно *Sphagnum girgensohnii*) с включением кочек с зелеными мхами (*Polytrichum commune*). Значительно обилие *Ledum palustre, Eriophorum vaginatum, Carex globularis*.

Далее на профиле представлен экотоп (см. рис. 6.24, *3в*) на мощных песчаных наносах (песчаные бугры), где преобладает сосна, а в подлеске – возобновление дуба. На прилегающих к нему участках уже отмечено внедрение ели. В связи с хорошей освещенностью здесь возрастает участие луговых и опушечных видов. На пологом склоне (экотоп *3б*) представлен как неморально-бореальный комплекс, так и его послепожарный вариант с доминированием сосны (см. рис. 6.24, *3б**), при этом сильно сокращается участие неморальных видов и усиливается бореализация лесного покрова. На экотопах *3в* и *3б** представлена ассоциация *Querco roboris-Pinetum*. Растительный покров на экотопах этого типа особенно подвержен пожарам.

На склонах, прилегающих к пойменному экотопу, вновь усиливается роль неморальных видов и формируется неморальный комплекс с несколько повышенным участием нитрофильных видов. В пойме (см. рис. 6.24, *4*) реализуется неморально-нитрофильный комплекс (с доминированием *Alnus glutinosa* в древостое), который на склоне террасы при подстилании известняками сменяется снова неморальным (см. рис. 6.24, *1*) с преобладанием широколиственных видов деревьев и кустарников. Пологий склон местного водораздела с подстиланием глинами карбона (см. рис. 6.24, *2*) занят неморально-бореальным комплексом, который весьма напоминает структуру сообществ на экотопе *3б*, но с относительно большим участием неморальных видов. На участке этого экотопа, занятого культурами ели зрелого возраста, формируется сукцессионный вариант сообществ с преобладанием бореальных видов (см. рис. 6.24, *2**). При подъеме на водораздел близко к поверхности подходят известняки, и здесь вновь преимущество получают неморальные виды (см. рис. 6.24, *1*). В настоящее время на данном участке преобладают мелколиственные производные сообщества с вкраплением широколиственных видов деревьев и кустарников.

Приведенная выше характеристика растительности полночленной катены позволяет следующим образом представить распределение потенциального лесного покрова:

• неморальный ЭЦК с преобладанием широколиственных видов – на верхних, хорошо дренированных участках водоразделов с умеренными песчаными наносами при различном подстилании дочетвертичных пород, а также на дренированных склонах террас;

• бореально-неморальный комплекс со смешанным хвойно-широколиственным древостоем – на пологих склонах водоразделов при подстилании моренными суглинками и глинами карбона;

• бореальный (частично с боровыми видами) с преобладанием ели – вокруг бессточных депрессий на моренных суглинках;

• бореально-болотный (олиготрофный) – в бессточных депрессиях на моренных суглинках;

• неморально-нитрофильный комплекс – в поймах малых рек.

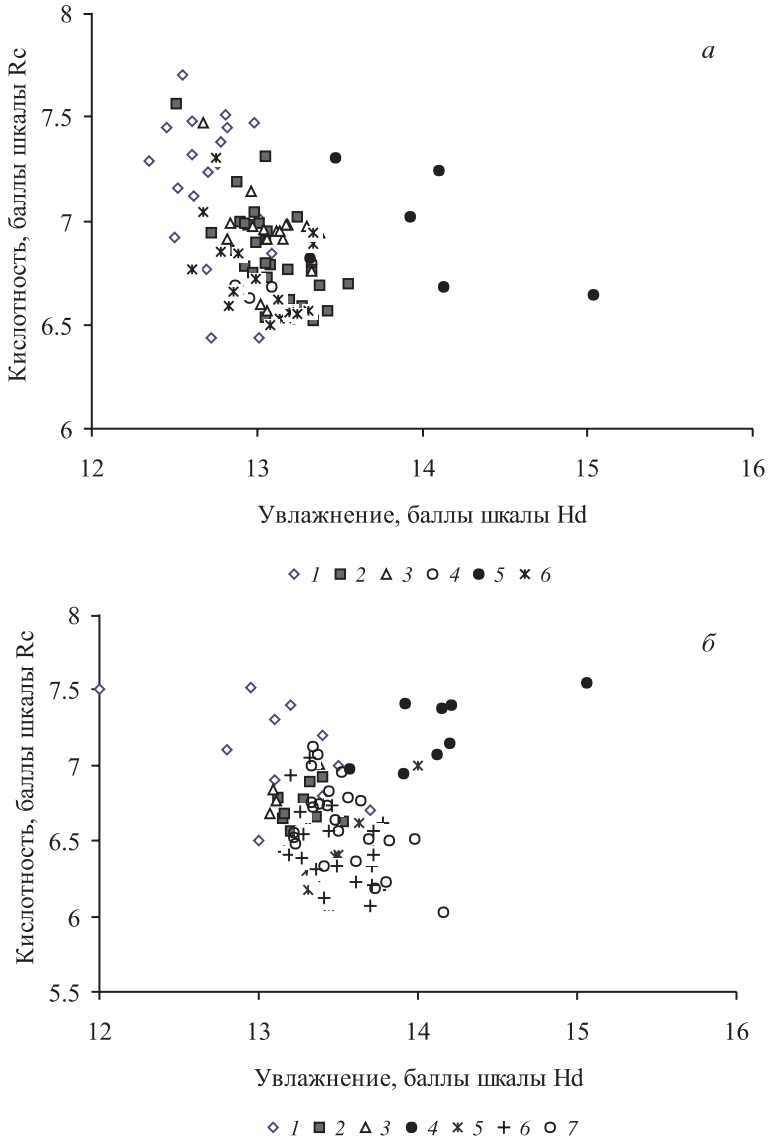


Рис. 6.25. Экологическое пространство двух типов катен:

а – катена нейтрального типа (на примере бассейна реки Витовка, Московская обл., Горки); варианты экотопов – см. текст;

б – катена промежуточного типа (на примере бассейна реки Жилетовка, Московская обл.).

В современном лесном покрове этой катены основные сукцессионные тенденции выражаются в усилении роли бореальных и боровых видов после пожаров, снижении роли неморальных и усилении бореальных видов в результате посадок ели.

Катена "нейтрального типа". Исследована в Домодедовском районе Московской области, включает целый ряд экотопов, на которых еще сохранился лесной покров. Почвенный покров сформирован на четвертичных отло-

жениях, которые на этой территории подстилаются юрскими глинами с прослоями песков (Анненская и др., 1997).

Характеристика экотопов дана по работе В.А. Низовцева (1995) в сокращенном виде. На рис. 6.25 показано экологическое пространство некоторых экотопов, а на рис. 6.26 представлена схема катены р. Витовка, которая включает следующие экотопы:

• плоские участки моренной равнины (*1*);

• плоские участки озерно-водноледниковой и моренно-водноледниковой равнины, подстилаемые мореной или водноледниковыми песками, замедленно дренируемые, влажные (*2*);

• ложбины стока ледниковых вод, полого- и покатонаклонные, дренированные долинами ручьев балочного типа (*3*);

• склоны долин ручьев балочного типа и крутых балок (*4*);

• днища балок и долин ручьев балочного типа, суглинистые и галечниково-песчаные, влажные и сырые (*5*);

• пологонаклонные умеренно дренированные участки водноледниковой и моренно-водноледниковой равнины, подстилаемые водноледниковыми песками (*6*).

Сопоставление экологического пространства перечисленных экотопов (см. рис. 6.25, *а*) свидетельствует о том, что экотоп *1* сдвинут в относительно сухую область с нейтральными почвами, а экотопы *2, 3, 4, 6* между собой практически не различаются, а их экологическое пространство сдвинуто в более кислую и относительно более влажную область.

В экологическом отношении хорошо дифференцированы только днища ручьев, балок и пойм малых рек по отношению к экотопам водоразделов. Можно заключить, что все водораздельные экотопы по экологическим режимам дифференцированы слабо.

Структура данной фитокатены характеризуется значительным однообразием: эколого-ценотические спектры (см. рис. 6.26) весьма сходны и демонстрируют преобладание неморальных видов во всех вариантах экотопов, кроме днища водотока. Во всех экотопах местных водоразделов и террас в настоящее время существуют либо широколиственные с дубом и липой снытево-волосистоосоковые леса, либо березняки и осинники того же типа. Лесной покров настолько однообразен, что по флористическому составу здесь можно выделить лишь одну ассоциацию, которая ранее (Коротков, 2000) была определена как *Tilio-Carpinetum* subass. *geranietosum sylvaticae*. Однако, сопоставление более широкого набора данных приводит нас к убеждению, что этот тип лесной растительности следует рассматривать в качестве представителя *Querco-Tilietum* subass. *caricetosum pilosae* (см. раздел 6.1). Специфической особенностью широколиственных лесов этого района является относительно высокая константность *Geum rivale*, что связано с задержкой испарения атмосферных осадков и создает повышенную увлажненность.

В составе неморального ЭЦК на некоторых экотопах (см. рис. 6.26, *3, 4, 6*) можно отметить увеличение доли бореальных видов. Эти соотношения дают основание предполагать, что в этих экотопах мог формироваться неморально-бореальный ЭЦК. Однако в настоящее время подобный вариант лесного покрова здесь практически отсутствует. О возможности его существования говорит присутствие ряда бореальных видов (*Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Oxalis acetosella, Trientalis europaea, Vaccinium myr-*

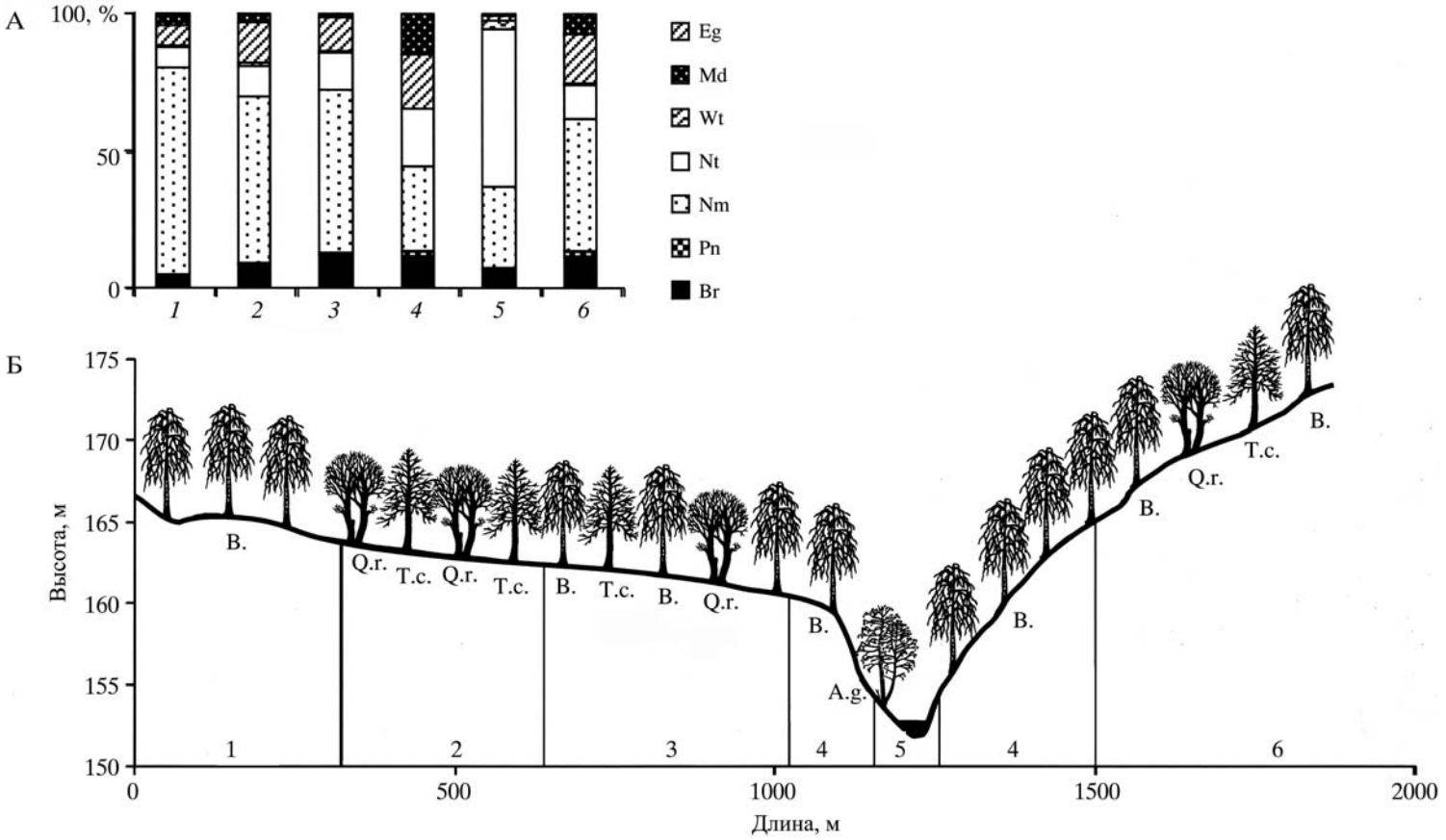


Рис. 6.26. Схема распределения лесных сообществ в катене нейтрального типа (на примере бассейна реки Витовка, Московская обл., Горки).

А – эколого-ценотические спектры сообществ в разных экотопах.

Б – размещение экотопов по рельефу (экотопы 1–6 – см. текст). Буквенные обозначения видов деревьев эколого-ценотических групп – см. рис. 6.24.

tillus), а также усиление роли бореальных видов в культурах ели. Длительная история антропогенного воздействия (распашка, вырубки) привела к уничтожению этого ЭЦК в составе фитокатены. На данной территории лесной покров под влиянием длительной хозяйственной деятельности претерпел сильные изменения в сторону неморализации.

Близкий по составу лесного покрова тип катены исследован Л.Б. Заугольновой и Е.В. Тихоновой в районе п. Кресты (Подольский р-н, Московской области), где моренные равнины с абсолютной высотой 210–230 м, сложенные покровными суглинками, подстилаются юрскими глинами и меловыми песками (Анненская и др., 1997); равнины хорошо дренированы глубоко врезанными водотоками. В составе такой катены выделяются только два типа экотопов: слабо волнистые или почти плоские местные водоразделы на покровных суглинках и днища оврагов или приручьевых тальвегов. На местных водоразделах преобладающим вариантом являются производные березовые и осиновые волосисто-осоковые леса, чередующиеся с фрагментами широколиственного леса с участием дуба, липы, ясеня и вяза шершавого. Представление о флористическом составе этих лесов дает табл. 6.3. От других лесов неморального типа их отличает высокая константность *Aconitum septentrionale* и относительно редкий для Подмосковья западно-европейский вид – *Sanicula europaea*. В составе лесного покрова бореальные виды практически отсутствуют; единично встречены *Gymnocarpium dryopteris, Maiantemum bifolium* только в посадках ели. Возможно, что этот вариант лесного покрова соответствует представлению о неморальном типе потенциальной растительности.

На местных водоразделах представлены небольшие по площади, увлажненные, слабо покатые понижения, которые часто служат истоками ручьев. Здесь в составе сообществ увеличивается доля нитрофильных видов, также как и на днищах и по склонам ручьев и балок. По днищу постоянных водотоков представлены черноольшаники с нитрофильным травяным покровом из *Urtica dioica, Filipendula ulmaria, Stachys sylvatica*.

Пространственная структура лесного покрова в катене нейтрального типа оказывается наиболее упрощенной; она включает неморальный комплекс на плоских и покатых участках местных водоразделов и речных террас и неморально-нитрофильный – в локальных понижениях, на днищах мелких водотоков и в поймах малых рек.

Катена "промежуточного типа". Описана в Московской области на примере бассейна р. Жилетовка (Заугольнова и др., 2000 а). Для нее характерно преобладание автоморфных местообитаний, а мезотрофные и эутрофные заболоченные участки встречаются локально и имеют небольшие размеры (см. рис. 6.25, б).

В пределах катены по морфологическим признакам земной поверхности и литологической структуре отмечены следующие экотопы, в настоящее время занятые лесной растительностью. Характеристики экотопов приведены по работе В.А. Низовцева и Л.М. Носовой (1992) с нашими дополнениями (см. рис. 6.25; рис. 6.27): *1* – камовые повышения и *2* – пологие склоны моренной равнины, сложенные покровными суглинками и подстилаемые мореной на песчаниках и песках нижнего мела; *3* и *5* – относительно крутые склоны речной террасы; *4* – днища водотоков и поймы малых рек; *6* – плоские моренно-водноледниковые равнины, сложенные покровными суглин-

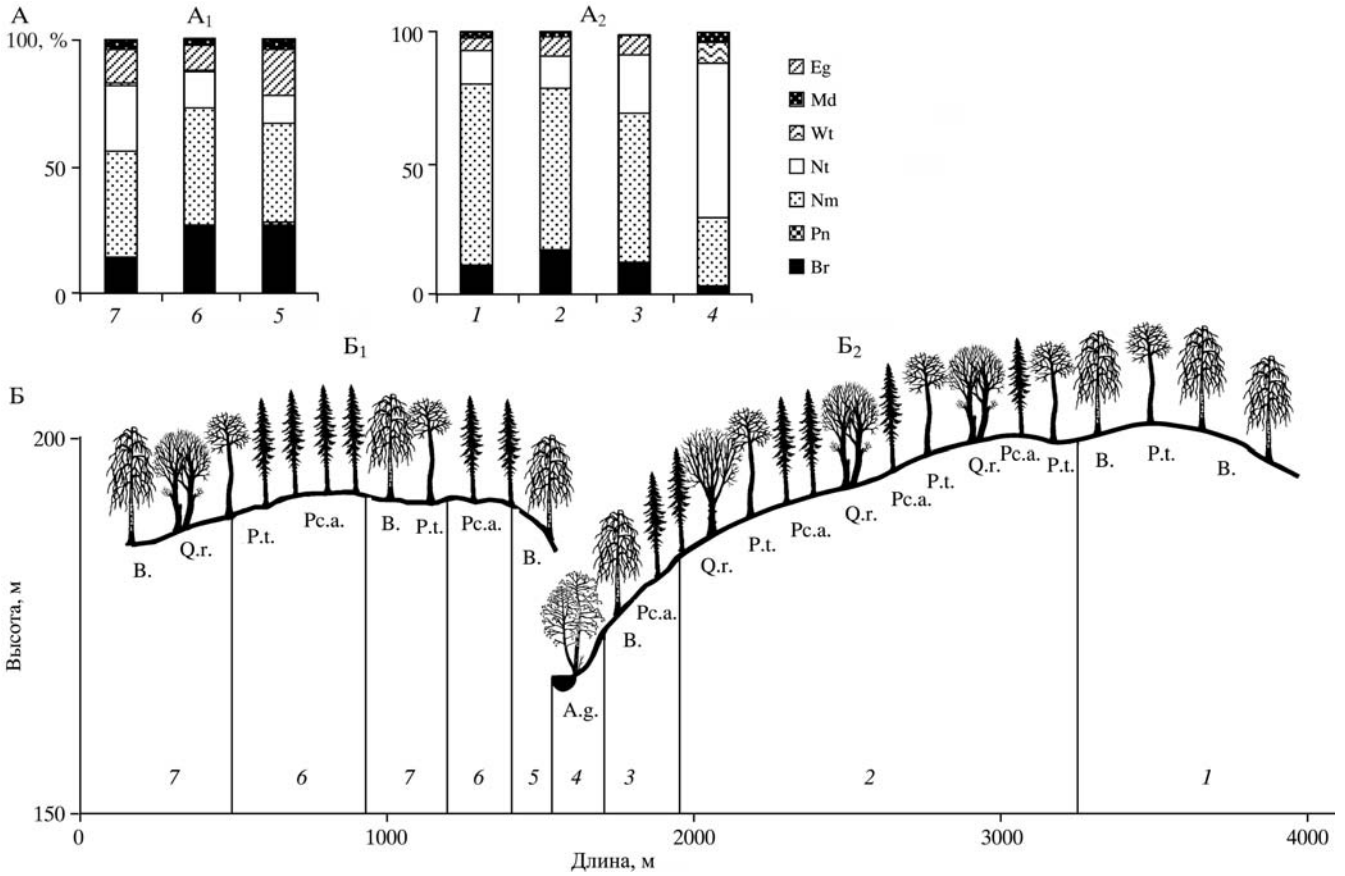


Рис. 6.27. Схема катены промежуточного типа (на примере бассейна реки Жилетовка, Московская обл.).

А – Эколого-ценотические спектры сообществ в разных экотопах правого берега ($А_1$) и левого берега ($А_2$). Размещение экотопов по рельефу на правом ($Б_1$) и левом ($Б_2$) берегах; варианты экотопов – см. текст. Буквенные обозначения видов деревьев и эколого-ценотических групп – см. рис. 6.24.

ками, подстилаемые водно-ледниковыми песками, суглинками и мореной, залегающими на верхне-юрских песках и глинах; *7* – выровненные ложбины, сложенные суглинками, подстилаемые водно-ледниковыми песками.

На рис. 6.25, б показана дифференциация этих экотопов по факторам кислотности и увлажнения. Она свидетельствует о слабых различиях внепойменных экотопов: относительно хорошо дифференцированы экотопы *1* и *2* – по увлажнению и кислотности. Экотопы *6* и *7* несколько сдвинуты в более влажную область по сравнению с экотопом *1*, экотопы *2* и *3* дифференцированы слабо. Только экотоп поймы (*4*) малой реки сдвинут в более влажную и менее кислую часть экологического пространства.

Фитокатена промежуточного типа демонстрируется на примере схемы размещения ЭЦК в бассейне реки Жилетовка (см. рис. 6.27). Катена представлена двумя профилями: правый берег (рис. 6.27, $Б_1$) характеризуется небольшим перепадом высот (не более 10 м над урезом реки); левый берег ($Б_2$) имеет превышение в 20–25 м. Лесной покров правого берега преимущественно представлен неморально-бореальным комплексом, при этом в ложбинах (экотоп *7*) увеличивается участие нитрофильных видов и снижается участие бореальных. В древесном ярусе зрелые древостои ели (созданные преимущественно культурами) чередуются с доминированием осины или видов берез. Преобладающая ассоциация *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* subass. *caricetosum pilosae* (см. раздел 6.1). На левом берегу преобладает неморальный эколого-ценотический комплекс. При этом участие бореальных видов снижается как в верхней части катены (экотоп *1*), так и по склону речной террасы (экотоп *3*) и несколько увеличивается на покатом склоне (экотоп *2*). В этих экотопах преимущественно представлена ассоциация *Querco-Tilietum* subass. *caricetosum pilosae* или ее мелколиственные производные. В пойме (экотоп *4*) доля бореальных видов ничтожно мала, но значительно возрастает участие нитрофильных видов.

По сравнению с лесным покровом нейтральной катены участие бореальных видов в структуре лесного покрова реки Жилетовка несколько выше, особенно по низменному правому берегу. Эта тенденция еще более усиливается в связи с тем, что в XX веке на этой территории большие площади были заняты культурами ели (Заугольнова и др., 2000 а). В отличие от предыдущей фитокатены, в фитокатене реки Жилетовка происходили процессы противоположного характера – ослабление неморальных и усиление позиций бореальных видов.

Катена "кислого типа". Описана на примере бассейна реки Тома (Судиславский р-н, Костромская обл.), в пределах которой выделены следующие экотопы: *1* – покатые склоны моренной равнины, *2* – верхние части водоразделов, *3* – слабо дренированные депрессии двух типов – обширные болотистые понижения на низких отметках с сохранением воды на поверхности в течение лета (*3а*) и небольшие залесенные понижения автоморфного типа (*3б*), *4* – пойма малой реки (рис. 6.28, рис. 6.29). В этой катене в экологическом пространстве слабо дифференцированы экотопы *1* и *2*, последний несколько сдвинут в более кислую часть экологического пространства. Экотопы *3а* и *3б* занимают ту часть экологического пространства, которое характеризуется более высоким увлажнением, при этом экотоп *3б* сдвинут в сторону более низкой кислотности по отношению к экотопу *3а*. Первый из них

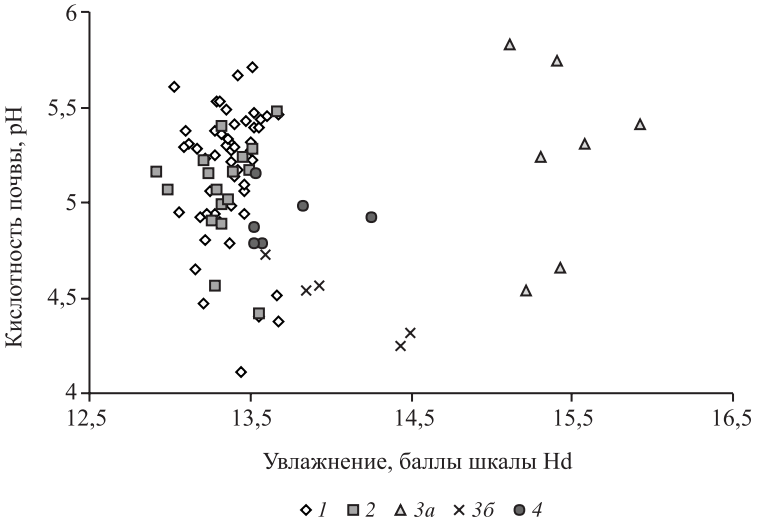


Рис. 6.28. Экологическое пространство катены кислого типа (на примере реки Тома в Костромской области); варианты экотопов – см. текст.

занят травяно-сфагновыми болотами, а второй – мезотрофными травяно-осоковыми болотами.

Пойма малой реки в экологическом отношении слабо дифференцирована и характеризуется относительно низкими значениями pH почвы, что отличает ее от пойм других катен, где значения pH варьируют в диапазоне 5,5–7,0. Если учитывать, что вода в реке Тома слабощелочная (pH 8), то закисление аллювия приходится связывать с антропогенными причинами – сносом более кислых поверхностных слоев почвы с распаханных полей.

Структура лесного покрова этой катены имеет упрощенный характер, поскольку неморальный эколого-ценотический комплекс как таковой здесь не представлен (см. рис. 6.29). На покатых склонах водоразделов преобладает неморально-бореальный комплекс, который в настоящее время представлен елово-мелколиственными лесами с чередованием доминирования неморальных и бореальных видов трав и кустарничков. Синузия мхов представлена, в основном, эпифитными и эпиксильными видами на стволах деревьев и валеже. Наземный моховой покров развит слабо, покрытие не превышает 15–20% и в его составе наряду с бореальными видами (*Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium, Rhytidiadelphus triquetrus*) постоянно встречаются виды широколиственных и смешанных лесов (*Rhodobryum roseum, Atrichum undulatum, Lophocolea heterophylla*). Эти сообщества являются производными от липово-еловых смешанных лесов, которые на юге Костромской области были преобладающим типом лесной растительности еще в конце XIX века (Дюбюк, 1918). На участках местных водоразделов (экотоп *2*), примыкающих к мелким депрессиям, увеличивается доля бореальных видов и формируется бореальный комплекс с доминированием ели в древесном ярусе.

В обширных депрессиях (экотоп *3а*) располагаются мезотрофные болота, в которых преобладают травяно-болотные виды (группа Wt) – *Carex nigra, C. rostrata, Calla palustris, Comarum palustre*, в древесном ярусе – *Betula pubes-*

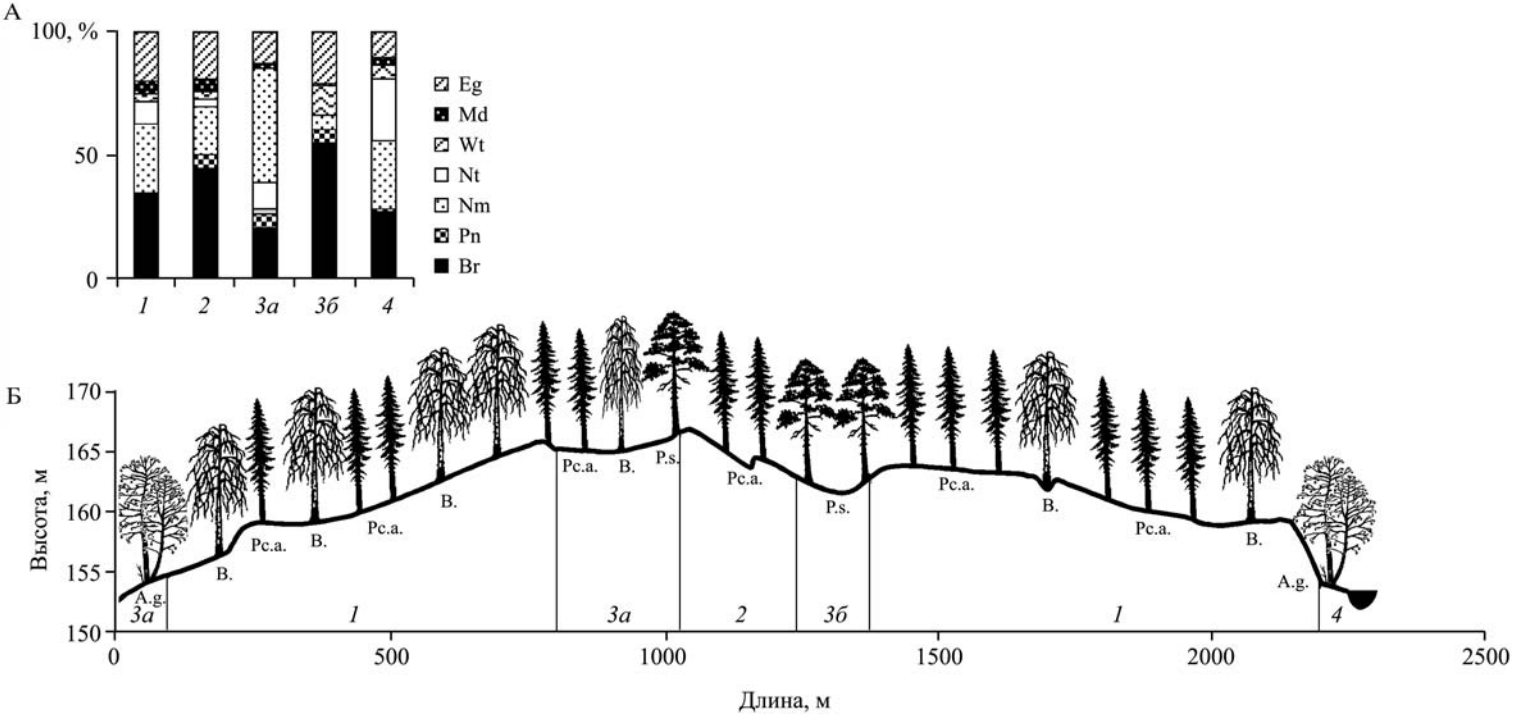


Рис. 6.29. Схема катены кислого типа (на примере бассейна реки Тома, Костромская обл.).
А – эколого-ценотические спектры сообществ; Б – размещение экотопов по рельефу; варианты экотопов – см. текст.
Буквенные обозначения видов деревьев и эколого-ценотических групп – см. рис. 6.24.

cens, в кустарниковом – *Salix cinerea, S. aurita*, по окраине встречается *Alnus glutinosa*. В моховом покрове преобладает *Sphagnum squarrosum*, часто встречаются *Dicranum scoparium, Tetraphis pellucida, Polytrichum commune*. В мелких понижениях (экотоп *3б*) формируются верховые сфагново-травяные болота с участием бореальных видов (см. рис. 6.29).

В пойме малой реки и на склонах террас развиты смешанные сообщества, включающие неморальные, бореальные и нитрофильные виды в сходном соотношении. В древостое наряду с елью и мелколиственными породами присутствует черная ольха.

Современный лесной покров этой катены существенно отличается от потенциальной растительности: полностью исчезли дуб, липа, клен остролистный (два последних вида обнаруживаются в единичных экземплярах), черная ольха встречается очень редко, сократилось участие ели, которую сменили осина и виды берез.

* * *

Приведенный анализ показывает, что типология катен как геосистемных образований (геокатен) возможна на основе сопоставления их экологического пространства по факторам среды. Тип геокатены определяет структуру лесного покрова (т.е. фитокатены), специфика которой лучше всего выявляется при сравнении эколого-ценотических спектров фитохор, выделенных в пределах каждого из экотопов. Основные варианты эколого-ценотических комплексов (ЭЦК) можно идентифицировать с помощью небольшого числа ассоциаций флористической классификации, хотя для этого, несомненно, требуется более тщательное сравнение их флористического состава. Продолжение подобной работы даст возможность описывать структуру растительного покрова катены как набор небольшого числа синтаксонов. Сопоставление доминантов древесного яруса для однотипных экотопов и сходных ЭЦК может служить основой для формирования сукцессионных систем и представлений о потенциальной растительности катен.

6.4. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов и их связь с типами ландшафта и особенностями природопользования

6.4.1. Общая характеристика сукцессионных процессов в полосе неморально-бореальных лесов

Большая часть исследований сукцессионных процессов в неморально-бореальных лесах проведена на особо охраняемых природных территориях, в первую очередь, в заповедниках. Особенность заповедных территорий Восточной Европы, испытавших, как правило, тысячелетние антропогенные преобразования, – беспрепятственное развитие сукцессионных процессов (восстановительных смен, или демутаций), которые ранее постоянно прерывались антропогенными воздействиями. Следует отметить, что в пределах одного и того же заповедника можно найти участки, где в разное время прекратилось хозяйственное воздействие человека: задолго до организации за-

поведника или после нее. Это позволяет использовать пространственные ряды (или группы) сообществ с хорошо датированной историей природопользования для изучения направлений и механизмов восстановительных смен лесной растительности.

Основные следствия антропогенных преобразований в неморально-бореальных лесах: нарушение устойчивых потоков поколений, в первую очередь, в популяциях видов-эдификаторов, прекращение перманентного формирования окон и ВПК, уменьшение числа видов деревьев в древостое и подросте, увеличение сомкнутости крон древостоя, сокращение общего видового разнообразия. Однако конкретные пути изменения состава и облика сообществ сильно зависят от биоморфологических свойств деревьев, структуры травяного яруса, истории хозяйственного использования и современного окружения конкретного массива (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999).

Рубки разных типов в неморально-бореальных лесах разных географических вариантов на первых этапах восстановительных смен приводят к возникновению физиономически различных производных сообществ, где доминируют разные виды широколиственных (бук лесной или липа мелколистная) или темнохвойных (ель европейская, сибирская или пихта сибирская) видов деревьев. Это связано с биоэкологическими свойствами слагающих древесный ярус видов и разной историей использования конкретных массивов в целом. Размеры лесосек, время оборота рубки, интенсивность эксплуатации древостоя, а также расположение и размеры лесных массивов в целом обусловили их очень разный современный облик.

Выжигания и распашки в неморально-бореальных лесах определяют на первых этапах восстановительных смен формирование физиономически сходных сообществ, где доминируют пионерные виды: сосна на песчаных, а береза на глинистых субстратах.

Неморально-бореальные леса Карпат, в основном, преобразованы рубками. Сельхозпользование на лесных землях имеет незначительное распространение, и безлесные сообщества представлены пастбищами и сенокосами, которые никогда не перепахивались. На этой территории господствующим способом хозяйствования с X–XII веков и до середины XIX века были приисковые и выборочные рубки.

Все неморально-бореальные леса Карпат расположены в ареале бука лесного, что оказалось определяющим фактором послерубочных преобразований. Даже выборочные и приисковые рубки привели к существенному уменьшению окон возобновления и стимулировали образование травматической поросли бука. Благодаря высокой толерантности к дефициту света и большому потенциалу вегетативного размножения бук значительно увеличил численность популяций как семенным, так и вегетативным путем. Позиции пихты и ели ослабли, или же эти виды полностью выпали из состава древесной синузии многих сообществ, включая и разновозрастные субклимаксовые бучины. В связи с упрощением или отсутствием gap mosaic в сильно сомкнутых лесах видовой состав кустарников и трав сильно сократился в результате выпадения светолюбивых видов. Таким образом, биоэкологические свойства одного из эдификаторов хвойно-широколиственных лесов нижнего горного пояса Карпат – бука лесного – привели к снижению видового разнообразия всех синузий. В настоящее время даже на заповедных

территориях во многих случаях последствия предшествующего рубочного (выборочного) хозяйства настолько значительны, что восстановление разновозрастной структуры лесов не сопровождается восстановлением полного видового состава доминантов древесного яруса.

В качестве примера рассмотрим изменение видового состава и количественного участия видов в буково-пихтово-еловых лесах после выборочных и постепенных рубок.

В результате этих воздействий из древесного яруса исчезла ель (в связи с отсутствием валежа), береза, ивы, ильм (в связи с отсутствием крупных окон). Сформировались высоко сомкнутые буково-пихтовые сообщества, где кустарники отсутствуют почти полностью, а видовой состав трав сократился на треть. Выпала часть бореальных видов, обычно обитающих на валеже (*Adoxa moschatellina, Circaea alpina* и др.), а также многие из опушечных (бореальных, неморальных и нитрофильных) видов.

Последние 100–150 лет широкое распространение получили сплошнолесосечные рубки. На вырубках обычно высаживали ель, реже пихту и со временем такие культуры превратились в чистые ельники или пихто-ельники разного возраста с господством в травяном покрове бореальных видов. В современном лесном покрове они занимают огромные площади. В итоге можно сказать, что и выборочные и сплошно-лесосечные рубки привели к замещению исходных смешанных лесов чистыми и часто одновидовыми древостоями, которые в современной синтаксономии дифференцируются на ассоциации двух разных классов – *Querco-Fagetea* и *Vaccinio-Piceetae*.

Неморально-бореальные леса центра Русской равнины преобразованы в результате сложного сочетания рубок разных типов и интенсивности, выжиганий, распашек, выпаса (см. раздел 2.3). Наиболее распространенные варианты преобразования этих лесов Центра Русской Равнины в производные древостои обобщены на рис. 6.30–рис. 6.32. Леса, сформированные в процессе развития первого поколения деревьев после прекращения воздействий, существенно различаются в зависимости от способа воздействий и типа субстрата (глины и суглинки, с одной стороны, и пески и супеси, с другой). Дальнейшее спонтанное развитие, при условии свободного заноса семян основных ценозообразователей, через несколько поколений приходит к варианту, приближающемуся к исходному. В конкретных условиях разные способы преобразования лесов могут осуществляться совместно (сплошные рубки в сочетании с огневой очисткой лесосек подобны верховым пожарам и пр.), интенсивность их может сильно варьировать и в результате возникает огромное число частных вариантов.

Производные березняки и осинники на месте вырубок представляют довольно широкий спектр ассоциаций: *Rhodobryo-Piceetum, Querco-Pinetum* и *Vaccinio-Piceetum*. В неморальных березняках и осинниках значительно участие широколиственных видов деревьев в подросте и древостое.

В большинстве случаев инвазия популяций видов, доминировавших в исходных (до вырубки) сообществах, происходит не сразу. Первые 15–40 лет после рубки в структуре древостоев происходят изменения, связанные с перераспределением роли видов пионерной стратегии, и только после этого темнохвойные и широколиственные виды деревьев начинают принимать заметное участие в производных сообществах.

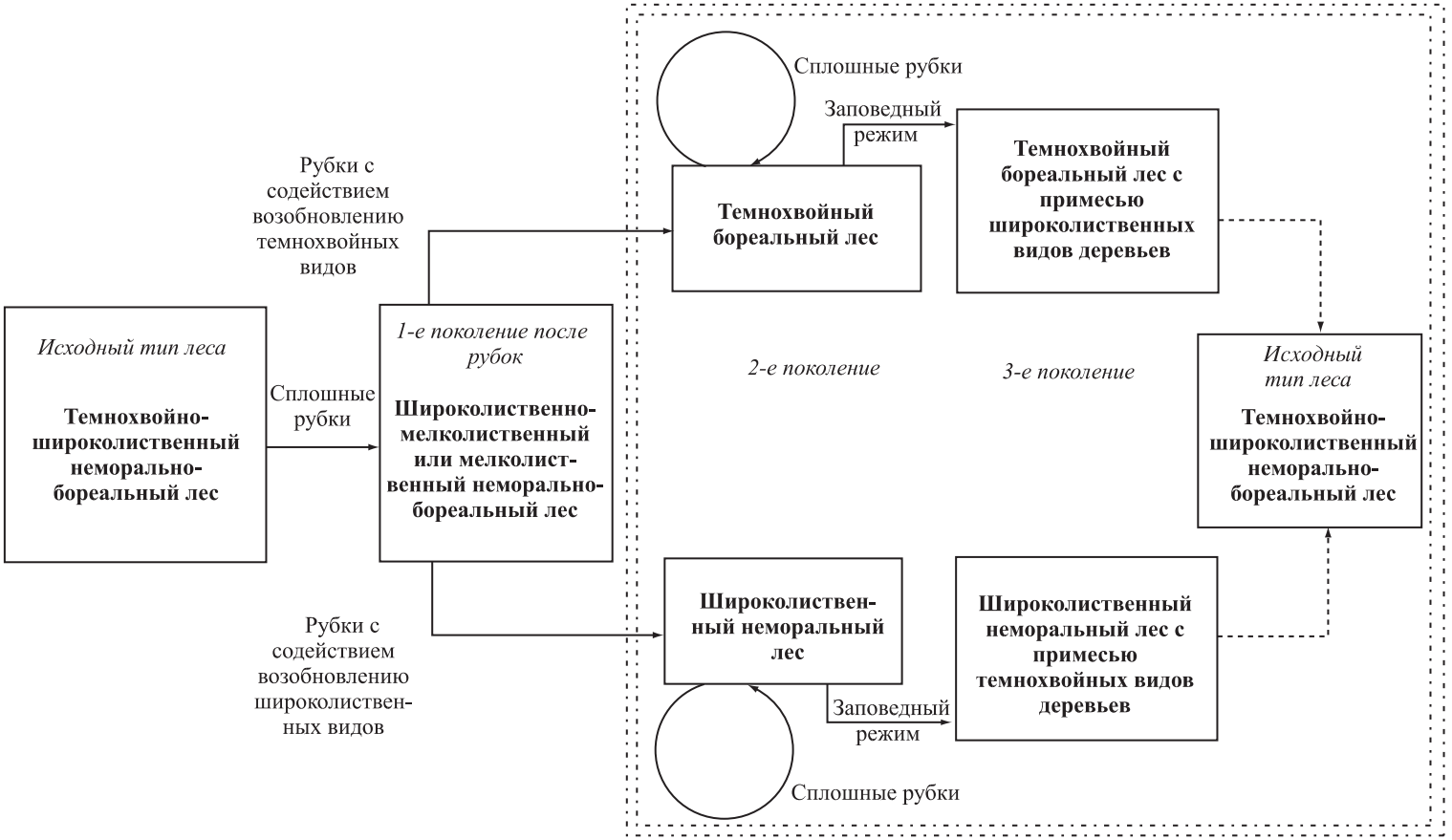


Рис. 6.30. Схема сукцессий в неморально-бореальных лесах после сплошных рубок с сохранением напочвенного покрова.

Сплошные стрелки соединяют последовательные этапы сукцессии, штриховые стрелки указывают на возможность формирования разных этапов между очередным и конечным этапами. Этапы, ограниченные штрихпунктирным квадратом, общие для вариантов сукцессий на рис. 6.30, рис. 6.31, рис. 6.32.

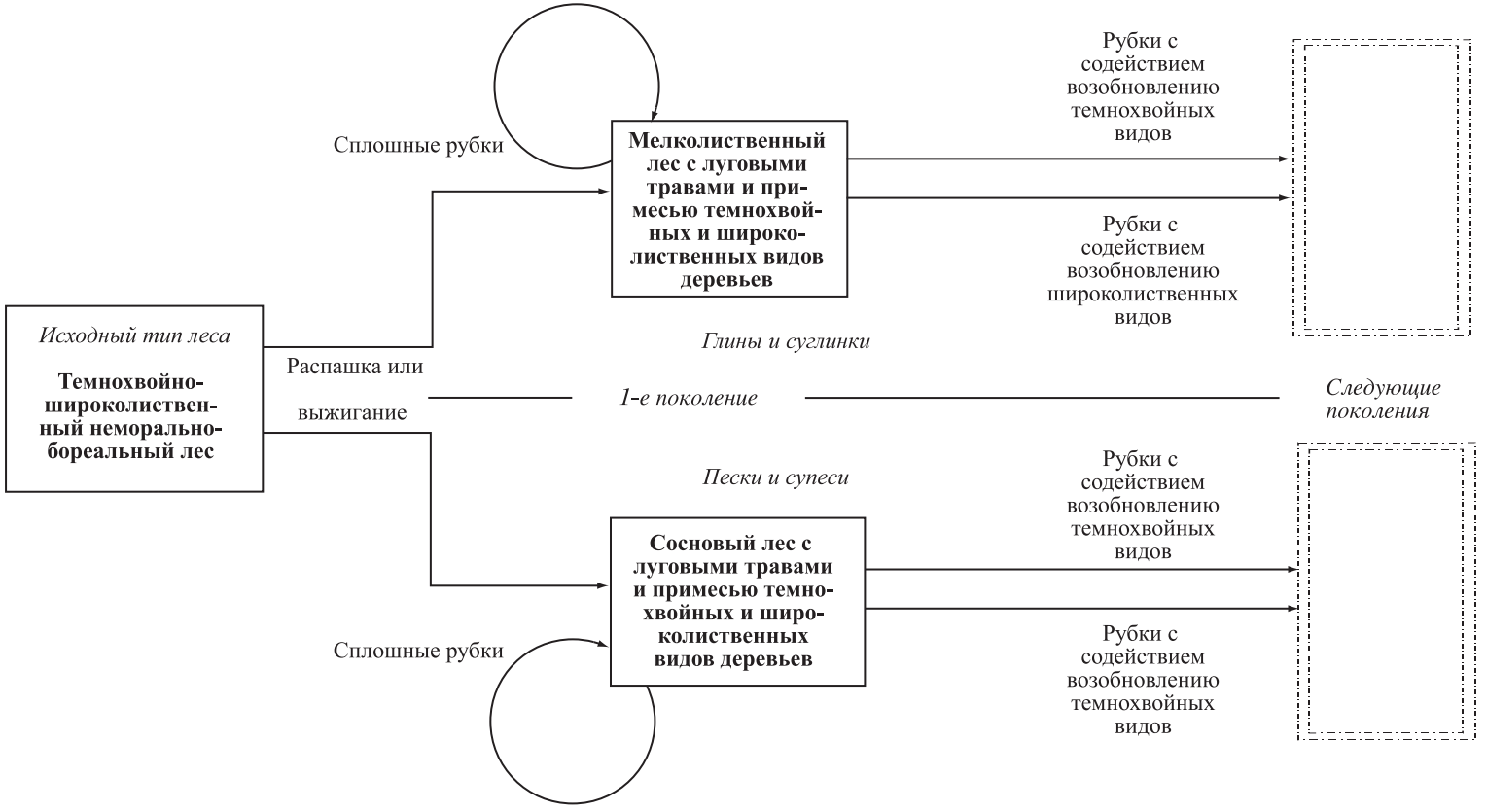


Рис. 6.31. Схема сукцессий в неморально-бореальных лесах после распашек и/или выжиганий. Пояснения приведены в подписи к рис. 6.30.

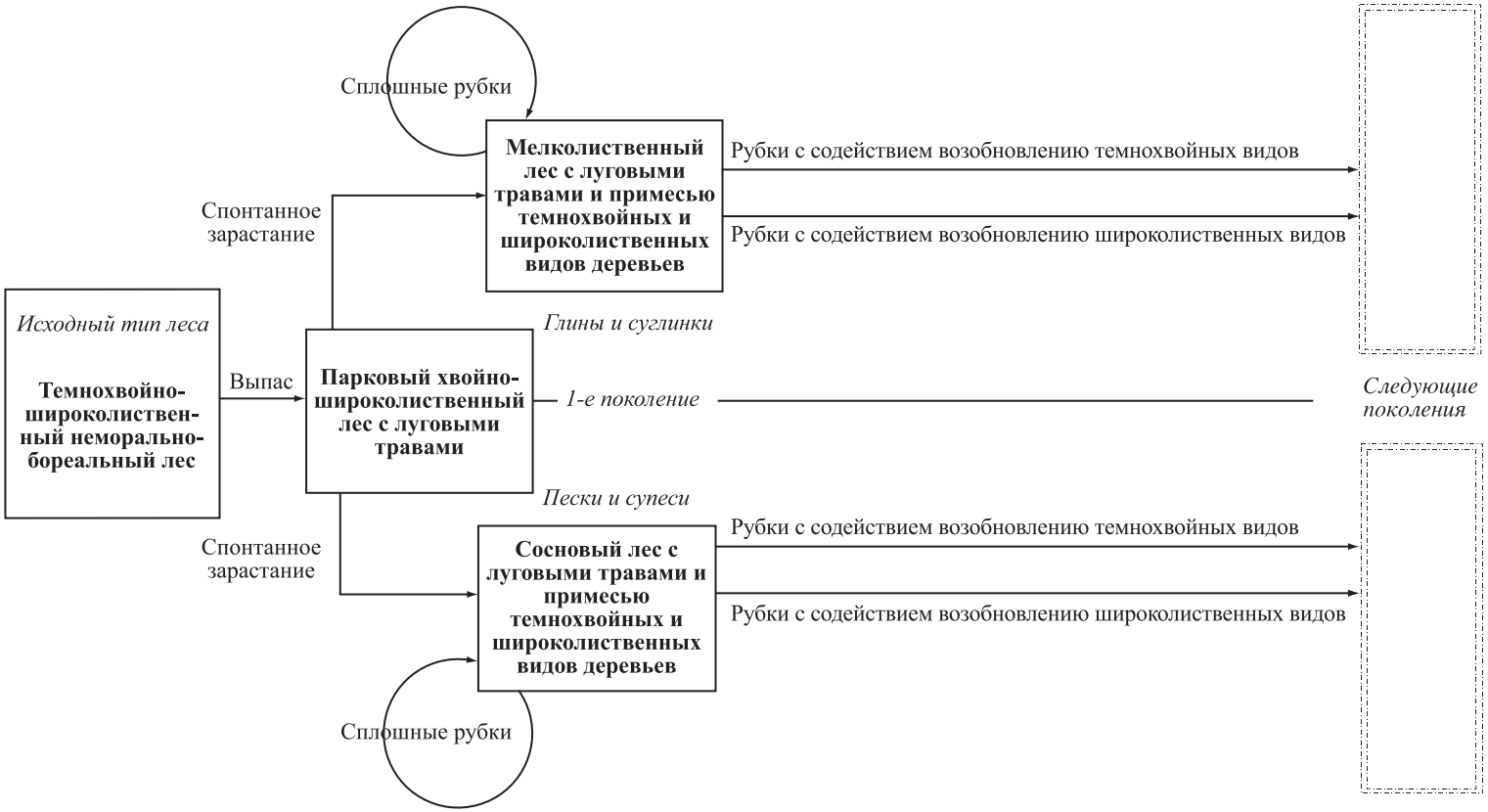


Рис. 6.32. Схема сукцессий в неморально-бореальных лесах после прекращения выпаса.
Пояснения приведены в подписи к рис. 6.30 .

В Центрально-лесном заповеднике (северная часть неморально-бореальных лесов, Тверская область) установлены последовательные стадии формирования лесных сообществ на протяжении более 150 лет. По архивным данным было установлено, что на землях заповедника в 1840-х годах существовал участок закустаренного луга площадью около 900 га (Каримов, 1994). Вероятнее всего, что на архивной карте зафиксирована одна из начальных стадий зарастания брошенных пашен и вырубок (еще не сомкнутые молодняки). Материалы 1939 года для этой же территории показывают, что через 100 лет здесь сформировались хвойно-широколиственные леса. Вместо отмерших особей мелколиственных видов в древесном ярусе появились 50–80-летние деревья ели и широколиственных видов. В составе хвойно-широколиственных лесов до этого момента еще сохранялись единичные крупные деревья сосны (возраст 200–250 лет), которые, видимо, произрастали и на бывшем закустаренном лугу. Материалы 1990–1993 годов показывают, что через 150 лет на отдельных участках бывшего луга уже существуют сложные, условно разновозрастные ельники с липой неморально-бореальные, в которых формируются окна и ВПК (Каримов, 1994; Сукцессионные процессы..., 1999). По расчетам А.В. Пугачевского (1992) восстановление абсолютно разновозрастной структуры древостоев в Центрально-лесном заповеднике происходит за 600 лет. Близкие величины периода формирования абсолютно разновозрастных ельников на месте гарей или одновозрастных мелколиственных лесов получены П.В. Воропановым (1950) и составляют около 550 лет для ельников севера Европейской России.

В южной и северной частях лесов Заволжья просматриваются некоторые различия в динамике производных сообществ. На юге (Волжско-Камский заповедник и в низовьях реки Вятка) выборочные рубки привели к исчезновению пихты и елей из состава сообществ (Порфирьев, 1947). То же отмечено и для лесов Чувашии (Плетнева-Соколова, 1952). На месте хвойно-широколиственных лесов возникли широколиственные сообщества обычно с господством липы. Ель и пихта сократили свои позиции еще 100–150 лет назад вследствие общего сокращения лесистости этой территории (Порфирьев, 1947; 1961). В центральных и северных частях выборочные и сплошные рубки без нарушения подроста и травяного покрова привели к сокращению доли ели и увеличению участия пихты и липы. Эти же рубки в сочетании с выпасом и заготовкой липы на лыко привели к абсолютному господству пихты. Такие изменения, как правило, происходили и происходят в лесах вблизи сел и поселков (Жилкин, 1928; Васильев, 1935).

В отличие от Карпат, где лесопользование сохраняло однотипность в течение многих столетий, в хвойно-широколиственных предгорных лесах Среднего Урала типы эксплуатации менялись несколько раз. Коренное население региона составляли татары, башкиры, пермяки, мещеряки, тептяри, которые применяли, в основном, выборочные рубки. Первое время Россия осваивала Уральско-Сибирский регион с помощью ссыльных поселенцев и старообрядцев. Бегство старообрядцев на Урал во второй половине XVII века было, видимо, первым значительным переселением русских в эти районы. Фактически это была первая волна славянской колонизации Урала, но в результате ее еще не произошло значительных изменений в структуре растительности, поскольку эксплуатация лесов и расчистки под луга и поля не носили массового характера и были узко локальными. Начало активной

разработки горнорудных месторождений в первой половине XVIII века сопровождалось насильственным переселением большого количества крестьян из центральной России. С этого времени начинается как бы вторая волна русской колонизации Урала. В отличие от первой волны колонизации, преобразование растительности имело характер массовой вырубки лесов, создания крупных поселений и сельхозугодий. В течение 100 лет возникли рудники и заводы, работающие и в наше время (1631 г. – Ницинский, 1700 г. – Невьянский завод, 1761 г. – Бисертский завод, 1787 г. – Артинские Верхний и Нижний казенные заводы).

Заказник "Сабарский" (южный участок хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала) относился к лесной даче Артинских казенных заводов Златоустовского горного округа. До первого лесоустройства (1832–1837) лесопользование здесь было практически бессистемным (ЦГИА, ф. 37, оп. 13, д. 287, цит. по Теринов, 1970). В 40-х годах XIX века основным объектом заготовки стала ель. В это же время были введены новые правила рубок леса, которые предусматривали узколесосечные черезполосные зимние рубки с сохранением подроста. Наряду со сплошным лесопользованием расширяется выборочное хозяйство. К 1890 году лишь 14 % лесов дачи еще не были затронуты выборочными рубками (Теринов, 1970).

Лесопользование на этой территории сначала привело к значительному увеличению площадей, занятых лиственными видами деревьев – в первую очередь, березой и осиной. По мере старения эти леса становились хвойно-мелколиственными на тех площадях, где происходило естественное обсеменение хвойных видов. Со второй половины XIX века, когда начали применять щадящие режимы лесозаготовки и ограничили огневую очистку лесосек, вырубки стали зарастать липой (в основном, порослевого происхождения), а березой – лишь в условиях локального сильного прогорания почвы в местах сжигания порубочных остатков. Заметное участие осины отмечалось на глубоких влажных почвах (Теринов, 1970).

Последние десятилетия лесозаготовки велись, в основном, в легко доступных местах, т.е. в одновозрастных лесах, выросших на месте сплошных рубок XVIII–XIX веков. Леса, отнесенные в конце XIX века к выборочному хозяйству (разновозрастные хвойно-широколиственные древостои), к настоящему времени не претерпели сильных изменений. Часть их была пройдена выборочными рубками, а часть сохранилась без изменения.

На примере заказника "Сабарский" сделана оценка восстановительной динамики лесов предгорий Урала (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы ..., 1999). Для двух типов лесопользований: 1) сплошные рубки с уничтожением напочвенного покрова и подроста; 2) выборочные и сплошные рубки с сохранением напочвенного покрова и, хотя бы частично, подроста. Восстановление лесов на вырубках первого типа начинается с массовой инвазии древесных видов пионерной стратегии, которые в разновозрастных лесах выступают в роли ассектаторов (береза, осина). В травяном покрове господствуют луговые и опушечные (бореальные, нитрофильные) виды: *Urtica dioica, Chamaerion angustifolium, Rubus idaeu*s и др. Иногда первые 10–15 лет на значительных площадях может вообще отсутствовать древесная растительность. Восстановление популяций деревьев лишь в редких случаях происходит на всей площади вырубки одновременно. Мозаичность экспансии древесной растительности обусловлена неравномер-

ностью, во-первых, размещения вегетативного потомства (липы, осины), во-вторых, выживания *j* и *im* особей древесных видов с летучими семенами (ивы козьей, березы, осины, ели, пихты), в-третьих, нарушения почвенного покрова.

Рубки второго типа стимулируют появление обильной поросли и приводят к увеличению сомкнутости древесного полога. В таких случаях преимущество в восстановлении получают порослеобразующие виды деревьев и виды, толерантные к недостатку света (липа и пихта). Из эдификаторов хвойно-широколиственных лесов наиболее уязвимые позиции имеет, видимо, ель, поскольку при многократных рубках исчезает валеж, необходимый ей для возобновления. В травяном покрове сомкнутых пихтовых древостоев с липой может увеличиваться роль бореального мелкотравья, хотя обычно эти леса все же не настолько сомкнуты (в отличие от культур, которых там крайне мало), чтобы это приводило к существенному снижению разнообразия видов трав. Иначе обстоит дело с кустарниками – в таких лесах они практически отсутствуют. В них первым из видов древесно-кустарниковой синузии выпадает бузина, так как ее возобновление приурочено к крупному валежу, перегнивающему в больших "окнах" древесного полога.

В Среднеуральских южнотаежных лесах, где велись выборочные рубки и устраивались небольшие сенокосы, хорошо сохранился видовой состав трав. Здесь во всех производных вариантах лесов (в пихтарниках, ельниках, осинниках или березняках) высокую константность имеют лесные (неморальные) и опушечные (бореальные, неморальные и нитрофильные) виды. Основные константы таких лесов: *Aegopodium podagraria, Aconitum septentrionale, Asarum europaeum, Pulmonaria obscura, Stellaria holostea, Urtica dioica, Viola mirabilis, Calamagrostis arundinacea, Myosotis sylvatica, Cicerbita uralensis, Stellaria nemorum*. Многие из перечисленных видов встречаются и на небольших внутрилесных сенокосах, хотя там преобладают луговые злаки. Значительно хуже в производных лесах сохраняются виды кустарников и некоторых деревьев. Только вегетативно размножающийся вид *Padus avium* присутствует почти повсеместно. Остальные виды – *Sorbus aucuparia, Rosa canina, Sambucus racemosa* – встречаются очень редко. Внутрилесные сенокосные поляны, образование которых происходило без раскорчевки древесного яруса, сохраняют неморальные лесные и опушечные виды: *Bupleurum aureum, Crepis sibirica, Veratrum lobelianum, Knautia tatarica, Heracleum sibiricum* и др.). При зарастании осиной эти виды остаются под ее пологом, и такие осинники характерны для производных лесов Предуралья. В них могут внедряться ель и пихта, а на поздних этапах востановления – липа. Она распространяется вегетативным путем с прилегающих участков, что происходит очень медленно.

Заповедник "Висимский" (северный участок южнотаежных лесов Среднего Урала) расположен на 200 км севернее заказника "Сабарский". Для этой территории есть археологические данные о выплавке меди 3500 лет тому назад; о начале выплавки железа и распространении подсечно-огневого земледелия – 2500 лет тому назад (Бадер, 1974; Бадер, Оборин, 1958; Информационные материалы..., 1976). Наиболее существенные преобразования лесов заповедника связаны со второй волной русской колонизации, когда были построены ближайшие к нему металлургические заводы (Турков, 1979а). До середины XIX века заготовки древесного угля на территории со-

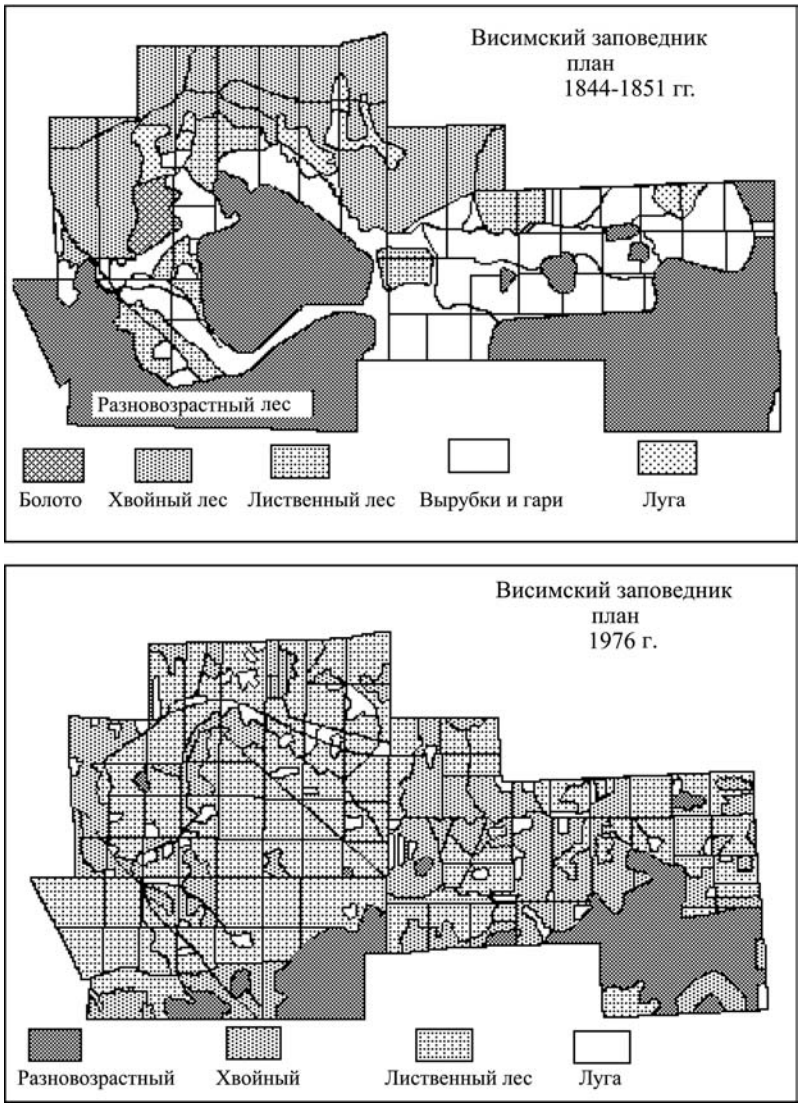


Рис. 6.33. Инвентаризационные карты лесов территории Висимского заповедника в 1844–1851 годах и в 1976 году (Турков, 1979).

временного заповедника велись на разрозненных участках, так что внутри крупных массивов разновозрастных лесов возникали обширные вырубки и гари. На бывших гарях и вырубках, где произошло обсеменение хвойными видами, за 200–230 лет сформировались темнохвойные или сосново-еловые леса; за 100–150 лет – сосняки с подростом ели и пихты. На очень больших гарях и вырубках обсеменения хвойными видами за 100–150 лет не произошло, и здесь сформировались старовозрастные разреженные березово-осиновые леса паркового типа. Прошлое и современное расположение разновозрастных хвойно-широколиственных лесов и различных сукцессионных вариантов показано на рис. 6.33. Из рисунка видно существенное сокращение

разновозрастных лесов за последнее столетие и в то же время увеличение лесистости в результате зарастания вырубок и гарей мелколиственными видами деревьев.

* * *

Таким образом, предшествующие способы лесопользования определили следующие направления преобразований полидоминантных разновозрастных неморально-бореальных лесов:

1) расчленение полного набора видов деревьев, обитающих в полидоминантных разновозрастных неморально-бореальных лесах, на отдельные группы видов или виды, маркирующие физиономически различные сообщества, где они выступают доминантами; эти группы в производных (преобразованных в результате хозяйственной деятельности) сообществах обычно состоят из широколиственных, или из мелколиственных, или темнохвойных видов деревьев, а также из сосны обыкновенной;

2) расчленение целостного эколого-ценотического комплекса видов трав и кустарничков в полидоминантных разновозрастных неморально-бореальных лесов на отдельные эколого-ценотические группы видов, доминирующие в ярусе С производных сообществ;

3) разрыв поколений в популяциях деревьев и разделение разных поколений в пространстве (в результате в большей части лесных сообществ доминируют особи одного поколения, лесные сообщества с разновозрастными популяциями доминантов и эдификаторов стали уникальными);

4) преобладание лесных сообществ, где доминируют пионерные (реактивные) виды деревьев.

Эти преобразования определили и определяют низкое таксономическое и структурное разнообразие фоновых лесных сообществ.

6.4.2. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на суглинистых субстратах (на примере южно-таежных лесов Нижегородского Заволжья)

Территория Нижегородского Заволжья расположена между Северными Увалами и рекой Волга, к западу от Вятских Увалов. Рельеф равнинно-волнистый, с небольшими понижениями в долинах рек. Высота над уровнем моря 100–200 м. Сеть оврагов незначительна – 0,3–0,5 км/кв.км. Местами развиты эоловые формы рельефа в виде закрепленных лесом песчаных дюн. Большая часть территории располагается на верхнепермских отложениях, перекрытых среднечетвертичными образованиями. Рассматриваемые южнотаежные леса приурочены, в основном, к суглинистым дерново-средне- и слабоподзолистым почвам, для которых характерна избыточная увлажненность (Природа Горьковской..., 1974). Условно климаксовый тип леса – пихто-ельник с липой бореально-неморальный (см. раздел 6.2). Согласно флористической классификации они относятся к ассоциации *Rhodobryo-Piceetum abietis subass. abietteosum sibiricae* (см. раздел 6.1).

Восстановительные сукцессии (демутации) на суглинистых субстратах, связанные с рубкой леса, протекают по-разному на следующих четырех вариантах вырубок:

1) узколесосечных (шириной не более двух высот древостоя), где имеются порубочные остатки и частично сохранился подрост;

2) узколесосечных без сохранения порубочных остатков (порубочные остатки при помощи тракторов сгребаются в кучи и сжигаются для снижения пожароопасности; основная часть подроста при этом уничтожается);

3) широколесосечных (шириной более 200 м), где имеются порубочные остатки и частично сохранился подрост;

4) широколесосечные вырубки без сохранения порубочных остатков и с нежизнеспособным подростом.

Процесс восстановления исходного типа сообщества (пихто-ельника с липой бореально-неморального) наиболее быстро осуществляется при первом варианте рубок. Это связано с сохранением части подроста, с наличием порубочных остатков (имитация естественного валежа), необходимых для успешного возобновления ели; с интенсивным обсеменением вырубки соседними деревьями и с частичным сохранением (за счет влияния соседних массивов) элементов фитосреды.

На первой стадии (рис. 6.34, *1*), через 30–40 лет после вырубки, формируется осино-липняк неморальный с подростом хвойных видов деревьев. В нем преобладают неморальные лесные травы, крупные папоротники из бореальной (*Dryopteris expansa*), неморальной (*D. carthusiana, D. filix-mas*) и ольшанниковой (*Athyrium filix-femina*) эколого-ценотических групп. Мелкие бореальные лесные травы и мелкие папоротники в данных условиях встречаются лишь единично, а иногда отсутствуют совсем. Вероятно, в таких условиях, они не могут конкурировать с неморальными травами и крупными папоротниками. В наиболее влажных (плохо дренированных) местообитаниях в древесном ярусе имеется существенная примесь березы пушистой и ольхи серой, которые обладают большей гигрофильностью, чем осина.

На второй стадии, через 50–60 лет, формируется сомкнутый полог из темнохвойных видов (ели и пихты), образующий нижний подъярус древостоя (см. рис. 6.34, *2*). В травяном покрове, как следствие существенного притенения его пологом пихты и ели, снижается доминирующая роль неморальных видов и увеличивается роль кислицы. В результате формируется осино-липняк со вторым ярусом хвойных видов и неморально-бореальным травяным покровом с большим участием папоротников.

На третьей стадии (через 100–120 лет после вырубки) древостой первого поколения (главным образом, осины и липы) начинает распадаться, формируется пихто-ельник неморально-бореальный с липовым подлеском (см. рис. 6.34, *3*) и трехъярусным травостоем. В первом подъярусе травостоя доминируют папоротники (*Dryopteris expansa, D. carthusiana, D. filix-mas*), во втором – *Aegopodium podagraria, Pulmonaria obscura*, а в третьем – *Oxalis acetosella*.

На четвертой стадии, после одного–двух оборотов поколений (150–300 лет) эдификаторов, формируется исходный вариант условно климаксового сообщества (см. рис. 6.34). В течение этого периода в результате двух разнонаправленных процессов (во-первых, отмирания состарившихся деревьев, их вывала, гумификации валежа и связанного с этим формирования ветровально-почвенного комплекса; во-вторых, активного возобновления эдификаторных видов деревьев, восстановления полночленной возрастной и пространственной структуры популяций деревьев – формирования выра-

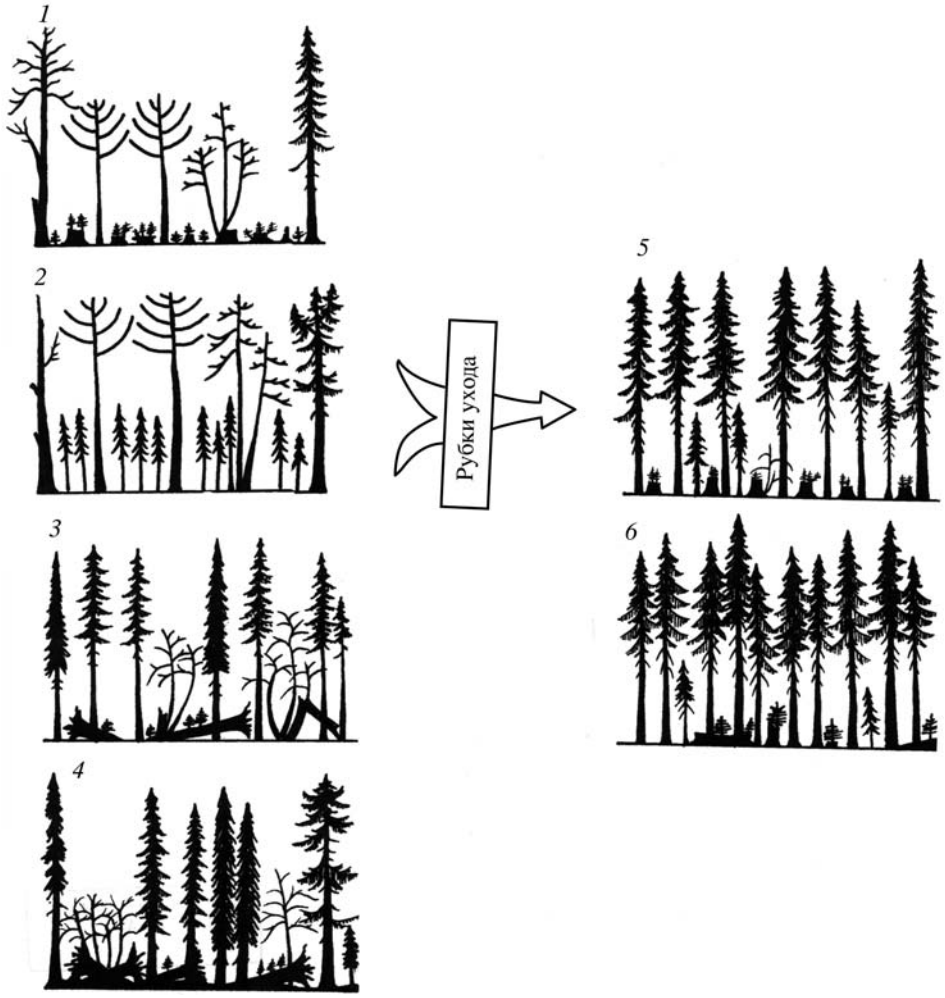


Рис. 6.34. Схема восстановительной сукцессии в пихто-липо-ельниках после узколесосечной вырубки с сохранением порубочных остатков (*1–4*) и результаты рубок ухода (*5–6*).

женной мозаики возрастных парцелл, сменяющих друг друга в процессе развития и смерти деревьев) происходит восстановление присущих условно климаксовому сообществу структуры и циклической динамики.

В случае проведения на второй (реже на первой) стадии демутации рубок ухода с целью формирования хвойных насаждений (выборочной рубки мелколиственных видов и липы) начинает быстро развиваться полог из пихты и ели (см. рис. 6.34, *5*). Особи этих видов образуют верхний ярус и сильно затеняют нижние ярусы. В результате подавляется возобновление липы и ели. Возможность формирования нового поколения ели снижается еще больше, если при рубках ухода повреждаются уже гумифицированные валежины и удаляются порубочные остатки осины и липы. В результате образуется олигодоминантный пихто-ельник неморально-бореальный (см. рис. 6.34, *2*), с

двухъярусным травостоем, где в качестве доминантов выступают *Aegopodium podagraria* и *Oxalis acetosella*. В этом случае восстановление исходного условно климаксового сообщества отодвигается на значительный период. При достижении пихто-ельником неморально-бореальным возраста рубок и последующей вырубки его тем же узколесосечным способом обычно формируется березняк или осинник (в зависимости от влажности местообитания) неморальный с подростом хвойных видов деревьев.

Последующие выборочные рубки и рубки ухода, направленные на ускоренное создание насаждений с выровненным темнохвойным древостоем, приводят к существенному обеднению видового состава и структуры сообществ. В результате формируются одновозрастные олигодоминантные пихто-ельники неморально-бореальные или монодоминантные ельники бореальные (ельники кисличники). В этих сообществах отсутствует липа, а в травяном покрове полностью или частично исчезают неморальные лесные, бореальные опушечные (*Dryopteris expansa, Crepis sibirica*) и ольшанниковые (*Aconitum septentrionale, Athyrium filix-femina*) виды.

В случае вырубки условно климаксового сообщества узколесосечным способом с удалением порубочных остатков и уничтожением подроста хвойных видов деревьев (второй вариант рубок) схема восстановительного процесса похожа на предыдущий вариант. Отличия состоят в более медленном формировании нового поколения пихты и ели в связи с отсутствием подроста и условий для его появления. В этом варианте на первой стадии (30–40 лет после вырубки) часто формируется липо-березняк или липо-осинник неморальный, который в возрасте 80–100 лет сменяется липняком неморально-бореальным с подростом пихты и ели. На третьей стадии (100–120 лет после вырубки) формируется липняк неморально-бореальный со вторым подъярусом из пихты и ели. На четвертой стадии (130–150 лет после вырубки), после распада древостоя из липы, формируется пихто-ельник неморально-бореальный. Такое сообщество после одного–двух оборотов поколений (150–300 лет) ели, пихты и липы может трансформироваться в исходный вариант условно климаксового сообщества.

В случае выборочных рубок или рубок ухода на стадии липняка с молодой елью и пихтой (с целью ускоренного формирования темнохвойного древостоя) так же, как и при узколесосечных рубках с сохранением порубочных остатков формируется пихто-ельник неморально-бореальный без участия липы в подросте и древостое.

После вырубки условно климаксового сообщества широколесосечным способом с сохранением порубочных остатков и, частично, подроста (третий вариант рубок), процесс восстановления исходного типа сообщества идет существенно медленнее, чем при узколесосечном способе. Это связано с уничтожением специфичной лесной фитосреды на сравнительно большой территории. Значительное изменение светового, температурного и гидрологического режимов, химического и механического составов верхнего горизонта почвы, изменение численности и видового состава почвенных микроорганизмов и грибов приводит к формированию микроклиматических условий, свойственных лугово-опушечному типу местообитания. Однако, частичная сохранность подроста и наличие порубочных остатков, необходимых для успешного возобновления ели, при наличии в ближайшем окружении семеносящих деревьев, способствует восстановлению в последующем исходного сообщества. Схема восстановительной сукцессии приводится на рис. 6.35.

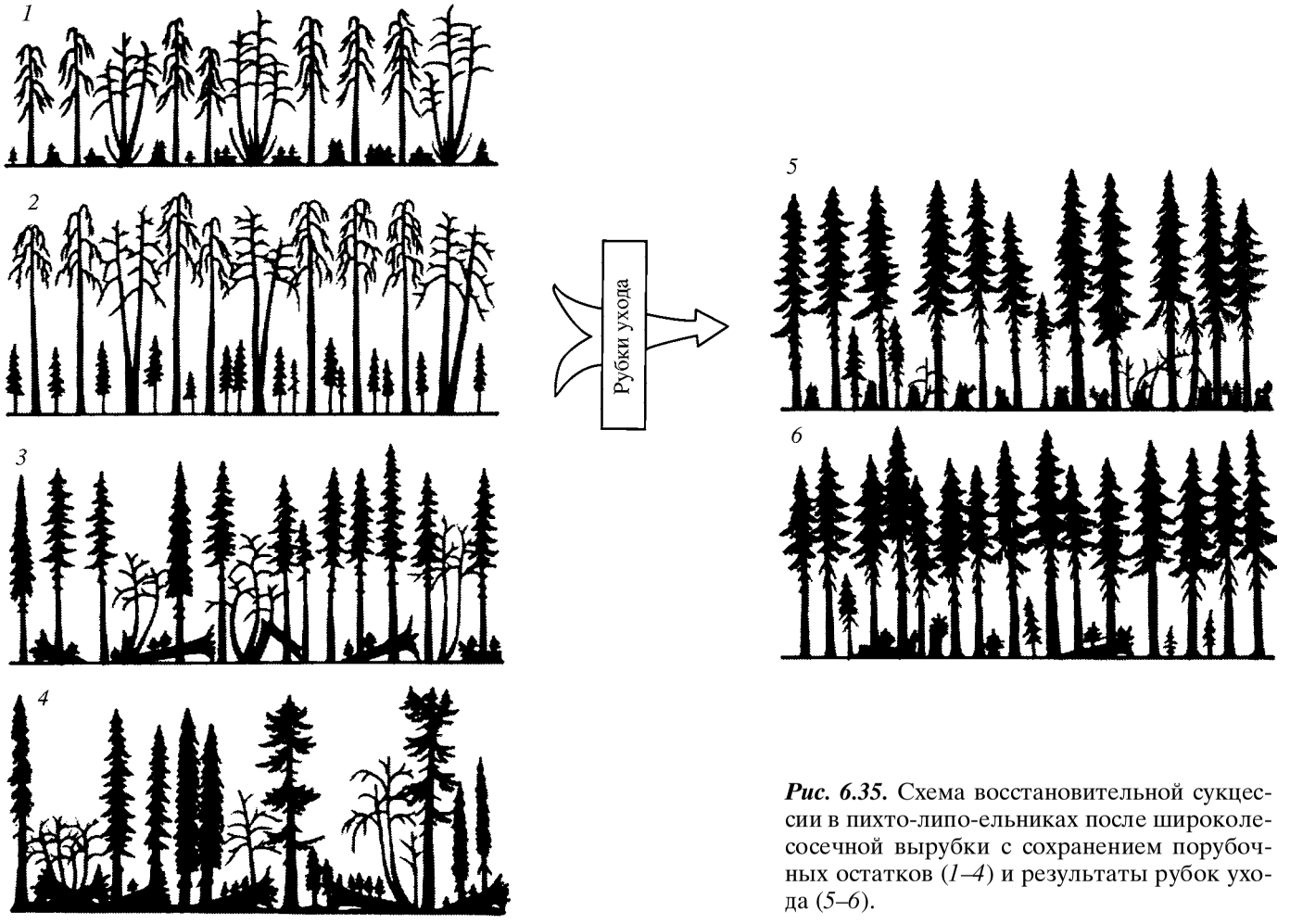


Рис. 6.35. Схема восстановительной сукцессии в пихто-липо-ельниках после широколесосечной вырубки с сохранением порубочных остатков (*1–4*) и результаты рубок ухода (*5–6*).

На месте такой вырубки обычно на первой стадии (30–40 лет после вырубки) формируется липо-березняк неморальный с единичным подростом хвойных видов (см. рис. 6.35, *1*) с преобладанием в травостое лугово-опушечных видов и присутствием отдельных неморальных видов (*Aegopodium podagraria, Dryopteris carthusiana, D. filix-mas, Pulmonaria obscura*). На второй стадии (60–80 лет после вырубки) данное сообщество, при наличии семеносящих деревьев хвойных видов, сменяется березо-липняком неморально-бореальным со вторым подъярусом из темнохвойных видов (рис. 6.35, *2*). Значительное затенение хвойным подростом напочвенного покрова приводит к снижению роли неморальных и усилению бореальных видов. На третьей стадии (100–120 лет после вырубки), в результате распада березово-липового древостоя, формируется пихто-ельник неморально-бореальный с липовым подлеском, который после 1–2 оборотов поколений видов деревьев-эдификаторов (150–300 лет) может трансформироваться в условно климаксовое сообщество (рис. 6.35, *3*).

При ускоренном формировании хвойного древостоя посредством выборочных рубок в березо-липняке неморально-бореальном со вторым подъярусом из темнохвойных видов развивается пихто-ельник неморально-бореальный. Дальнейшие рубки древостоя в таком сообществе часто завершаются формированием (через стадию березняка) ельника кисличника (возможно с единичной примесью пихты). Основные особенности сообществ этого типа – отсутствие хорошо развитого подроста, малое число видов в травяно-кустарничковом ярусе и абсолютное доминирование в нем видов бореальной группы. Они объясняются, в первую очередь, выровненностью микрорельефа (отсутствием валежа разного возраста и других элементов ветровально-почвенного комплекса), сильным затенением нижних ярусов пологом темнохвойного древостоя, неблагоприятным влиянием опада ели на виды напочвенного покрова.

Таким образом, широко распространенные лесные сообщества хвойно-широколиственных лесов – ельники кисличники представляют собой результат целенаправленного формирования хвойных (еловых) насаждений в лесном хозяйстве. Довольно часто ельники кисличники формируются на зарастающих пашнях (Сеннов, 1992; Комолова, Мирин, 1999; Савельева, 2000), сменяя возникшие на них мелколиственные леса. В таком случае бедность видового состава напочвенного покрова определяется не только фитоценотической обстановкой в сомкнутом насаждении ели, но и отсутствием по близости источников для заноса зачатков видов травяно-кустарничкового яруса. Подобная ситуация возникает на вырубках пихто-ельников с липой в случае уничтожения подроста, напочвенного покрова и сжигания порубочных остатков. Таким образом, подробное исследование сукцессионных процессов, включая историю формирования тех или иных лесных сообществ, показывает, что представление о ельниках кисличниках как зональном типе растительности есть результат трактовки антропогенных процессов в качестве природных. Формирование на пашнях и вырубках с уничтожением напочвенного покрова и подроста разновозрастных ельников-кисличников есть процесс развития диаспорического субклимакса.

В результате вырубки древостоя условно климаксового сообщества широколесосечным способом с удалением порубочных остатков (четвертый вариант рубок) через 30–40 лет формируются липо-березняк неморальный

с единичным подростом хвойных или березняк неморальный с порослевым подростом липы. После распада березового древостоя данные сообщества сменяются липняками неморальными с единичным подростом хвойных видов. Такие липняки в результате успешного порослевого возобновления липы и отсутствия достаточного количества подроста хвойных видов способны длительно существовать без дальнейших смен (формируется диаспорический субклимакс). Подобные закономерности отмечены (Курнаев, 1968; Речан и др., 1993) и для других районов распространения хвойно-широколиственных лесов.

Сукцессионные процессы, возникающие в результате выпаса скота в хвойно-широколиственных лесах, часто приводят к формированию бореальных или неморальных пихтарников (Васильев, 1935; Порфирьев, 1947; Широков и др., 1999). В условиях южной тайги Нижегородского Заволжья и других регионов пихтарники обычно приурочены к селениям. Преобладание пихты в древостоях связано с выпасом скота, что обусловлено:

• разбиванием копытами валежа, мохового покрова и подстилки, необходимых для возобновления ели, которая конкурирует с пихтой;

• выраженностью стержневой корневой системы у пихты и способностью лучше переносить ухудшение аэрации и уплотнение почвы при выпасе, в отличие от ели, которая имеет поверхностную корневую систему;

• сильным осветлением лесов в результате уничтожения скотом подлеска (пихта более светолюбива, чем ель).

Формирование пихтарников из условно климаксовых хвойно-широколиственных лесов под влиянием умеренного выпаса происходит постепенно в течение 40–100 лет.

На первом этапе, в результате вытаптывания и поедания травостоя и подлеска, формируются пихто-липо-ельники без травяного покрова. На втором этапе начинается усыхание и распад в древостое менее устойчивых к вытаптыванию и повреждению видов: ели и отчасти липы. Сильная пастбищная нагрузка приводит к полному распаду древостоя и формированию лугово-опушечного сообщества. При умеренном выпасе скота на данном этапе формируется пихтарник с единичными березами и лугово-опушечными травами.

На следующем этапе при сокращении пасторального воздействия происходит смена предыдущего сообщества на олигодоминантный пихтарник кисличный. Это связано с развитием обильного пихтового подроста, “накопившегося” за период пасторального периода при сильно ослабленном подросте ели в условиях отсутствия валежа и стравленного липового подроста. Сильно сомкнутый пихтовый древостой существенно затеняет нижние ярусы в сообществе, что вызывает обеднение видового состава.

* * *

Таким образом, в неморально-бореальных лесах на суглинистых субстратах, главным образом, в результате рубок часто формируются лесные сообщества с сильно измененной эколого-ценотической структурой. После прекращения рубок они могут длительно существовать в спонтанном режиме, представляя собой диаспорические субклимаксы. При этом они обладают чертами или бореальных (среднетаежных), или неморальных (широколиственных) лесов. Возможность их преобразования в квазиклимаксовые

неморально-бореальные сообщества определяются как дальностью от источников диаспор отсутствующих в сообществе видов, так и длительностью восстановительных процессов в почвенном покрове.

6.4.3. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на песчаных субстратах и прогнозы их развития (на примере национального парка Марий Чодра)

Территория национального парка Марий Чодра расположена в восточном секторе зоны смешанных (подтаежных) лесов, в южной части Марийско-Вятского увала. По характеру рельефа территория представляет собой слабоволнистую равнину с абсолютными высотами 75–125 м над уровнем моря (Природа Марийской АССР, 1957). Речная система образована рекой Илеть и ее притоками. Четвертичные отложения на местных водоразделах и речных террасах представлены чаще всего аллювиально-водноледниковыми разнозернистыми песками мощностью от 2 до 20 м. Они подстилаются пермскими отложениями, которые включают доломиты, известняки и песчаники с прослойками глин, алевролитов и гипсов. Местами пермские отложения практически выходят на поверхность, и их делювий служит почвообразующей породой. На большей части парка почвы песчаные, преимущественно дерново-подзолистые, на пониженных участках – торфяно-глеевые и торфянистые.

Леса национального парка, как и большинство лесов Марий Эл, произрастающих на песчаных почвах, постоянно подвергались воздействию пожаров. Обширные лесные пожары отмечены на этой территории в 1921, 1932, 1939, 1946, 1972 годах. Это одна из ведущих причин того, что в настоящее время на территории парка значительную площадь занимают послепожарные сосновые леса (50%).

Современный лесной покров включает формации липово-еловых, липовых, еловых, сосновых, осиновых и березовых лесов. Первые четыре формации представляют собой наиболее хорошо сохранившуюся лесную растительность на территории парка. Современная растительность в составе этих формаций представлена следующими ассоциациями в системе флористической классификации: липово-еловые леса – *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* subass. *abietetosum sibiricae*, липовые – *Queco-Tilietum*, еловые – *Maianthemo bifolii-Piceetum abietis Korotkov* 1986, сосновые – *Querco-Pinetum* (сосняки с участием неморальных видов), *Vaccinio myrtilli-Pinetum* (Kob. 1930) Br.-Bl. et Vlieger 1939 (сосняки черничные) и *Vaccinio vitis-idaeae-Pinetum* Sokołowski 1980 (сосняки брусничные). Мелколиственные леса (осинники и березняки) представляют собой послерубочные варианты, по крайней мере, трех из перечисленных выше ассоциаций (*Rhodobryo rosei-Piceetum, Querco-Tilietum, Vaccinio myrtilli-Pinetum*).

Распределение исходных (т.е. наименее нарушенных в результате хозяйственной деятельности) ассоциаций по профилю катены (на примере бассейна реки Уба) характеризуется следующими закономерностями: на хорошо дренированных участках местных водоразделов с превышением более 10 м над урезом реки располагаются липовые леса, сохранившиеся в виде небольших массивов. При сравнительном анализе флористического состава широ-

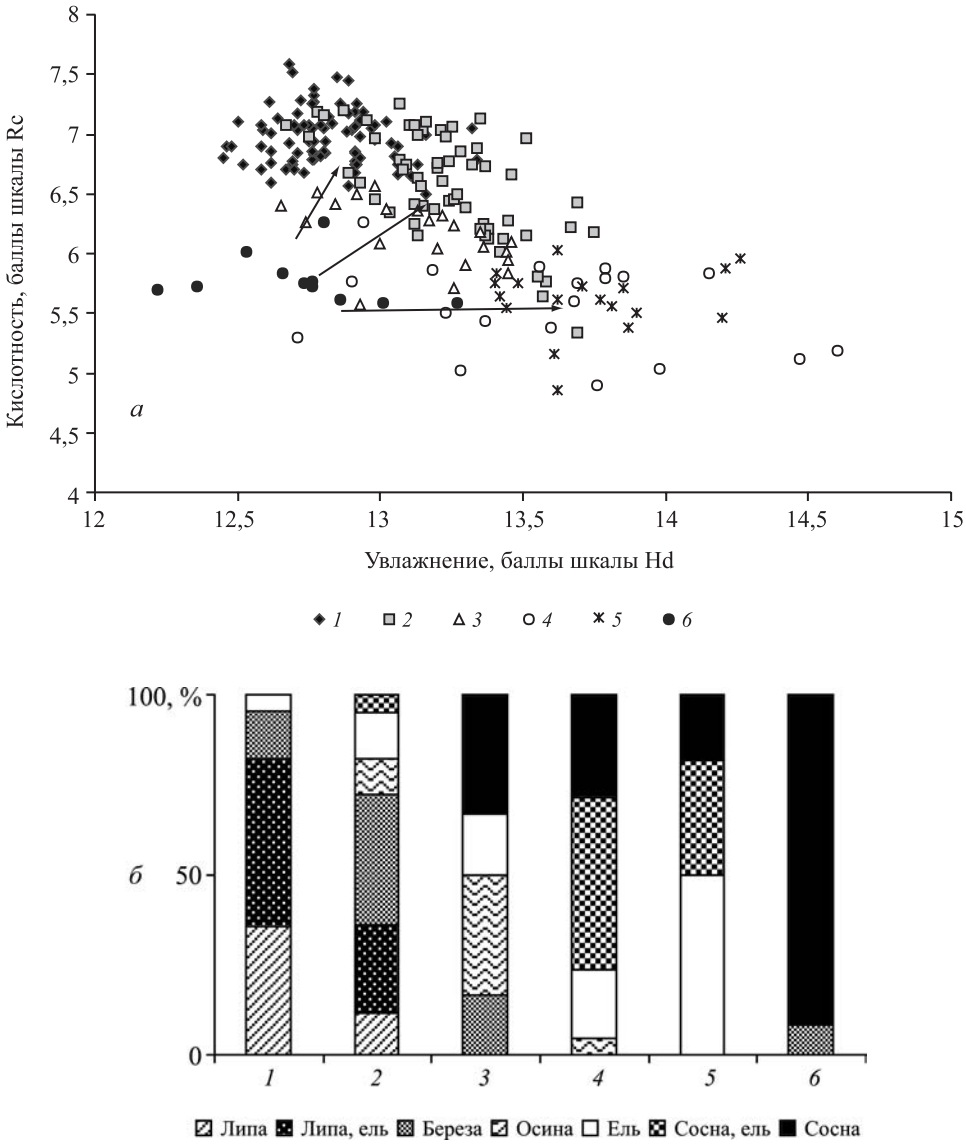


Рис. 6.36. Характеристика структуры исходных и производных послепожарных сообществ (национальный парк Марий Чодра) в ландшафте зандрового типа:

а – размещение исходных и производных послепожарных сообществ в экологическом пространстве факторов;

б – соотношение деревьев-доминантов и содоминантов сообществ.

Ассоциации: *1 – Querco-Tilietum cordatae*, *2 – Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*, *3 – Querco-Pinetum*; *4 – Vaccinio myrtilli-Pinetum*, *5 – Maianthemo bifolii-Piceetum abietis*, *6 – Vaccinio vitis-idaeae-Pinetum*.

Стрелками показаны возможные направления послепожарных восстановительных сукцессий.

колиственных лесов (см. разделы 6.1, 7.1) эти леса отнесены нами к ассоциации *Querco-Tilietum* subass. *caricetosum pilosae* var. *Aconitum septentrionale*. На пологих склонах местных водоразделов и террас в виде отдельных фрагментов представлены также липово-еловые леса. Участки еловых лесов, как правило, расположены в плохо дренируемых понижениях по склонам террас или вдоль некоторых притоков Убы.

В заливаемой части поймы можно встретить сообщества двух типов:

1) с участием ольхи черной, липы и мелколиственными видами деревьев в сочетании с неморальными и нитрофильными видами трав; 2) ельники с участием бореальных и болотных трав и хорошо развитым моховым покровом из зеленых и сфагновых мхов.

Леса, относящиеся к одной ассоциации по эколого-флористической классификации, занимают области экологического пространства, которые в той или иной степени перекрываются (рис. 6.36). Широколиственные (липовые) леса занимают наименее кислую и умеренно увлажненную область экологического пространства, смешанные (липово-еловые) – сдвинуты в область с более высоким увлажнением и кислотностью; при дальнейшем увеличении увлажнения местообитания и сдвиге реакции почв в кислую область липово-еловые леса сменяются еловыми лесами с преобладанием бореальных видов. Сосновые леса занимают область с пониженным увлажнением и высокой кислотностью.

Расположение ассоциаций лесной растительности в экологическом пространстве свидетельствует о непрерывном изменении экологических режимов (об экологическом континууме). Подобное явление объясняет возможность трансформации каждой из ассоциаций и постепенной смены одной ассоциации на ближайшую по экологическому пространству. При сравнении флористического состава мы также сталкиваемся с наличием флористического континуума между ассоциациями с разными видами деревьев доминантов. Наличие территориальных контактов, перекрытие экологического пространства ассоциаций и существование сообществ переходного типа увеличивают возможность взаимных переходов между ассоциациями в процессе их динамики. На основе сопоставления экологического пространства (см. рис. 6.36), флористического состава (табл. 6.16) и эколого-ценотической структуры (рис. 6.37) выделенных лесных сообществ можно представить ход послепожарных восстановительных сукцессий на промежуточных и завершающих этапах, поскольку возраст древостоя на исследованных участках достигает 80–100 лет (редко 200).

В экологическом пространстве наиболее отодвинута от исходного варианта смешанных липово-еловых лесов асс. *Vaccinio vitis-idaeae-Pinetum*. Эта ассоциация содержит наибольшее число боровых видов, здесь минимальна роль неморальных видов. Ее экологическая область перекрывается с таковой для асс. *Vaccinio myrtilli-Pinetum*; сукцессионные связи этих ассоциаций подтверждаются флористическим сходством между ними (см. табл. 6.16). В качестве следующего этапа можно рассматривать такие сообщества, где в древесном пологе доминирует сосна, но уже появляется первое поколение ели в подросте и господство в нижнем ярусе переходит к чернике. Одновременно ослабляется позиция боровых видов и усиливается роль неморальных и более мезофильных и теневыносливых бореальных видов растений (см. рис. 6.37 – асс. *Querco-Pinetum*). Дальнейший ход восстановительных процес-

Таблица 6.16

Сравнение флористического состава ассоциаций пирогенного ряда в зандровом ландшафте (на примере национального парка Марий Чодра)

Ярус	Вид	Vv-Pin	Vm-Pin	Q-Pin	M-Pic	Rhod-Pic	Q-Til
C	*Agrostis tenuis*	IV	I	I	I		
C	*Antennaria dioica*	V	I	I			
C	*Calamagrostis epigeios*	III	I	I	r	I	I
C	*Hieracium pilosella*	III	I	I			
B	*Juniperus communis*	IV	II	II			
C	*Molinia caerulea*	III	II	II	II	I	
C	*Veronica officinalis*	III	r	II		I	
C	*Acer platanoides*			II		II	III
C	*Carex pilosa*						II
C	*Polygonatum multiflorum*						II
C	*Aconitum septentrionale*					I	II
B	*Corylus avellana*			I	r	I	II
B	*Acer platanoides*	I	r	III		II	V
C	*Dryopteris filix-mas*			I	r	II	IV
C	*Equisetum pratense*					II	IV
C	*Galium odoratum*			I		II	IV
C	*Glechoma hederacea*			I		II	IV
C	*Mercurialis perennis*					II	V
C	*Lamium maculatum*					I	III
C	*Aegopodium podagraria*			I	r	IV	V
C	*Asarum europaeum*			II		IV	V
A	*Tilia cordata*			I		IV	V
C	*Stellaria holostea*			II	r	IV	IV
B	*Tilia cordata*	r	I	II	r	IV	II
C	*Carex digitata*			I	I	III	II
C	*Lathyrus vernus*			I		III	II
C	*Tilia cordata*	r	r	II		III	II
C	*Pulmonaria obscura*			I		III	IV
C	*Calamagrostis arundinacea*	V	IV	V	IV	IV	I
C	*Luzula pilosa*	V	IV	III	V	III	I
A	*Pinus sylvestris*	V	IV	IV	III	I	r
C	*Melampyrum pratense*	V	IV	II	II	I	
C	*Vaccinium vitis-idaea*	V	V	V	IV	III	r
C	*Vaccinium myrtillus*	III	V	V	V	IV	I
C	*Maianthemum bifolium*	II	III	IV	V	V	II
B	*Picea abies*	III	III	IV	IV	IV	II
C	*Picea abies*	III	III	II	III	II	I
B	*Frangula alnus*	III	II	II	III	II	r
C	*Frangula alnus*	I	III	II	III	II	r
A	*Picea abies*		IV	II	V	III	III
C	*Convallaria majalis*	V	IV	V	II	IV	I
C	*Viola canina*	IV	I	III	r	I	r
A	*Betula pendula*	III	II	III	II	II	I
C	*Fragaria vesca*	III	I	III	I	II	I
C	*Solidago virgaurea*	III	I	IV	II	IV	I
B	*Sorbus aucuparia*	III	II	IV	III	IV	II
C	*Juniperus communis*	II	I	I	I	r	
C	*Trientalis europaea*	II	II	I	V	III	I
A	*Betula pubescens*	I	II	II	III	II	I
A	*Populus tremula*	r	II	III	III	III	I
C	*Sorbus aucuparia*	I	II	IV	IV	III	I
C	*Veronica chamaedris*	I	r	II	r	I	r
C	*Rubus saxatilis*	r	I	IV	II	IV	II
C	*Orthilia secunda*	r	I	II	III	II	r
C	*Oxalis acetosella*		I	II	III	IV	II
A	*Quercus robur*			I		r	I
B	*Quercus robur*	r	I	II	r	I	I

Таблица 6.16 (окончание)

Ярус	Вид	Vv-Pin	Vm-Pin	Q-Pin	M-Pic	Rhod-Pic	Q-Til
C	*Quercus robur*	r	r	I	II	I	I
A	*Abies sibirica*				r	I	I
B	*Abies sibirica*			I	I	II	I
C	*Abies sibirica*				I	I	I
C	*Adoxa moschatellina*				r	I	II
C	*Dryopteris carthusiana*	r		I	III	III	III
C	*Carex rhizina*			II	I	II	I
C	*Equisetum sylvaticum*			I	II	II	I
BC	*Euonymus verrucosa*			II		III	II
C	*Melica nutans*			III	r	III	I
C	*Linnaea borealis*		I	I	II	I	
B	*Lonicera xylosteum*			II	r	II	II
C	*Milium effusum*		r	I	r	II	II
C	*Rubus idaeus*			II	I	II	I

Примечание. I–V – классы константности; r – вид встречен на одной площадке.

Ассоциации: Vv-Pin – *Vaccinio vitis-idaeae-Pinetum,* Vm-Pin – *Vaccinio myrtilli-Pinetum,* Q-Pin – *Querco-Pinetum, M-Pic – Maianthemo bifolii-Piceetum abietis,* Rrod-Pic – *Rhodobryo rosei-Piceetum,* Q-Til – *Querco-Tilietum.*

сов будут определяться экотопическими условиями. Если участок характеризуется слабым дренажом, то вполне вероятно, что ель и менее требовательные к затенению бореальные виды под влиянием изменившейся обстановки получат явные преимущества перед более светолюбивыми боровыми. На начальном этапе эколого-ценотические спектры при внедрении ели могут сохранять практически те же соотношения, что и в сосняках брусничных (см. рис. 6.37, вариант Vm-Pin / pin), но смыкание елового полога приведет к усилению роли бореальных видов и формированию асс. *Maianthemo bifolii-Piceetum abietis*. Хотя одновременно может увеличиваться участие неморальных видов (липы, клена, дуба), которые окажутся в подавленном состоянии.

На умеренно дренируемых участках позиции неморальных видов деревьев могут усиливаться по мере возобновительных процессов, тогда развитие пойдет в направлении к асс. *Querco-Pinetum*; здесь наиболее активно происходит внедрение клена, а затем дуба и липы; одновременно увеличивается доля неморальных видов в составе сообществ (см. рис. 6.37). По мере усиления позиций ели и неморальных видов деревьев формируются сообщества с паритетным участием неморальных и бореальных видов, а также с пониженным участием боровых и опушечно-луговых видов, что характерно для асс. *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*. Если на промежуточном этапе восстановления (*Querco-Pinetum*) осуществляются выборочные или мелкоконтурные вырубки, то восстановительная динамика приводит к формированию на тех же экотопах осиновых или березовых лесов с неморально-бореальным травяно-кустарничковым покровом (асс. *Vaccinio myrtilli – Pinetum* var. *Populus tremula*, var. *Betula pubescens*) за счет активного порослевого возобновления осины или пневой поросли и семенного возобновления березы. Аналогичные производные сообщества формируются и при вырубке древостоя в асс. *Rhodobryo rosei-Piceetum.* Если после таких преобразований происходит активный занос зачатков ели и липы, то сукцессия приводит к формированию

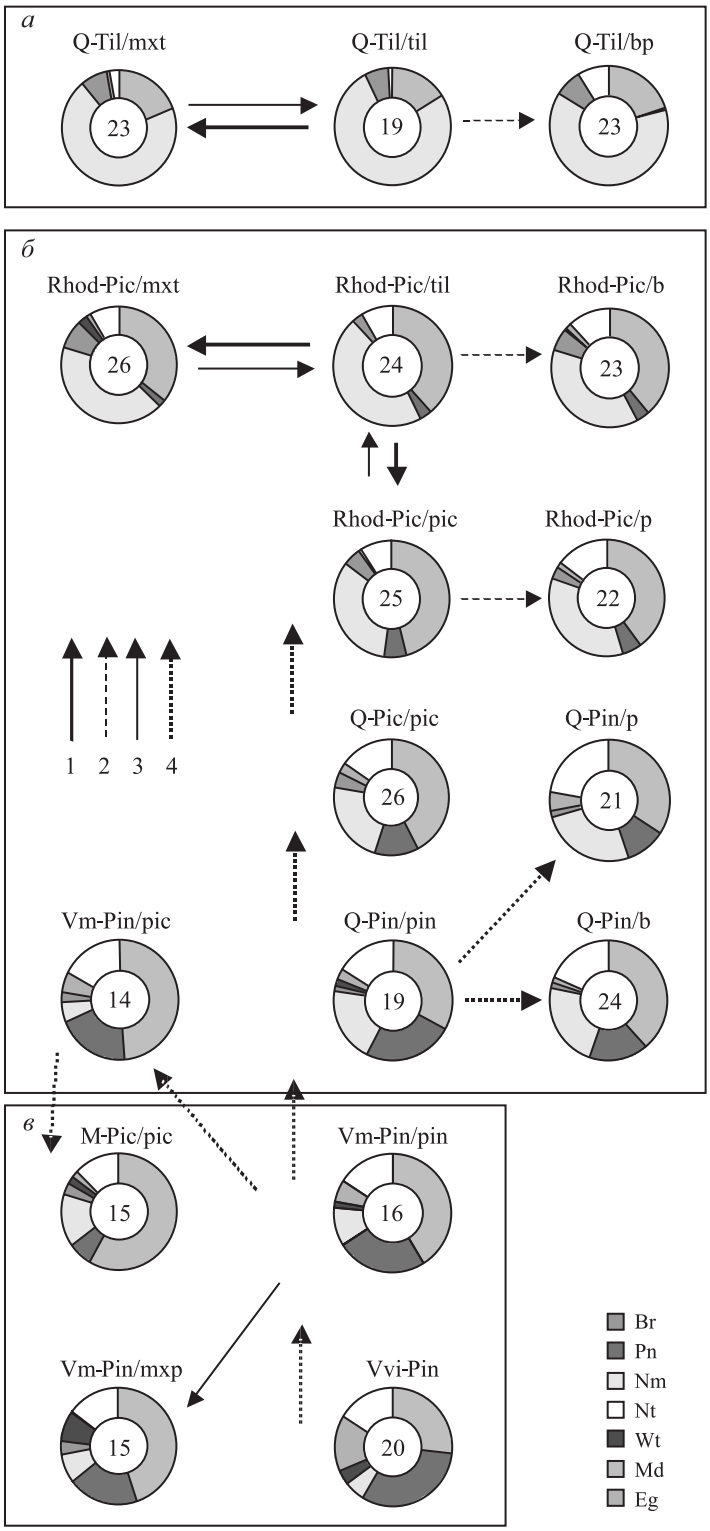

а
Q-Til/mxt
23
Q-Til/til
19
Q-Til/bp
23
б
Rhod-Pic/mxt
26
Rhod-Pic/til
24
Rhod-Pic/b
23
Rhod-Pic/pic
25
Rhod-Pic/p
22
1 2 3 4
Q-Pic/pic
26
Q-Pin/p
21
Vm-Pin/pic
14
Q-Pin/pin
19
Q-Pin/b
24
в
M-Pic/pic
15
Vm-Pin/pin
16
Vm-Pin/mxp
15
Vvi-Pin
20
Br
Pn
Nm
Nt
Wt
Md
Eg

Рис. 6.37. Схема сукцессионной системы лесных сообществ в зандровом типе ландшафта (на примере национального парка Марий Чодра):

а – в условиях хорошего дренажа без повреждения пожарами. Потенциальная ассоциация местообитания Q-Til – *Querco-Tilietum cordatae*;

б – в условиях умеренного дренажа. Потенциальная ассоциация местообитания Rhod-Pic – *Rhodobryo-Piceetum abietis ab abietesum sibiricae*;

в – в условиях ослабленного дренажа. Потенциальная ассоциация местообитания M–Pic *Maianthemo bifolii-Piceetum abietis*.

Преобладание видов деревьев в древесном пологе : pic – ель, pin – сосна, til – липа, p – осина, b – береза, mxt – совместное существование липы и ели, mxp – совместное существование сосны, березы, ели.

Производные послепожарные сообщества: ассоциации Q-Pin – *Querco-Pinetum,* Vm-Pin; Vvi-Pin – *Vaccinio vitis idaeae-Pinetum*.

Стрелками показаны основные динамические тенденции в данной сукцессионной системе: *1* – усиление позиций ели и бореальных видов; *2* – смена доминирования на мелколиственные породы; *3* – усиление позиций широколиственных пород и неморальных видов; *4* – ослабление роли боровых видов и усиление позиций неморальных.

Эколого-ценотические группы: Br – бореальная, Pr – боровая, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Wt – болотная, Md – луговая, Eg – опушечная.

Цифры в центре круга – число видов сосудистых растений на 100 кв.м.

исходного варианта смешанного липово-елового леса, Широколиственные липовые леса, как правило, редко страдают от пожаров, но чаще были подвержены рубкам. Рубки приводили к возникновению березняков, преимущественно из *Betula pubescens*. Сходство флористического состава и практически полностью совпадающее экологическое пространство березняков и липовых лесов свидетельствуют об их тесных сукцессионных связях.

Сходство эколого-ценотической структуры и флористического состава, перекрывание экологических областей ассоциаций лесной растительности позволяют представить основные направления на промежуточных и заключительных этапах восстановительной динамики лесов (см. рис. 6.37).

Направления и скорости послепожарных сукцессий зависят от типа местообитания (степени дренажа и кислотности опада почвообразующих пород), скорости внедрения разных видов деревьев (ели или широколиственных видов деревьев) и промежуточных воздействий (рубки).

6.4.4. Прогноз изменения растительного покрова в Приокско-Террасном заповеднике по лесотаксационным данным

Приокско-Террасный заповедник расположен в 100 км к югу от Москвы, на левом берегу реки Оки в пределах ее широтного участка. Площадь заповедника чуть менее 5000 га. Заповедник занимает пологий южный склон окской долины с абсолютными высотами от 120 до 180 м. В заповеднике представлены фрагменты верхней поймы реки Ока, все левобережные надпойменные террасы (3–4) и водораздельная территория. Террасы сложены коренными породами каменноугольного периода, преимущественно известняками, перекрытыми днепровской мореной и мощным покровом аллювиально-флювиогляциальных песков. Мощность песчаных отложений варьирует от 75 см до 2 м, а на нижних террасах, преимущественно в их западной части, достигает и более двух метров. Породы, подстилающие песча-

ные отложения древних террас, – четвертичные моренные суглинки, карбоновые известняки и глины (Лидов, 1946). С севера на юг заповедник пересекают две небольших речки: Таденка и Паниковка. На северо-западе заповедника протекает речка Сушка. Рельеф территории заповедника преимущественно слабо волнистый с негустой сетью ручьев и оврагов, в южной части заповедника – бугристо-дюнный. Почвы преимущественно дерново-подзолистые, местами оглеенные; на пониженных участках водоразделов – торфянистые, а при близком подстилании известняков – дерново-карбонатные.

История природопользования на территории заповедника изложена ранее (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000), в частности, подробно описаны следующие основные этапы антропогенных воздействий на протяжении последних трехсот лет.

1. До момента Генерального межевания (1769 г.) большая часть современной территории заповедника была преобразована в результате рубок или распашек. После прекращения распашки на одних участках продолжались сенокошение и выпас скота, а другие участки заросли лесом, который использовался как дровяной. По материалам Генерального межевания, в середине XVIII века большая часть современной территории заповедника была покрыта дровяным лесом (не более 40–60 лет) из березы и осины, возможно, с небольшой примесью хвойных и широколиственных видов деревьев.

2. После реформы 1861 г. на территории современного заповедника началось массовое сведение лесов для нужд местной промышленности и на продажу. К 1877 г. истребление лесов на левобережье Оки приняло катастрофический характер (Сукцессионные процессы..., 1999).

3. В 1888 г. был издан специальный лесоохранительный закон: “Положение о сбережении лесов” (Рудзский, 1899). Согласно ему, 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.

4. С 1911 г. в сухих сосновых лесах на территории современного заповедника начались массовые пожары. В 1918–1919 гг. 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 гг. 75% территории заповедника были пройдены рубками ухода. В военное и послевоенное время проводились массовые рубки сплошными лесосеками на топливо.

5. В 1945 г. анализируемая территория вошла в качестве Приокско-Террасного участка в Московский заповедник, а с 1948 г. заповедник стал функционировать как самостоятельная единица. В 50-е годы часть непокрытой лесом площади была засажена деревьями, преимущественно сосной.

Таким образом, вся территория заповедника характеризуется высокой интенсивностью антропогенных воздействий, предшествовавших заповеданию. За последние столетия вся площадь была пройдена рубками, распашками и пожарами; достаточно обширные территории засажены культурами сосны. Специфика природопользования на территории заповедника – мелкоконтурность всех угодий (лесов, лугов, пашен) и многократное изменение способов использования каждого конкретного участка в течение последних столетий.

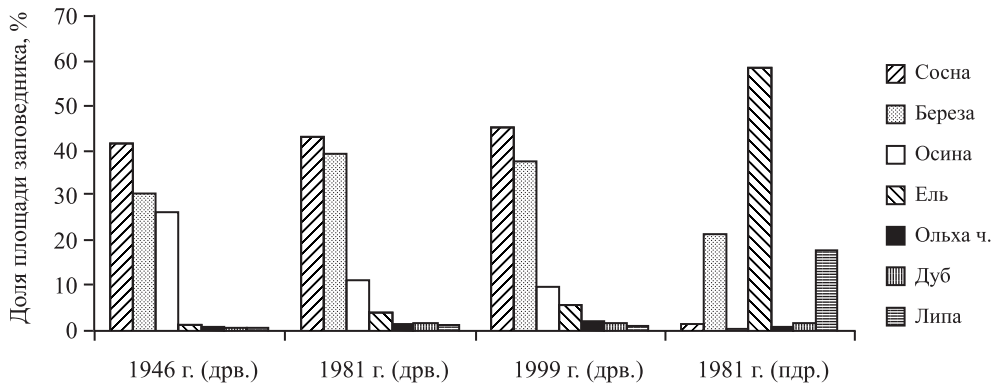


Рис. 6.38. Изменение доли площадей, на которых преобладают разные виды деревьев в древостое (дрв.) и в подросте (пдр.), в лесном массиве Приокско-Террасного заповедника с 1946 по 1999 год (Ольха ч. – ольха черная).

Антропогенные воздействия прошлых столетий определили состав и структуру растительности на момент ее заповедания. В 1946 г. в лесах заповедника господствовала сосна (41,4% от покрытой лесом площади), на втором месте была береза (30%), на третьем – осина (26%) (Каляев, 1969). По лесотаксационным данным проведена оценка изменения долей площадей, на которых преобладали те или иные виды деревьев за 50 лет (рис. 6.38). Видно, что с 1946 г. по 1999 г. (год проведения последней таксации) позиции сосны и березы в древостое существенно не изменились, доля осины сократилась более, чем в два раза, доли ели, липы, дуба низкоствольного и ольхи черной слегка возросли. В подросте преобладает ель, значительна доля площадей выделов с доминированием липы. Это свидетельствует о сукцессионных процессах, происходящих на территории заповедника. Доля площадей, занятых пионерными видами (*Pinus sylvestris, Betula pendula, B. pubescens, Populus tremula*), сильно сократилась, а доля площадей, занятых зональными эдификаторами (*Picea abies, Tilia cordata*), сильно увеличилась. На территории заповедника, по причине антропогенной трансформации лесного покрова, редкими стали многие широколиственные виды деревьев (*Acer platanoides, Ulmus glabra, U. laevis*) и полностью отсутствует *Fraxinus excelsior*, для которых данная территория не является краем ареала. Эти виды по экологическим свойствам безусловно могут здесь произрастать. В связи с этим, на территории заповедника возможно формирование только диаспорических субклимаксов.

Более подробно сукцессионные процессы в растительном покрове заповедника были проанализированы ранее по геоботаническим и демографическим данным (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000).. В настоящем разделе динамика лесного массива заповедника оценивается по данным лесных таксаций 1981 и 1999 гг., которые существенно дополняют проведенные ранее описания отдельных сообществ, так как характеризуют весь лесной массив заповедника.

Сравнительный анализ лесотаксационных материалов 1981 и 1999 гг. (Смирнов и др., 2001) и полевые исследования позволили сделать вывод, что

лесотаксационные материалы 1981 г. (полученные путем обработки полевых данных с привлечением аэрофотоснимков) выполнены наиболее тщательно и подробно, они актуальны до настоящего времени. Таксация 1999 г. проводилась преимущественно по аэрофотоснимкам, с использованием ГИС-технологий. В результате материалы 1999 г. хорошо привязаны к топографической основе, форма выделов хорошо соответствует форме популяционных локусов древостоя, достаточно подробно описан древесный ярус. Однако, сведения о подросте весьма скудные, а информация о подлеске и травяном покрове вовсе отсутствует. В результате, динамику зональных эдификаторов (ели и широколиственных видов) и доминантов в древостое мы оценивали путем сравнительного анализа лесотаксационных данных 1981 и 1999 гг., а характеристики подроста, подлеска и травяного покрова – только по данным таксации 1981 г. При этом дополнительно рассчитывалась доля площадей, занятых зональными эдификаторами в подросте, эколого-ценотический состав травяного покрова и тип лесного сообщества, который определялся по доминантному виду в древостое и доминирующей эколого-ценотической группе в травяном покрове.

В 1999 г. сосна и береза продолжали занимать лидирующие позиции в древостое – суммарная площадь выделов с доминированием этих видов составила более 75% площади заповедника (см. Вклейку, рис. 1). Березняки в возрасте 50–70 лет и сосняки в возрасте 60–80 лет доминировали по площади на территории заповедника. Вместе с тем, по сравнению с 1981 г. значительно возросла (с 38 до 69%) доля площади выделов, в составе древостоя которых были отмечены зональные эдификаторы – ель и широколиственные виды (липа, дуб) (см. Вклейку, рис. 2). Выросла доля ели в древостое – выделы с доминированием ели в 1999 г. занимали 5% площади заповедника (4% в 1981 г.), а суммарная площадь выделов с участием ели в древостое достигла 45% (28% в 1981 г.). Вместе с тем, доля выделов, где в составе древостоя среди эдификаторных видов была отмечена только ель, возросла не столь значительно (от 12% в 1981 г. до 16% в 1999 г.), в то время как доля выделов, где в составе древостоя среди эдификаторных видов были отмечены широколиственные виды, увеличилась в два раза (от 10 до 22%). В целом, широколиственные виды в 1999 г. были отмечены на половине площади изучаемой территории. Максимальную площадь среди выделов, в составе древостоя которых были отмечены эдификаторные виды, занимали выделы с совместным участием ели и широколиственных видов (28,7% территории заповедника). Выделы с доминированием черной ольхи в 1999 г. занимали 1,7% площади заповедника (0,8% в 1981 г.) и были расположены вдоль водотоков (см. рис. 6.39 и рис. 1 на Вклейке).

Следует отметить, что по материалам таксации 1981 г. площадь выделов с присутствием зональных эдификаторов в древостое может быть рассчитана с учетом и без учета единичных видов (не вошедших в формулу древостоя). В таксации 1999 г. единичные виды в древостое не отмечались, поэтому выше для сравнения были приведены значения долей площади, рассчитанные без учета единичных видов. Однако результаты расчета площади выделов с учетом единичных видов позволяют сделать несколько интересных замечаний (табл. 6.17).

Общая площадь выделов с присутствием зональных эдификаторов в древостое в 1981 г. существенно возросла при расчетах с учетом единичных ви-

дов (от 37,8% до 64,7%): в большей степени возросли площади выделов с присутствием только широколиственных видов (более чем в два раза) и выделов с одновременным присутствием ели и широколиственных видов (табл. 6.17). Одновременно, площади с присутствием зональных эдификаторов в древостое в 1999 г. не столь значительно отличались от соответствующих площадей в 1981 г., если последние рассчитывались с учетом единичных видов. Интересно, что доля "чисто еловых" выделов даже сократилась в 1999 г. по сравнению с 1981 г., а доля "чисто широколиственных выделов" осталась практически без изменений. По-видимому, это объясняется тем, что в 1981 г. липа и дуб зачастую присутствовали в древостое, но в незначительных количествах, поэтому при таксации они отмечались либо в разряде "единичных видов", либо даже в составе подлеска, а при таксации 1999 г. они уже отмечались в формуле древостоя.

Таблица 6.17

Присутствие деревьев – зональных эдификаторов в составе древостоев Приокско-Террасного заповедника (по данным лесной таксации 1981 и 1999 гг.), % общей площади заповедника

Зональные эдификаторы	Сроки таксации		
	1981 г.*	1981 г.**	1999 г.
Mxt	15,8	23,3	28,7
Pc	11,9	19,2	16,2
Q	10,1	21,2	21,9
A	0	1	1,7
Всего	37,8	64,7	68,5

Примечание: Mxt – ель и широколиственные виды деревьев, Pc – только ель, Q – только широколиственные виды деревьев, A – ольха черная.

* 1981 г. (1) – расчет по формуле древостоя по данным таксации 1981 г. без учета единичных видов;

** 1981 г. (2) – расчет по формуле древостоя по данным таксации 1981 г. с учетом единичных видов; 1999 – расчет по формуле древостоя по данным таксации 1999 г. без учета единичных видов.

Среди доминантов в подросте в 1981 г. лидирующее положение занимала ель (43% площади заповедника), за ней следовали береза (15,4%) и липа (12,7%) (см. Вклейку, рис. 3, *а*). Зональные эдификаторы в подросте отмечены на 68% площади заповедника, среди них выделы с исключительно еловым подростом занимали 31,2% площади, выделы с одновременным участием ели и широколиственных видов в подросте занимали 28% площади, а выделы с "чисто широколиственным" подростом – 8% (см. Вклейку, рис. 3, *б*). Одновременный анализ участия ели и широколиственных видов (с учетом единичных видов) и в древостое, и в подросте (табл. 6.18) показал, что в 1981 г. наличие зональных эдификаторов было зарегистрировано на 80% площади заповедника с максимумом (43%) на смешанных насаждениях. За ними следовали выделы с присутствием ели без широколиственных видов (22%) и выделы с широколиственными видами без ели (14%).

Таблица 6.18

Присутствие на территории Приокско-Террасного заповедника деревьев – зональных эдификаторов в составе древостоя и подроста (по данным лесной таксации 1981 г.), % общей площади заповедника

Зональные эдификаторы	Древостой	Подрост	Всего древостой и/или подрост
Mxt	23,3	28,1	43,2
Pc	19,2	31,2	22,1
Q	21,2	8,1	14,0
A	1	0,7	1,1
Всего	64,7	68,1	80,4

Примечание: Mxt – ель и широколиственные виды деревьев, Pc – только ель, Q – только широколиственные виды деревьев, A – ольха черная.

По материалам таксации 1981 г. был также проанализирован эколого-ценотический состав доминантов травяного покрова. Учтены следующие ЭЦГ (см. раздел 3.2): отдельно каждая группа лесных видов растений (BrF, NmF, NtF, PnF), обобщенная группа видов растений опушек разных лесов, включая разреженные байрачные леса (Eg = BrEg + NmEg + NtEg + PnEg + Qx), обобщенная группа видов растений разных лугов и степей (Md = St + MDr + MFr), обобщенная группа видов растений низинных болот, земноводных (прибрежно-водных) видов, внутриводных видов и видов свежего аллювия (Wt = Sw + WpA + InW + Al).

Впервые анализ растительности по доминирующей в напочвенном покрове эколого-ценотической группе видов на основе лесотаксационных данных был предложен и апробирован для территории Приокско-Террасного заповедника Л.Б.Заугольновой (Оценка..., 2000). Мы формализовали этот подход, разработали специальные компьютерные программы для обработки лесотаксационных данных, а также предложили определять тип растительного сообщества (тип леса) по доминантному виду древостоя и доминирующей эколого-ценотической группе в напочвенном покрове. В результате было установлено, что неморальные травы преобладают на территории заповедника – выделы с их доминированием занимают 42% всей исследуемой площади. За ними следуют выделы с доминированием боровых видов (27% территории) и бореальных видов (20% территории) (см. Вклейку, рис. 4). Вместе с тем, как отмечалось в предыдущих исследованиях (Сукцессионные процессы..., 1999, Оценка..., 2000), напочвенному покрову на территории заповедника свойственна большая пестрота и разнообразие эколого-ценотической структуры. Поэтому для характеристики напочвенного покрова более корректно использовать сочетание доминирующих эколого-ценотических групп видов, а не отдельные группы.

При использовании сочетаний групп было выявлено, что на территории заповедника по площади преобладают бореально-боровые выделы (24% территории), за ними следуют неморально-боровые (19%), чисто неморальные (17%) и неморально-бореальные (11%) выделы (см. Вклейку, рис. 5). Заметим, что по данным 1981 г. наблюдалось соответствие состава напочвенного покрова лесотаксационных выделов типам условий местообитания (ТУМ), отмеченным в описаниях: значения ТУМ из лесотаксационных описаний практически полностью совпадали со значениями ТУМ, рассчитанными с использованием таблиц Воробьева–Погребняка (Воробьев, 1953) по доминантам напочвенного покрова. По описаниям 1981 г., 52% территории занимали выделы с ТУМ С2 и 21% – с ТУМ В2. По данным 1999 г., выделы с ТУМ В2 стали занимать 51% территории, тогда как выделы с ТУМ С2 – только 9%. Очевидно, что такое существенное изменение ТУМ в сторону более бедных условий является следствием изменения методики оценки этой характеристики, а не следствием реальной экосистемной динамики. По-видимому, при таксации 1999 г. ТУМ проставляли по составу древостоя.

Наконец, по доминантному виду древостоя и доминирующей (одной) эколого-ценотической группе в напочвенном покрове по лесотаксационным данным 1981 г. на территории заповедника было выделено довольно существенное число типов сообществ – 24: 20 типов сообществ с дре-

Таблица 6.19

Присутствие на территории Приокско-Террасного заповедника растительных сообществ с различными комбинациями "доминант древостоя – доминирующая в напочвенном покрове эколого-ценотическая группа" (% общей площади заповедника)

Доминирующая ЭЦГ	Доминанты древостоя						
	Сосна	Береза	Осина	Ель	Дуб	Липа	Ольха черная
Неморальная	9,0	21,1	8,3	1,7	1,0	1,2	–
Бореальная	12,1	5,3	0,8	1,6	–	–	–
Боровая	16,3	8,4	1,0	0,7	–	–	–
Нитрофильная	–	1,2	0,4	–	–	–	1,0
Лугово-опушечная	0,5	2,2	–	–	0,3	–	–

Примечание: Включает неморальную, бореальную, боровую и нитрофильную опушечные группы вместе.

весным ярусом и 4 типа сообществ без древесного яруса – болота, пустоши (прогалины), мезофитные и гигрофитные луга (см. Вклейку, рис. 6).

Возможные сочетания доминантов древостоя и доминирующей эколого-ценотической группы представлены в табл. 6.19. Выделенные в заповеднике 20 типов лесных растительных сообществ представляют собой сообщества, типичные для центра неморально-бореальной полосы Европейской России. Среди них преобладают неморальные березняки (21% площади заповедника), за ними следуют боровые сосняки (16%) и бореальные сосняки (12%). Неморальные сосняки, боровые березняки, неморальные осинники и бореальные березняки также занимают заметную часть территории.

* * *

По лесотаксационным материалам было выявлено, что на территории заповедника имеется довольно большое разнообразие растительных сообществ, наибольшие площади заняты неморальными березняками и бореально-боровыми сосняками. Вместе с тем, материалы лесной таксации 1981 и 1999 г. убедительно демонстрируют наличие сукцессионного процесса на территории заповедника, направленного в сторону образования хвойно-широколиственного субклимакса – елово-липовых лесов с включением черноольшаников вдоль водотоков. Среди зональных эдификаторов позиции ели как доминирующего вида (с учетом данных по подросту) наиболее сильные. Однако, широколиственные виды (липа и изредка дуб) в небольших количествах встречаются более, чем на половине площади заповедника. При этом широколиственные виды довольно устойчиво держат территорию – ель в составе древостоя (по данным 1999 г.) не появляется там, где широколиственные виды (по данным 1981 г.) присутствуют, даже в небольшом количестве. В напочвенном покрове наблюдается картина, схожая с ситуацией в древостое: в заповеднике преобладают выделы с бореально-боровым составом напочвенного покрова, однако неморальные виды по сравнению с видами других эколого-ценотических групп распространены на большей части площади заповедника.

6.4.5. Современное состояние и прогноз развития островных лесных массивов на примере Природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки"

Природно-исторический заповедник-леспаркхоз "Горки" (южная часть ближнего Подмосковья) входит в состав лесопаркового защитного пояса г. Москвы. Территория расположена в северной части Среднерусской возвышенности в пределах Москворецко-Окской моренно-эрозионной равнины на водоразделах рек Пахра и Москва. В настоящем разделе рассматривается современное состояние и прогноз развития трех лесных массивов – Съяновского, Коробовского, Богдановского лесопарков, занимающих площади 609, 662, 856 га, соответственно.

Анализ истории природопользования привел к заключению, что территория подверглась сильной антропогенной трансформации на протяжении последнего тысячелетия. В состав современных лесных массивов входят как длительно лесные территории, испытавшие многократные сплошные рубки, так и леса, сформировавшиеся на месте пахотных земель, начиная с середины XIX века, и затем испытавшие несколько приемов сплошных рубок (Сукцессионные процессы..., 1999). В последний раз сплошные рубки наиболее активно проводились в 20–40 годы XX века.

В настоящее время в лесных массивах Природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки" преобладают насаждения с господством березы и осины (71% лесопокрытой площади), доля широколиственных лесов с преобладанием дуба и липы составляет всего около 15% лесопокрытой площади (см. Вклейку, рис. 7, *а*). Меньшую площадь занимают лесные культуры сосны (11% лесопокрытой площади) и ели (1%). Каждый из лесных массивов заповедника обладает разным распределением площадей насаждений по преобладающим породам и различной сохранностью зональных эдификаторов, что связано, прежде всего, с особенностями ведения хозяйства в прошлом.

В Коробовском лесопарке в центре массива располагаются липово-дубовые и липовые насаждения 80–100-летнего возраста, занимающие около 27% площади массива, а по периферии – мелколиственные леса, реже – культуры сосны и других древесных пород. В составе древостоев хорошо сохранились широколиственные виды деревьев – дуб, липа, клен остролистный, ясень (см. Вклейку, рис. 7, *б*), присутствие которых обычно связано с длительно лесными территориями (Сукцессионные процессы..., 1999).

В Съяновском лесопарке липовые и дубовые насаждения 70–80-летнего возраста чередуются с участками мелколиственных лесов и лесных культур (преимущественно сосны). Зональные эдификаторы на большей части территории представлены только дубом и липой (см. Вклейку, рис. 7, *б* и рис. 6.39).

Формирование Богдановского лесопарка происходило, в основном, путем естественного зарастания пахотных земель и последующих сплошных рубок. В связи с этим здесь широко распространены мелколиственные леса с небольшими по площади участками культур (в основном, сосны), а площадь, занимаемая широколиственными лесами, незначительна. Зональные эдификаторы, представленные дубом и липой, на большей части территории отсутствуют (см. Вклейку, рис. 7, *б* и рис. 6.39).

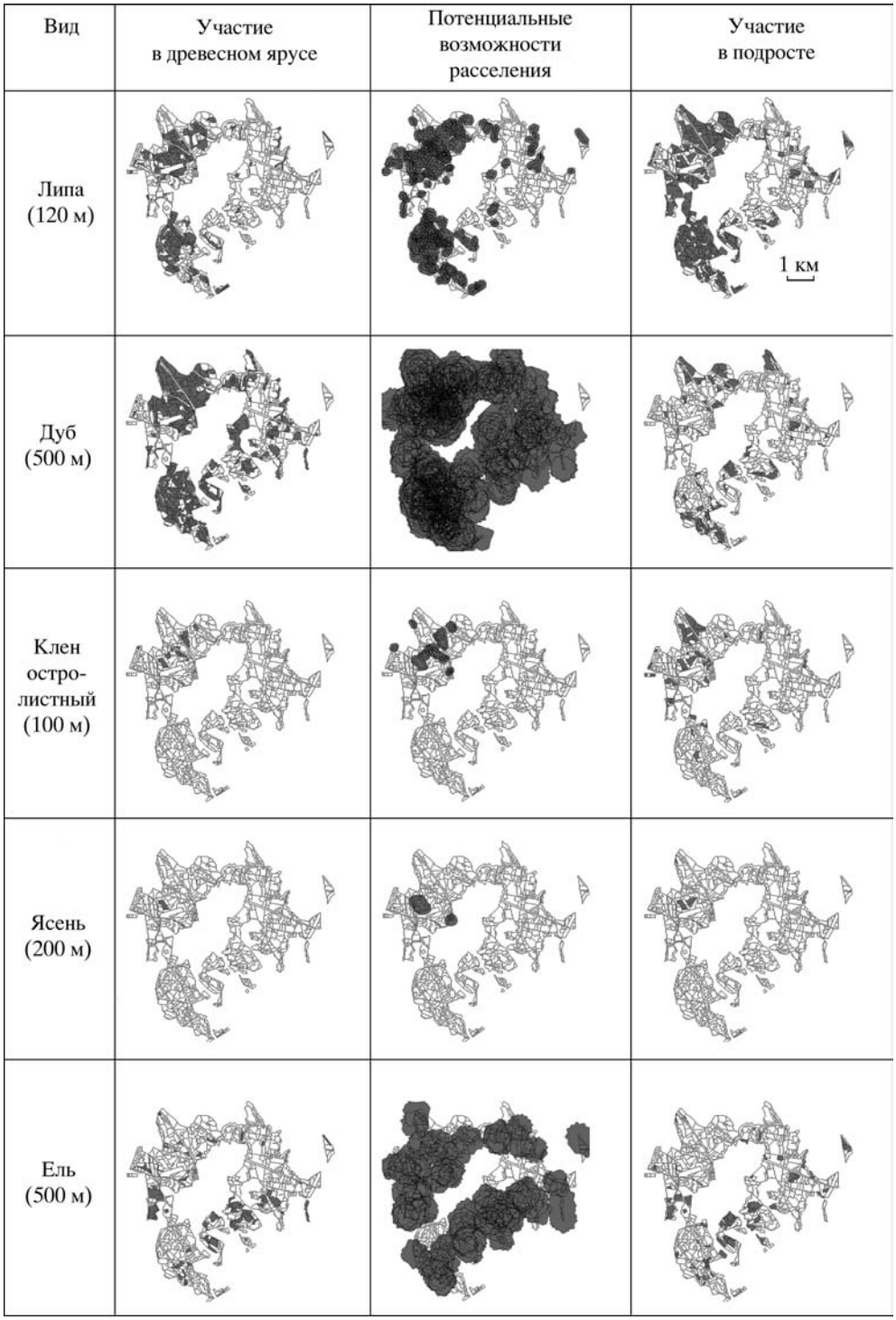


Рис. 6.39. Участие в составе древесного яруса подроста и потенциальные возможности расселения некоторых позднесукцессионных видов. В скобках – расстояние до источника семян.

Оценка потенциальных возможностей расселения, рассчитанных на основе данных И.Ф. Удры (1988), показывает, что семена дуба и ели распространяются, практически, повсеместно, а семена липы, клена остролистного и ясеня попадают на ограниченную территорию (см. рис. 6.39). Несмотря на большую дальность заноса семян, распространение подроста дуба и ели крайне ограничено в связи с неблагоприятными условиями для приживания их всходов. Для светолюбивого дуба недостаточно света под пологом леса, а для приживания ели нет подходящих микроместообитаний (достаточного для всхода семян разложившегося валежа). Подрост дуба и ели приурочен обычно к светлым березовым лесам со слабым развитием подлеска и с разреженным травяным покровом. Для липы, клена остролистного и ясеня реальное участие в подросте обычно соответствует потенциальным возможностям их расселения (см. рис. 6.39).

Анализ состава подроста показывает, что в будущем в Коробовском и Съяновском лесопарках возможно формирование преимущественно липовых древостоев, а участие светолюбивого дуба будет постепенно сокращаться (см. Приложение, рис. П7, *в*). В Коробовском лесопарке в состав верхнего яруса войдет клен остролистный, а на ограниченной территории – ясень обыкновенный.

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 м в ярусе подлеска доминирует подрост липы, которая угнетает развитие подроста других видов деревьев и кустарников. На расстоянии 40–100 м подрост липы содоминирует с генеративными особями лещины обыкновенной, что приводит к неблагоприятной световой обстановке под их пологом. На расстоянии 120–250 м в подросте уменьшается доля липы и лещины и заметным становится участие вполне жизнеспособного подроста дуба. На расстоянии более 150 м от края широколиственного леса, когда участие типично неморальных видов в подросте и подлеске сильно уменьшается, резко возрастает роль эндозоохорных видов (рябины, черемухи, крушины ломкой), семена которых распространяются на большие расстояния птицами (Удра, 1988). Эти виды в разных соотношениях начинают доминировать под пологом послепахотных березняков.

В послепахотных березняках Богдановского лесопарка занос семян позднесукцессивных видов крайне ограничен в связи с большим расстоянием от источника семян. В настоящее время под пологом березовых лесов формируется ярус из лещины, крушины, рябины и других видов. Анализ возобновления древесных видов показывает, что оно во многих случаях недостаточно для формирования древостоев. В будущем, после распада березняков здесь возможно формирование сообществ с преобладанием кустарников, которые могут задержать возобновление дуба, других широколиственных пород и ели.

* * *

Таким образом, анализ сукцессионных процессов в растительном покрове лесов неморально-бореальной полосы позволяет выявить общие динамические тенденции.

При условии прекращения антропогенных воздействий и возможности заноса семян как неморальных, так и бореальных видов в течение времени, равного жизни нескольких поколений видов деревьев-эдификаторов, как на глинистых, так и на песчаных субстратах могут сформироваться разновозрастные хвойно-широколиственные сообщества квазиклимаксового типа без дуба и сосны или эти виды будут присутствовать в составе отдельных сообществ в виде ассектаторов. Такие сообщества будут характеризоваться максимальным разнообразием видов растений теневого и полутеневого типа.

Однако этот процесс будет тормозиться из-за мизерного присутствия в современном лесном покрове неморально-бореальных лесов рефугиумов потенциальной флоры. В связи с этим, на большей части территории неморально-бореальной полосы, на поздних стадиях сукцессий, сформируются субквазиклимаксовые сообщества, где эдификаторами будут только широколиственные или только темнохвойные виды деревьев, а среди подчиненных видов будут преобладать неморальные или бореальные виды. Современное состояние лесного покрова этой полосы в целом таково, что при условиях спонтанного развития в ближайшие столетия можно ожидать преобладания в нем сообществ, имеющих ранг диаспорических субклимаксов, поэтому устойчивое существование всей потенциальной лесной флоры этой полосы возможно только при условии постоянного поддержания сообществ на разных стадиях сукцессий.

Глава 7

ЛЕСА НЕМОРАЛЬНОЙ ПОЛОСЫ

7.1. Распространение и классификация неморальных лесов

7.1.1. Распространение неморальных лесов

Все неморальные леса Восточной Европы относятся к классу *Querco-Fagetea,* в пределах которого можно выделить две группы: ксерофильные причерноморские (Растительность Европейской части СССР, 1980) дубовые леса с *Quercus pubescens* (порядок *Quercetalia pubescentis* Br–Bl. 1931) и *Quercus petraea* (порядок *Quercetalia robori-petraeae* Tx. 1931 em. Doing Kraft et Westhoff 1959) и мезофильные, у которых древесный полог сформирован дубом черешчатым (*Quercus robur*), грабом (*Carpinus betulus*), липой (*Tilia cordata*), ясенем (*Fraxinus excelsior*) в разном сочетании. Они относятся к порядку *Fagetalia sylvaticae*. На территории Восточной Европы в западной ее части (в Белоруссии, Украине, Прибалтике, а также в Польше, Чехии) представлены мезофильные широколиственные леса с участием бука (*Fagus sylvatica*), относящиеся к союзу *Fagion sylvaticae* Tx. et Diem. 1936; по составу они похожи на среднеевропейские буковые леса. Представители этого союза встречаются в виде отдельных фрагментов на крайнем западе России в Калининградской области. Грабовые и грабово-дубовые (из *Quercus robur*) леса союза *Carpinion betuli* распространены в предгорьях Карпат и Кавказа, а на востоке доходят до крайнего запада России в Брянской области. Наиболее восточные из мезофильных широколиственных лесов – дубовые и липово-дубовые и липовые леса – представлены в центральной части Восточно-Европейской равнины и доходят до предгорьев Южного Урала. Некоторые исследователи предлагают выделять дубово-липовые леса Восточно-Европейской равнины в особый союз *Querco-Tilion* Solomesč et Laivinsh in Solomesč 1993, но в данной работе мы придерживаемся традиционной точки зрения и относим эти леса к союзу *Carpinion betuli*. Липовые леса Предуралья (с небольшой примесью дуба) относятся к союзу *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomesč et al. 1993. В данном разделе предметом анализа служат лишь мезофильные леса, распространенные в пределах Восточно-Европейской равнины и в Предуралье.

Наиболее характерными чертами широколиственных лесов, протянувшихся неширокой полосой от западной границы бывшего СССР до Урала, является их мезофильный облик, высокая сомкнутость и разнообразный видовой состав древесного яруса, сложная вертикальная и синузи-

альная структура. Мезофильные широколиственные леса имеют наиболее богатый набор видов деревьев и кустарников. Травяной покров в широколиственных лесах составлен представителями различных эколого-ценотических групп, из которых наиболее типичной и широко распространенной является группа неморальных видов. В северной полосе распространения широколиственных лесов и в условиях бедного субстрата к ним примешиваются бореальные виды. Весьма характерен богатый набор видов-эфемероидов, состав которых обедняется во всех направлениях от центральной части зоны (Калужская, Тульская области). Напочвенный моховой покров широколиственным лесам не свойствен, хотя мхи постоянно присутствуют на гниющей древесине (на валеже) и в основании стволов.

В общих чертах область распространения широколиственных лесов обусловлена влиянием климатических факторов. Лимитирующим фактором, определяющим южную границу широколиственных лесов, является недостаток влаги в вегетационный период. Северную границу ареала определяют низкие температуры, влияющие на исход конкурентных взаимоотношений широколиственных и хвойных пород. Область широколиственных лесов наиболее хорошо выражена в Западной и Центральной Европе, к востоку она суживается и, не доходя до реки Волга, выклинивается, замещаясь лесостепью (Растительность Европейской части СССР, 1980).

В настоящее время мезофильные широколиственные леса на равнине встречаются отдельными островами среди окультуренных территорий, значительно лучше они сохранились в Карпатах, Крыму и на Кавказе. Остатки широколиственных лесов образуют собственно зону широколиственных лесов, а также представлены в зоне лесостепи (Растительность Европейской части СССР, 1980). Эта территория составляет незначительную часть ареала дуба черешчатого и большинства других ценообразователей широколиственных лесов (Ареалы деревьев и кустарников, 1977; 1980; 1986).

Восточноевропейские широколиственные леса в доагрикультурный период занимали значительные пространства от восточной границы Приднепровской низменности до западных склонов Урала. В настоящее время они протягиваются сплошной полосой до Волги, а к востоку от Волги и южнее 53° с.ш. встречаются отдельными массивами, чередуясь с луговыми степями. В северной части своего ареала восточноевропейские широколиственные леса занимают водоразделы, в лесостепной зоне – приурочены к возвышенным плато и высоким берегам рек, а в зоне степей – сосредоточены в долинах рек и балках (байрачные леса).

Характерной особенностью восточноевропейских широколиственных лесов является постепенное обеднение флоры в направлении с запада на восток в результате удаления от основных юго-западных и южных рефугиумов древней неморальной флоры и усиления континентальности климата. В направлении с севера на юг обедняется собственно неморальная флора, поскольку выпадают наиболее мезофильные виды этой группы. Другая характерная черта флоры восточноевропейских широколиственных лесов – заметное участие в ней южносибирских светолюбивых и холодостойких видов, возрастающее в направлении с запада на восток. Роль бореальных видов наиболее существенна в северной части широколиственной полосы и на Урале. Важным ботанико-географическим рубежом является Волга, по на-

правлению к которой постепенно выпадают многие европейские неморальные виды.

По составу лесообразующих пород выделяются две основные группы формаций широколиственных лесов: с преобладанием дуба (липово-дубовые и дубовые) и с преобладанием липы. В первой группе формаций выделяются (Растительность Европейской части СССР, 1980) пять географических вариантов: 1) среднерусско-приволжские северные; 2) среднерусско-приволжские южные; 3) южноприволжские; 4) заволжские; 5) уральские. Липовые леса подразделяются на два варианта: среднерусско-приволжские и уральские.

Среднерусско-приволжские (северные) леса характеризуются преобладанием смешанных дубово-липовых сообществ с участием клена (*Acer platanoides*) и вяза (*Ulmus glabra*), а в условиях выровненного рельефа и замедленного дренажа формируются леса с преобладанием липы. Для этого варианта характерно также незначительное участие ели в древесном ярусе. Среднерусско-приволжские южные леса также представлены дубово-липовыми сообществами. Они характеризуются постоянной примесью ясеня (*Fraxinus exelsior*). Южнее, в лесостепной полосе, в их составе появляется примесь клена полевого (*Acer campestre*). Южноприволжские леса (3-й вариант) представлены, в основном, простыми по структуре дубравами, распространенными отдельными массивами среди луговых степей. Заволжские леса (4-й вариант) занимают территорию Высокого Заволжья и Общего Сырта; эдификаторная роль здесь выражена слабее и значительную часть в составе древесного полога занимают липа и клен остролистный. Уральские горные широколиственные леса занимают западные склоны Южного Урала и представлены, в основном, лесами с преобладанием липы, но на самых освещенных участках и в местах близкого залегания карбонатных пород встречаются дубовые насаждения. Уральские леса характеризуются участием бореальных сибирских видов.

Липовые леса распространены, в основном, на западных предгорьях Южного Урала, в Высоком Заволжье и, в меньшей степени, на Среднерусской возвышенности и в Приволжье. Уральские липовые леса занимают преимущественно делювиальные шлейфы, нижние части склонов и плоские вершины увалов.

Поскольку мезофильные широколиственные леса охватывают, по крайней мере, два зональных подразделения (собственно зону широколиственных лесов и лесостепь), для дальнейшего удобства изложения мы объединяем их и рассматриваем как единую полосу широколиственных лесов.

7.1.2. Классификация и характеристика сообществ неморальных лесов

Наиболее полный обзор флористического состава и ареалогической структуры восточноевропейских широколиственных лесов был проведен Ю.Д. Клеоповым в его докторской диссертации, которая была опубликована только в 1990 г. (Клеопов, 1990). Дополнением к этому анализу послужили результаты исследований С.Ф. Курнаева (1980), посвященные лесам Тульских засек. Более детально были исследованы широколиственные леса юга Брянской области (Булохов, Соломещ, 1991б), правда, эти сведения тру-

дно доступны широкому читателю. Структурные и динамические аспекты широколиственных лесов в центре Восточно-Европейской равнины получили наиболее полное отражение в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994), а также в более поздних публикациях (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000). Что касается широколиственных лесов восточного сектора (Поволжья и Предуралья), к настоящему времени накоплен фактический материал, отражающий специфику состава этих лесов в виде отдельных публикаций, как правило, трудно доступных читателю (Порфирьев, 1950; Соломещ и др., 1993; Соломещ, 1994; Лайвиньш, Воротников, 1992–1993).

До сих пор не было попыток сопоставить флористический состав мезофильных широколиственных лесов в пределах всей зоны широколиственных лесов и лесостепи. К сожалению, в настоящее время полоса широколиственных лесов представлена на большей части Восточно-Европейской равнины в виде отдельных фрагментов в составе антропогенных ландшафтов. Прежде всего, это остатки, так называемых, засечных лесов, протянувшихся на востоке Брянской, юге Калужской и Тульской областей и смыкающихся с остатками приволжских широколиственных лесов Пензенской и Нижегородской областей, и далее, в Заволжье, переходящие в полосу широколиственных лесов юга республики Марий Эл, Татарстана и Башкортостана. Вторая группа мезофильных широколиственных лесов сохранилась к настоящему времени в зоне лесостепи; она представлена отдельными изолированными массивами преимущественно на охраняемых территориях ("Воронежский заповедник", "Теллермановский лес", "Галичья Гора", "Брянский лес", "Лес на Ворскле", "Воронинский заповедник", "Пензенская лесостепь").

К настоящему времени сложилась следующая картина в отношении классификации широколиственных лесов. Для лесов Тульских засек использована лишь доминантная классификация (Шик, 1950, Курнаев, 1980, 1982), леса на западе этой полосы в Брянской области (Булохов, Соломещ, 1991 б; Морозова, 1999), а также на востоке (Хазиахметов и др., 1989; Соломещ и др., 1993) проанализированы с позиций флористической классификации. Поскольку в нашем распоряжении находится большой блок описаний, проведенных в зоне широколиственных лесов и лесостепи разными авторами (около 700 описаний), появляется возможность провести сравнение и уточнить классификацию этих лесов с использованием флористического подхода.

Ниже приведена синтаксономия некоторых наиболее характерных синтаксонов мезофильных широколиственных лесов.

- Класс *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939
- • Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawł. in Pawł., Sokoł. et Wallish. 1928
- • • Союз *Carpinion betuli* Issler 1931 em. Mayer 1937 (включая союз *Querco-Tilion* Solomesč et Laivinsh in Solomesč 1993)
- • • • • Ассоциация *Querco roboris-Tilietum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solomesč et al. 1993 (далее обозначена как *Querco-Tilietum*)
- • • • Подсоюз *Acerenion campestris* Bulokhov et Solomesč 1991
- • • • • Ассоциация *Aceri campestris-Tilietum cordatae* ass. nov. hoc loco (Заугольнова, Браславская, 2003) (далее обозначена как *Aceri campestris-Tilietum*)

Таблица 7.1

Флористический состав синтаксонов широколиственных лесов в неморальной полосе

Ассоциация (субассоциация)	*Aceri campestris-Tilietum*				*Aceri campestris-Quercetum*					*Querco-Tilietum (caricetosum pilosae)*			*Aegopodio-Tilietum (p.d.)*	*Aegopodio-Tilietum* (не определена)
Вариант	*typica*		*M.b.*	*typica*	*Dentaria bulbifera*	*typica*		*Acer tataricum*		*Aconitum septentrionale*			Не выделены	
Местоположение	Калужская обл.	Калужская обл.	Калужская обл.	Тульская обл.	Брянская обл., юг	Воронежская обл.	Воронежская обл.	Воронежская обл.	Тамбовская обл.	Чувашия, Татария	Чувашия	Нижегородская обл.	Башкирия	Башкирия
Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Число описаний	25	45	74	23	21	20	39	49	59	29	25	25	19	17
Сомкнутость яруса A, %	76	69	63	57	72	70	67	70–80	39	40–90	62	67	65–95	60–80
Покрытие яруса B, %	39	39	33	35	37	66	28	НД	45	20–70	47	53	НД	5–20
Покрытие яруса C, %	89	69	62	57	65	83	55	30	57	25–70	53	37	60	55–80
Покрытие яруса D, %	1	1	3						1					
Диагностические виды п/с *Acerenion campestris*														
A, B *Acer campestre*	**II**[1]	**III**[1]	**I**	**I**	**V**	**III**	**II**	**III**	**I**					
C *Acer campestre*	**III**	**II**	**II**	**I**	НД	НД	НД	**I**	**I**					
B, C *Euonymus europaea*	**III**	**IV**	**III**		**II**		**II**	**II**	**I**					
Диагностические виды асс. *Aceri campestris-Tilietum*														
Dentaria bulbifera	**IV**[1]	**II**	**I**	**II**	III									
Allium ursinum	**V**[1]	**II**	**I**	**III**[1]										
Corydalis cava	+	**III**[1]		НД	IV									
Maianthemum bifolium		I	**II**	I	I			II			II	II		

	Диагностический вид асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris*, var *Acer tataricum*														
B	*Acer tataricum*							**II**	**III**						
C	*Acer tataricum*							**I**	**IV**						
	Диагностический вид асс. *Querco-Tilietum* var *Aconitum septentrionale*														
	Aconitum septentrionale	I								**IV**^{1}	**III**^{1}	**III**	**V**	**V**^{2}	
	Диагностические виды асс. *Aegopodio-Tilietum*														
	Crepis sibirica									II		I	**III**	**V**^{1}	
	Cacalia hastata												**III**	**IV**^{1}	
	Lamium album												**III**^{1}	**IV**	
	Primula macrocalyx												**III**	**III**^{1}	
	Cicerbita uralensis												**II**	**III**	
	Bupleurum longifolium												**I**	**III**^{1}	
	Диагностический вид асс. *Aegopodio-Tilietum* субасс. *pulmonarietosum dacicae*														
	Pulmonaria dacica												**III**		
	Виды, дифференцирующие асс. *Querco-Tilietum* и *Aceri campestris-Tilietum* от *Aceri campestris-Quercetum roboris*														
	Ranunculus cassubicus	**IV**	**II**	**III**	**IV**^{1}				I	I	**III**^{1}	**I**	**IV**		
	Dryopteris filix-mas O_{Fs}	**IV**	**II**	**IV**^{1}	**V**^{1}	I			I	I	**V**^{1}	**V**^{1}	**V**^{1}	IV	V^{2}
	Galeobdolon luteum V_{Cb}	**V**^{1}	**V**^{1}	**V**^{1}	**V**^{1}	III^{1}									
	Диагностические виды синтаксонов высокого ранга														
A	*Acer platanoides* O_{Fs}	III^{2}	IV^{1}	II	IV^{1}	V^{1}		III^{2}	III^{2}	II^{1}	V^{2}	II	IV	I	V^{2}
B	*Acer platanoides*	III^{1}	II	II	IV^{1}	НД	III	I	V	V^{1}	V^{1}	III^{2}		III	НД
C	*Acer platanoides*	V	V	III	V	НД	НД	НД	I	V	V	IV			НД
	Aegopodium podagraria K_{QF}	V^{1}	V^{2}	V^{1}	III^{2}	V^{3}	IV^{4}	V^{3}	IV^{3}	III^{2}	V^{4}	V^{2}	V^{1}	V^{1}	V^{3}
	Asarum europaeum O_{Fs}	IV^{1}	V	V^{1}	II	IV	III	IV^{1}	IV	III	V^{2}	V^{1}	V^{1}	IV	V^{1}
	Carex pilosa V_{Cb}	I	III^{1}	V^{3}	II	V^{1}	III^{4}	V^{4}	V^{2}	II	III^{3}	V^{2}	V^{1}	II	II
B	*Corylus avellana* V_{Cb}	IV^{2}	V^{2}	IV^{1}	V^{3}	V^{4}	V	V^{1}	IV	II	V^{4}	V^{1}	III^{2}	I	I
C	*Corylus avellana*	II	II	III	V	НД	НД	НД	I	I		I			
	Galium odoratum O_{Fs}	IV^{1}	I	II	V	I	III	III	I	II	V^{2}	V^{1}	IV^{1}	V	V^{1}
	Geum urbanum O_{Fs}	II	II	II	III	III		III	III	III	IV	II	IV	V	V
	Glechoma hederacea V_{Ap}	V^{1}	V^{1}	IV	I	III		III	IV	IV	IV^{1}	IV	IV	V	V^{1}
	Lathyrus vernus O_{Fs}	I	II	IV	II	III	II	IV	IV	IV	IV^{1}	IV	IV		V^{1}
B, C	*Lonicera xylosteum* O_{Fs}	I	II	IV	V		III	II		I	III^{1}	III	V	I	I
	Polygonatum multiflorum O_{Fs}	III	IV	III	II	V^{1}	II	IV	II	II	V^{1}	II	IV	I	III
	Pulmonaria obscura O_{Fs}	V^{1}	IV	V	III^{1}	II	III	V^{1}	IV	III	V^{2}	V	V^{1}	V	V^{1}

Таблица 7.1 (продолжение)

Ассоциация (субассоциация)		*Aceri campestris-Tilietum*				*Aceri campestris-Quercetum*					*Querco-Tilietum (caricetosum pilosae)*			*Aegopodio-Tilietum (p.d.)*	*Aegopodio-Tilietum* (не определена)
Вариант		*typica*		*M.b.*	*typica*	*Dentaria bulbifera*	*typica*		*Acer tataricum*		*Aconitum septentrionale*			Не выделены	
Местоположение		Калужская обл.	Калужская обл.	Калужская обл.	Тульская обл.	Брянская обл., юг	Воронежская обл.	Воронежская обл.	Воронежская обл.	Тамбовская обл.	Чувашия, Татария	Чувашия	Нижегородская обл.	Башкирия	Башкирия
Порядковый номер		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
A	*Quercus robur* K_{QF}	III[2]	IV[2]	IV[2]	V[2]	V[4]	V/НД	V[2]	V[3]	IV[1]	III[4]	II[2]	V[3]	I	IV[2]
B	*Quercus robur*		I	II	I			НД	III	I	III	I		II	НД
C	*Quercus robur*		I	III	II	НД		НД	НД	IV	I	II			НД
	Stellaria holostea V_{Cb}	III	IV	V[1]	III	IV	III	V	V[1]	IV	V[2]	V	V[1]	V	V[1]
A 1, 2	*Tilia cordata* K_{QF}	III[2]	IV[2]	IV[2]	V[3]	V[1]	I	II[2]	IV[2]	I	V[4]	V[3]	V[2]	V[4]	V[2]
B	*Tilia cordata*	II	IV[1]	IV[2]	V[1]	НД	I	I	V[1]	I	IV	V[1]		III	НД
C	*Tilia cordata*	II	III	V	V	НД		I	I	I	II	I			НД
	Milium effusum O_{Fs}	III	IV	III	I	II		II	III	I	V[1]	III	IV	III	V[1]
	Paris quadrifolia O_{Fs}	IV	III	II		II		I	I		III	I	III	II	V
B, C	*Sorbus aucuparia* K_{QF}	II	II	III	IV	II		I	I	II	IV[1]	IV	IV	II	V[2]
	Viola mirabilis K_{QF}	II	II	III	II	III	III	V[1]	IV	III	V[1]	II	V	V	V[1]
A	*Ulmus glabra* K_{QF}	III[1]	II	I		III		II	I	I	IV[1]	II	III	II	V
B, C	*U. glabra*	V[1]	III[1]	I	V[1]	НД	III	I	II	III	II	IV[1]	НД	V	НД
B, C	*Euonymus verrucosa* K_{QF}	I	II	III	V	III	V	III	III	IV	IV[2]	IV[1]	V		I
A	*Fraxinus excelsior* K_{QF}	III[2]	II	I	III[2]	III	IV/НД	III[2]	I	I		II[3]	I		
B, C	*Fraxinus excelsior*	III[1]	II	II	IV	НД		НД	II	I	II	III[1]			
	Mercurialis perennis V_{Cb}	V[3]	IV[1]	III[1]	V[2]	IV		I	I		V[3]	V[1]	V[1]		
B, C	*Viburnum opulus* O_{Fs}		I	III	II					I	II	I	II		I
	Anemonoides ranunculoides K_{QF}	V[3]	IV[3]	I	I	IV[1]	+	+	+	I	НД	НД	I	II	IV

	Прочие виды														
B	*Padus avium*	III	I	I	II	III			I	I	IV[1]	I	IV	IV	IV[1]
C	*Padus avium*	II	II	II	V	НД				II					НД
A, B, C	*Populus tremula*	I	II	I	III	I			IV	III	I	II	II	IV	II
	Rubus saxatilis	I	I	II	I	II		I	III	I	III[1]	II	III	I	
	Stachys sylvatica	I	I	I	I	I	I	I	II	I	IV[1]	I	II	IV	V
	Ficaria verna	IV[1]	III	I	+	I	+	+	I	I	+	НД	НД	НД	I
	Corydalis solida	III	V[2]	I	+	+	+	+	+	I	+	НД	НД	I	II
	Lamium maculatum	IV	II	I	I	I		I	I		II	III	IV		II
	Dryopteris carthusiana	III	II	II	II	I		I				II	II[1]	I	
	Equisetum pratense	III	II	II	III	II			I		II	III	I	II	I
	Urtica dioica	IV	III	II	II	II		I	II	II	IV[1]	I	II	V	V[1]
	Melica nutans	I	I	II				II	II	II	II	III	I		I
	Convallaria majalis		I	I		II		I	III	IV	II	I	II		
A	*Betula pendula*		II	II	II	II			II	I	I	II	III[1]	I	III
	Rubus idaeus	I	I	I	I				II	II	I	I		II	V
	Veronica chamaedrys			II	I			II	II	II	I		I	I	
	Campanula trachelium			II	I			I	II	I	III		I		
	Impatiens noli-tangere	I	I	I	I				I		I	I	I	V	II
	Filipendula ulmaria	II	II	II	I	I			I	I	I		I	II	II
	Geranium robertianum		I	I		I			I	I	I			III	II
	Stellaria nemorum	II		I						I			I	V	
	Carex sylvatica			I	III					I	I		I	III	
	Brachypodium sylvaticum	I			I				I	I	I	I	II	IV	II
	Campanula latifolia	III	I	I	II						III		II	II	V
	Athyrium filix-femina	II		III	III	I						I		II	II
	Ajuga reptans	I	I	III	I					I				III	II
	Corydalis marschalliana	III	III[1]	I	+	НД	+	+	+	+					
	Scilla sibirica						+	+	+	+					

Таблица 7.1 (окончание)

Примечание. НД – нет данных (относится к данным об эфемероидах в летних описаниях и к данным о подросте древесных видов в описаниях, взятых из публикаций); + – о произрастании вида известно из маршрутных наблюдений или по данным М.М. Шик (1950); M.b. – *Maianthemum bifolium; p.d.* – *pulmonarietosum dacicae*.

Виды, имеющие низкое постоянство в большинстве выборок (арабскими цифрами обозначены порядковые номера выборок; в скобках указан класс постоянства, если он выше I): *Actaea spicata* 1, 3, 4, 9, 10(II), 12(II), 13, 14; *Adoxa moschatellina* 1, 2(III), 3, 8, 9; *Agrimonia eupatoria* 9(II); *Alliaria petiolata* 5, 8, 9, 10, 14; *Anemonoides altaica* 13(II), 14(III); *Angelica archangelica* 13, 14(II); *A. sylvestris* 1, 2, 3(II), 9, 10(II), 11, 13(II), 14(III); *Anthiscus sylvestris* 1, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14(II); A, B *Betula pubescens* 5(II), 8, 9, 13(II); *Brachypodium pinnatum* 8(II), 14(II); *Bromopsis benekenii* 8, 10, 12, 13, 14(III); *Calamagrostis arundinacea* 8, 10, 11, 13, 14; *Cardamine impatiens* 1, 8, 9, 12, 13; *Carex digitata* 3(II), 7, 8, 9, 10, 11; *Chelidonium majus* 8(II), 9, 14(II); *Chrysosplenium alternifolium* 1, 2, 3, 10, 14; *Circaea lutetiana* 8, 10, 13(II); *Cirsium oleraceum* 1, 3, 8, 13, 14; *Conioselinum tataricum* 13(II); *Dactylis glomerata* 4, 8, 9(II), 10, 13(III), 14; C *Daphne mezereum* 1, 10, 13, 14; *Dentaria quinquefolia* 1(III); *Deschampsia cespitosa* 2, 3, 8, 9; *Dryopteris austriaca* 1, 10(II), 12(II), 14; *Elymus caninus* 9, 10, 12, 13; *Epipactis helleborine* 5, 7, 9, 10(III), 11(II), 12(II); *Equisetum hyemale* 1, 2, 5, 10, 13; *E. sylvaticum* 1, 3(II), 8, 10, 11, 13(II), 14(II); *Festuca altissima* 10, 11, 12, 13, 14(IV); *F. gigantea* 4, 8, 9, 10(II), 12(II), 13(III); *Fragaria vesca* 1, 4, 7, 8, 9(II), 10; B, C *Frangula alnus* 1, 2, 3(II), 4, 5, 8, 9(II), 10, 13, 14; *Gagea lutea* 5, 17; *Galium rubioides* 8(II), 9; *Geranium sylvaticum* 2, 3(II), 10(II), 11, 12, 13, 14; *Geum rivale* 1, 3, 4, 8, 9, 14; *Heracleum sibiricum* 9, 13, 14(IV); *Hypericum hirsutum* 9, 13(II); *H. perforatum* 4, 8, 9, 10; *Listera ovata* 5; *Lysimachia nummularia* 3, 8, 9(II), 10, 12; B, C *Malus domestica* 9; A, B, C *M. praecox* 6, 8; B, C *M. sylvestris* 2, 3, 4, 5, 8, 9(II), 10, 11, 12; *Matteuccia struthiopteris* 1(II), 2, 3, 4, 10(II), 12, 13(II); *Myosotis arvensis* 13, 14(II); *Neottia nidus-avis* 1, 4, 5, 10, 11; A, B *Picea abies* 1(II), 2(II), 3(II), 10, 11, 13; A, B *Pinus sylvestris* 8(II), 9; *Platanthera chlorantha* 5(II); *Pleurospermum uralense* 14(II); *Poa nemoralis* 7, 8, 9(II), 10(II), 12, 13, 14; *Polygonatum odoratum* 2, 8(II), 9, 11(II), 13, 14(II); *Prunella vulgaris* 8, 9, 10, 13; *Pteridium aquilinum* 8, 11, 13(II), 14(II); *Pyrethrum corymbosum* 8, 9(II); *Ranunculus auricomus* 9, 10, 12, 14(II); *R. repens* 1, 3, 4, 8, 9, 10, 13; *Rubus caesius* 8, 9(II); A, B, C *Salix caprea* 2, 3, 4, 9; *Scrophularia nodosa* 8, 9(II), 10, 11, 12, 13, 14; *Senecio fluviatilis* 13(II), 14(II); *S. nemorensis* 13, 14(II); *Solidago virgaurea* 2, 8, 9, 11, 12, 13; *Stellaria bungeana* 13(II), 14(III); *Swida sanguinea* 5(II); *Trientalis europaea* 2, 8, 10, 12; *Trollius europaeus* 2(II), 3, 12; A, B, C *Ulmus laevis* 2, 9, 10, 11, 14(II); *Valeriana officinalis* 9, 14(II); *Veratrum lobelianum* 9, 14(II); *Vicia cracca* 9(II), 10; *V. sepium* 7(II), 8(II), 9, 10, 11, 12; *V. sylvatica* 4, 9, 10, 14; *Viola hirta* 9(II), 10, 12, 14(III).

Источники данных: 1 – нац. парк «Угра», Козельские засеки, оп. ПущГУ (руководитель О.В. Смирнова), 2001 г.; 2, 3 – зап. «Калужские засеки», оп. О.В. Смирновой, Р.В. Попадюка и др., 1997; 4 – Крапивенское л-во, «Тульские засеки», оп. Т.О. Яницкой, Т.Ю. Браславской, 1992; 5 – Булохов, Соломещ, 1991б; 6 – Теллермановское опытное л-во, оп. О.В. Смирновой, 1965–67; 7 – Воронежский зап., старовозрастные дубравы, оп. О.В. Смирновой, Л.Б. Заугольновой, 1965–67; 8 – Воронежский зап., оп. экспедиции ИГАН (В.Д. Утехин, В.П. Кашкарова), 1986–88; 9 – Воронинский зап., оп. О.В. Смирновой, Н.А. Топоровой, С.А. Шепелевой, О.В. Пчелинцевой, 1997–99; 10 – Лайвиньш, Воротников, 1992–93; 11 – Присурский зап., оп. Н.А. Султановой, 1999; 12 – оп. А.И. Широкова, 1992; 13 – Соломещ, 1994; 14 – Горчаковский, 1972 (табл. 1–4, 61–64, 76–79); (оп. – описания, зап. – заповедник, л-во – лесничество, нац. – национальный парк)

• • • • • Ассоциация *Aceri campestris-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomesč 1991 (включая *Euonymo europaea-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomesč 1991) (далее обозначена как *Aceri campestris–Quercetum*)
• • • • • Ассоциация *Fraxino-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomesč 1991
• • • Союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomesč et al. 1993
• • • • • Ассоциации *Aegopodio podagrariae-Tilietum cordatae* Schubert, Jeger et Mahn 1979 ex. Mirkin et Solomesč 1990 (далее обозначена как *Aegopodio-Tilietum*)
• • • • • Ассоциация *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae* Grigorjev in Solomesč et. al. 1989

Ниже приводится характеристика основных ассоциаций широколиственных лесов на основе сопоставления флористического состава сообществ, исследованных в разных частях этой полосы (табл. 7.1), что позволяет нам показать сходство и различия основных синтаксонов.

В качестве наиболее распространенных синтаксонов рассмотрим четыре ассоциации – *Aceri campestris-Tilietum, Aceri campestris-Quercetum, Querco-Tilietum, Aegopodio-Tilietum,* – сменяющие друг друга при движении с севера на юг и с запада на восток в пределах полосы широколиственных лесов.

Ассоциация *Aceri campestris-Tilietum*

Диагностические виды. От сообществ асс. *Querco-Tilietum* (см. раздел 6.1) эти леса отличаются присутствием *Acer campestre* и *Euonymus europaea* (см. табл. 6.1 и табл. 7.1), которые характеризуют в целом подсоюз *Acerenion campestris*; от более южных по положению широколиственных лесов (асс. *Aceri campestris-Quercetum*) они отличаются присутствием более мезофильных неморальных видов *Lonicera xylosteum, Ranunculus cassubicus*. Наиболее характерным видом этой ассоциации является полуэфемероид *Allium ursinum,* местами образующий сплошной покров весной и в начале лета в Тульских, Козельских и Калужских засеках. В качестве диагностических видов также выступают и другие виды эфемероидов (*Dentaria bulbifera, Corydalis cava, C. marschalliana*).

Флористический состав. К ассоциации относятся полидоминантные широколиственные леса с участием *Tilia cordata, Quercus robur, Fraxinus excelsior, Acer platanoides* и *A. campestre, Ulmus glabra, реже U. laevis*. Сомкнутость полога древостоя варьирует в широких пределах (60–90%). Обычно хорошо развит ярус подлеска из *Corylus avellana,* включающий также подрост большинства перечисленных выше видов деревьев. Травяной покров полидоминантный, из *Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis, Pulmonaria obscura, Galium odoratum.* Богат набор весенних эфемероидов (*Allium ursinum, Corydalis cava, C. solida, C. marschalliana, C. intermedia, Dentaria bulbifera* и др.). Характерно также присутствие папоротника *Matteuccia struthiopteris*, который местами образует сплошные заросли. В большинстве сообществ этой ассоциации доля бореальных видов ниже, чем в сообществах более северной асс. *Querco-Tilietum* (см. рис. 6.1 и рис. 7.1), хотя в отдельных случаях может достигать таких же значений. Напочвенный моховой покров практически отсутствует; мхи представлены только на валеже и в основании стволов. Однако видовой состав синузии мхов довольно разнообразен и включает 36 видов (на 57 площадках по 100 кв.м), среди которых наибольшей встре-

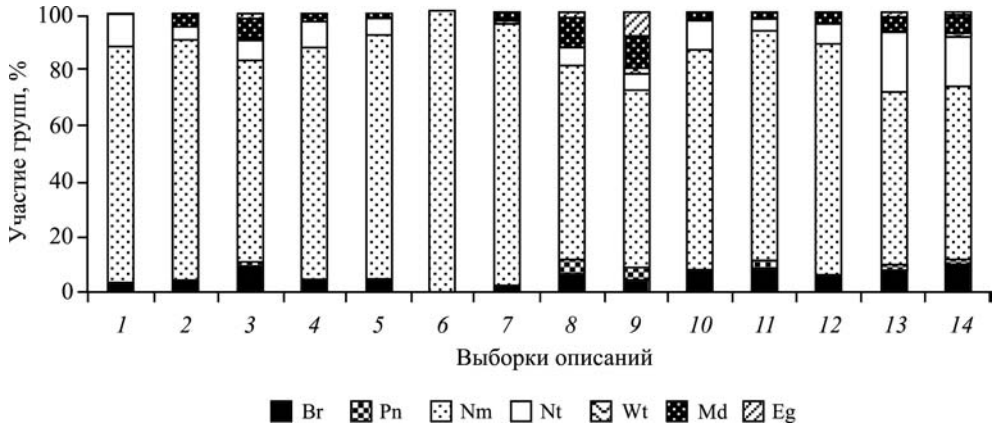


Рис. 7.1. Эколого-ценотические спектры широколиственных лесов.

Выборки описаний: *1* – национальный парк "Угра", Козельские засеки; *2, 3* – заповедник "Калужские засеки"; *4* – Крапивенское лесничество, Тульские засеки; *5* – Брянская обл., юг, ассоциация *Aceri campestris-Quercetum roboris* (Булохов, Соломещ, 1991б); *6* – Теллермановское опытное лесничество; *7, 8* – Воронежский заповедник; *9* – Воронинский заповедник; *10* – Чувашия, Татария, ассоциация *Mercurialo-Tilietum* (Лайвиньш, Воротников, 1992–1993); *11* – Присурский заповедник; *12* – Нижегородская обл., юг; *13* – Башкирия, ассоциация *Aegopodio-Tilietum* (Соломещ, 1994); *14* – Башкирия (Горчаковский, 1972).

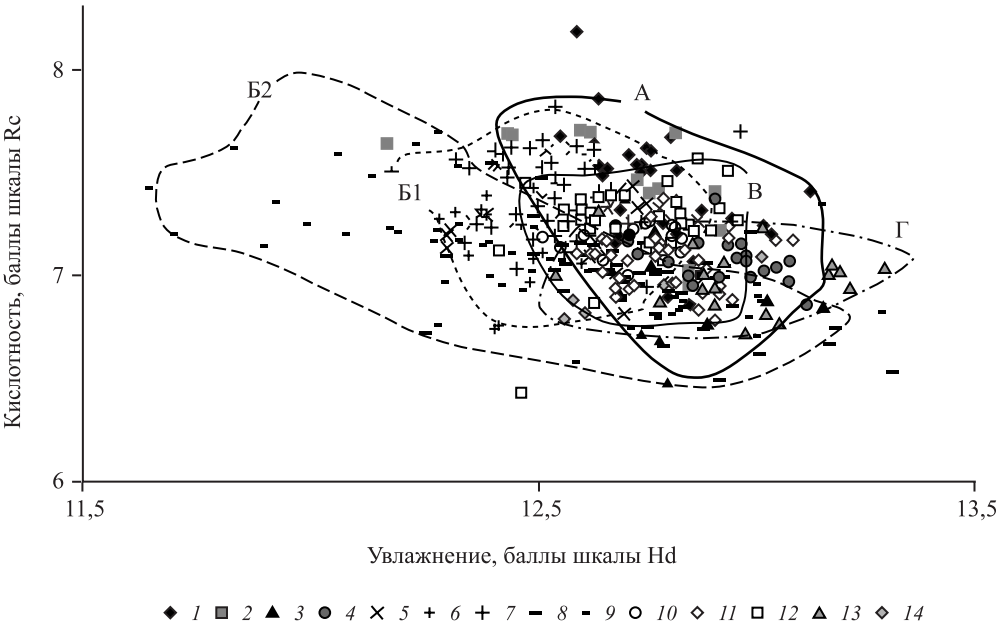


Рис. 7.2. Экологическое пространство синтаксонов широколиственных лесов.

Синтаксоны: А – *Aceri campestris-Tilietum,* Б – *Aceri campestris-Quercetum roboris,* 1 – var. *typica,* var. *Dentaria bulbifera*, 2 – var. *Acer tataricum*, В – *Querco-Tilietum* var. *Aconitum septentrionale,* Г – *Aegopodio-Tilietum*. Обозначения выборок см. на рис. 7.1.

чаемостью характеризуются *Brachythecium salebrosum, B. rutabulum, Plagiomnium cuspidatum* (определены Е.А. Игнатовой для широколиственных лесов Козельских засек).

Особенности экологии. Широколиственные леса этой ассоциации занимают местные водоразделы и склоны террас в ландшафтах эрозионного типа на суглинистых и супесчаных серых лесных почвах, которые в настоящее время в той или иной степени оподзолены. Почвообразующими породами могут служить покровные и лессовидные суглинки или маломощные песчаные отложения, перекрывающие их сверху.

Типичные сообщества этой ассоциации встречаются в условиях наименьшей нарушенности растительного покрова на достаточно увлажненных хорошо сохранившихся серых лесных почвах. Экологическое пространство по увлажнению и кислотности у этой ассоциации сдвинуто в область большего увлажнения и наименьшей кислотности (рис. 7.2). Широколиственные леса Тульских засек по сравнению с Калужскими и Козельскими оказываются в относительно более влажной и, одновременно, в более кислой области экологического пространства с обедненными почвами, что косвенно отражает большую степень их нарушенности.

На смытых почвах по крутым склонам оврагов видовой состав сообществ изменяется в сторону усиления позиций бореальных видов (см. рис. 7.1, выборка 3), одновременно в качестве доминанта выступает осока волосистая, которая в составе типового варианта занимает подчиненное положение. На основе изучения лесов в Тульских засеках С.Ф. Курнаев (1980) заключает, что смена доминантов травяного покрова связана с изменением экологических условий (в более сухих условиях доминируют зеленчук или осока волосистая, в более влажных – доминантом становятся сныть и пролесник многолетний). Наши наблюдения 2001–2002 годов (Л.Б. Заугольнова, В.А. Макарова) показывают, что на водоразделах и склонах оврагов при сохранении гумусового горизонта четкой смены доминантов не наблюдается – травяной покров имеет мелкомозаичную структуру с чередованием пятен доминирования сныти, пролесника, подмаренника душистого. При условии смыва почвенного горизонта (до 5–10 см) доминирование на склонах оврагов действительно переходит к осоке волосистой. Ее позиции также усиливаются на почвах более легкого механического состава.

Начиная с работ Г.Н. Высоцкого (1913) и В.В. Алехина (1936), а затем в исследованиях М.М. Шик (1950) и С.Ф. Курнаева (1980), на примере Тульских засек выделялись ассоциации с разными доминантами, которые рассматривались как отражение некоторого экологического ряда по усилению увлажнения и богатства почвы: зеленчуковая, волосисто-осоковая, снытевая, снытево-осоковая, пролесниковая, черемшовая. Однако предварительный анализ экологического пространства этих сообществ и флористического состава имеющихся видовых списков свидетельствует о том, что существенных различий флористического состава у них не наблюдается. Исследование фитокатены в Козельских засеках (см. раздел 7.3) также не подтверждает, что подобные изменения имеют место по профилю бассейна при условии слабой нарушенности растительного покрова. Мы склоняемся к тому, что последовательность сообществ с разными видами-доминантами в травяном покрове (трактуемая в качестве экологической),

на самом деле отражает разную степень преобразования экотопов, а вслед за ними и сообществ под воздействием хозяйственной деятельности до заповедания участков.

Смену доминантов в древесном пологе С.Ф. Курнаев (1980) также трактует только с экологических позиций. Карты лесного покрова Козельских засек, созданные на основе материалов последнего лесоустройства, и изучение распределения древесных растений по профилю бассейна, предпринятые в 2000–2001 годах не выявляют существенных различий в доминировании липы, дуба и ясеня в разных условиях рельефа. В то же время, на однотипных элементах рельефа чередуются пятна с доминированием этих видов. Вполне вероятно, что набор доминирующих видов древесного полога определяется не столько положением в рельефе, сколько различными способами использования лесного покрова.

Синтаксономия. По своему флористическому составу ассоциация *Aceri campestris-Tilietum* занимает промежуточное положение между более северной *Querco-Tilietum* (описанной в неморально-бореальной полосе – см. раздел 6.1) и относительно более южной *Aceri campestris-Quercetum*.

Дубравы с липой, сформировавшие в центре Европейской России широтную зону, рассматривались большинством исследователей, начиная с классических работ (Высоцкий, 1913; Морозов, 1930; Алехин, 1936), как типичные сообщества широколиственных лесов. Ю.Д. Клеопов (1990) показал их общность с широколиственными лесами Европы и дал свое название ассоциации – *Tilieto-Nemoretum okense*.

К сожалению, имеющийся в нашем распоряжении материал, не позволяет провести более детальную синтаксономическую проработку в пределах этой ассоциации. Предварительно можно выделить типичный вариант (var. *typica*), который характеризуется присутствием *Allium ursinum* (ранее он был обозначен нами как var. *Allium ursinum* – Заугольнова, Браславская, 2003). Вариант с доминированием осоки волосистой и повышенным участием бореальных видов и встречаемостью *Maianthemum bifolium* (см. табл. 7.1, выборка 4) приурочен к смытым склонам оврагов или представлен в широколиственных лесах на бывших сельскохозяйственных землях. Можно упомянуть еще один вариант, связанный с более увлажненными понижениями и склонами небольших оврагов, который характеризуется повышенной константностью ряда влаголюбивых видов (Заугольнова, Браславская, 2003).

Географическое распространение. Ассоциация *Aceri campestris-Tilietum* характерна для южной части Калужской, Тульской и, возможно, для пограничных районов Орловской и Курской областей, она также представлена небольшими фрагментами на крайнем юге Московской области в эрозионном типе ландшафта (Растительность..., 1996).

В составе одной из ассоциаций (*Acereto-Nemoretum aegopodiosum charcoviense*), которые Ю.Д. Клеопов (1990) выделил в бассейне Ворсклы, Северского Донца и Дона, константное ядро включает *Allium ursinum, Lamium maculatum*, среди доминантов упомянут *Mercurialis perennis,* а в общем списке указаны *Dentaria bulbifera, Corydalis cava.* Этот набор видов позволяет думать, что описанная Ю.Д. Клеоповым ассоциация, соответствует *Aceri campestris-Tilietum*. По-видимому, еще в первой половине XX века данная ассоциация могла встречаться значительно южнее, заходя в зону лесостепи.

Ассоциация *Aceri campestris-Quercetum*

Диагностические виды. Сопоставление флористического состава широколиственных лесов лесостепи и южной части зоны широколиственных лесов центра Восточно-Европейской равнины привело нас к необходимости более широкой трактовки этой ассоциации. В этом случае в качестве диагностических видов, прежде всего, выступают *Acer campestre* и *Euonymus europaea*, в отличие от предыдущей ассоциации здесь практически отсутствуют более мезофильные виды – *Lonicera xylosteum, Ranunculus cassubicus.*

Флористический состав и физиономия. По флористическому составу леса этой ассоциации незначительно отличаются от предыдущей (см. табл. 7.1). Правда, изменяется соотношение видов в древесном пологе: усиливаются позиции ясеня и падает роль липы. Эти лесные сообщества также характеризуются высокой сомкнутостью древесного полога (70–90%), который включает два подъяруса – с высотой 20–30 м и 13–18 м; хорошо развит ярус кустарников, включающий также подрост древесных видов (преимущественно ясеня, клена остролистного и вяза – *Ulmus glabra*). Проективное покрытие травяного яруса сильно варьирует в зависимости от степени освещенности.

Хорошо выражена группа видов-эфемероидов, представленная *Allium ursinum, Dentaria bulbifera, D. quinquefolia, Corydalis cava, C. marschalliana, C. solida, Ficaria verna*. Наземный моховой покров отсутствует. В составе сообществ снижается участие бореальных видов (см. рис. 7.1).

Особенности экологии. Сообщества этой ассоциации представлены на водоразделах и склонах речных террас, а также на краткопоемных участках в поймах малых рек. Эти сообщества развиваются преимущественно на серых лесных почвах, подстилаемых лессовидными суглинками или на выщелоченных черноземах. Ассоциация представлена как на суглинистых, так и на супесчаных почвах. Леса этого типа сохранились в виде отдельных фрагментов, в основном, на заповедных территориях (“Лес на Ворскле”, Воронежский заповедник, “Галичья Гора”, Теллермановское опытное лесничество). На некоторых участках еще представлены старовозрастные леса этого типа (дубравы с ясенем, вязом и кленами в возрасте 100–150 лет в заповеднике “Лес на Ворскле” (Ухачева, Ломова, 2001), в возрасте 260 лет в Воронежском заповеднике и “Теллермановском лесу”.

Экологическое пространство этой ассоциации (см. рис. 7.2) частично пересекается с областью более северной *Aceri campestris-Tilietum*, но сдвинуто в более сухую и кислую область. При этом у двух вариантов (var. *typica*, var. *Dentaria bulbifera*) оно практически совпадает, а у var. *Acer tataricum* явно сдвинуто в более сухую область.

Традиционно для широколиственных лесов этой ассоциации выделяют варианты с доминированием сныти и осоки волосистой в разном сочетании – от содоминирования до преобладания одного из видов. Существенных флористических различий между такими вариантами нет. В результате длительных наблюдений в заповеднике “Лес на Ворскле” была отмечена тенденция смены волосистоосоковых типов леса на снытевые (Ухачева, Ломова, 2001), что позволяет трактовать такие соотношения доминантов как сукцессионные. Это также подтверждается наблюдениями за динамикой широколиственных лесов и их производных в процессе возрастного развития (Ремезова, 1952, 1957).

Синтаксономия. Ассоциация *Aceri campestris-Quercetum* впервые была описана для юга Брянской области (Булохов, Соломещ, 1991 б) в виде двух вариантов – var. *typica* и var. *Fraxinus excelsior*. Надо отметить, что О.В. Морозова (1999) рассматривает широколиственные леса (на примере лесов юга Брянской области) в качестве представителей ассоциации *Tilio-Carpinetum* Trazc. 1962*. Мы не склонны использовать последний синтаксон для всех широколиственных лесов европейской России, прежде всего, по той причине, что в современную эпоху граб практически отсутствует в наших широколиственных лесах за исключением крайнего запада Брянской области (Булохов, Соломещ, 1991 а).

Вторая причина состоит в том, что эта ассоциация, характерная для лесов восточной Польши (Traczyk, 1962; Sokolowski, 1980; Matuszkievicz, 1981), содержит ряд видов, которые также практически отсутствуют в лесах европейской России.

В рамках подсоюза *Acerenion campestris* помимо асс. *Aceri campestris-Quercetum* для Брянской области выделено (Булохов, Соломещ, 1991 б) еще две – *Fraxino-Quercetum* и *Euonymo europaeae-Quercetum*. Предварительный флористический и эколого-ценотический анализ указанных выше ассоциаций подсоюза *Acerenion campestris* показал, что ассоциацию *Euonymo europaea-Quercetum* можно включить в состав *Aceri campestris-Quercetum* как синтаксон более низкого ранга, поскольку существенных флористических различий они не обнаруживают.

Ассоциация *Fraxino-Quercetum* может рассматриваться как синтаксон, отличающийся экологической приуроченностью к более влажным местообитаниям, но имеющий локальное распространение, поскольку аналогов этой ассоциации в нашем материале не обнаружено. К ассоциации *Aceri campestris-Quercetum* по совокупности видов наиболее близки и широколиственные леса лесостепи, представленные описаниями из Воронежской и Тамбовской областей (см. табл. 7.1).

Вместе с тем асс. *Aceri campestris-Quercetum*, описанная в Брянской области, хорошо отличима от более южных широколиственных лесов Воронежской и Тамбовской областей по присутствию относительно мезофильных неморальных видов (*Mercurialis perennis, Lamium maculatum*) и таких эфемероидов как *Corydalis cava* и *Dentaria bulbifera*. Подобные отличия позволяют рассматривать широколиственные леса юга Брянской области в качестве особого варианта этой ассоциации – var. *Dentaria bulbifera*.

Широколиственные леса заповедника "Брянский лес", расположенного на юге Брянской области на песчаных почвах зандровой равнины, ранее также были отнесены (Морозова, 1999) к ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Поскольку мы отказались от применения этого синтаксона к лесам европейской России (за исключением наиболее западных фрагментов с участием граба), то предлагаем рассматривать их как обедненные производные зональной ассоциации *Aceri campestris-Quercetum*, еще сохранившиеся в заповеднике, где диагностические виды ассоциации присутствуют фрагментарно только на отдельных участках (Заугольнова, Браславская, 2003). Вместе с тем в отличие от других широколиственных лесов этой зоны, в неморальных сообще-

* Леса с участием граба (*Carpinus betulus*) описаны на западе Брянской области (Булохов, Соломещ, 1991 а).

ствах заповедника высокой константностью обладают некоторые бореальные виды (*Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Rubus saxatilis*), на что указывают данные, приведенные О.В. Морозовой (1999). Возможно, что постоянное участие этих бореальных видов связано с песчаным субстратом, поскольку эти виды не характерны для широколиственных лесов на суглинистых субстратах в этой зоне.

Наиболее полная представленность диагностических видов ассоциации *Aceri campestris-Quercetum* отмечена в заповеднике в слабо нарушенных незаливаемых и краткопоемных лесах поймы реки Нерусса, где возраст древостоя составляет 120–150 лет и где ранее проводились только выборочные санитарные рубки старых деревьев (Браславская, 2001а). Во вторичных краткопоемных лесах исчезает *Acer campestre*, но сохраняется *Euonymus europaea*. Другой фрагмент широколиственных лесов, близких к *Aceri campestris-Quercetum* var. *Dentaria bulbifera* отмечен на склоне первой террасы реки Дяблик; здесь высокой константности достигает ясень, отсутствующий в других местообитаниях (кроме пойменных лесов Неруссы). Один из диагностических видов асс. *Aceri campestris-Quercetum* (*Euonymus europaea*) отмечен в широколиственных лесах третьей надпойменной террасы реки Нерусса с высокой константностью (до 80%).

Фрагментарный характер представленности диагностических видов зональной ассоциации, по нашему мнению, более тесно связан со случайными факторами, обусловленными природопользованием, чем с эдафическими условиями экотопов. Очень показательно в этом отношении то, что ясень произрастает в лесах зандровых местностей, не испытавших воздействия пожаров, а клен полевой – в слабо нарушенных старовозрастных (и негоревших) пойменных и водораздельных лесах. Также показательно активное (видимо, зоохорное) внедрение бересклета европейского в сухие светлые вторичные леса на третьей террасе.

Можно полагать, что, если бы не многолетний антропогенный пресс на растительность, леса в обсуждаемом районе, вполне могли бы включать весь комплекс диагностических видов зональных широколиственных лесов. Возможно, что в них были бы при этом шире представлены диагностические виды зональных ассоциаций широколиственных лесов подтаежной полосы, например, *Ranunculus cassubicus* и *Lonicera xylosteum,* которые в настоящее время произрастают в этом ландшафте (Федотов, Евстигнеев, 1997а), но встречаются очень редко. Не исключено, что варианты широколиственных лесов заповедника, потерявшие блок диагностических видов ассоциаций подсоюза *Acerenion campestris,* окажутся флористически ближе к более северной ассоциации *Querco-Tilietum.*

Широколиственные леса центральной лесостепи (Воронежская, Липецкая, Тамбовская области), относимые нами к ассоциации *Aceri campestris-Quercetum roboris,* отличаются от рассмотренного выше варианта (var. *Dentaria bulbifera*) тем, что не имеют в своем составе ряда мезофильных неморальных видов. Среди таких лесов одна группа сообществ вообще не обладает своими диагностическими видами и может рассматриваться в качестве типового варианта (var. *typica*) данной ассоциации (см. табл. 7.1, № 6–7).

Для другой группы сообществ (табл. 7.1, № 8–9) выявляется свой диагностический вид – *Acer tataricum*, что позволяет рассматривать эту группу сообществ как хорошо различимый вариант с повышенным участием опушеч-

ных и лугово-степных видов (см. рис. 7.1). Этот вариант можно характеризовать как относительно более ксерофильный и, возможно, отражающий определенный этап восстановительных сукцессий. К этому представлению нас склоняет и тот факт, что в процессе формирования (Чистякова, 1995) лесных сообществ – от зарослей кустарников к полидоминантному лесному ценозу – происходит постепенное уменьшение численности ценопопуляций клена татарского.

Таким образом, в пределах данной ассоциации можно выделить несколько вариантов: относительно мезофильные – var. *typica* и var. *Dentaria bulbifera* и мезоксерофильный – var. *Acer tataricum*.

Географическое распространение. Ассоциация *Aceri campestris-Quercetum* встречается в центральной части полосы широколиственных лесов в Воронежской, Тамбовской, Белгородской, Липецкой, Пензенской областях и представляет собой растительность нагорных дубрав, сохранившихся в виде отдельных фрагментов на заповедных территориях. По сути дела, это – исчезающий тип лесной растительности.

Ассоциация *Querco-Tilietum*

Диагностические виды и флористический состав. Эта ассоциация представлена субассоциацией *caricetosum pilosae* в восточном секторе полосы широколиственных лесов (см. табл. 7.1) и по своему составу слабо отличается от аналогичных лесов в подтаежной зоне этого сектора (см. табл. 6.3). Она представлена таким же вариантом с *Aconitum septentrionale*. По сравнению с северными (в подтаежной зоне) широколиственными лесами этого сектора здесь можно отметить более высокую встречаемость *Ulmus glabra*, который присутствует во всех ярусах; тут могут встречаться виды, характерные для более ксерофильных лесов (*Rhamnus cathartica*); появляется такой восточный вид как *Crepis sibirica*. В отличие от более северных сообществ широколиственных лесов этого сектора здесь в составе ассоциации отсутствуют ель и пихта и снижено участие бореальных видов (см. рис. 6.3 и рис. 7.1), а также уменьшается участие дуба.

В составе ассоциации выделяется сообщества с доминированием как осоки волосистой, так и сныти; эти группы сообществ выделяют (Лайвиньш, Воротников, 1992–1993) как субассоциации; однако более целесообразно рассматривать их в качестве более мелких единиц – форм или фаций. Авторы упомянутой публикации полагают, что сообщества с доминированием осоки волосистой свойственны более сухим и кислым почвам. Поскольку эти сообщества слабо различаются по флористическому составу, не исключено, что различия в доминировании связаны (как это отмечалось для Калужских и Тульских засек) с последствиями антропогенных воздействий в виде смыва почвы после распашки или вырубки. Не выявлено существенных флористических различий между широколиственными лесами на супесчаных (Присурский заповедник) и суглинистых (Нижегородская обл.) почвах.

Синтаксономия. Широколиственные леса Поволжья (Республика Чувашия и Татарстан) отнесены к ассоциации *Mercurialo-Tilietum cordatae* (Лайвиньш, Воротников, 1992–1993), которая фактически является синонимом ранее установленной в Латвии *Querco-Tilietum* (Laivinš, 1989). Мы использу-

ем это последнее название в качестве приоритетного и рассматриваем приволжские широколиственные леса как *Querco-Tilietum cordatae caricetosum pilosae* var. *Aconitum septentrionale*.

Географическое распространение и особенности экологии. Этот синтаксон широколиственных лесов типичен для восточного сектора и распространен на правобережье Волги (в центре и на юге Чувашии, Татарии, на юге Нижегородской области). Такие широколиственные леса встречаются на умеренно увлажненных, хорошо дренированных серых лесных суглинистых почвах, а также на их супесчаных оподзоленных вариантах. Экологическое пространство этого синтаксона (см. рис. 7.2, № 10–12) практически полностью перекрывается с областью, занятой асс. *Aceri campestris-Tilietum,* и частично перекрывается с областью, которая включает сообщества асс. *Aceri campestris-Quercetum* на более увлажненных местообитаниях.

Ассоциация *Aegopodio-Tilietum*

Диагностические виды. В качестве диагностических выступают виды с урало-сибирским типом ареала, которые в этих лесах имеют высокую константность и практически отсутствуют (за исключением *Crepis sibirica*) в более западных широколиственных лесах (см. табл. 7.1): *Anemonoides altaica, Cacalia hastata, Cicerbita uralensis, Stellaria bungeana.* Высокое постоянство таких видов, как *Tilia cordata* и *Aconitum septentrionale* определяет принадлежность этой ассоциации к союзу *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae.* Весьма характерно высокое постоянство *Aegopodium podagraria*, которая часто выступает в качестве доминанта.

Флористический состав. По составу константных видов ассоциация *Aegopodio-Tilietum* весьма сходна с наиболее северными широколиственными лесами центра европейской России. Древесный полог включает большую часть лиственных видов (см. табл. 7.1, № 13, 14), которые могут формировать как смешанные, так и моно-олигодоминантные древостои (Горчаковский, 1972). Подлесок, как правило, развит слабо и редко достигает 20% покрытия, хотя может быть довольно разнообразен по составу. Летний травяной покров включает две синузии: высокотравье, которое достигает в высоту 1,0–1,5 м (*Aconitum septentrionale, Cacalia hastata, Cicerbita uralensis, Senecio nemorensis, Dryopteris filix-mas*) и традиционные виды широкотравья, типичные для всех мезофильных широколиственных лесов. Весенняя синузия довольно бедна по составу; в каждом из описаний отмечено (Горчаковский, 1972) только 3–5 видов весенних эфемероидов (*Anemonoides altaica, A. ranunculoides, Chrysosplenium alternifolium, Corydalis solida, Gagea lutea, Ficaria verna*). Моховой покров развит очень слабо и представлен отдельными пятнами видов родов *Rhizomnium, Brachythecium.* Мхи преимущественно занимают основания и нижнюю часть стволов, а также гниющую древесину. В этих же микробиотопах встречаются лишайники. Видовое разнообразие мхов и лишайников небогато: в 17 описаниях отмечено 22 вида криптофитов (Горчаковский, 1972).

Особенности экологии. Сообщества ассоциации *Aegopodio-Tilietum* встречаются преимущественно в низинных местоположениях на деллювиальных шлейфах, а также на пологих и даже крутых склонах преимущественно северной экспозиции. Почвы – серые лесные, реже – дерново-карбо-

натные с мощностью горизонта А1 10–15 см, хорошо и даже избыточно увлажненные, иногда с признаками оглеения и оподзоленности. Эти почвы формируются на продуктах выветривания известняков, глинистых сланцев и песчаников. По типологии лесов, предложенной П.Л. Горчаковским для этого региона, к данной ассоциации относятся низинные дубняки, кленовники и липняки, а также кленовники на северных склонах. По флористическому составу сообщества с разными деревьями-доминантами весьма сходны, хотя имеются и некоторые различия, отражающие особенности экологических режимов: в дубняках относительно выше встречаемость *Lamium maculatum, Impatiens noli-tangere, Stellaria bungeana,* в кленовниках повышена встречаемость *Brachypodium sylvaticum, Viola epipsila*, в липняках – *Viola hirta, Heracleum sibiricum, Bupleurum aureum* (Горчаковский, 1972). Экологическое пространство этой ассоциации по сравнению со всеми остальными синтаксонами широколиственных лесов наиболее сдвинуто в более влажную область (см. рис. 7.2, № 12, 13).

Синтаксономия. В южном Предуралье и на Урале (Башкортостан) выделены две ассоциации широколиственных лесов: мезофильных (*Aegopodio-Tilietum*) и мезоксерофильных (*Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae*), отнесенных авторами к союзу *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*. Ассоциация *Aegopodio-Tilietum* рассматривается как номенклатурный тип союза.

В пределах ассоциации *Aegopodio-Tilietum* выделено две субассоциации – *quercetosum roboris* и *pulmonarietosum dacicae* (Соломещ, 1994; Хазиахметов и др., 1989). Авторы этих синтаксонов полагают, что к этой последней субассоциации наиболее близки липняки ясменниковые, описанные П.Л. Горчаковским (1972) в Башкирии.

Географическое распространение. Эта ассоциация распространена в равнинной части Башкирского Предуралья, а также типична для полосы низкогорных широколиственных лесов (на высоте 300–500 м над уровнем моря) в западных предгорьях Южного Урала (Горчаковский, 1972; Хазиахметов и др, 1989; Соломещ и др., 1993).

* * *

В результате широкого географического анализа обнаружено значительное единообразие флористического состава лесов неморальной полосы на всем ее протяжении. Ассоциации этих лесов зачастую отличаются друг от друга не наличием постоянных специфических комбинаций видов, а, наоборот, отсутствием тех или иных комбинаций из небольшого числа диагностических видов класса, порядка и союза. При этом следует отметить, что список таких отсутствующих видов варьирует от одной географической точки к другой.

Детальное знакомство с материалами о соответствующей локальной флоре обычно позволяет показать, что на самом деле эти виды спорадически произрастают в обследованных районах и просто оказались за рамками анализируемых выборок геоботанических описаний. Таким образом, выявленные на данном этапе анализа различия между ассоциациями, а также более мелкими синтаксонами широколиственных лесов обусловлены, с одной стороны, недостаточной полнотой собранного геоботанического материала. С другой стороны, современная картина распространения видов, отсутствие которых дифференцирует выделяемые синтаксоны, сложилась под влиянием антропоген-

ной трансформации растительности в пределах широколиственнолесной полосы и, в частности, под влиянием сильной фрагментации лесного покрова. Если бы леса этой территории не испытывали такого сильного антропогенного пресса, то наблюдаемые сейчас локальные различия их флористического состава тоже были бы существенно нивелированы. Так, различия в составе широколиственных лесов разных зон в восточном секторе неморальной полосы оказались незначительными, в то время как в центральной части полосы они более заметны. Возможной причиной такой ситуации является меньшая степень трансформации лесов восточного сектора.

Классификационная система, основанная на флористических критериях, позволяет различать в лесном покрове Русской равнины небольшое число базовых ассоциаций широколиственных лесов. Наиболее ярко эти ассоциации дифференцированы друг от друга по хорологическим критериям (наличию или отсутствию видов, ареалы которых не распространяются на всю территорию Русской равнины). Состав прочих неморальных видов изменяется в широколиственных лесах континуально – как в географических, так и в экологических рядах сообществ. Разбиение этого континуума на большее число классификационных единиц в соответствии, например, с обилием видов в сообществах, более оправдано в узко региональных исследованиях. Применение в этих исследованиях доминантной классификации, наряду с флористической, позволяет более подробно рассмотреть экологические и динамические аспекты лесной растительности. При этом выделение ассоциаций по доминированию видов древостоя и подлеска чаще всего отражает сукцессионный статус фрагментов растительности, а по доминированию видов травяного покрова – преимущественно особенности экотопической приуроченности этих фрагментов, часто связанные опосредованно с антропогенной трансформацией экотопов.

7.2. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклимаксовых неморальных сообществ

Как было показано в главах 1 и 2, современные широколиственные леса – производные хвойно-широколиственных лесов, распространенных на территории Восточной Европы в среднем голоцене. Исчезновение видов темнохвойных деревьев на юге лесного пояса в позднем голоцене обусловлено все усиливающейся аридизацией юга Восточной Европы в связи с истреблением лесов из-за развития скотоводства, земледелия и плавки металлов (Восточноевропейские..., 1994). Кроме исчезновения видов темнохвойных деревьев, в позднем голоцене существенно изменились ареалы видов родов бук и граб: их восточные границы переместились на запад (см. главу 2). Косвенные данные (мощение мостовых в Новгороде в XII веке дощечками из бука) и непосредственные указания Паласса о дубово-буковых лесах Валдая в XVIII веке (Паласс, 1773) позволяют заключить, что до позднего железного века включительно на западе Русской равнины существовали полидоминантные широколиственные леса с участием бука.

Следует отметить, что современные монодоминантные буковые леса Карпат, Северного Кавказа и Крыма – это производный вариант полидоми-

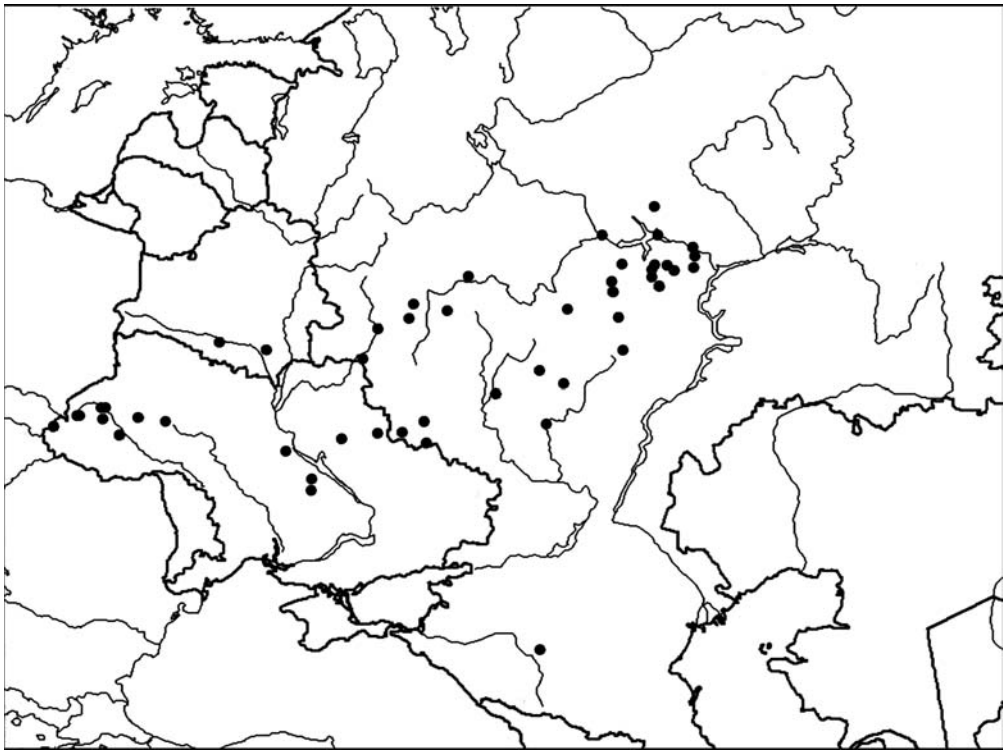


Рис. 7.3. Карта размещения исследованных сообществ широколиственных лесов.

нантных хвойно-широколиственных лесов, возникших в результате многократных вырубок. Подтверждением такого положения служат как палеонтологические и исторические данные (см. главу 2), так и находки фрагментов полидоминантных широколиственных лесов Карпат (Чистякова, 1991, 1994 а, б; Чистякова, Парпан, 1991; Рипа, 1997) и северного Кавказа (Грудзинская, 1953). В этих регионах современные разновозрастные буковые леса с хорошо выраженной gap mosaic, по сути, представляют диаспорические субклимаксы, сформировавшиеся в связи с отсутствием в непосредственной близости в достаточном количестве плодоносящих особей большинства широколиственных и темнохвойных видов.

Квазиклимаксовые широколиственные сообщества Восточной Европы отличаются несколько меньшей, чем хвойно-широколиственные сообщества, пространственной гетерогенностью в связи с отсутствием видов хвойных деревьев, популяционная жизнь которых приводит к появлению специфичных микросайтов: подкронового пространства и валежа хвойных, окон возобновления особой формы (см. рис. 6.10). В то же время, общие черты спонтанно развивающихся лесных сообществ (наличие gap mosaic – окон и ВПК, а также максимальное разнообразие региональной флоры) выявлены в разных частях ареала восточноевропейских широколиственных лесов (Чистякова, 1991, 1996; Восточноевропейские..., 1994; Аргунова, 1994; Popadyuk et al., 1995; Рипа, 1997; Сукцессионные процессы..., 1999; Леонова, 1999; Оценка..., 2000). Особенности структуры и внутриценотической динамики

квазиклимаксовых восточноевропейских широколиственных лесов подробно освещены в предыдущих публикациях (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Popadyuk et al., 1995). В этом разделе кратко изложены результаты предшествующих исследований и некоторые новые данные.

Географические пункты, где изучены такие сообщества, показаны на карте (рис. 7.3). В качестве примеров рассмотрены буковые леса Карпат (Чистякова, Парпан, 1991; Восточноевропейские..., 1994; Рипа, 1997), а также полидоминантные широколиственные леса на восточном участке ареала бука (Львовская область Украины) и граба (Черкасская, Кировоградская области Украины), в центральной и восточной частях ареала ясеня (Калужская, Воронежская, Пензенская области), в восточной части ареала дуба (Челябинская область). Участки, которые по параметрам не только растительности, но и почв, удовлетворяют критериям квазиклимаксовых лесов, найдены только в заповеднике "Калужские засеки" Калужской области и в Укском лесничестве Челябинской области (Восточноевропейские..., 1994). Большая часть разновозрастных (или старовозрастных) широколиственных лесов с четко выраженными элементами gap mosaic, как и хвойно-широколиственных лесов, приурочена к суглинкам. Однако старовозрастные полидоминантные широколиственные леса описаны и на песчаных субстратах в заповедниках "Калужские засеки" и "Брянский лес".

Общая особенность современных квазиклимаксовых широколиственных, как и хвойно-широколиственных лесов, – отсутствие полночленных популяций дуба черешчатого (см. раздел 6.2). Во всех исследованных старовозрастных полидоминантных широколиственных лесах (Восточноевропейские..., 1994) дуб черешчатый обычно существует только в древостое (в ярусе А). Высокое светолюбие дуба и медленный рост в первые годы жизни (см. раздел 3.2) не дают возможности его подросту успешно конкурировать с подростом других видов широколиственных деревьев или преодолеть ярус высоких трав в больших окнах. В годы обильного плодоношения дуба его проростки в массе появляются под пологом леса, но гибнут после исчерпания запасов питательных веществ в семени. Внимательное изучение истории лесного хозяйства (Восточноевропейские..., 1994; Бобровский, 2002) показывает, что большая часть современных лесов с доминированием семенного дуба в древостое представляет собой хорошо выращенные культуры дуба. Возраст наиболее старых культур 300 лет и более. В период с 1700 по 1840 год на территории России практиковалось создание культур дуба на безлесных площадях, главным образом, посевом желудей по вспаханной почве в борозды, реже – на подготовленных вырубках. В дальнейшем, из расположенных по соседству участков леса в культуры дуба внедрялись остальные виды широколиственных деревьев. Присутствие дуба в нижних подъярусах яруса А или в ярусе В – результат посадки крупных саженцев дуба в окна, возникающие в результате приисковых или санитарных рубок и последующего ухода за ними. Такой опыт ведения лесного хозяйства применялся на западной Украине в XIX веке в крупных частных владениях (Аргунова, устное сообщение). Кроме того, дуб часто возобновлялся под пологом "парковых" дубрав, сформированных в результате выпаса домашнего скота, после того, как выпас прекращался. Отсутствие в настоящее время природных местообитаний в широколиственных лесах (зоогенных полян, созданных дикими стадными копытными и затем покинутых ими), где можно бы-

ло бы увидеть подроста дуба на разных этапах развития – от проростков до виргинильных особей, – заставляет внимательно изучать последствия разных способов рубок для реконструкции условий, при которых у этого вида осуществляется устойчивый оборот поколений. В частности, разные варианты котловинных и группово-выборочных рубок имитируют процесс формирования окон в пологе леса.

7.2.1. Образование окон в пологе леса и формирование парцеллярной гетерогенности

В зависимости от размеров отдельного дерева, числа одновременно отмерших особей и направления их падения формируются окна, различные по площади и ориентации; однако, оконная структура широколиственных лесов менее разнообразна, чем хвойно-широколиственных (см. рис. 6.10, *б*).

В восточноевропейских широколиственных лесах к маленьким отнесены окна площадью до 200 кв.м, т.е. такие, площадь которых соизмерима с проекциями крон одного-двух деревьев. Диаметр их, как правило, не более 1/2 высоты взрослого дерева. Окна среднего размера имеют площадь 200–600 кв.м, их диаметр не превышает высоту взрослого дерева. Площадь больших окон 600–2500 кв.м, диаметр соответствует 1–2 высотам взрослого дерева. Приведенное подразделение окон по площади основано на особенностях прохождения онтогенеза видами деревьев с разными потребностями в свете. В маленьких окнах особи ни одного из исследованных видов широколиственных деревьев не могут начать плодоносить. Даже наиболее теневыносливые из них (бук лесной, клен полевой), поселяясь в маленьких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез видов теневыносливых деревьев (бука, видов клена, липы сердцевидной) возможен в окнах среднего размера, а светолюбивых (дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, березы повислой, осины) – только в больших окнах. Следует отметить, что частое отсутствие светолюбивых видов деревьев в больших окнах вызвано затеняющим воздействием высоких трав.

Определение размеров окон, в которых возможно полное прохождение онтогенеза вяза голого (*Ulmus glabra*) (табл. 7.2) проведено в полидоминант-

Таблица 7.2

Онтогенетические спектры популяционных локусов *Ulmus glabra* в парцеллах разного размера в полидоминантных широколиственных лесах Калужской и Пензенской областей

Площадь парцелл, кв.м	Плотность деревьев в разных онтогенетических состояниях, особей/кв.м							
	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
100	3	7	2	–	–	–	–	–
300	6	20	2	–	–	–	–	–
500	10	24	–	–	–	–	–	–
600	38	28	12	6	1	1	1	1
1000	46	27	2	2	–	1	2	1
1400	48	36	2	6	1	1	2	1
1800	52	79	1	3	2	–	1	2
2200	69	79	51	10	1	2	1	3

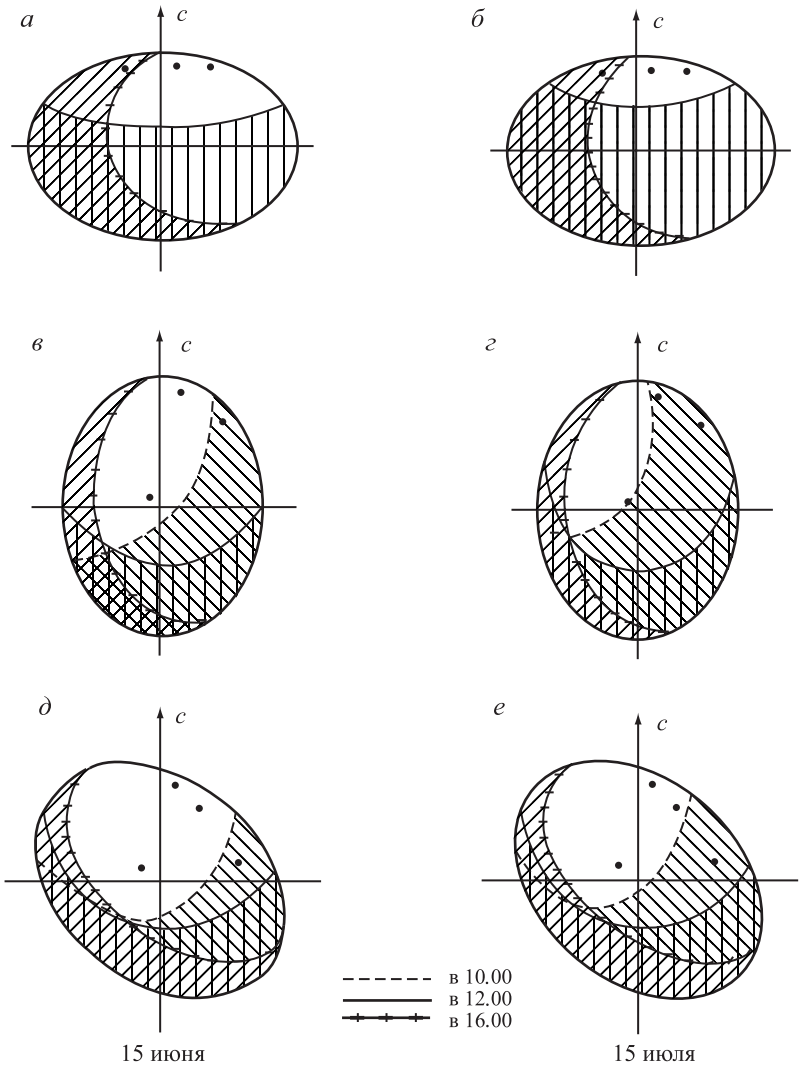


Рис. 7.4. Освещенность в окнах размером 600 кв.м и более в разное время суток в летние месяцы и размещения взрослых особей вяза в пределах окна:

а, б – ориентация окна запад–восток; *в, г* – ориентация окна север–юг; *д, е* – ориентация окна северо-запад–юго-восток.

Точками обозначено распределение взрослых особей вяза в пределах окон. Заштрихованы затененные участки окна в 10.00, 12.00 и в 16.00 часов 15 июня и 15 июля.

ных широколиственных лесах центра европейской России (Калужская и Пензенская области). В окнах площадью 600 кв.м и более режим ФАР определяет возможность успешного прохождения онтогенеза этим видом. При этом особи вяза достигают генеративного состояния лишь в наиболее освещенных частях окна (рис. 7.4).

В больших по площади окнах все возрастные этапы (вместе с особями светолюбивых видов) могут пройти и менее требовательные к свету особи теневыносливых видов, поэтому формирующиеся в них парцеллы,

как правило, полидоминантны. Окна больших размеров часто формируются в несколько приемов, по мере отмирания краевых деревьев из-за повреждений или резкого изменения освещенности и влажности. Если увеличение площади окна позволяет взрослеющим особям получить необходимую для развития порцию света, то переход к плодоношению осуществляется без задержки. Если света недостаточно, то подрост деревьев либо задерживается в развитии, находясь в угнетенном состоянии, либо гибнет. Судьба его во многом определяется степенью теневыносливости, которая меняется по мере развития особей (Евстигнеев, 1988, 1991; Восточноевропейские..., 1994). После формирования окна активизируется рост особей подроста, находившихся ранее под пологом взрослых деревьев, и начинают появляться новые особи из семян. Процесс заселения длится не менее 10–20 лет. Проростки и ювенильные особи во вновь образовавшемся окне распределены случайно, однако до имматурного состояния доживают только те особи, которые оказались в благоприятных для них условиях освещенности и влажности.

В равнинных широколиственных лесах малые окна, площадью 100 кв.м, затенены кронами соседних деревьев в течение всего светлого времени суток. Из-за недостатка света здесь нет подроста даже теневыносливых видов. Окна средних размеров, площадью 200 кв.м и более, в утренние и вечерние часы полностью затенены кронами соседних с ними деревьев. Хорошо освещена примерно половина их площади только в полдень. При этом в окнах округлой формы прямую солнечную радиацию получают центральный и северо-восточный участки, в окнах вытянутой формы местонахождение самых светлых участков определяется диаметром, ориентацией окна и высотой окружающих его деревьев. Тем не менее, вне зависимости от формы и ориентации окна, центральная часть окон среднего размера в полдень получает прямой солнечный свет. В больших окнах, площадью 800 кв.м и более, около 80% площади в полдень и около 30% площади в утренние и вечерние часы освещено прямым солнечным светом. В первую половину дня лучше всего освещены центральная и северо-восточная части окна, а во вторую (в дополнении к ним) и юго-западная.

Подробная характеристика экологических условий в разных участках окон средних размеров в полидоминантных широколиственных лесах Воронежской области дана А.А. Молчановым и В.А. Губаревой (1965). Авторы отмечают, что в окнах средних и крупных размеров (площадью 600 кв.м и более) дольше всего в течение суток освещена северная половина; наиболее высокая температура воздуха – на северо-западе и в центре окна; наибольшее количество осадков и наибольшая интенсивность испарения с поверхности травяного покрова и почвы – в середине окна.

Разный режим освещенности в разных частях окон – ведущий фактор в распределении подроста по площади окна. Жизнеспособный подрост и взрослые деревья дуба чаще всего приурочены к северным участкам окна, ясеня – к центральным, южным и западным секторам, подрост осины, березы повислой, ивы козьей – ближе к центру окна. Молодые особи березы повислой, осины, ильма, ивы козьей приживаются на перегнивших стволах и пнях деревьев или на участках с нарушенным травяным покровом (на пороях копытных); помимо света они очень чувствительны к влажности почвы и воздуха (Восточноевропейские..., 1994).

На размещении подроста деревьев в окне, помимо прочих экологических факторов, сказывается рельеф местности и наличие подлеска (высокорослых кустарников). Так, в равнинных широколиственных лесах размеры микрогруппировок деревьев могут соответствовать площади окна, а могут занимать его часть, причем значительно меньшую, чем позволяет световая обстановка. В последнем случае свободный от подроста участок занят *Corylus avellana*. В горных лесах Карпат на световой режим и размер микрогруппировки в окне существенное влияние оказывают экспозиция и крутизна склона (Чистякова, Парпан, 1991; Восточноевропейские ..., 1994).

Наиболее четко дифференциация участков (зон) внутри окон проявляется в том случае, когда они имеют большие размеры. Окна диаметром 30–50 м делятся на три зоны, из которых первая (центральная) составляет 10–15% площади и занята в полидоминантных широколиственных лесах высокими кустами лещины (*Corylus avellana*), плотно примыкающими друг к другу. В буковых лесах центральная зона занята, как правило, крупными травами. Вторая (периферическая) зона, составляющая 24–45% площади, занята невысокими, диффузно размещенными кустами *Corylus avellana*, а также подростом деревьев. Третья (краевая или зона двойного перекрытия), затеняется кронами примыкающих к окну взрослых деревьев и кронами невысоких редко расположенных в ней кустов лещины. По площади она составляет до 40–60% площади окна. Лещина, разрастаясь в окнах, препятствует чрезмерному задернению почвы и проникновению трав, не свойственных лесным сообществам. В то же время она сдерживает рост подроста деревьев. В буковых лесах кустарники не оказывают существенного влияния на возобновление деревьев, здесь функцию лещины выполняет подрост бука лесного (*Fagus sylvatica*), который до образования окна рос под кронами взрослых деревьев. В маленьких и средних по площади окнах, а также в больших, но узких, центральная зона отсутствует. Наиболее подходящие условия для выживания подроста деревьев складываются в периферической зоне.

7.2.2. Парцеллярная структура и динамика монодоминантных буковых и полидоминантных широколиственных сообществ

В широколиственных лесах, как и в хвойно-широколиственных, возрастные парцеллы выделяются по скоплениям особей одного (монодоминантные буковые леса) или многих (полидоминантные широколиственные леса) видов деревьев. В широколиственных лесах парцеллы выявляются менее четко в связи с тем, что широколиственные деревья разных видов габитуально менее отличаются друг от друга, чем от хвойных видов деревьев, кроме того, травяной покров, в котором господствуют неморальные лесные травы, также физиономически более однороден, чем неморально-бореальный покров хвойно-широколиственных лесов.

В монодоминантных буковых лесах выделение возрастных парцелл основывается на этапах развития популяционных локусов бука, которые выделяются по преобладающему возрастному состоянию особей. В разновозрастных буковых лесах имеется полный набор возрастных парцелл; площадь, занимаемая ими, пропорциональна длительности соответствующих возрастных состояний бука лесного (см. рис. 7.5, *а*, рис. 7.6А). В связи с вы-

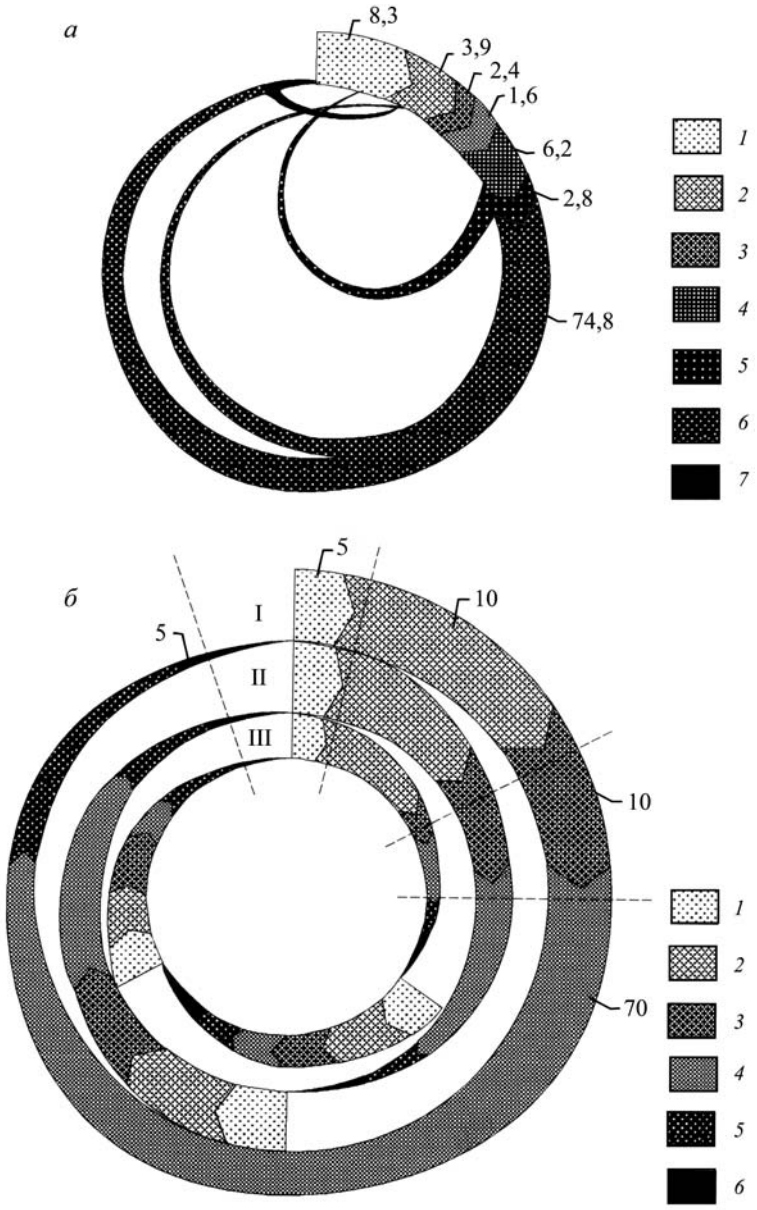


Рис. 7.5. Схемы циклов развития популяционных локусов эдификаторов в монодоминантных буковых (*а*) и полидоминантных широколиственных (*б*) лесах:

а – популяционные локусы бука, в которых господствуют особи следующих онтогенетических состояний: *1 – im*; *2 – v*; *3 – g_1*, *4 – g_2*, *g_3*; *5 – g_2*, *g_3*, *im; 6 – g_2*, *g_3*, *v*; *7 – s*; цифрами показано относительное участие локусов разного типа на пробных площадях (приведены усредненные данные), стрелками – полный и сокращенный циклы;

б – популяционные локусы разных широколиственных деревьев, в которых господствуют особи следующих онтогенетических состояний: *1 – im*, *2 – v*, *3 – g_1*, *4 – g_2*, *5 – g_3*, *6* –s. I – цикл поколения дуба; II – циклы поколений ясеня, клена остролистного, явора, липы сердцевидной, III – циклы поколений клена полевого, граба обыкновенного. Цифры – процент занимаемой в ценозе площади многовидовых парцелл; пунктир – временные границы многовидовых парцелл.

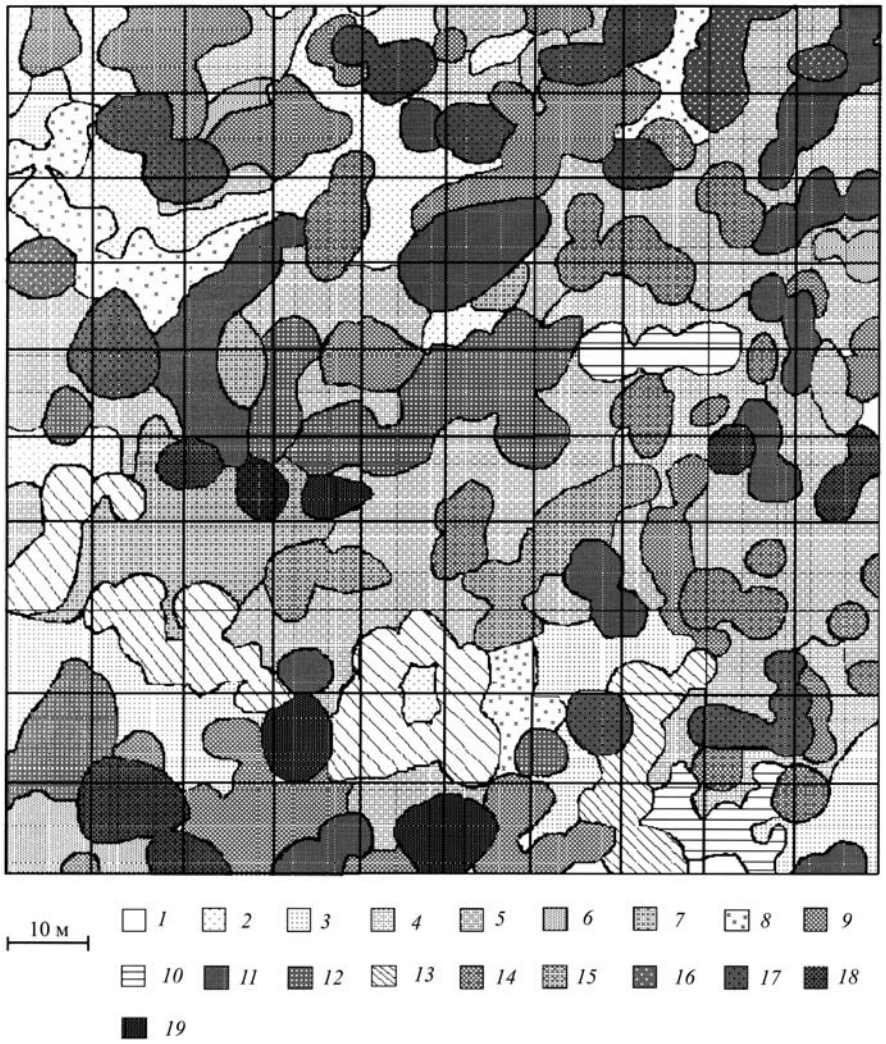


Рис. 7.6А. Мозаика парцелл в полидоминантных широколиственных лесах, ясеневобуковово-зеленчуково-пролесниковое сообщество Нижневоловецкого лесничества Закарпатской области Украины.

Возрастные парцеллы: *1* – 1–5 лет, имматурные особи; *2* – 5–10 лет, имматурные особи; *3* – 10–20 лет, имматурные особи; *4* – 20–40 лет, имматурные особи второй подгруппы и виргинильные первой подгруппы; *5* – 40–60 лет, виргинильные особи; *6* – 50–70 лет, виргинильные особи; *7* – 60–80 лет, молодые генеративные особи; *8* – 70–90 лет, молодые и средневозрастные генеративные особи; *9* – 80–100 лет, молодые и средневозрастные генеративные особи; *10* – 90–110 лет, молодые и средневозрастные генеративные особи; *11* – 100–120 лет, средневозрастные и старые генеративные особи; *12* – 110–130 лет, средневозрастные и старые генеративные особи; *13* – 130–150 лет, старые генеративные особи; *14* – 120–140 лет, старые генеративные особи; *15* – 140–160 лет, генеративные особи; *16* – 160–180 лет, старые генеративные особи; *17* – 180–200 лет, старые генеративные особи; *18* – 200–220 лет, старые генеративные особи; *19* – 220–240 лет, старые генеративные особи.

Таблица 7.3

Некоторые характеристики возрастных парцелл бука в буковых лесах Карпатского заповедника

Характеристики парцеллы	Возрастные парцеллы, выделенные по преобладающему онтогенетическому состоянию деревьев						
	im	*v*	g_1	$g_2 + g_3$	$g_3 + im$	$g_3 + v$	$s + v$
Продолжительность жизни, лет	20	40	60	100	140	–	–
Высота особей бука лесного, м	1–5	4–18	14–26	22–40	–	–	14–26
Плотность бука, особей/га	22500	1130	240	210	200	120	90
Минимальная площадь парцеллы, кв.м	50	110	140	150	170	200	150
Покрытие трав, %	80	5	10	15	10	5	40
ФАР (над кронами), %	6	12	70	100	4	8	8

сокой теневыносливостью подроста бука в буковых лесах имеются не только одновозрастные, но и разновозрастные парцеллы, в которых имматурные и виргинильные особи существуют под кронами старых генеративных и сенильных деревьев. Парцеллы в буковых лесах отличаются не только преобладанием особей определенных возрастных состояний, но и плотностью, вертикальными и горизонтальными размерами, проективным покрытием трав, освещенностью (табл. 7.3).

В полидоминантных широколиственных лесах выделение возрастных парцелл основывается на этапах развития совокупностей популяционных локусов разных видов, особи которых находятся на одном и том же этапе онтогенеза. В связи с разной длительностью онтогенеза видов широколиственных деревьев в полидоминантных лесах образуется много парцелл, в которых деревья находятся на одном этапе развития, но состоят из разных видов (рис. 7.5, *б*, рис. 7.6*Б*). Парцеллы в полидоминантных широколиственных лесах различаются не только по видовому составу, этапу онтогенеза и абсолютному возрасту деревьев, но и по другим параметрам. Для примера некоторые характеристики виргинильных и имматурных парцелл приведены в табл. 7.4 и табл. 7.5.

Картирование больших площадей (от 1–3 до 12 га) и определение абсолютного возраста всех особей деревьев, начиная с виргинильного состояния (Восточноевропейские..., 1994), позволило проследить изменения размеров парцелл и их соотношения в разновозрастных полидоминантных широколиственных лесах (табл. 7.6).

Парцеллярную динамику полидоминантных широколиственных лесов центра Русской равнины можно характеризовать как циклическую, состоящую из последовательно сменяющихся во времени этапов (Popadyuk et al., 1995). На первом – доминируют кустарники (чаще всего *Corylus avellana*). Длительность этапа 20–30 лет и соответствует продолжительности жизни одной генерации скелетных осей лещины. Для второго – характерно содоминирование кустарников и деревьев (30–40 лет). Завершается он усыханием наиболее мощных скелетных осей лещины, а иногда и кустов в целом и выходом деревьев из яруса подлеска. На третьем этапе доминируют деревья с разной продолжительностью жизни.

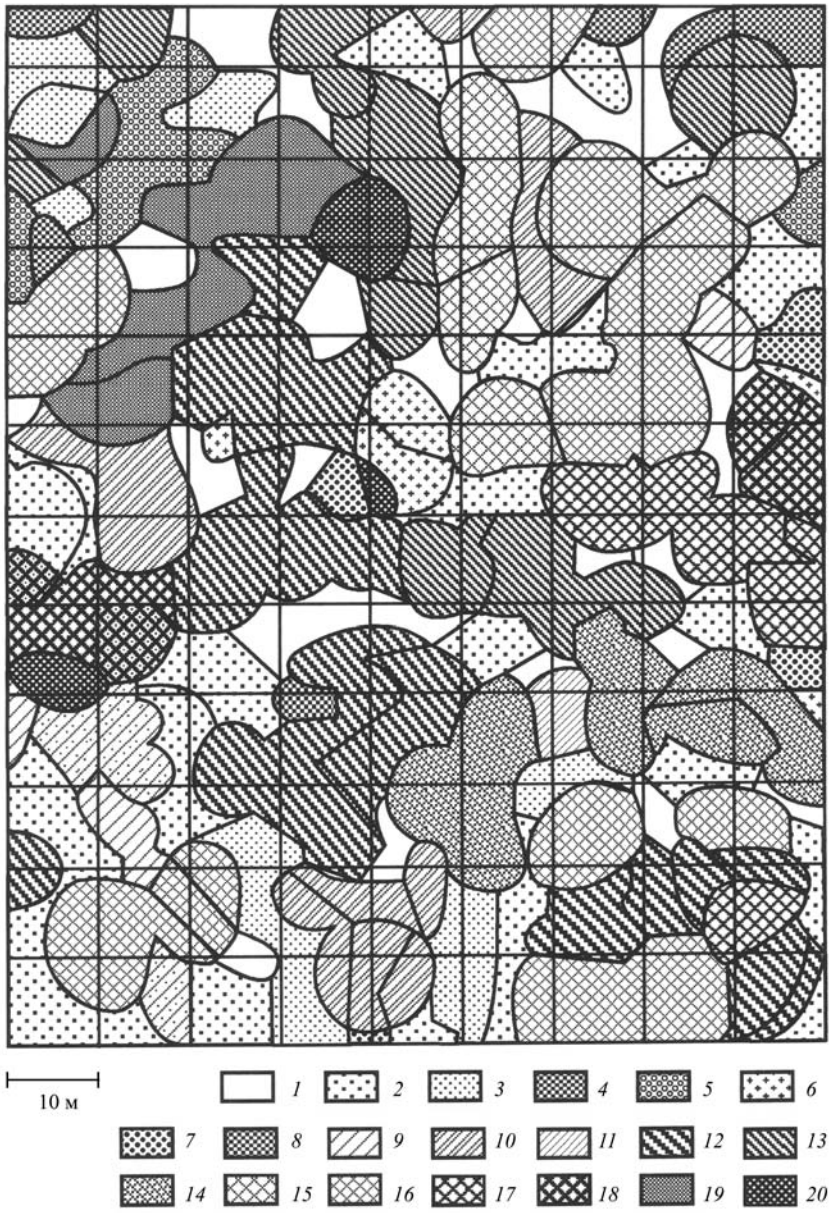


Рис. 7.6Б. Мозаика парцелл в полидоминантных широколиственных лесах, дубово-липово-снытевое сообщество Кенчурского лесничества Пензенской области.

Возрастные парцеллы: *1* – 1–20 лет, имматурные особи; *2* – 20–40 лет, имматурные и виргинильные особи первой подгруппы; *3* – 40–60 лет, виргинильные особи; *4* – 60–80 лет, виргинильные особи; *5* – 60–80 лет, молодые генеративные особи; *6* – 80–100 лет, виргинильные особи; *7* – 80–100 лет, молодые генеративные особи; *8* – 100–120 лет, молодые генеративные особи; *9* – 120–140 лет, средневозрастные генеративные особи; *10* – 120–140 лет, средневозрастные и старые генеративные особи; *11* 140–160 лет, средневозрастные генеративные особи; *12* – 140–160 лет, средневозрастные и старые генеративные особи; *13* – 160–180 лет, средневозрастные и старые генеративные особи, *14* – 180–200 лет, средневозрастные и старые генеративные особи; *15* – 200–220 лет, старые генеративные особи; *16* – 220–240 лет, старые генеративные особи; *17* – 240–260 лет, старые генеративные особи; *18* – 260–280 лет, старые генеративные особи; *19* – 280–300 лет, старые генеративные особи; *20* – 300–320 лет, сенильные особи.

Таблица 7.4

Некоторые характеристики виргинильных парцелл в полидоминантных широколиственных лесах

№ сообщества	Площадь парцелл, кв.м	Формула яруса В (*v*-особей)	Плотность, особей/га			ФАР над кронами, %
			деревьев		кустов лещины	
			im	*v*		
1	172	4,2Кло2,9Яв1,4Г1,4И	233	1220	272	10
2	500	1,5Яс4,5Лп1,5Кп2,5И	9440	400	680	65
3	1200	0,6Д0,1Я2,4Лп0,6Кло 3,3Кп0,9И0,3В0,6Р1,2Ч	4592	282	875	80
4	600	0,4Я6,3Кло2,9Лп0,4И	1600	400	933	50
5	1200	0,3Д3,7Лп3,8Кло1,7И 0,3Р0,2Ч	2708	500	617	90

Примечание. 1 – Львовская область, Липняковское лесничество, кв. 53; 2, 3 – Калужская область, Ягодненское лесничество, кв. 8; 4 – Пензенская область, Сурское лесничество, кв. 23; 5 – Челябинская область, Укское лесничество, кв. 86.

Таблица 7.5

Некоторые характеристики имматурных и виргинильных возрастных парцелл в дубово-грабовом снытево-зеленчуковом сообществе Липняковского лесничества Львовской области

Имматурные парцеллы			Виргинильные парцеллы		
Видовой состав	Площадь, кв.м	Освещенность с 12 до 16 час, %	Видовой состав	Площадь, кв.м	Освещенность с 12 до 16 час, %
Парцеллы с доминированием одного вида					
Я	382	0,8–2,9	Я	15	1,5–3,8
В	44	2,3–3,0	Г	230	6,9–9,5
Яв	40	1,9–2,8	Ко	17	6,5–8,2
Г	31	1,7–2,5			
Парцеллы с доминированием двух видов					
ЯВ	21	1,2–1,5	ГЛщ	168	6,3–7,8
ЯКо	145	1,4–1,6	КоЛщ	178	4,9–6,0
ЯГ	123	1,1–2,1			
ЯЯв	212	2,1–2,6			
Парцеллы с доминированием трех видов					
ЯКоВ	105	1,1–2,9	ЯКоЛщ	159	3,0–4,5
ЯЯвВ	80	1,9–2,3	КоГЛщ	209	6,4–7,5
ЯЯвГ	39	1,9–3,1	ГЯвЛщ	450	4,3–5,2
Полидоминантные парцеллы					
ЯЯвКоВГ	148	2,1–2,7	ЯЯвКоВГЛщ	413	5,5–6,8
Общая площадь парцелл, м^2		1370		1839	
Доля площади парцелл в сообществе, %		14		16	

Примечание. Я – ясень обыкновенный, Яв – явор, Ко – клен остролистный, Г – граб обыкновенный, В – вяз голый, Лщ – лещина.

Таблица 7.6

Участие парцелл разных размеров в каждом классе возраста в широколиственных лесах

№ сооб-щества	Максимальный возраст деревьев, лет		Классы возраста деревьев														
			1–40 лет			40–60 лет			60–80 лет			80–100 лет			100–120 лет		
			I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	300–320	а	90	200	0	130	230	0	130	260	0	130	300	650	0	300	650
		б	87	13	0	61	39	0	42	58	0	25	62	13	5	70	25
2	200–220	а	60	0	0	90	0	0	100	200	0	120	270	0	120	300	800
		б	100	0	0	100	0	0	78	22	0	25	75	0	24	38	38
3	300–350	а	90	280	0	100	300	0	100	310	850	100	320	1000	100	350	1100
		б	80	20	0	72	28	0	13	60	27	12	60	28	4	64	32
4	200–250	а	80	270	0	100	300	0	100	300	600	100	310	800	0	330	900
		б	88	12	0	64	36	0	60	30	10	10	65	25	5	70	25
5	200–250	а	90	300	800	100	350	800	130	350	900	130	350	1000	130	350	1000
		б	70	28	2	53	42	5	51	43	6	35	59	6	22	67	11

Примечание. Местоположение и название сообществ: 1 – Закарпатская область, Нижне–Воловецкое лесничество, бучина зеленчуково-пролесниковая; 2 – Львовская область, Романовское лесничество, дубо-буко-грабинник осоково-зеленчуковый; 3 – Калужская область, заповедник "Калужские засеки", дубо-ясене-липняк снытево-зеленчуковый; 4 – Пензенская область, Сурское лесничество, дубо-клено-липняк с ясенем снытевый; 5 – Челябинская область, Укское лесничество, дубо-липняк с кленом высокотравно-снытевый.

Размерные классы парцелл: I – площадь до 200 кв.м; II – 200–600 кв.м; III – более 600 кв.м (а – средняя площадь парцелл, б – доля парцелл одного размерного класса, %).Общее число парцелл одного класса возраста принято за 100%.

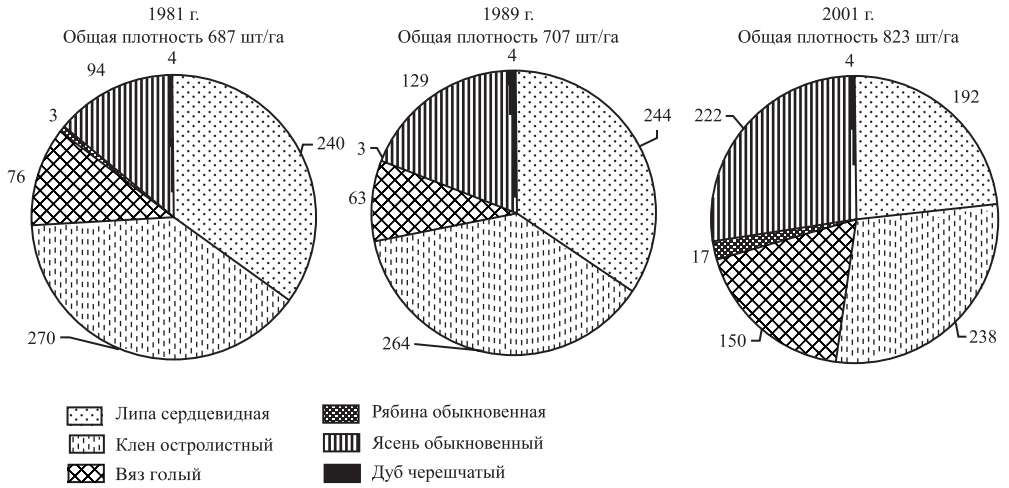


Рис. 7.7. Изменение плотности взрослых (*v–s*) особей деревьев на постоянной пробной площади размером 2 га в дубово-липово-снытевом сообществе Кенчурского лесничества Пензенской области.

Это этап наибольшего разнообразия деревьев, он составляет 30–60 лет. На четвертом этапе доминируют деревья большой и средней продолжительности жизни, длительность его 30–90 лет. К этому времени из состава микрогруппировок дубрав выпадают такие виды, как *Betula pendula, Populus tremula, Sorbus aucuparia, Padus avium*. На пятом этапе доминируют самые долгоживущие деревья (*Quercus robur, Fraxinus excelsior*), он составляет 100–150 лет.

Непосредственные наблюдения на постоянных пробных площадях позволяют определить характерные времена, в течение которых происходят заметные изменения плотности конкретных видов деревьев и их долей участия в сообществе. Конкретный пример таких изменений за 20 лет наблюдений приведен на рис. 7.7.

В разновозрастных сообществах по завершению каждого цикла виды сменяют друг друга, перемещаясь по площади сообщества. Из-за разной продолжительности жизни деревьев (см. раздел 3.2) вместо одного большого окна к началу следующего цикла может сформироваться два–три средних или несколько маленьких. И, наоборот, из нескольких пограничных маленьких окон может сформироваться одно большое, что и приведет к смене видов в его пределах.

Парцеллярная динамика полидоминантных широколиственных лесов с буком на западе Русской равнины и в Карпатах включает четыре этапа. На первом этапе (20–30 лет) доминирует подрост бука, вышедший из под полога леса в результате образования окна. На втором (30–100 лет) содоминируют деревья разных видов и разной продолжительности жизни – это этап наибольшего возрастного и видового разнообразия. На третьем (80–120 лет) – доминируют деревья большой и средней продолжительности жизни; как правило, до начала этого этапа не доживают деревья вяза гладкого и граба обыкновенного. На четвертом этапе (100–200 лет) доминируют

взрослые и старые деревья наиболее долго живущих видов: бука лесного, ясеня обыкновенного и дуба черешчатого.

Сравнение парцеллярной организации квазиклимаксовых широколиственных лесов разной синтаксономической принадлежности показало, что флористическая полночленность синузий деревьев и кустарников сохраняется в том случае, если в циклах развития парцелл закономерно образуются окна, необходимые для нормального прохождения онтогенеза конкурентных видов: бука лесного, ясеня обыкновенного, дуба черешчатого. Проведенные ранее расчеты свидетельствуют, что для дуба минимальная площадь, на которой полностью проявляется популяционная мозаика, составляет несколько десятков гектаров (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994) и обязательно включает лугово-опушечные участки. Для остальных видов деревьев эта площадь значительно меньше и ограничена собственно лесной территорией (с окнами). Однако, если спонтанно развивающееся лесное сообщество произрастает на площади, равной нескольким десяткам гектаров, то его устойчивое существование не может быть гарантировано в связи с возможными неблагоприятными воздействиями нарушенных соседних территорий. Сохранившиеся к настоящему времени клочки широколиственных лесов с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК часто имеют еще меньшие размеры и находятся на грани разрушения. Для бука лесного минимальная площадь такой мозаики всего несколько гектаров, но необходимо учитывать, что чистые бучины представляют собой антропогенный вариант полидоминантных широколиственных или хвойно-широколиственных лесов. И в том, и в другом случае спонтанные циклы возрастных парцелл и высокое видовое разнообразие могут поддерживаться на площадях, соизмеримых с площадями устойчивых широколиственных лесов центра Русской равнины.

7.2.3. Образование ВПК и формирование внутрипарцеллярной гетерогенности

Исследований по структуре ветровально-почвенных комплексов (ВПК) и особенностям разложения древесины в широколиственных лесах было проведено значительно меньше, чем в хвойно-широколиственных.

В монодоминантных буковых лесах Карпат (Карпатский национальный парк) было изучено размещение подроста древесных видов по элементам gap-мозаики (Popadyuk et al., 1995; Рипа, 1997). Выяснилось, что такие пионерные виды, как береза бородавчатая и ива козья, появляются только на вывальных буграх (рис. 7.8, *а*), встречаемость их невелика. Другие виды деревьев (бук лесной, явор, ясень обыкновенный, клен остролистный и вяз голый) распределяются следующим образом: от 8 до 30% этих видов произрастает на вывальных буграх, от 8 до 34% – на стенках вывальных ям, до 4% – на стволах и от 48 до 92% – на ненарушенной поверхности. Дно ям чаще всего покрыто толстым слоем подстилки, в некоторых из них обнаружены только единичные проростки и ювенильные особи бука и явора. Наиболее часто встречающийся кустарник – бузина красная – предпочитает селиться на валеже.

Изучение размещения трав в буковых лесах Карпат показало, что из 40 зарегистрированных видов только 3 вида специфичны для ненарушенной

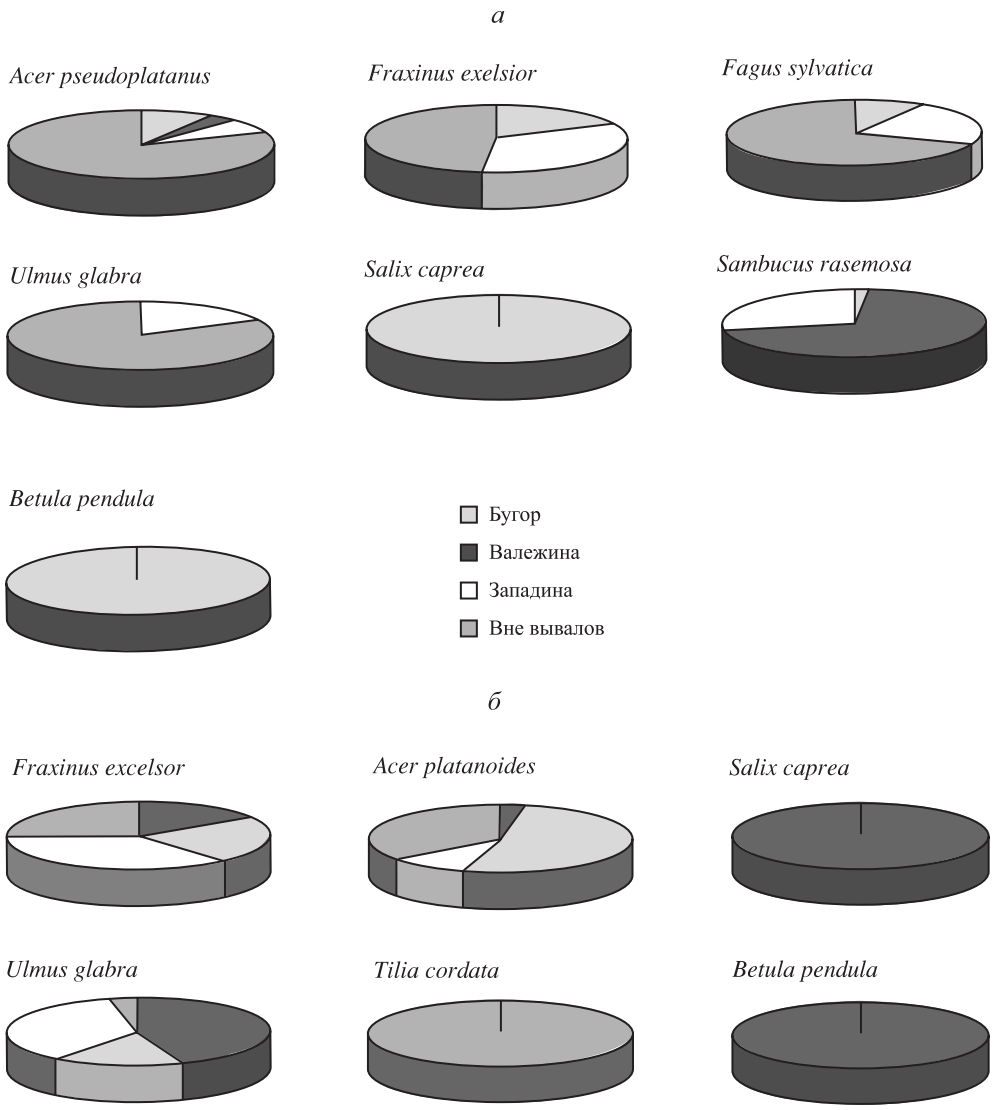


Рис. 7.8. Доля участия подроста разных видов на разных элементах ВПК:

а – в буковом лесу Угольского лесничества Карпатского национального парка;

б – в полидоминантном широколиственном лесу заповедника "Калужские засеки".

Количественное участие (%) подроста (*j–v*) древесных видов и кустарников на разных элементах ВПК.

поверхности: недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora*), зубянка железистая (*Dentaria glandulosa*) и будра волосистая (*Glechoma hirsuta*) и только 2 вида – для элементов ВПК – недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*) и кипрей горный (*Epilobium montanum*). Найдено 4 вида трав, которые произрастают как на вывальных ямах, буграх и стволах, так и вне вывалов: зеленчук (*Galeobdolon luteum*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), голокучник (*Gymnocarpium dryopteris*) и мицелис стенной (*Mycelis muralis*).

Таблица 7.7

Число видов трав (А) и мхов (Б), встречающихся на разных элементах ВПК в буковых лесах Угольского и Нижне-Воловецкого лесничеств

Стадия развития ВПК	Элементы ВПК					
	Вывальный бугор		Вывальная яма		Валежина	
	А	Б	А	Б	А	Б
1	10	6	11	–	–	–
2	21	10	22	–	2	7
3	24	5	22	1	6	8
4	15	8	15	–	–	–

Внутри ВПК только на вывальных буграх произрастают 5 видов: ожика беловатая (*Luzula luzuloides*), белокопытник белый (*Petasites albus*), осока лесная (*Carex sylvatica*), сердечник горький (*Cardamine amara*) и звездчатка средняя (*Stellaria media*). Только в вывальных ямах редко встречаются 3 вида: вероника горная (*Veronica montana*), красавка белладонна (*Atropa belladonna*) и зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*).

Всего на ненарушенной поверхности обнаружено 15 видов трав, а на разных элементах ВПК – 35, т.е. образование ВПК более чем в два раза увеличивает видовое разнообразие трав.

Как и в буково-елово-пихтовых лесах число видов трав, встречающихся на вывальных буграх, увеличивается по мере зарастания бугра, на конечной стадии оно несколько уменьшается (табл. 7.7). На всех этапах зарастания вывального бугра наиболее часто встречается кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), на первых трех – недотрога обыкновенная и кислица (*Oxalis acetosella*). На начальных этапах зарастания также чаще других видов встречается малина (*Rubus idaeus*), затем ее встречаемость немного уменьшается, но возрастает встречаемость ежевики (*Rubus hirtus*). На последнем этапе зарастания бугра чаще встречается пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), крапива и зеленчук. На всех этапах зарастания вывальных ям, так же, как и на вывальных буграх, наиболее часто встречается кочедыжник женский. Кроме него на первых двух этапах зарастания ям чаще других видов встречаются недотрога обыкновенная, кислица и подмаренник душистый (*Galium odoratum*), на средних, кроме кислицы и недотроги, часто встречаются ежевика и крапива. Но на последнем этапе зарастания ям встречаемость этих видов немного уменьшается и, как и на вывальных буграх, увеличивается встречаемость зеленчука и пролесника.

Таким образом, на первых этапах зарастания ВПК разнообразие видов трав увеличивается, на последних этапах – уменьшается и приближается к таковому на ненарушенной поверхности. В буковых лесах Карпат, как и в буково-пихтово-еловых лесах, наиболее сильно различаются наборы видов трав на ранних стадиях развития разных элементов ВПК, затем эти различия нивелируются (Рипа, 1997). В исследованных буковых лесах найдено 16 видов мхов, они встречаются только на элементах ВПК, на ненарушенной поверхности они не найдены. Мхи поселяются на вывальных буграх и валеже, и только один вид – *Dicranella heteromalla* найден в вывальной яме. На

вывальных буграх встречаются все 16 видов мхов, на валеже – 11 видов. На вывальном бугре мхи есть на всех стадиях развития, на валеже – только на средних стадиях (см. табл. 7.7).

В полидоминантных широколиственных лесах (заповедник "Калужские засеки") было изучено размещение подроста древесных видов по элементам gap-мозаики (Восточноевропейские..., 1994; Popadyuk et al., 1995). Выяснилось, что семенное возобновление ясеня наиболее многочислено в западинах от вывалов, а клена остролистного – на микроповышениях (вывальных буграх). Выровненные участки хорошо заселяет подрост ясеня, клена и липы, причем для липы это единственное благоприятное для возобновления место (см. рис. 7.8, *б*). Семенное возобновление ивы козьей и березы наименее многочисленно и приурочено к разлагающимся стволам.

Анализ обилия и встречаемости видов трав на разных элементах ВПК (в микросайтах) показал, что наиболее четко выделяется группа видов, приуроченных к понижениям. Это обычные обитатели черноольховых лесов: *Ranunculus repens, Lysimachia nummularia, Chrysosplenium alternifolium, Filipendula ulmaria, Cardamine pratensis.* Бугры и плакорные участки не имеют ярко выраженной специфики видового состава и обилия. Следует лишь отметить, что вид относительно сухих широколиственных лесов – *Carex pilosa* – встречается только на буграх. На вновь возникших буграх часто появляются проростки деревьев пионерной (реактивной) стратегии, однако в окнах небольших и средних размеров они быстро погибают. На разложившихся стволах обычно растут травы и кустарники реактивной стратегии *Impatiens noli-tangere, Geranium robertianum, Rubus idaeus, Urtica dioica, Sambucus racemosa,* а также всходы деревьев с легкими семенами – виды рода *Salix, Betula, Ulmus.*

Изучение динамики зарастания микроместообитаний в грабовых лесах Каневского заповедника (Коротков,1990) выявило основные динамические процессы на ранних этапах разложения упавших деревьев. Следует подчеркнуть, что в первые 3 года после образования вывала на буграх в массе появляется подрост пионерных видов: *Salix caprea, Populus tremula, Betula pendula.* Численность их составляет 30–50% общей численности всходов деревьев. Из кустарников в первые годы появляется *Sambucus nigra.* Общее число видов сосудистых растений на буграх и склонах западин в три раза превышает их число на участках, где мозаика вывалов отсутствует.

Таким образом, краткое описание особенностей размещения трав и подроста в широколиственных лесах показывает наличие то более, то менее тесной связи между микроместообитаниями, возникающими в результате вывалов, и пространственной структурой и динамикой синузий трав и фракцией подроста.

* * *

Обобщение результатов длительных исследований квазиклимаксовых широколиственных лесов и их фрагментов показывает, что их современное структурное разнообразие определяет возможность устойчивого существования ограниченного числа видов-эдификаторов. Полное отсутствие темнохвойных видов деревьев и невозможность устойчивого оборота поколений в

популяциях дуба черешчатого еще в большей мере, чем в хвойно-широколиственных лесах, уменьшает структурное разнообразие реальных современных сообществ по сравнению с потенциальным. Существующее видовое разнообразие в квазиклимаксовых широколиственных лесах, как и в хвойно-широколиственных, поддерживается в результате парцеллярной и внутрипарцеллярной динамики.

В отличие от квазиклимаксовых сообществ хвойно-широколиственных лесов, сохранение которых возможно в условиях заповедного режима, поддержание широколиственных лесов возможно только при условии искусственного поддержания потока поколений в локальных популяциях дуба черешчатого. В связи с этим, необходима инвентаризация сообществ, где дуб господствует в ярусе А и успешно плодоносит, для организации семенных питомников.

Поскольку особенности биологии и экологии дуба черешчатого как эдификатора восточноевропейских широколиственных лесов определяют возможность его устойчивого существования только в лесо-лугово-степных комплексах сообществ, необходимо пересмотреть представления об организации ООПТ в полосе неморальных лесов и от абсолютного заповедания перейти к организации резерватов, где будут опробованы разные методы восстановления и управления сменой поколений в популяциях дуба. Один из вариантов таких резерватов – резерват, где восстанавливается популяция диких стадных копытных (зубров, тарпанов и др.).

7.3. Структура лесных катен в полосе неморальных лесов

Неморальная полоса (включающая зону широколиственных лесов и лесостепи) охватывает ту часть Восточно-Европейской равнины, которая в течение многих столетий была ареной наиболее интенсивной хозяйственной деятельности человека. Это было связано с наиболее благоприятными климатическими и почвенными условиями, которые обеспечивали в течение длительного времени устойчивые и высокие урожаи культурных растений. В последние два столетия к этому прессу добавилась активная урбанизация этой территории, что привело к уничтожению лесного покрова на большей части территории этой природно-географической полосы.

Прямым следствием этих процессов является то обстоятельство, что в пределах полосы совсем не просто найти такие участки, которые достаточно полно представляли лесные фитокатены. Возможно, по этой причине крайне мало таких материалов, которые позволяли бы провести типологию катен, подобно той, что была осуществлена на примере неморально-бореальной полосы. По этой причине в данном разделе представлена характеристика фитокатен только для отдельных участков лесного покрова: в северной части неморальной полосы на суглинистых почвах (нац. парк “Угра”, Козельские засеки), а в южной части – как на суглинистых (Теллермановское лесничество Воронежской области), так и на супесчаных (Воронежский заповедник) почвах.

7.3.1. Структура лесной катены в эрозионном типе ландшафта в зоне широколиственных лесов (национальный парк "Угра", Козельские засеки)

Козельские засеки, которые входят в состав Березического лесничества национального парка, представляют собой один из фрагментов Калужских засек, которые входили в состав Заокской засечной черты, окончательно сформированной к концу XVI века (Бобровский, Ханина, 2000; Бобровский, 2002). Территория Березического лесничества включает три типа ландшафта: зандровый, моренно-зандровый и эрозионный. Именно в последнем типе ландшафта наилучшим образом представлены широколиственные леса, типичные для северной части неморальной полосы.

Ландшафты эрозионного типа обычно формируются в южной части Русской равнины, не подвергавшейся покровным оледенениям; они возникали в результате процессов эрозии лессов и лессовидных суглинков. Территория Козельских засек сформировалась на ледниковых отложениях в краевой области днепровского оледенения, а затем была перекрыта достаточно мощным слоем лессовидных суглинков; здесь эрозионные процессы оказали определяющее влияние на формирование современных ландшафтов.

Катена в пределах эрозионного ландшафта изучена в долине ручья Чепчик в национальном парке "Угра" (Калужская область). На основе ландшафтного районирования (Атлас Калужской области, 1971) территория относится к ландшафтам сильно- и среднерасчлененных эрозионных равнин, сложенных лессовидными суглинками на моренных и флювиогляциальных отложениях днепровского возраста, подстилаемых песками и песчаниками мелового возраста или известняками каменноугольного возраста. Рельеф сформирован эрозионными процессами, в результате чего земная поверхность характеризуется значительной изрезанностью и разветвленной сетью оврагов. Характерными экотопами в пределах этой катены являются плоские водоразделы, пологие приводораздельные склоны, пологие и крутые склоны и днища оврагов (рис. 7.9).

Для большей части катены характерны дерново-среднеподзолистые суглинистые почвы, однако на небольшом участке катены появляются песчаные наносы небольшой мощности (до 80 см), на которых формируются супесчаные почвы. Кислотность почв изменяется от 4,7 до 6,8 pH.

В лесном покрове всех названных экотопов преобладают неморальные виды. Хорошо дифференцирован от других экотопов лесной покров на днищах оврагов: здесь участие нитрофильных видов достигает максимального уровня (см. рис. 7.9); в остальных экотопах отмечается постепенное снижение доли нитрофильных видов в направлении от плоских участков водоразделов к крутым склонам оврагов. Бореальные виды, как правило, отсутствуют или встречаются единично. Наиболее существенные флористические и эколого-ценотические различия выявлены между сообществами пологих поверхностей, крутых склонов и днищ ручьев (табл. 7.8).

Различия в структуре растительного покрова на большей части катены незначительны. Это объясняется сходством экологических режимов при существующем изменении рельефа, а также сильной средообразующей ролью лесного покрова.

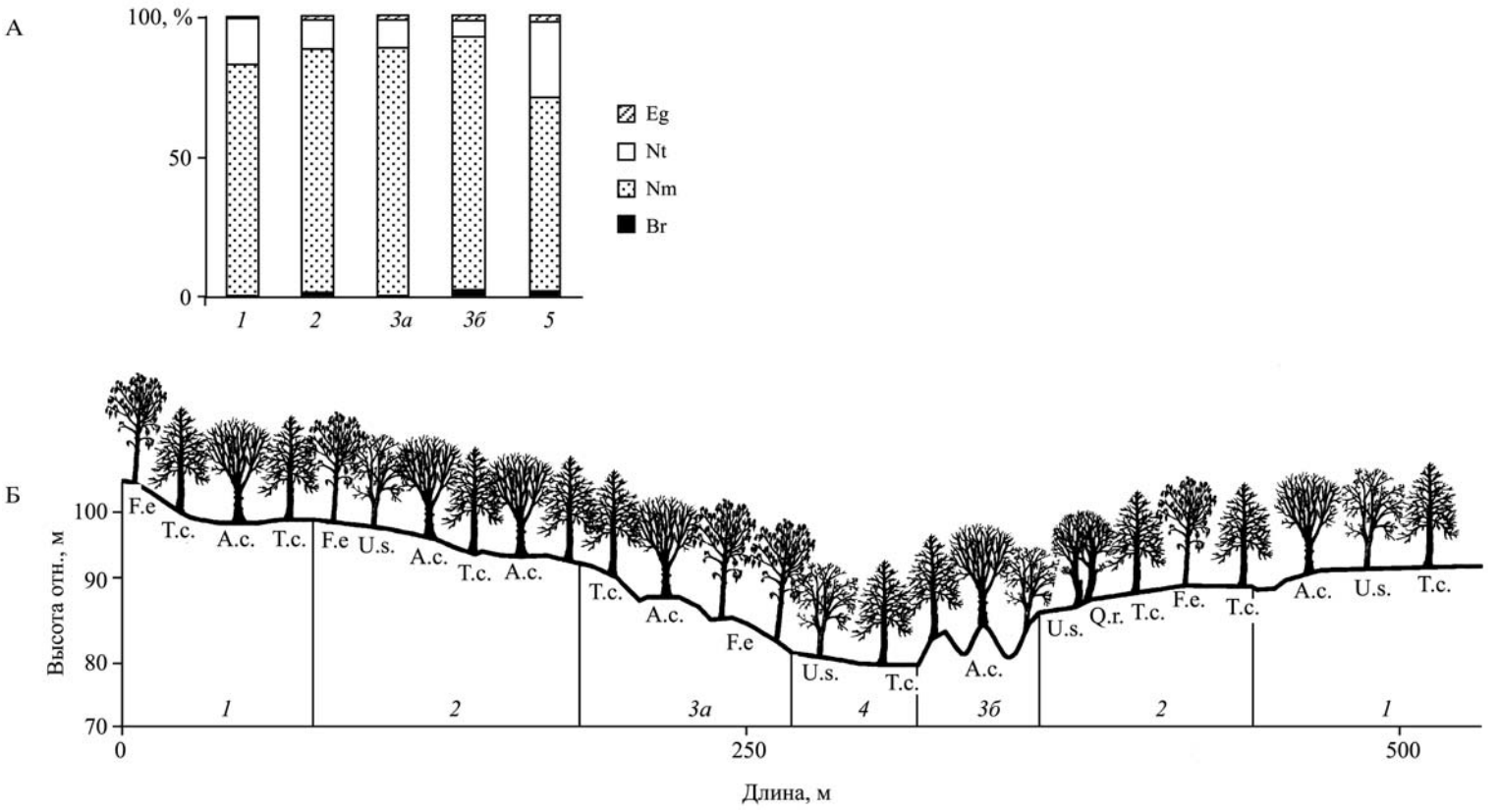


Рис. 7.9. Схема катены и распределение лесного покрова в эрозионном типе ландшафта (национальный парк “Угра”, Козельские засеки). А – эколого-ценотические спектры сообществ; Б – размещение экотопов по рельефу. A.c. – *Acer campestre*, обозначение остальных видов деревьев и эколого-ценотических групп – см. рис. 6.24

Экотопы: *1* – плоская часть водораздела; *2* – пологий склон водораздела; *3а* – пологие склоны оврага; *3б* – крутые склоны оврага; *4* – днище оврага

Таблица 7.8

Флористический состав фитохор в составе катены эрозионного типа ландшафта (национальный парк "Угра", Козельские засеки, ручей Чепчик)

Ярус	Покрытие и видовой состав ярусов	Экотопы		
		неморальный эколого-ценотический комплекс		неморально-нитрофильный эколого-ценотический комплекс
		местный водораздел	крутые склоны оврагов	днища оврагов
	Покрытие яруса A, %	59,6	63,9	58,3
	Покрытие яруса B, %	42,3	47,1	35,8
	Покрытие яруса C, %	76,4	70	72,5
	Покрытие яруса D, %	5,6	14,3	19,8
	Число площадок	31	11	6
	Виды, характеризующие лесные сообщества бассейна			
C	*Allium ursinum*	V	V	V
A	*Acer campestre*	II	I	
B	*Acer campestre*	III	V	V
C	*Acer campestre*	III	II	II
B	*Euonymus europaea*	III	III	V
C	*Euonymus europaea*	II	II	III
C	*Campanula latifolia*	V	V	V
A	*Fraxinus excelsior*	III	I	V
B	*Fraxinus excelsior*	III	V	V
C	*Fraxinus excelsior*	III	III	II
	Виды, характеризующие лесные сообщества разных экотопов			
C	*Galium odoratum*	IV	II	r
C	*Carex pilosa*	I	V	
C	*Lamium maculatum*	II	V	
C	*Geum urbanum*	II	IV	r
B	*Lonicera xylosteum*		IV	
C	*Geum rivale*	r	r	IV
C	*Carex sylvatica*	r		IV
C	*Ranunculus repens*	r		IV
C	*Filipendula ulmaria*	II	r	V
C	*Matteuccia struthiopteris*	II	r	IV
C	*Cirsium oleraceum*	I		IV
C	*Cardamine amara*			III
C	*Dryopteris filix-mas*	V	V	II
C	*Dentaria bulbifera*	III	V	
C	*Equisetum pratense*	IV	V	
C	*Viola mirabilis*	IV	III	r
C	*Paris quadrifolia*	III	III	r
B	*Padus avium*	IV	V	II
C	*Equisetum hyemale*	II	IV	IV
C	*Lunaria rediviva*	I	II	II
	Виды, характеризующие широколиственные леса лесничества			
A	*Acer platanoides*	III	IV	I
B	*Acer platanoides*	II	II	IV
C	*Acer platanoides*	II	IV	
C	*Aegopodium podagraria*	V	V	V

Таблица 7.8 (окончание)

Ярус	Покрытие и видовой состав ярусов	Экотопы		
		неморальный эколого-ценотический комплекс		неморально-нитрофильный эколого-ценотический комплекс
		местный водораздел	крутые склоны оврагов	днища оврагов
C	*Asarum europaeum*	V	V	V
C	*Athyrium filix-femina*	II	III	IV
B	*Corylus avellana*	V	V	V
C	*Galeobdolon luteum*	V	V	V
C	*Glechoma hederacea*	IV	IV	IV
C	*Mercurialis perennis*	V	V	III
C	*Milium effusum*	IV	III	IV
C	*Polygonatum multiflorum*	V	IV	III
C	*Pulmonaria obscura*	V	V	V
C	*Ranunculus cassubicus*	IV	II	IV
C	*Stachys sylvatica*	IV	II	IV
C	*Stellaria holostea*	IV	I	III
C	*Stellaria nemorum*	III	r	V
A	*Tilia cordata*	II	II	III
B	*Tilia cordata*	IV	IV	V
A	*Ulmus glabra*	III	III	III
B	*Ulmus glabra*	V	V	V
C	*Urtica dioica*	V	II	V

Примечание. В таблице приведены наиболее характерные виды; I–V – классы константности, r – вид встречен на одной площадке.

Относительно слабо нарушенные старовозрастные леса (100–120 лет) этой фитокатены характеризуются полидоминантным составом древесного полога, в котором чередуются парцеллы с доминированием всех широколиственных деревьев (дуба, ясеня, липы, клена полевого и остролистного и вяза шершавого). Среди всех широколиственных лесов этой полосы подобные леса наиболее богаты по составу деревьев и кустарников. Травяной покров обычно характеризуется высокой сомкнутостью, полидоминантным составом и разнообразием весенних эфемероидов. По флористическому составу эти леса относят к ассоциации *Aceri campestris-Tilietum* (см. раздел 7.1).

Для широколиственных лесов Тульских засек отмечено изменение в распределении видов-доминантов травяного покрова в разных местообитаниях (Курнаев, 1980): наиболее сухие участки заняты сообществами с доминированием зеленчука, затем в ряду по увлажнению и богатству почвы последовательно располагаются леса с преобладанием осоки волосистой, сныти, пролесника многолетнего. В фитокатене Козельских засек подобной последовательности сообществ не выявлено: часть перечисленных видов практически на всех экотопах (кроме днищ оврагов) составляют полидоминантную мозаику (*Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis, Galium odoratum*), а *Galeobdolon luteum* и *Carex pilosa* выступают только как сопровождающие виды.

На крутых склонах растительный покров приобретает некоторые особенности (см. табл. 7.8): увеличивается встречаемость яснотки (*Lamium maculatum*); чаще встречается хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*), местами он достигает высокого обилия; постоянно присутствует жимолость лесная (*Lonicera xylosteum*), которая практически отсутствует на других экотопах. Здесь значительно чаще, чем в других экотопах, в качестве содоминанта выступает вяз голый – *Ulmus glabra*. На крутых склонах осока волосистая (*Carex pilosa*) достигает более высокого постоянства, однако, все же не становится доминантом. Подобная ситуация, возможно, объясняется тем, что даже на крутых склонах гумусовый горизонт смыт слабо и его мощность (10–22 см) не сильно отличается от этого показателя на плоских участках водораздела (11–27 см). Это обстоятельство обеспечивает сходный режим почвенного плодородия в отмеченных экотопах. Только в тех случаях, когда смыв гумусового горизонта оказывается значительным, можно на крутых склонах наблюдать доминирование осоки волосистой.

Лесной покров на днищах оврагов и водотоков характеризуется следующими чертами: в древесном ярусе доминируют ясень и липа, в травяном покрове доминантом наряду со снытью становятся более влаголюбивые и требовательные к богатству почвы виды: страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), лабазник (*Filipendula ulmaria*), бодяк (*Cirsium oleraceum*), гравилат речной (*Geum rivale*). Возрастает встречаемость лютика ползучего (*Ranunculus repens*) и сердечника горького (*Cardamine amara*).

Такая структура фитокатены характерна для участков с наиболее хорошо сохранившимся лесным покровом, однако в составе лесного покрова Козельских засек хорошо представлены различные сукцессионные стадии сообществ, сформированные в результате различных хозяйственных воздействий. Некоторые водораздельные экотопы эрозионного ландшафта заняты широколиственными лесами обедненного состава, в которых еще сохраняется часть видов весенних эфемероидов, однако выпадают такие виды, как клен полевой, бересклет европейский и изменяется набор видов-доминантов в травяном покрове – вместо сныти и черемши начинают преобладать зеленчук и осока волосистая. Это производный вариант от полидоминантных широколиственных лесов, сформированный в результате предшествующей хозяйственной деятельности (выпаса, распашки и последующего залесения).

На месте вырубок образуются производные березняки, состав которых очень близок широколиственным лесам, но отличается отсутствием дуба в древесном ярусе. Неморальный характер растительного покрова сохраняется, но происходит изменение в составе видов-доминантов (перестает доминировать и практически не встречается черемша, *Allium ursinum*) и общее обеднение флористического состава – не отмечается колокольчик широколистный (*Campanula latifolia*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), чистец лесной (*Stachys sylvatica*); пропадают клен полевой и бересклет европейский.

К более значительным изменениям приводит создание еловых культур на месте сведенных широколиственных лесов. В культурах ели неморальный характер растительного покрова сохраняется, однако происходит его явное обеднение и полностью исчезают виды-эфемероиды. Наряду с этим усиливаются позиции бореальных видов. В травяном покрове в качестве доминантов чаще всего выступают осока волосистая и зеленчук желтый, ино-

гда – подмаренник душистый. Такие сообщества можно рассматривать как наиболее сильно преобразованный вариант полидоминантных широколиственных лесов. Эти изменения представляют собой результат отрицательного влияния, которое оказывает чуждый для этих лесов доминант – ель европейская – на почвы и флористический состав сообществ.

Можно заключить, что структура фитокатены в эрозионном типе ландшафта на суглинистых почвах характеризуется слабой дифференциацией по экотопам. Пространственная структура такой фитокатены в эколого-ценотическом отношении сходна со структурой нейтральной катены в подтаежной зоне – она включает в себя неморальный комплекс (на водоразделах, пологих и крутых склонах) и неморально-нитрофильный комплекс (на днищах оврагов с постоянными или временными водотоками).

7.3.2. Структура лесного покрова и почв катен в зоне лесостепи (на примере песчаных террас Воронежского заповедника)

Воронежский биосферный государственный заповедник (ВБГЗ) расположен на западной окраине Окско-Донской низменной равнины, в северной части Усманского лесного массива. Территория находится в пределах зандровой Придонской равнины. Ледник, покрывавший Окско-Донскую низменную равнину в четвертичное время, использовал для стока долину реки Воронеж, по которой уходили от ледника талые воды. На локальных неотектонических поднятиях (Воронежском и Усманском) древние потоки талых вод откладывали русловой аллювий, представленный песком (Дроздов, 1978).

Почвообразующей породой служат хорошо отсортированные мелко- и среднезернистые кварцевые древнеаллювиальные пески, подстилаемые на различной глубине глинистыми и суглинистыми отложениями. Мощность песчаных отложений составляет от 0,5 до 2–3 м, а местами, на буграх – до 6–7 м. Существенное влияние на распределения растительности и формирование почв оказывают свойства породы, подстилающей пески. По гранулометрическому составу это – пылеватый суглинок и пылеватая глина, иногда опесчаненный суглинок. Отложение песка на поверхности подстилающей породы не везде протекало спокойно. В ряде мест происходило перемешивание верхних слоев глины с песком, что привело к опесчаниванию суглинков.

Пылеватые глины, служащие в настоящее время подстилающей породой в прошлом были почвообразующей породой. Подобные покровные суглинки широко распространены на территории типичной лесостепи. На территории заповедника они выходят на поверхность в его северо-восточной части.

В период отложения талыми ледниковыми водами древнеаллювиальных песков на террасах реки Воронеж ранее сформированные на пылеватых глинах почвы были смыты на ту или иную глубину. Об этом свидетельствует обнаружение иллювиальных горизонтов ранее существовавших почв. В местах, где смыв был большим, обнажились карбонатные горизонты и слои, содержащие журавчики (Дубянский, 1939; Дроздов, Хмелев, 1983).

Почвы на территории заповедника делятся на 5 типов: дерновые лесные; серые лесные; пойменно-лесные; аллювиально-луговые и торфяные. Выделены 4 признака, наиболее показательных для общей характеристики поч-

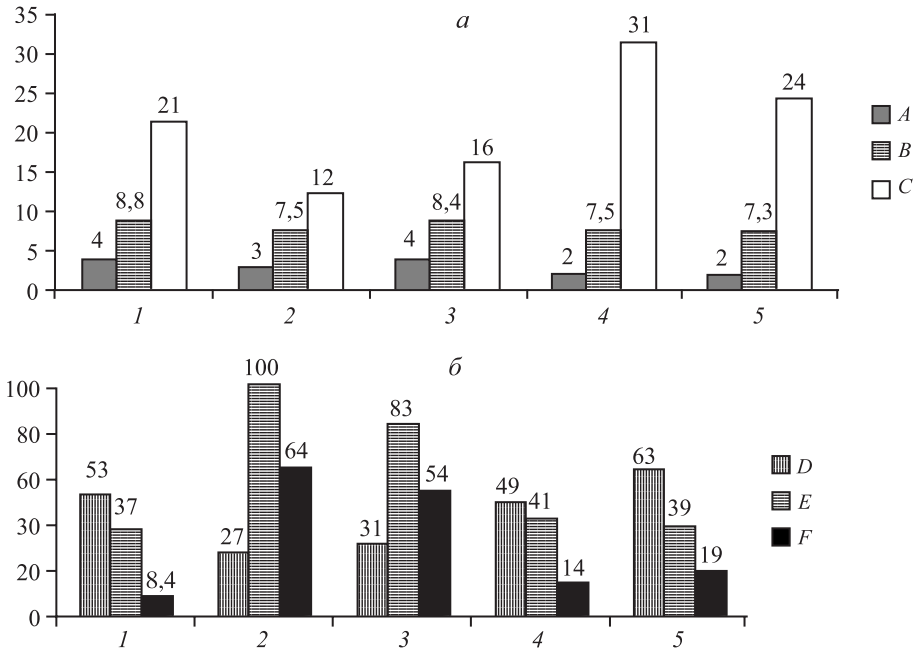


Рис. 7.10. Характеристика песчаных лесных дерновых почв Воронежского заповедника:

а – мощность гумусового горизонта (геоморфологические элементы рельефа надпойменных террас реки Воронеж: *1* – II; *2* – III; IV терраса реки Воронеж: *3* – пологий уступ, *4* – верхняя часть террасы, *5* – покатоступенчатая поверхность террас реки Усмань; значение признака: *A* – минимальное, *B* – среднее, *C* – максимальное);

б – выраженность почвенных признаков в профиле.

Долевое участие с признаками эллювиально-глеевых почв (*D*), псевдофибровых почв (*E*), со вторым темноокрашенным горизонтом (*F*).

венного профиля: мощность гумусово-аккумулятивного горизонта, наличие осветления в почвенном профиле, свидетельствующее о застойно-промывном типе водного режима, наличие псевдофибровых прослоек и второго темноокрашенного горизонта Bh (Трегубов, 1979, 1990).

Литологическая неоднородность грунтов, неглубокое залегание грунтовых вод и наличие внутрипочвенного стока – все это обусловило участие в почвенном покрове полугидроморфных и гидроморфных лесных почв наряду с автоморфными (на глубоких песках). Осветление почвенного профиля (элювиально-глеевый процесс), или его части, вызвано сезонным застоем верховодки (временный уровень грунтовых вод) над подстилающей породой. Подстилающей породой в данном случае выступает тяжелый пылеватый суглинок. Белесая окраска элювиально-глеевых горизонтов песчаных почв заповедника связана с потерей кварцевыми зернами песка окисных пленок железа.

На территории заповедника очевидно доминирование дерновых лесных почв. Исключение составляет лишь третья надпойменная терраса, где 67% территории занято серыми и темно-серыми лесными почвами. Средняя мощность гумусово-аккумулятивного горизонта А1 дерновых лесных песчаных и супесчаных почв варьирует от 7,3 до 8,8 см. (рис. 7.10, *а*). Для этих

почв установлено, что уменьшение псевдофибровых прослоек ведет к уменьшению встречаемости второго темноокрашенного горизонта и усилению элювиально-глеевого процесса (рис. 7.10, *б*).

В геолого-геоморфологическом отношении территория заповедника представлена поймами рек и ручьев, уступами и плоскими поверхностями террас. Геоморфологическая структура территории отражена на рис. 8 Вклейки и геоботаническом профиле, пересекающем его территорию с запада на восток (рис. 7.11).

Территория заповедника может быть подразделена на геоморфологические единицы двух уровней. Во-первых, выделяются надпойменные террасы (II, III, IV), связанные с деятельностью средней реки (река Воронеж) и участок ее поймы (он не вошел в геоботанический профиль, но показан на карте), см. рис. 8 Вклейки. Во-вторых, надпойменные террасы реки Воронеж, в свою очередь, прорезаны долинами малых рек – Усмани и Ивницы, которые разделены местным водоразделом. Долина реки Ивница пересекает II надпойменную террасу реки Воронеж и включает пойму и одну относительно узкую террасу. Более широкая и лучше проработанная долина реки Усмань пересекает IV террасу реки Воронеж. В долине реки Усмань выделяется пойма и три надпойменные террасы (см. рис. 8 Вклейки).

Основой для характеристики лесного покрова послужили геоботанические описания вдоль профиля длиной 22 км, который пересекает территорию заповедника с запада на восток в ее южной части. Выбраны только те описания, которые были выполнены в последнее двадцатилетие (1986–2001 годы). По этой причине можно считать, что лесной покров фитокатен отражает его современное состояние.

Геоботанический профиль охватывает два речных бассейна в пределах трех надпойменных террас средней реки (реки Воронеж) и отражает структуру лесного покрова двух катен.

В результате двухуровневого членения территории в пределах рассматриваемых катен выделяют следующие экотопы (см. рис. 7.12):

• в пределах II террасы реки Воронеж:

1 – местный водораздел на правобережье реки Ивница (западный участок); *2* – пойма реки Ивница, *3* – местный водораздел на левобережье реки Ивница (восточный участок);

• в пределах III и IV террас реки Воронеж:

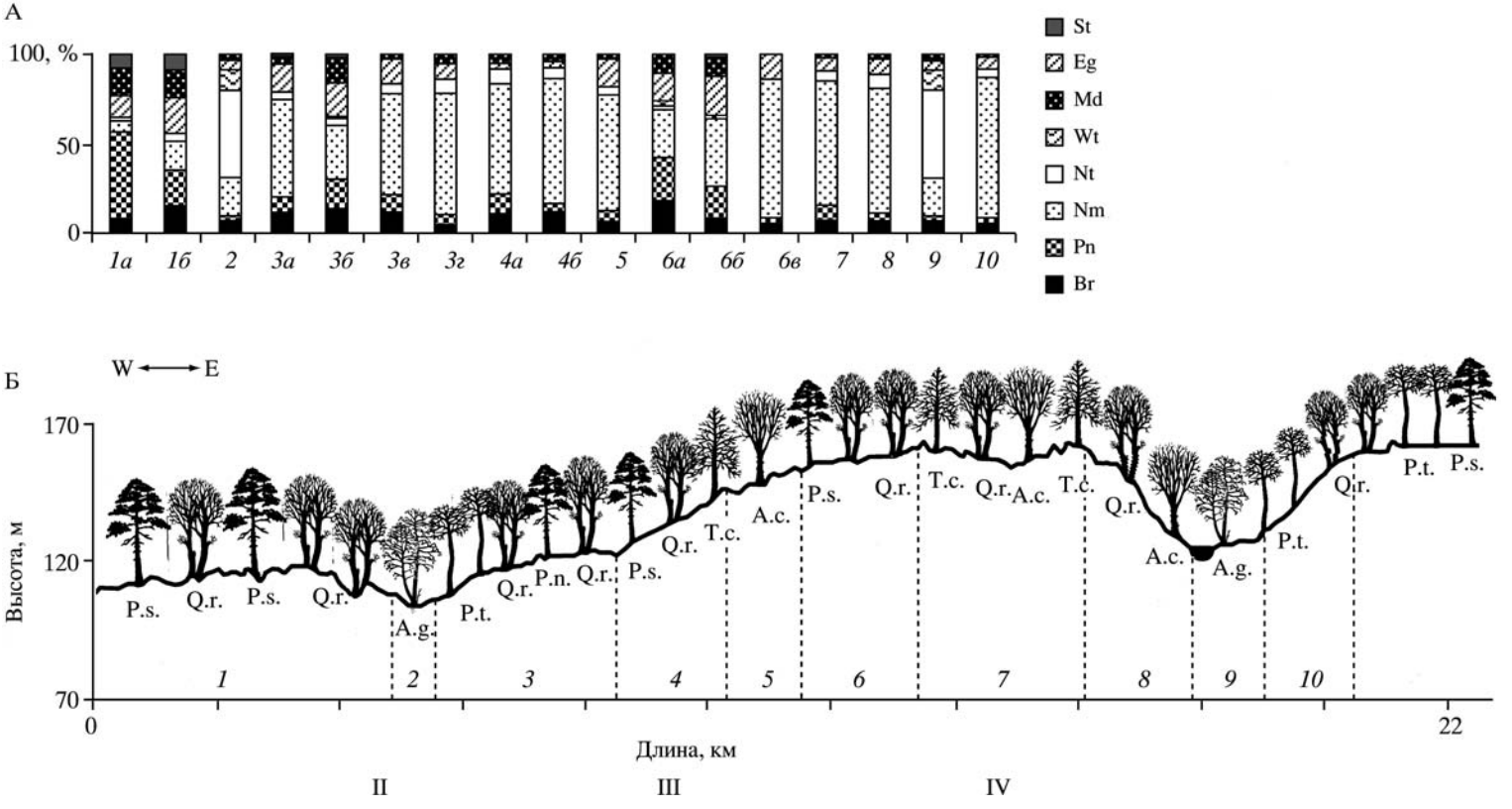
местный водораздел рек Ивница и Усмань

4 – пологий выровненный склон III террасы реки Воронеж; *5* – мелкобугристый уступ IV террасы; *6* – плоский, относительно выровненный участок IV террасы; *7* – участок IV террасы, включающий водосборные понижения в верховьях ручьев;

долина реки Усмань

8, 10 – склоны надпойменных терасс, *9* – пойма.

Выделенные экотопы различаются по характеру мезо- и микрорельефа и почвенному покрову. Мезорельеф территории, как правило, связан с мощностью песчаных наносов, он может быть относительно выровненным, мелкобугристым или приобретает дюнный характер. Далее структура почвенного и лесного покрова катен рассматривается последовательно для двух малых речных бассейнов, которые пересекает геоботанический профиль.


А
100, %
50
0
1а
1б
2
3а
3б
3в
3г
4а
4б
5
6а
6б
6в
7
8
9
10
St
Eg
Md
Wt
Nt
Nm
Pn
Br
Б
W ⟷ E
Высота, м
170
120
70
0
22
Длина, км
P.s.
Q.r.
P.s.
Q.r.
A.g.
P.t.
Q.r.
P.n.
Q.r.
P.s.
Q.r.
T.c.
A.c.
P.s.
Q.r.
T.c.
Q.r.
A.c.
T.c.
Q.r.
A.c.
A.g.
P.t.
Q.r.
P.t.
P.s.
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
II
III
IV

Экотопы в пределах II надпойменной террасы реки Воронеж

Местный водораздел на правобережье реки Ивница (западный участок) (рис. 7.11, экотоп *1*). На западном участке местного водораздела на мощных и рыхлых песчаных наносах сформировался дюнный мезорельеф. Эти участки местного водораздела сформированы в пределах надпойменной террасы II реки Воронеж и представляют собой пологонаклонную поверхность с песчаными буграми и грядами, осложненную западинами разного размера. Для основной части террасы свойственно множество мелких сырых понижений.

Почвенный покров на 87% представлен дерновыми лесными песчаными почвами, 10% приходится на серые и темно-серые лесные супесчаные почвы и 3% на торфянисто-элювиально-глеевые почвы. В междюнных понижениях и подножьях склонов представлены торфянисто-элювиально-глеевые почвы.

Здесь сформировался комплекс сосняков лишайниковых, зеленомошных, злаковых и разнотравно-злаковых. Лишайниковые сосняки приурочены к наиболее бедным почвам на вершинах дюн с разреженным древесным ярусом и встречаются очень редко. Остальные варианты занимают склоны и выровненные участки. В напочвенном покрове этих сосняков доминируют боровые и бореальные виды (см. рис. 7.11, 1*а*). Для этих сосняков весьма характерно участие степных видов, которые практически отсутствуют в других типах лесных сообществ.

Участки междюнных понижений, лучше обеспеченные влагой, заняты сосняками разнотравными с костяникой, ландышем, орляком. В настоящее время в этих фитоценозах развивается подрост из рябины, клена остролистного, крушины, в травяном покрове существенно возрастает участие неморальных видов (см. рис. 7.11, 1*б*).

←

Рис. 7.11. Схема катены и распределение лесного покрова на территории Воронежского заповедника. А – эколого-ценотические спектры сообществ; Б – размещение экотопов по рельефу. Обозначения видов деревьев см. на рис. 6.24.

Экотопы в пределах II террасы: *1* – местный водораздел на правобережье реки Ивница (западный участок); *2* – пойма реки Ивница; *3* – местный водораздел на левобережье реки Ивница (восточный участок).

Экотопы III и IV террас реки Воронеж.

Местный водораздел рек Ивница и Усмань: *4* – пологий выровненный склон III террасы реки Воронеж, *5* – пологий мелкобугристый уступ IV террасы реки Воронеж, *6* – плоский, относительно выровненный участок IV террасы реки Воронеж, *7* – участок IV террасы реки Воронеж бугристого и грядового характера.

Долина реки Усмань (в пределах IV террасы реки Воронеж): 8, *10* – склоны надпойменных террас, *9* – пойма.

По вертикали – абсолютная высота над уровнем моря.

Обозначения типов сообществ: *1а* – сосняки зеленомошно-разнотравные; *1б* – сосняки разнотравные с неморальными видами; 2 и *9* – черноольшаники с преобладанием нитрофильных видов; *3а* – осинники неморальные с остатками боровых видов; *3б* – сосняки разнотравные с дубом; *3в* – дубняки снытево-осоковые с сосной; *3г* – дубняки снытевые; *4а* – сосняки неморально-травные с дубом; *4б*, *5* – дубняки снытевые; *6а* – сосняки черничные и разнотравные; *6б* –дубняки разнотравные с сосной; *6в, 7, 8* – дубняки снытевые; *10* – дубняки с осиной снытевые.

Эколого-ценотические группы: St – степные, остальные – см. рис. 6.24.

К западинам между буграми приурочены осоково-тростниковые болота. Встречаются болота с пушицей многоколосковой (*Eriophorum polystachion*). На нижних частях склонов и в неглубоких западинах в березняках и сосняках с примесью березы формируются брусничные, плауновые, долгомошные микрогруппировки.

Местами в верхнем течении на правобережье реки Ивница этот тип экотопа (рис. 7.11, *6*) резко сужается и вместе с тем хорошо представлен экотоп надпойменной террасы III реки Воронеж (см. Вклейку, рис. 8, *7*), имеющий выровненный характер и сходный с подобным экотопом на левобережье (см. рис. 7.11, *3*). Здесь преобладают дубняки снытевые и снытево-крапивные в комплексе с производными осинниками, небольшую площадь занимают сосняки культурного происхождения.

Долина реки Ивница. Первая надпойменная терраса Ивницы не составляет целостного образования и с трудом выделяется на профиле, так как имеет небольшую протяженность. Здесь встречается большое количество разнообразных по форме, площади и характеру растительности останцов. Вниз по течению реки количество останцов возрастает. Склоны долины Ивницы имеют меньший уклон, чем склоны реки Усмань. Особенно уменьшается уклон в самом нижнем течении реки. Склоны к реке имеют угол падения 0,006– 0,008 с волнистой, а местами бугристой поверхностью.

В почвенном покрове преобладают дерновые лесные элювиально-глеевые песчаные почвы. По тыловым участкам первой надпойменной террасы в местах резкой смены окислительно-восстановительного потенциала формируются дерновые лесные ожелезненные почвы. В целом, 88% территории занято дерновыми лесными элювиально-глеевыми песчаными почвами, а 12% приходится на серые и темно-серые лесные суглинистые и тяжелосуглинистые почвы.

Растительность первой надпойменной террасы – это дубняки с небольшой примесью березы и липы во втором ярусе, реже – старовозрастные липняки. Подлесок этих растительных сообществ образован липой, кленом татарским, малиной и бересклетом европейским. В напочвенном покрове доминирует сныть, сопровождаемая типичными видами дубравного широкотравья.

Пойма реки Ивница (см. рис. 7.11, экотоп *2*). Река Ивница (левый приток реки Воронеж) формируется в самом заповеднике и до самого устья проходит по его территории. Она имеет извилистое песчаное русло и невысокие пологие берега. Ширина ее от 3 до 6 м, глубина до 2,5 м. Абсолютные отметки поймы составляют в среднем 103,7 м над уровнем моря. Поверхность поймы осложняется останцами первой надпойменной террасы, заболоченными старицами и бобровыми запрудами. Высоких половодий на Ивнице не бывает, и аллювиальный процесс выражен очень слабо. Почвенный покров представлен пойменно-лесными торфяными почвами на торфах различной мощности (до 2 м).

Прирусловая пойма занята ольшаниками снытево-крапивными, для которых характерно значительное участие нитрофильных видов (более 50%) и сокращение участия неморальных и бореальных видов (см. рис. 7.11, *2*). Растительность центральной поймы образуют ольховые (из *Alnus glutinosa*) и березово-ольховые леса. Доминанты напочвенного покрова – *Phragmites australis, Urtica dioica, Filipendula ulmaria, Carex vesicaria, C. pseudocyperus,*

Thelypteris palustris, Dryopteris carthusiana, Athyrium filix-femina, Scirpus sylvaticus – образуют различные комбинации в зависимости от микро- и нанорельефа, глубины залегания грунтовых вод, а также от условий освещенности, определяемых полнотой древостоя. Мокрые понижения центральной поймы заняты березняками (*Betula pendula, B. pubescens*) папоротниково-осоково-тростниковыми. Растительный покров в общих чертах схож с растительностью поймы реки Усмань.

Местный водораздел на левобережье реки Ивница (участок к востоку от реки) (см. рис. 7.11, экотоп *3*). Эта территория отличается от западного участка относительно выровненным рельефом, менее мощными и более плотными песчаными отложениями, что обеспечивает и более благоприятный водный режим. Эти обстоятельства определяют специфику растительного покрова по сравнению с западным участком. Здесь распространены разнотравные сосняки естественного происхождения со вторым ярусом из дуба (см. рис. 7.11, *3б*), где доля боровых и бореальных видов в сумме не намного меньше, чем неморальных. Небольшую площадь занимают разнотравные дубняки с сосной, в которых неморальные виды по числу значительно превосходят все остальные группы. Часть территории занята культурами сосны (возраст культур 65–95 лет). На участках, расположенных ближе к пойме, после вырубки дубняков сформировались неморальные осинники (см. рис. 7.11, *3а*), которые по структуре практически не отличаются от дубняков (см. рис. 7.11, *3г*).

Экотопы III надпойменной террасы реки Воронеж

Местные водоразделы малых рек и их притоков. III надпойменная терраса реки Воронеж (см. Вклейку, рис. 8, *7*), которая наряду с террасой IV формирует местный водораздел двух малых рек, хорошо представлена как по правому (профиль не захватывает этот участок), так и по левому берегу Ивницы (см. рис. 7.11, *4*). На правобережье Ивницы (в ее верхнем течении) преобладают дубняки снытевые и снытево-крапивные в комплексе с производными осинниками, небольшую площадь занимают сосняки культурного происхождения.

В левобережной части этой террасы в почвенном покрове преобладают серые лесные псевдофибровые супесчаные (67%) и дерновые лесные песчаные (33%) почвы со вторым темноокрашенным горизонтом. В типе серых лесных почв на долю светло-серых лесных почв приходится 23%, серых – 63%, темно-серых – 14%.

Растительность левобережной части III надпойменной террасы имеет довольно разнообразный состав. Здесь соседствуют сложные сосняки и дубняки с примесью различных пород, осиновые и березовые леса. Картину осложняют культуры сосны. Напочвенный покров этих фитоценозов также весьма разнообразен, в его формировании наряду с неморальными видами, которые явно преобладают, принимают участие представители бореальной, луговой и опушечной групп (см. рис. 7.11, *4а*). Фрагменты сохранившихся дубняков слабо отличаются (см. рис. 7.11, *4б*) по составу эколого-ценотических групп от сложных сосняков. Весьма характерным видом таких дубняков является высокая константность относительно светолюбивого вида *Acer tataricum*.

Пологий уступ IV террасы (см. рис. 7.11, экотоп *5*) имеет плавный переход к более высоколежащей пологой части IV надпойменной террасы и одновременно входит в состав местного водораздела рек Ивница и Усмань. Общий фон составляют слабоволнистые и пологонаклонные поверхности, в очертания которых врезаны замкнутые понижения и крупные бугры. Почвенный покров представлен дерновыми лесными почвами. Преобладают дерновые лесные псевдофибровые почвы со вторым темноокрашенным горизонтом.

Растительный покров представлен дубняками и сосняками, имеющими сложное строение. В верхних древесных ярусах всегда имеется примесь сосны в дубняках или дуба в сосняках, а также осины и березы; часто сформирован второй ярус из липы, реже клена остролистного. Имеется густой подлесок, образованный лещиной, рябиной, кленом татарским, в подросте типичен клен остролистный. Напочвенный покров этих лесов разнотравный или злаково-разнотравный. В нем наряду с неморальными элементами присутствуют боровые, луговые и опушечные виды. Производные осинники имеют сходное строение. Эколого-ценотическая структура этих сообществ весьма сходна с подобными лесами на экотопе *4*.

IV надпойменная терраса реки Воронеж (экотопы *6, 7*) – самая высокая часть территории заповедника и верхняя часть местного водораздела Ивницы и Усмани. Поверхность IV надпойменной террасы осложняется множеством понижений и повышений (бугристого и грядового характера), а ближе к реке Усмань (особенно в юго-восточной части заповедника) значительную часть территории занимают водосборные понижения в верховьях ручьев. Болота и заболоченные понижения являются отличительной особенностью IV террасы и распространены в ее пределах практически повсеместно. Их площадь может сильно варьировать – от очень крупных до скоплений мелких заболоченных западин. Крупные болота имеют разнообразную форму – от узких и сильно вытянутых до практически идеально круглых. Все разнообразие болот и заболоченных понижений представлено крупными (более 100 м) западинами и мелкими (до 100 м) болотами межбугровых понижений. В целом, 87% территории занято дерновыми лесными песчаными, 11% торфянисто-элювиально-глеевыми и 2% серыми и темно-серыми лесными легко суглинистыми и тяжелосуглинистыми почвами.

В этих условиях произрастают сосняки молиниево-черничные, черничные и орляковые (см. рис. 7.11, *6а*) и дубняки осоково-снытевые с преобладанием неморальных видов (рис. 7.11, 6*б*, 7) в комплексе с березняками, являющимися пирогенными производными сосновых лесов, и осинниками, сформированными после вырубки дуба.

Долина реки Усмань (см. рис. 7.11, экотопы *8–10*) врезана в четвертую надпойменную террасу реки Воронеж. В ее пределах можно идентифицировать III надпойменную террасу реки Усмань (см. рис. 8 Вклейки, *9*), II и I надпойменные террасы (см. Вклейку, рис. 8, *4–5*, рис. 7.11, экотопы *8* и *10*) и пойму (см. рис. 7.11, экотоп *9*).

На правобережном склоне долины Усмани представлена лишь надпойменная терраса III (см. рис. 7.11, экотоп *8*), терраса II проявляется в виде отдельных фрагментов, а терраса I представлена узкой полосой (см. Вклейку, рис. 8, *4*).

Пологий склон долины неширок (1–2 км), имеет слабый уклон (0,015–0,025) и хорошо дренирован. Поверхность сглаженная, ближе к пойме – бугристая. Здесь представлены старовозрастные (около 160 лет) полидоминантные широколиственные леса с преобладанием неморальных видов (см. рис. 7.11, *8*).

Левобережный склон долины Усмани (см. рис. 7.11, экотоп *10*) включает I и II террасы Усмани (см. Вклейку, рис. 8, *4, 5*) и III террасу (см. Вклейку, рис. 8, *9*). Склон долины довольно пологий, местами со сглаженным или волнистым рельефом, вдоль поймы – бугристый. Этому геоморфологическому элементу свойственна покато-ступенчатая форма с выположенными ступенями. На его территории, как и во всей восточной части заповедника, среди толщи песков часто встречаются прослои суглинка. В почвенном покрове преобладают дерновые лесные элювиально-глеевые песчаные почвы (95%); лишь 5% приходится на серые и темно-серые лесные легко суглинистые и тяжело суглинистые почвы.

На первой террасе реки Усмань в местах, где подстилающие суглинистые породы выходят на дневную поверхность, формируются серые лесные почвы. Вторая надпойменная терраса реки Усмань тянется узкой полосой между довольно широкой поймой с останцами первой надпойменной террасы и склонами третьей террасы. Над достаточно гладкой поверхностью террасы возвышаются барханные массивы. Их эоловое происхождение подтверждается наличием в некоторых местах серповидных дюн. Почвенный покров представлен дерновыми лесными элювиально-глеевыми песчаными и серыми лесными супесчаными почвами. В типе серых лесных почв доминируют почвы со вторым темноокрашенным горизонтом.

Здесь сформировались дубняки и производные осинники осоково-снытевые и злаково-снытевые (см. рис. 7.11, *10*). Второй и третий древесные ярусы образованы кленами остролистным и полевым с примесью липы, ясеня, вяза и имеют высокую сомкнутость. В напочвенном покрове господствуют требовательные к почвенному богатству виды дубравного широкотравья.

Пойма реки Усмань (экотоп *9*). Река Усмань – левый приток реки Воронеж. В границах заповедника Усмань представляет собой типично лесную реку. Пойма, шириной 250–1000 м, низкая и заболоченная. Русло реки слабо меандрирует на всем своем протяжении по заповеднику. Поверхность поймы осложняется старицами, бобровыми каналами, останцами первой надпойменной террасы и впадающими в реку ручьями. Абсолютные отметки над уровнем моря 123,0–133,0 м. Растительный покров поймы сходен с таковым в пойме Ивницы.

В почвенном покрове преобладают пойменно-лесные иловато-перегнойно-глеевые и пойменно-лесные иловато-торфянисто-глеевые почвы. В пойме реки Усмань узкую полосу прирусловой поймы занимают крапивные, тростниково-крапивные и папоротниковые ивняки культурного происхождения. Растительность центральной поймы образуют ольховые и березово-ольховые леса.

Пойма реки Воронеж (не включена в профиль). Небольшой участок поймы реки Воронеж примыкает к западной границе заповедника. В прирусловой части поймы сформировались аллювиально-луговые слоистые супесчаные и слоисто-зернистые суглинистые почвы. Мезорельеф центральной поймы имеет гривистый характер. В почвенном покрове грив центральной поймы преобладают серые лесные поверхностно-глеево-элювиальные

суглинистые почвы под дубняками и осинниками. На пойменных лугах распространены аллювиально-луговые зернистые суглинистые почвы. Притеррасная пойма представлена аллювиально-луговыми болотными тяжело суглинистыми почвами заболоченных лугов и пойменно-лесными иловато-перегнойно-глеевыми почвами под ольшаниками.

* * *

Анализ распределения лесного покрова по профилю двух речных бассейнов на террасах реки Воронеж позволяет говорить о том, что экотопические взаимосвязи (между растительностью и экотопами) сильно деформированы в результате всех воздействий, предшествовавших режиму заповедания. Все четыре террасы реки Воронеж характеризуются довольно сходным сукцессионным комплексом сообществ, однако полнота представленности этих комплексов различна на разных террасах реки Воронеж (в пределах крупных геоморфологических единиц) и в разных экотопах. Набор сукцессионных вариантов зависит, во-первых, от степени продвинутости восстановительных сукцессий и, во-вторых, от начального состояния сообщества, которое в какой-то степени определялось условиями экотопа. Наиболее нарушенными оказались сообщества на мощных песчаных наносах (как правило, с бугристым мезорельефом), которые, вместе с тем, являются рефугиумами бореальной, боровой и степной флоры. На менее мощных наносах с близким подстиланием суглинками (и как следствие – с лучшим увлажнением) преобладали сообщества неморального типа с меньшей степенью трансформации. Такие экотопы существуют на всех трех террасах реки Воронеж, хотя их протяженность, возможно, различна и зависит от возраста (и, соответственно, плотности песчаных наносов) террасы: возможно, что на более молодой (II) террасе площадь относительно увлажненных и выровненных экотопов с неморальными типами сообществ относительно меньше, чем на более старой (IV) террасе.

7.3.3. Структура лесной катены в эрозионном типе ландшафта в зоне лесостепи на покровных суглинках (Теллермановское опытное лесничество)

Относительно крупные массивы широколиственных лесов на юге зоны встречаются очень редко и окружены сплошными массивами полей. Малая лесистость территории, преобладание лесов, сформировавшихся в результате сплошных рубок и посадок, давнее уничтожение бобров и, как следствие, обмеление ручьев и малых рек, летние засухи в лесах (Восточноевропейские..., 1994) определили особый характер фитокатен элементарных бассейнов этой территории. Даже в самых глубоких балках в составе элементарных бассейнов отсутствуют постоянные водотоки. В связи с этим фитокатены элементарных бассейнов неполночленны: в них отсутствуют пойменные черноольшаники, низинные болота и прибрежно-водная растительность. Эти растительные сообщества встречаются только в поймах средних и крупных рек (Матвеева, 1963).

Катена, характеризующая элементарный речной бассейн, описана на примере экологического профиля (Петров, 1956; Елагин, 1963) в Теллер-

мановском лесном массиве (Борисоглебский район Воронежской области) на правом берегу реки Хопер. Массив расположен в пределах Окско-Донской низины (Гладицин, 1939); на его территории преобладают поверхности с абсолютной высотой 150–175 м; высота 125–150 м лишь по балкам, а высота ниже 100 м – только в долинах реки Хопер. Территория массива сложена ледниковыми валунными и делювиальными суглинками мощностью 30 м (Дубянский, 1939); под этими суглинками расположены флювиогляциальные пески мощностью около 40 м; под ними – неогеновые глины сравнительно небольшой мощности – около 13 м, которые подстилаются нижнемеловыми отложениями. Почвообразующие породы – лессовидные суглинки, на большей части территории массива мощность их составляет 1,5–2,5 м (иногда до 10 м). На лессовидных суглинках растут высокобонитетные широколиственные леса, в которых господствуют неморальные лесные травы. На склонах южной экспозиции, на участках, примыкающих к бровкам крутых склонов балок, слой лессовидных суглинков истоньшается или отсутствует вовсе. Здесь почвообразующими породами становятся валунные суглинки с содержанием воднорастворимых солей до 1%, среди которых преобладает Na_2SO_4. В этих условиях лес не растет и формируются своеобразные фрагменты луговых степей с большим участием галофитов, окруженные по периферии кустарниковыми зарослями. На участках, переходных от этих зарослей к высокобонитетным широколиственным лесам, расположены низкобонитетные разреженные широколиственные леса, где в травяном покрове содоминируют неморальные лесные и опушечные виды.

Теллермановский массив имеет давнюю историю природопользования, особенность которой – длительное сохранение лесной территории в сочетании с многократными выборочными и сплошными рубками и посадками дуба. Этот массив был отнесен к корабельным рощам в петровские времена и до 1904 года в нем сохранялись отдельные деревья дуба возрастом более 300 лет с клеймами Петра I (Корнаковский, 1904; Краснопольский, 1928). Изучение лесоустроительных материалов с 1860 года показало, что старые дубовые насаждения, существовавшие до середины (конца) XX века, возникли на месте выборочных рубок дуба на кораблестроение (с начала XVIII века) и вырубок спутников дуба местным населением. При умеренной вырубке дуба в сочетании с его посадкой и постоянным уходом за посадками, дуб сохранял господство в первом ярусе; спутники дуба – липа, клен, ильмовые, – возобновляясь как семенным, так и порослевым путем, постепенно врастали в первый ярус. В результате формировались полидоминантные насаждения. На участках, где проводилась сплошная рубка с нарушением напочвенного покрова, развивались осиновые насаждения. В конце XIX–XX веках выборочные рубки сменились сплошными, целенаправленное выращивание дуба почти прекратилось и в результате образовались широколиственные леса, где дуб встречается единично, а доминируют ясень, липа, реже клен остролистный, ильм.

В пределах экологического профиля выделено 12 экотопов, которые различаются по положению в рельефе, почвам и доминантам в первом подъярусе древесного яруса (рис. 7.12, табл. 7.9, 7.10).

Фитохоры этих экотопов различаются по почвам и доминантам древесного яруса и травяного покрова. Сравнение долей участия видов в разных подъ-

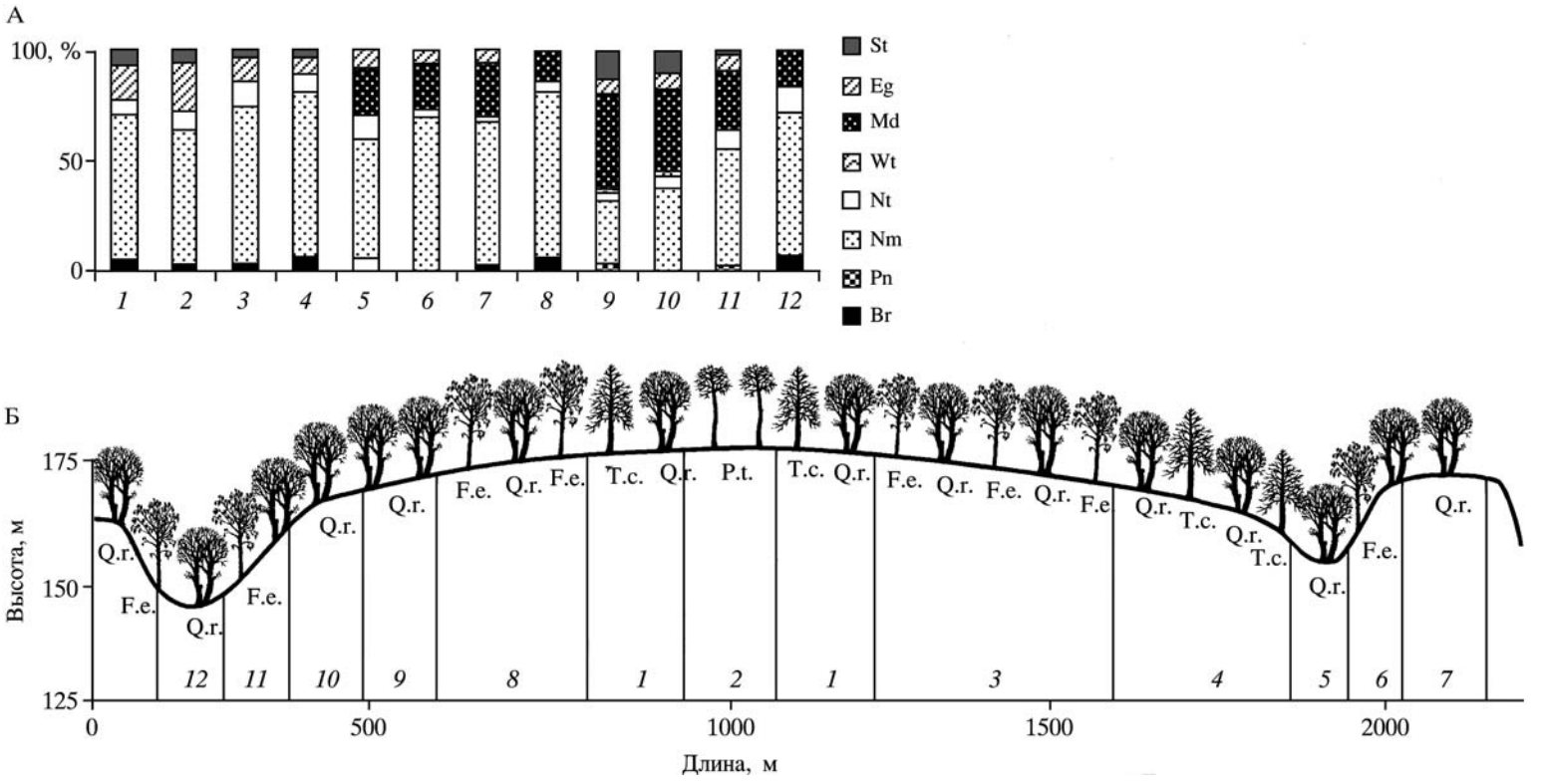


Рис. 7.12. Схема катены и распределение лесного покрова в эрозионном типе ландшафта (Теллермановское лесничество Воронежской области).

А – эколого-ценотические спектры сообществ, Б – размещение экотопов по рельефу.

Обозначение видов деревьев и эколого-ценотических групп – см. рис. 6.24.

Экотопы: сведения об экотопах *1–12* приведены в табл. 7.9.

Таблица 7.9

Растительность и почвы разных экотопов на экологическом профиле через Теллермановский массив (Воронежская область) широколиственных лесов (Петров, 1956; Елагин, 1963)

№ экотопа	Положение в рельефе	Ассоциации по доминантной классификации	Почвы
1	Ровные участки широких плато	Липо-дубняк осоково-снытевый	Темно-серые лесные хорошо оструктуренные слабооподзоленные тяжелые суглинки
2	Небольшие депрессии в пределах широких плато	Осинник волосисто-осоковый	Серые лесные слабо оструктуренные средне-оподзоленные суглинки
3	Верхняя часть пологих склонов (1–3°) северной экспозиции	Ясене-дубняк снытевый	Темно-серые лесные хорошо оструктуренные слабооподзоленные тяжелые суглинки
4	Нижняя часть пологих склонов (1–3°) северной экспозиции	Липо-дубняк пролесниковый	Темно-серые лесные хорошо оструктуренные слабооподзоленные средние суглинки
5	Днища плоских балок	Липо-дубняк крапивный	Темно-серые лесные слабооструктуренные слабооподзоленные на аллювиально-делювиальных суглинках
6	Верхняя часть покатых склонов (5–7°) узких межовражных мысов южной экспозиции	Ясене-дубняк ландышево-осоковый	Серые лесные слабооструктуренные средне-оподзоленные легкие суглинки
7	Плоские вершины узких межовражных мысов	Ясене-дубняк волосисто-осоковый	Серые лесные слабооструктуренные средне-оподзоленные средние суглинки
8	Верхняя часть пологих склонов (1–3°) южной экспозиции	Ясене-дубняк осоково-снытевый	Темно-серые лесные хорошо оструктуренные слабооподзоленные средние суглинки
9	Средняя часть пологих склонов (1–3°) южной экспозиции	Дубняк солонцовый	Оподзоленно-осолоделые солонцы на глинах
10	Бровки крутых склонов балок южной экспозиции	Дубняк кустарниковый	Оподзоленно-осолоделые солончаково-солонцовые почвы на глинах
11	Верхняя часть крутых склонов (10–15°) балок южной экспозиции	Ясене-дубняк крутосклоновый	Коричнево-серые на карбонатном суглинке
12	Нижняя часть крутых склонов (10–15°) балок южной экспозиции	Ясене-дубняк овражный	Серые лесные маломощные на карбонантных суглинках

ярусах яруса А и яруса В (см. табл. 7.10) показывает, что по мере развития насаждения из него полностью выпадет дуб и возрастает число видов деревьев в первом подъярусе яруса А. Все насаждения, которые на время их описания (Петров, 1956; Елагин, 1963) различались доминированием видов деревьев, в результате смены поколений окажутся практически одинаковыми.

Определение эколого-ценотической структуры фитохор, занимающих разные экотопы, показало, что их можно объединить в три группы.

1. Фитохоры (дубняк солонцовый и дубняк кустарниковый), занимающие экотопы с солонцовым типом почвообразования и контактирующие с травяными фитохорами на солонцовых полянах. Здесь приблизительно в равных количествах в травяном покрове участвуют неморальные (лесные и опушечные) и луговые совместно со степными видами (см. рис. 7.12). Эти

Таблица 7.10

Состав и структура растительных сообществ на экологическом профиле через Теллермановский массив (Петров, 1956; Елагин, 1963)

№ экотопа	Формула яруса А		Формула яруса В	Видовое богатство			
	1-й подъярус	2-й подъярус		деревья	кустарники	травы	сумма видов
1	10Д едБ	5Лп3Кло1Яс1Ил	4Ил4Кп1Кло1Лп едЯс	10	3	32	45
2	10Ос1Д едЯс	5Яс3Кло2Лп едИл	4Яс3Кло2Ил1Лп	9	0	32	41
3	9Д1Яс	4Кло4Лп1Яс1Ил	6Кло3Лп1Клп едЯсИл	8	3	25	36
4	8Д2Лп едБ	9Лп1Кло едИл	5Кло3Лп2Ил ед ЯсЧер	10	3	24	37
5	9Д1Лп едИл	7Лп1Кло1Яс1Ил	6Ил3Клп1Кло едЯсЛп	4	0	33	37
6	6Д4Яс едКло	6Яс3Кло1Клп	4Ил3Кло3Клп	7	2	24	33
7	5Д4Яс1Лп	4Яс3Кло3Клп	4Клп3Ил2Яс1Кло	8	2	30	40
8	9Д1Яс	6Кло3Лп1ИЛ	6Кп4Кло едИлЯс	9	3	25	37
9	10Д едГрЯс	нет	5Клт3Ил1Яс1Д ЕДГрЯб	8	14	61	83
10	10Д	нет	6Кп4Клт едИлЯб	9	9	48	66
11	9Д1Яс	нет	4Кло3Яс3Ил едЛп	10	4	35	49
12	6Д3Яс1Ил	6Яс4Ил едКлоЛп	5Ил3Кло2Яс	10	3	17	30

фитохоры характеризуются наибольшим видовым богатством в целом и наибольшим, среди всех остальных фитохор, числом видов деревьев, кустарников и, особенно, трав (см. табл. 7.10).

Для этой группы фитохор характерен специфический ЭЦК, который не был описан ранее (см. раздел 6.3). По преобладанию эколого-ценотических групп он назван неморально-опушечно-лугово-степным (Nm–Eg–Md+St).

2. Фитохоры (ясене-дубняк ландышево-осоковый и ясене-дубняк волосистоосоковый), занимающие экотопы покатых склонов южной экспозиции или узких межовражных мысов со смытыми почвами, верхние горизонты которых сильно пересыхают летом (Петров, 1956). В травяном покрове сообществ этих фитохор в минимуме представлены нитрофильные виды (см. рис. 7.12), что связано с большой сухостью их местообитаний.

3. Все остальные фитохоры занимают экотопы плато пологих и крутых склонов и плоских днищ балок с темно-серыми, серыми лесными почвами разной степени оструктуренности (см. табл. 7.9). В травяном покрове сообществ этих фитохор 60% и более приходится на неморальные лесные виды, заметное участие принимают неморальные опушечные и нитрофильные виды.

По эколого-ценотической структуре сообщества второй и третьей групп фитохор слабо различаются и относятся к неморальному эколого-ценотическому комплексу, который подробно описан в разделе 6.3. Анализ распределения экологических характеристик растительных сообществ экотопов в осях экологических факторов по увлажнению и трофности, а также увлажнению и кислотности почв (рис. 7.13) показал, что все описания растительных сообществ разделились на две части.

Одну часть образовали описания растительных сообществ первой группы фитохор, которые имеют более высокие баллы трофности и кислотности, и более низкие – увлажнения. Такие экологические характеристики имеют остепненные дубравы юга зоны широколиственных лесов на грани-

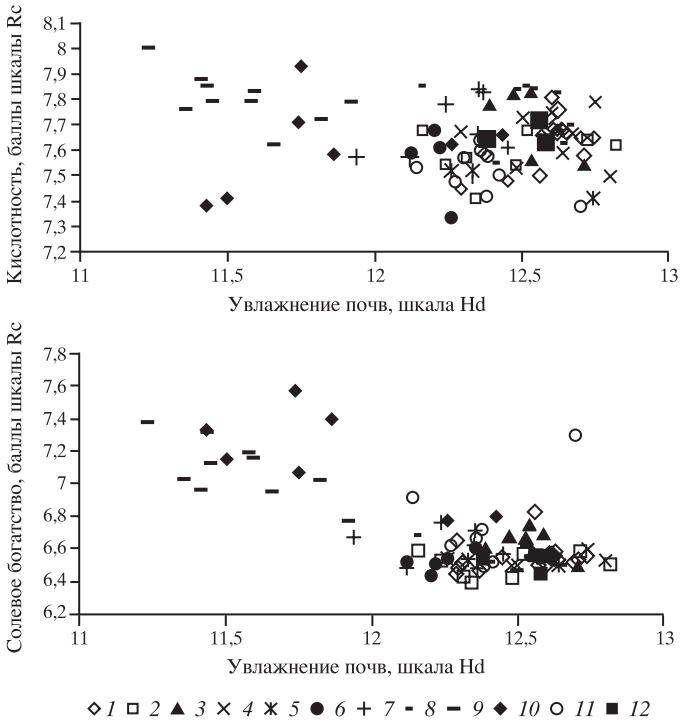


Рис. 7.13. Экологическое пространство катены (Теллермановское лесничество Воронежской области). Характеристика экотопов *1–12* – см. табл. 7.9.

це леса и степей, и байрачные дубравы степной зоны (Киселева, 1994; Оценка..., 2000) .

Вторая часть описаний относится к растительным сообществам второй и третьей группы фитохор. Эти сообщества имеют более низкие баллы трофности и кислотности и более высокие – увлажнения. Такие экологические характеристики обычны для широколиственных лесов на темно-серых и серых лесных почвах в пределах большей части зоны (Оценка..., 2000).

Таким образом, эколого-ценотический и экологический анализ растительного покрова экологического профиля в Теллермановском массиве широколиственных лесов позволяет предположить, что потенциально растительность катен на юге зоны широколиственных лесов была представлена растительными сообществами двух ассоциаций. Сравнение видового состава подроста и травяного покрова исследованных сообществ позволяет предположить, что потенциальная растительность неполночленной катены в южной части зоны широколиственных лесов представлена сообществами, относящимися к разным порядкам класса *Querco-Fagetea:* ксерофильных лесов на почвах солонцового типа и мезофильных лесов на серых и на темно-серых лесных почвах ассоциации *Aceri campestris-Quercetum* (см. раздел 7.1). В доагрикультурные времена, в связи с большей оводненностью водотоков, такие катены могли быть полночленными и на днищах глубоких балок растительность была представлена ассоциацией, относящейся, скорее всего, к союзу *Alno-Padion (*Knapp, 1942) того же класса.

7.4. Динамика лесного покрова на песчаных террасах Воронежского биосферного заповедника

7.4.1. Долгосрочная динамика растительного покрова заповедника

Специфика раздела состоит в описании временных рядов с использованием прямых методов изучения динамики растительного покрова. Наличие таксационных материалов, лесоустроительных карт, геоботанических описаний разных лет позволяет охарактеризовать более чем столетнюю историю развития лесной растительности на песчаных почвах в лесостепи на примере Воронежского биосферного заповедника (ВБГЗ).

Долгосрочная динамика охватывает временные периоды с длительностью, превосходящей продолжительность жизни большинства видов деревьев (100 лет и более). Для характеристики долгосрочной динамики лесного покрова Воронежского заповедника использованы материалы лесоустройства разных лет, лесоустроительные карты и архивные данные.

Усманский лесной массив носит следы давнего пребывания человека. В период с VIII по X век этот район был довольно плотно заселен славянами. По-видимому, от этого времени на территории заповедника сохранились три городища и следы нескольких земляночных поселений (Скрябин, 1959). В период X–XV вв. хозяйственная деятельность на территории бора значительно сокращается и приобретает характер случайных заходов кочевников со стадами или вооруженных отрядов. С 1646 года вокруг бора появляются населенные пункты. Постепенно бор превращается во въезжий лес с нерегламентируемой рубкой.

В первой половине XVII века в Усманских лесах было начато производство стругов для перевозки хлеба. Усманский бор был изъят из общего пользования и превращен в корабельный лес, в котором было запрещено самовольное пользование древесиной. Однако в описании 1700 года отмечалось, что в северной части Усманского бора (современная территория заповедника) после выборки леса для корабельного дела на тес, доски, дрань, смолу и уголь велась опустошительная рубка. До 1700 года значительную часть территории Усманского бора занимали дубовые насаждения, территориально они были приурочены к склонам со сглаженной поверхностью. Участки с господством сосны располагались на большей части юго-западной половины бора, а также на бугристых песках водоразделов и в предпойменных частях ручьев и речек. Болота во впадинах среди бугристых песков также были покрыты сосной. Площадь лесов с доминированием сосны превышала современную. Ольха занимала торфянистые почвы. Береза отмечена в виде примеси и лишь на отдельных участках болот и во влажных западинах преобладала в древостое (Нейштадт, 1954; Воронежский юбилейный сборник, 1886; цит. по: Скрябин, 1959). В петровский период на территории Усманского бора был введен запрет на рубки дуба, сосны, клена, ясеня, ильма, вяза. На строительство, дрова и уголь разрешалось рубить лишь березу, осину, ольху, иву, рябину, черемуху, орешник. Но уже в 1726 году этот запрет действовал лишь в пределах пятнадцати верст вдоль рек. Вне этих пределов была разрешена свободная рубка.

Таблица 7.11

Изменение распределения покрытой лесом площади по преобладающим породам (1844–1991 годы)

Порода дерева	Доля занимаемой площади лесов (%) в разные годы											
	1844	1869	1897	1910	1924	1930	1937	1945	1954	1965	1981	1991
Сосна	4	16,5	24,5	29,4	35,5	35,6	28,2	31,4	34,6	34,8	35,4	35,1
Береза	75	56,7	38,3	24,0	9,2	8,4	7,5	9,9	7,2	7,2	6,2	6,2
Дуб	13	19,5	22,4	20,8	31,1	30,5	33,2	26,1	27,4	29,4	30,8	31,4
Осина	2	4,5	8,8	19,2	18,5	19,0	25,7	26,8	25,2	22,8	21,3	20,6
Ольха	2	2,2	1,8	1,4	1,7	1,9	4,2	4,5	4,5	4,7	5,5	5,8
Прочие породы	–	–	–	–	–	–	1,2	1,4	1,1	0,9	0,5	0,5
Липа	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	0,2	0,2	0,4

Примечание. Данные за 1844–1930 годы приводятся в целом для Усманского бора (Скрябин, 1949), с 1937 года – для территории заповедника (Проект..., 1966; 1981; 1991).

Материалы первого лесоустройства 1844 года свидетельствуют о том, что после интенсивных рубок конца XVIII и первых десятилетий XIX века деревьев старше 30 лет на территории "Усманской казенной дачи" не было. Не менее 75% покрытой лесом площади занимали насаждения с господством березы (табл. 7.11). Береза росла практически повсеместно, образуя чистые и смешанные насаждения. На современной территории заповедника только западная часть второй надпойменной террасы, отделяемая нижним течением реки Ивница, не была занята березой и превратилась в пустыри с одиночными деревьями и небольшими группами сосны. Сосняки занимали лишь 3–4% лесной территории. Дуб преобладал на 12–13% площади. Остальная территория занята осиной и ольхой (Скрябин, 1959).

Конец XVIII – начало XIX столетия ознаменовались не только интенсивными рубками, но и строительством ряда заводов и жилых построек. Характерной чертой хозяйства в XIX веке в северной половине Усманского лесного массива было большое количество плотин и мельниц. Число их начало сокращаться только в последней четверти XIX столетия. Огромный вред оказывали выпас скота в лесу и лесные пожары. В результате в конце XVIII века насаждения Усманского бора превратились на 99% в дровяные и были представлены исключительно молодыми насаждениями 10–20-летнего возраста (Соловьев, 1954). В 1844 и 1869 годах на разных участках Усманского бора было проведено лесоустройство. Лесоустройством 1844 года оборот рубки был установлен в 50 лет. К 1869 году значительная часть леса была вырублена, и лесоустройство этого года, выделяя два хозяйства – строевой лес (дуб, сосна) и дровяной (все остальные лиственные виды деревьев) – определило оборот рубки в 100 и 50 лет, соответственно. С национализацией лесов после Октябрьской революции 1917 года в состав лесничеств были включены бывшие частновладельческие, монастырские и крестьянские леса. В это время снижаются обороты рубки, на территории бора организовывается длительное подсочное хозяйство и строится смолоскипидарный завод. В целом, в течение всего документированного времени использования Усманского бора преобладала система сплошных рубок. Кроме сплошных, производились постепенные рубки в дубовых и выборочные в сосновых насаждениях (Скрябин, 1959).

С начала XX века широкое распространение получили меры ухода за лесом, но осуществлялись они весьма неудовлетворительно. В 1923 году территория, вошедшая в состав Воронежского заповедника, образованного для охраны бобра, была исключена из расчетов пользования при определении лесосек. С 1934 года территория заповедника существует практически в современных границах (Проект..., 1966, 1981, 1991) и с этих пор южная (хозяйственная) и северная (заповедная) части бора резко различаются по ведению хозяйства. Если в южной половине еще некоторое время продолжались сплошные рубки, то на заповедной территории в целях улучшения состояния лесных насаждений осуществлялись только санитарные рубки и рубки ухода.

После организации заповедника, которому досталось более тысячи гектаров вырубленных площадей, в первые же годы стали интенсивно создаваться культуры (Ушатин, 1987). Только в 1935–1936 годах на 279 га боровых песков была посажена сосна с примесью желтой акации. В это же время проводилась посадка ивовых кольев по берегам реки Усмань для улучшения кормовой базы бобра. По данным лесоустройства 1992 года 15% лесопокрытой территории занято искусственными лесами, из них 4523,5 га приходится на сосну, 56,9 га – на культуры ивы, 35,9 га – березы, 30,5 га – дуба, 12,7 га – тополя черного.

В конце 30-х годов XX века на заповедной территории проводится опыт интродукции древесно-кустарниковых экзотов с целью "обогащения и улучшения лесов заповедника" (Голицын, 1947). В настоящее время 5,9 га заняты культурами лиственницы, 2,5 га – культурами ели, кроме того, найдено более 40 видов деревьев и кустарников, чуждых местной флоре. Большинство этих видов – результат сознательного заноса. Высокие натурализационные способности проявляют *Acer negundo, Robinia pseudoacacia, Fraxinus lanceolata, Amelanchier spicata, Sambucus racemosa* (Стародубцева, 2000).

Долгое время одной из основных задач заповедника считалось сохранение диких копытных. Подкормка и другие биотехнические мероприятия в сочетании с созданием лесных культур (дополнительной кормовой базой для животных) привели к чрезмерному возрастанию численности копытных. По этой причине в 60–70-е годы XX века стала сокращаться численность подроста и снизились темпы демутационных смен (Семенов, Лихацкий, 1989). Меры по регулированию численности копытных, которые осуществлялись с середины 70-х годов, обусловили усиление демутационных процессов к настоящему времени.

В результате анализа исторических данных можно следующим образом представить основные тенденции сукцессионных процессов на примере изменения позиций ведущих лесообразователей на заповедной территории в течение двух последних столетий.

Сосна обыкновенная. Сохранившаяся к началу XIX века лишь в немногих местах и в небольшом количестве сосна обыкновенная начала энергично расселяться по территории. Однако, имея малое число очагов возобновления, она некоторое время медленно осваивала новые площади (рис. 7.14), последовательно занимая II, III, а позже IV надпойменные террасы. Значительное увеличение произошло только в семидесятых годах XIX столетия. Для сосны характерно было рассеянное внедрение в большинство заселяемых ею площадей и последующее "сгущение" путем роста появившихся деревьев и многократного повторного обсеменения этой площади (Скрябин,

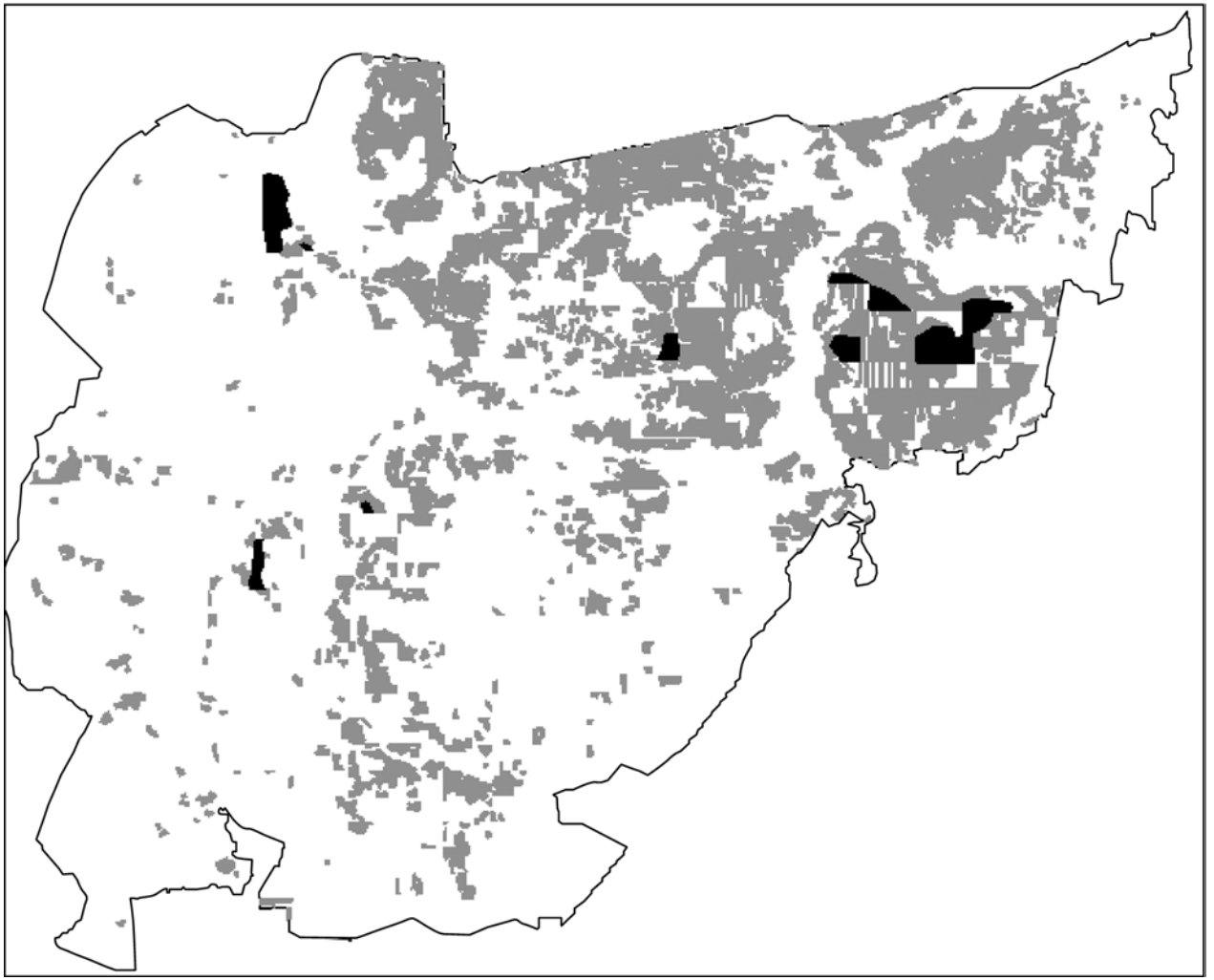


Рис. 7.14. Схема распространения сосняков естественного происхождения на территории Воронежского заповедника. Черным цветом показаны результаты лесоустройств 1837–1856 годов; серым цветом – 1937 года.

1949). Нарастание площадей сосны, временно остановленное в 40-х годах XX столетия разрушением сосняков сосновой пяденицей и рубками 1930–1935 годов, затем возобновилось. Естественным путем сосняки сформировались, главным образом, на свежих глубоких песках второй и третьей надпойменных террас и на влажных песках третьей и четвертой террас реки Воронеж. Наиболее сложно шло зарастание сосной послепожарных вейниковых пустошей и редин высокого уровня второй надпойменной террасы с глубокими бедными песками. Распространению сосны на более богатых почвах препятствовала конкуренция со стороны лиственных пород и густого напочвенного покрова. Интенсивные посадки в 1908–1915 и 1928–1935 годах привели к значительному увеличению площади сосняков за счет участков, где естественное возобновление было затруднено.

Леса с господством дуба. Занимавшие в 1700 году значительную площадь Усманского бора, леса с господством дуба были сильно нарушены прииисковыми рубками и превратились в порослевые молодняки. К 1844 году леса с преобладанием дуба занимали около одной восьмой части лесопокрытой площади. На богатых, глубоко гумусированных почвах с близким залеганием глины произрастали сложные высокополнотные дубняки. На большей же части массива дуб рос в виде чахлого и корявого кустарника. Увеличение площади дубняков в период с 1844 по 1869 год связано с порослевым возобновлением дуба на богатых почвах четвертой надпойменной террасы и в пределах покато-ступенчатого уступа этой террасы. Рост площади лесов с господством дуба отмечен до конца 40-х годов XX столетия. Рубки 1941–1945 годов и совпавшее с этим периодом усыхание дуба, привели к сокращению занятых им площадей; затем увеличение их возобновилось. В настоящее время дуб – эдификатор сообществ, занимающих почти треть площади заповедника (рис. 7.15); он практически восстановил свои позиции, соответствующие 1937 году (см. табл. 7.11). Дубняки распространены на богатых почвах третьей и четвертой надпойменных террас и уступах четвертой террасы.

Березняки. После 1844 года площадь березняков значительно сокращается, хотя большинство прогалин и редин по-прежнему затягивается самосевом березы. Это связано с тем, что порослевая способность березы, достигшей к тому времени возраста 30–50 лет, начала слабеть. В начале 60-х годов XX столетия площадь березняков стабилизируется на уровне 6–7% лесопокрытой площади заповедника.

Осинники. На территории Усманского бора до сороковых годов XIX столетия леса с преобладанием осины занимали незначительную площадь (всего 2% в 1844 году). В то время осина была преимущественно семенного происхождения и практически не образовывала чистых насаждений, произрастая, главным образом, в виде примеси в дубовых, березовых и сосновых лесах. С переходом на рубку лиственных насаждений сплошными лесосеками площадь осинников удваивалась каждые 25 лет (Скрябин, 1959). Этот процесс наблюдался до 1945 года, затем площадь осинников начала сокращаться.

Ольшаники. Площади ольшаников, произрастающих в поймах рек и по долинам боковых притоков, к началу XX столетия были сокращены вырубкой. Однако постепенно ольха занимает свойственные ей обитания. Этот процесс наиболее ярко выражен на реке Ивница, где ольха вытесняет из поймы березняки (Трегубов, 1995).

Рис. 7.15. Схема размещения дубняков на территории Воронежского заповедника по данным лесоустройства 1965 года.

Липа. В начале XIX века количество липы в Усманском бору было невелико. Этот вид встречался в виде единичной примеси в дубовых и березовых лесах. Распространение липы сдерживалось ее интенсивным использованием населением. Уже в 1959 году М.П. Скрябин отмечал активное внедрение липы под полог лиственных насаждений. В настоящее время на некоторых участках формируются древостои с преобладанием липы в первом ярусе.

* * *

Современное распределение на территории Воронежского заповедника лесов с преобладанием разных видов деревьев объясняется сложным сочетанием антропогенных воздействий (вырубки, создания культур сосны, пожаров), которые происходили на различном геоморфологическом и почвенно-гидрологическом фоне. Перераспределение доли лесов с господством разных видов деревьев в период с 1844 до 1937 года (до организации заповедника) в значительной степени связано с изменением способов хозяйствования, а с момента организации заповедника – с природными процессами. Следует отметить, что с момента организации заповедника до настоящего времени не зарегистрировано существенных изменений в доле лесов с господством разных видов деревьев по сравнению с 1937 годом. Это вполне объяснимо, так как 70 лет существования заповедника – срок, который значительно меньше длительности жизни видов деревьев-эдификаторов (сосны обыкновенной и широколиственных видов деревьев) и антропогенные воздействия семидесятилетней и большей давности все еще определяют состав древесного яруса в лесах заповедника.

7.4.2. Краткосрочная динамика растительного покрова заповедника

Краткосрочная динамика отражает изменения растительного покрова лесных территорий, охватывающих относительно короткие временные периоды, которые по длительности не превосходят продолжительность жизни наиболее короткоживущих деревьев (не менее 100 лет). Для характеристики краткосрочной динамики растительности Воронежского заповедника использованы повторные описания растительных сообществ на геоботаническом профиле (1937, 1961–66, 1986–88, 1997–2001 гг.), а также материалы лесоводственных, ботанических и почвенных исследований на стационарных пробных площадях. Эти материалы собраны разными исследователями и включают личные наблюдения авторов.

Анализ динамических трендов осуществлен на основе сравнения повторных описаний в разных экотопах с привлечением наблюдений на постоянных площадках для наиболее характерных типов леса в каждом из экотопов. Наблюдения на постоянных площадках начаты в 1937 году, а повторные наблюдения осуществлялись в 1955, 1988, 1998, 2001 годах. Хотя постоянные пробные площади располагались на ограниченной территории (надпойменные террасы реки Усмань в пределах IV террасы реки Воронеж – см. рис. 7.11), они представляли собой участки растительности, достаточно типичной для основных вариантов лесных сообществ. Материалы с анализом динамики на постоянных площадках для удобства восприятия рассмотрены в порядке описания геоморфологических элементов территории.

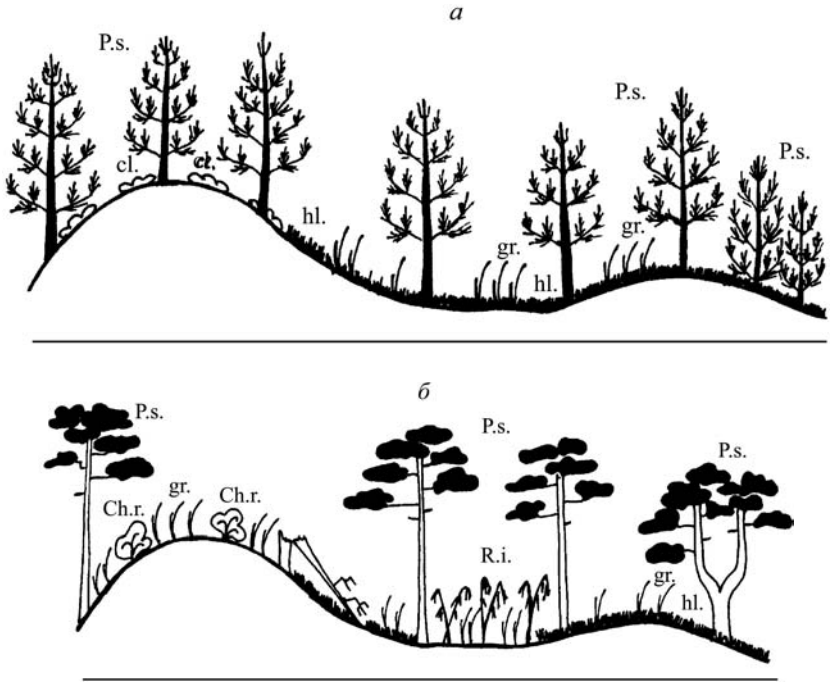


Рис. 7.16. Схема ярусной структуры сосняков западного участка II надпойменной террасы реки Воронеж по данным 1937 г. (*а*) и 2000 г. (*б*).

Условные обозначения: P.s. – *Pinus sylvestris* (сосна обыкновенная); R.i. – *Rubus idaeus*; Ch.r. – *Chamaecytisus ruthenicus*; cl. – лишайники; hl. – зеленые мхи; gr. – злаковые и разнотравно-злаковые группировки.

Краткосрочная динамика лесных фитоценозов заповедника определяется преимущественно природными факторами. По этой причине имеет смысл показать ее специфику на примере сообществ, свойственных определенным геоморфологическим единицам, которые выделены при изучении геоботанического профиля (см. рис. 7.11), пересекающего речные бассейны Ивницы и Усмани в пределах II–IV надпойменных террас реки Воронеж (см. раздел 7.3.2).

Динамика лесных сообществ II надпойменной террасы реки Воронеж

Основные сообщества II надпойменной террасы – сосняки естественного и культурного происхождения. Их строение и динамика различны в зависимости от территориального расположения, поэтому отдельно рассмотрим сосняки, занимающие наиболее бедные глубокие и рыхлые пески II надпойменной террасы западнее реки Ивница и сосняки, расположенные к востоку от реки на менее мощных, но более плотных песчаных отложениях, а поэтому на относительно влажных и менее бедных почвах.

Вторая надпойменная терраса западнее реки Ивница в первые годы заповедания (30-е годы XX столетия) была занята сосняками лишайниковыми, лишайниково-зеленомошными и зеленомошными. Схема ярусной структуры этих сосняков приведена на рис. 7.16, *а*. Они сформировались в результа-

те сплошных рубок и, главным образом, пожаров. По числу видов и проективному покрытию в этих ассоциациях доминировали боровая и бореальная эколого-ценотические группы. Западный участок II надпойменной террасы периодически испытывал воздействие огня, хотя в результате охранных мероприятий число пожаров и их площадь на территории заповедника в настоящее время значительно сократились. За время наблюдений на данном участке значительно сократилась площадь сосняков лишайниковых. Если по данным 1937 года (Николаевская, 1971) они занимали около 1% лесопокрытой площади заповедника (примерно 200 га), то сейчас только по вершинам дюн очень редко можно встретить небольшие по площади лишайниково-зеленомошные микрогруппировки.

Пожары приводили к образованию на вершинах дюн ракитниково-злаковых полян или редин, на которых древесные виды пока не восстанавливаются. В междюнных понижениях после пожаров формировались березняки долгомошные и плауново-долгомошные (с *Lycopodium annotinum* и *L. clavatum*), иногда пушицево-сфагновые. На участках с выровненным рельефом активно разрастается малина. В сосняках II надпойменной террасы, более длительное время не подверженных воздействию низовых пожаров, формируется густой подрост рябины и клена остролистного.

Динамика видовой и ярусной структуры сосняков западного участка отражена на рис. 7.16, *а*, *б*: изменение возраста древостоев в совокупности с периодическим воздействием огня на отдельные участки сопровождается сокращением площади лишайниковых и зеленомошных микрогруппировок, образованием ракитниково-злаковых полян и формированием подлеска из малины (реже рябины и клена остролистного) на выровненных участках и в понижениях.

Детальный анализ смен в сосняках зеленомошных проведен на пробной площади (ПП) № 10 (общая площадь 0,6 га; размер участка ПП, для которого приводятся данные 846 м^2). Она заложена в 1923 году в наиболее старых сосняках (кв. 487) и занимала вершину песчаного бугра и пологий северо-западный склон (Николаевская, 1971) с волнистым рельефом; почвенный покров представлен комбинацией дерново-лесных псевдофибровых глеево-элювиальных песчаных и дерново-лесных глеево-элювиальных оглеенных песчаных почв.

Формирование современных старых сосняков первоначально происходило под пологом дуба, который постоянно вырубался. С течением времени сосновый подрост и оставшийся порослевой дуб сформировали сосново-дубовое насаждение. Ко времени появления второго поколения сосны дуб имел уже подчиненное положение и не мог помешать росту молодой сосны на просветах и прогалинах. Примесь дуба была вырублена вновь в начале XX века (Скрябин, 1959).

Согласно таксационному описанию 1923 г. в этом насаждении первый ярус был образован сосной в возрасте 100–110 лет. Под ним отмечены группы сосны в возрасте 60–70 лет. Второй ярус состоял из дуба, имеющего возраст 20–25 лет. Полнота насаждения 0,7, средняя высота 30 м, средний диаметр 40 м. В подлеске были представлены липа, клен татарский, рябина, лещина, бересклет бородавчатый. Подрост древесных пород отсутствовал. Разреженный напочвенный покров включал *Fragaria vesca, Pyrola rotundifolia, Pteridium aquilinum, Hypericum perforatum* с участием

Таблица 7.12

Характеристика крон основных лесообразующих пород в западной части пробной площади № 10 (размер 846 кв. м)

Год	Число стволов, шт.	Общее проективное покрытие, кв. м (%)	Средняя площадь сечения кроны, кв. м	Средний периметр кроны, м	Индекс "округлости" кроны
			СОСНА		
1937	23	102,9 (12,2)	4,4	8,7	1,4
2001	17 (4)	370,0 (43,7)	24,9	18,6	1,1
			ДУБ		
1937	10	37,9 (4,5)	4,1	8,2	1,3
2001	14 (3)	254,1 (30,0)	25,2	19,9	1,2

Примечание. В скобках указано число сухих деревьев.

Таблица 7.13

Состав подлеска на пробной площади № 10 в 1937 году

Вид	Средняя высота особей, м	Максимальная высота особей, м	Встречаемость, %
Quercus robur	3,35	6,0	58
Tilia cordata	2,66	4,5	43
Sorbus aucuparia	3,04	6,0	50
Euonymus verrucosa	1,84	2,5	33
Acer platanoides	2,96	5,0	8
Acer tataricum	2,78	5,0	10
Frangula alnus	3,50	4,5	5,0
Betula pendula	4,00	6,0	3

Genista tinctoria, а также мхи *Dicranum undulatum, Dicranum scoparium, Pleurozium schreberi* (Хомякова, 1956).

В 1937 году древостой пробной площади был представлен двухъярусным насаждением, состоящим в первом ярусе из сосны, во втором – из дуба (рис. 7.17, *а*). Общие представления о покрытии крон древесного яруса дает табл. 7.12. В результате низкой полноты насаждения деревья находились в состоянии свободного роста и их кроны практически не пересекались. Низкая полнота насаждения и доминирование в первом ярусе сосны обеспечивали высокую освещенность под пологом, что создавало хорошие условия для развития разных видов деревьев и кустарников (табл. 7.13) и сохранения в напочвенном покрове боровых элементов.

В процессе развития древостоя за период 1937–2001 года число деревьев сосны первого яруса на исследуемом участке сократилось, несмотря на это, общее проективное покрытие крон увеличилось более чем в три раза (табл. 7.17, *б*). Хотя число деревьев дуба во втором ярусе увеличилось (см. табл. 7.12), но так как одновременно появились сухостойные деревья, число живых – практически осталось неизменным. Почти в семь раз возросло общее проективное покрытие; как и у сосны, это произошло за счет

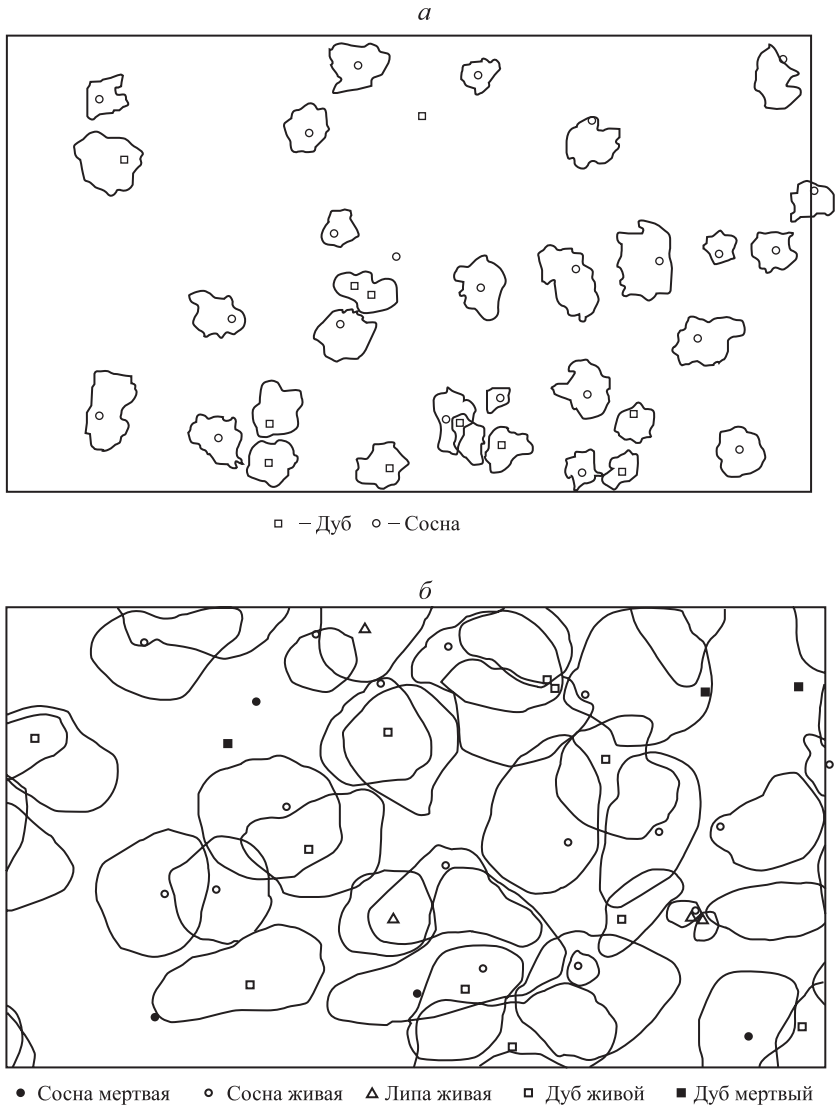


Рис. 7.17. Распределение проекций крон и оснований стволов деревьев первого и второго ярусов в западной части постоянной пробной площади № 10 в 1937 г. (*а*) и в 2001 г. (*б*).

Основания стволов сухостойных деревьев отмечены зачерненными значками.

увеличения средней площади сечения крон. К дубу второго яруса добавились липа, клен остролистный и береза (табл. 7.14, рис. 7.17).

Разрастание крон деревьев как первого, так и второго яруса привело к резкому увеличению площади их пересечений. На момент последнего обследования сформировался третий ярус древостоя, в котором преобладала липа (табл. 7.14, рис. 7.18). В третьем ярусе так же, как и во втором, отмечено пересечение крон. В динамике древостоя дуба следует отме-

Таблица 7.14

Формирование II и III ярусов древостоя к последнему сроку наблюдений (пробная площадь № 10, 2001 г.)

Признак	Ярус	Липа	Дуб	Клен остролистный	Клен татарский	Береза	Для яруса в целом
Число стволов	II	3	14 (3)	1	–	1	19 (3)
Проективное покрытие, кв. м	II	НД	НД	НД	–	НД	337,1
%							39,6
Площадь покрытия, кв. м	I–II	НД	НД	НД	–	НД	173,8
%							63,1
Число стволов	III	60	13 (9)	3	2	–	78 (9)
Проективное покрытие, кв. м	III	330,9	41,1	28,7	21,4	–	401,5
%		39,1	4,9	3,4	2,5		47,5
Проективное покрытие, кв. м	I–III	НД	НД	НД	НД	–	713,7
%							84,4

Примечание. В скобках указано число сухих деревьев.

тить активное усыхание деревьев, особенно сильно выраженное в третьем ярусе: в первом ярусе усыхание составило 24%, во втором – 21, в третьем – 69.

Доминант третьего яруса – липа – представлен куртинами порослеобразующих деревьев с живыми и мертвыми стволами. Кроме того, липа образует здесь две морфологические группы: прямостоячую и наклоненную. Особи первой группы при благоприятных условиях со временем выходят во второй ярус, а у особей второй по мере роста увеличивается угол наклона, деревья начинают суховершинить и усиленно продуцировать ксилоризомную поросль. Из-за наклона увеличивается площадь проективного покрытия и площадь, на которую попадает опад.

На пробной площади № 10 за последние 65 лет сформировалось сложное трехъярусное насаждение. В результате разрастания крон имевшихся деревьев и "врастания" в древесный полог новых, значительно увеличилось общее проективное покрытие и пересечение крон. Это существенно изменило световой режим под пологом леса. Кроме того, большая доля лиственных видов деревьев (в первую очередь липы) способствовали вначале изменению состава опада, а впоследствии и химических свойств почв в сторону увеличения их плодородия (Травникова, 1959).

Изменения древесного яруса определили изменения видового состава и структуры напочвенного покрова. В 1937 году на пробной площади преобладали мхи *Dicranum undulatum* (встречаемость 83,3%), *Pleurozium schreberi* (встречаемость 65,8%). Суммарная площадь микрогруппировки мхов составляла почти 50% общей площади исследуемого участка (рис. 7.19). Характерно, что парцеллы липы и микрогруппировки мхов практически не перекрывались. На территории, свободной от мохового покрова, травяной ярус сильно разрежен. По встречаемости и проективному покрытию здесь преобладают *Pteridium aquilinum* и *Fragaria vesca*. Более чем на 50% учетных пло-

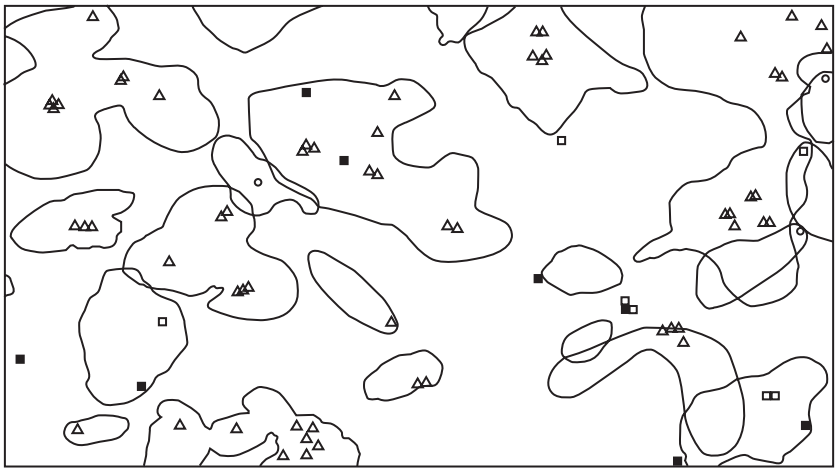


Рис. 7.18. Распределение проекций крон и оснований стволов деревьев третьего яруса в западной части постоянной пробной площади № 10 в 2001 г. Показаны контуры крон липы; значками (см. рис. 7.17) – основания стволов живых деревьев. Основания стволов сухостойных деревьев отмечены зачерненными значками.

щадок встречаются *Melica nutans, Convallaria majalis, Melampyrum pratense, Stellaria holostea, Carex digitata* и *Carex ericetorum, Rubus saxatilis, Viola canina, Veronica chamaedrys*. Почти на половине учетных площадок отмечены *Genista tinctoria, Polygonatum odoratum, Maianthemum bifolium, Pyrola rotundifolia, Vaccinium myrtillus*, а также *Polygonatum multiflorum* и *Carex pilosa*. В эколого-ценотическом отношении видовой состав напочвенного покрова очень разнообразен, а видовое богатство велико (рис. 7.20). Растительность пробной площади была классифицирована М.В. Николаевской как сосняк орляково-землянично-злаковый, относящийся к группе ассоциаций сосняки зеленомошные.

В 1955 году отмечено снижение общего проективного покрытия напочвенного покрова вследствие бурного разрастания порослевой липы, под куртинами которой отмечена подстилка, препятствующая развитию растительности. С разрастанием куртин липы произошло значительное сокращение площади зеленомошных микрогруппировок. Последние были приурочены к "окнам" в ярусе A_1, не занятым лиственными деревьями II–III ярусов. Сократилось число видов (табл. 7.15), главным образом, за счет сокращения боровых и лугово-опушечных видов, выпали и некоторые бореальные расте-

Таблица 7. 15

Изменение числа видов на пробной площади № 10

Признак	1937 г.	1955 г.	1988 г.	1998 г.
Общее число видов:	78	48	37	36
деревьев	11	6	10	11
кустарников	3	3	4	3
трав	59	37	23	22
мхов	4	2	–	–
лишайников	1	–	–	–

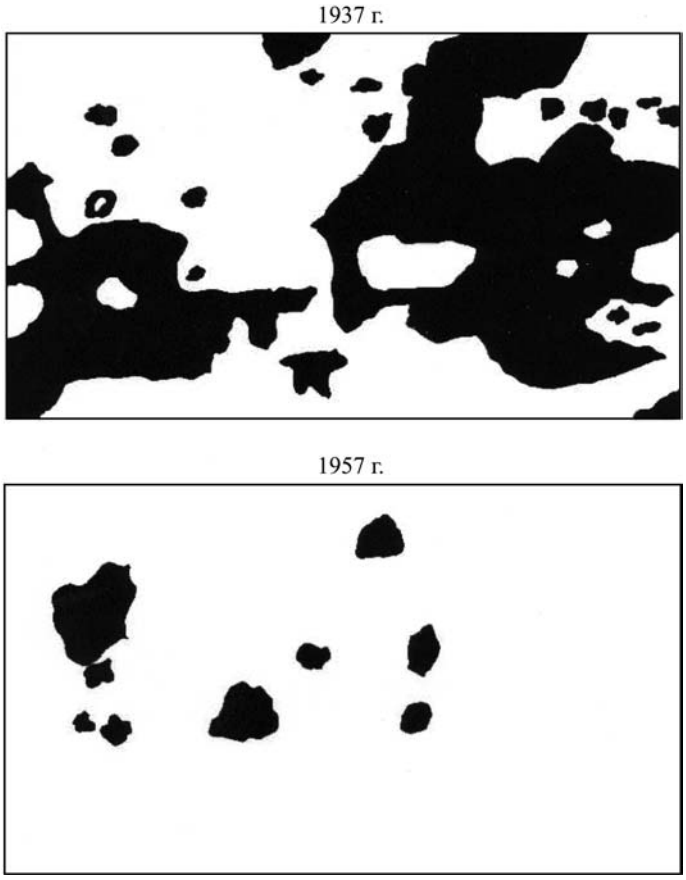


Рис. 7.19. Изменение площади микрогруппировки зеленых мхов на пробной площади № 10.

ния – *Vaccinium myrtillus, Pyrola rotundifolia*. Ведущими в напочвенном покрове становятся ландыш (встречаемость 100%), купена лекарственная (96,3%) и осока пальчатая (85,8%).

Полное отсутствие напочвенных мхов отмечается с 1974 года. Общее проективное покрытие травяного покрова продолжает снижаться, сокращается общее число видов. В настоящее время доминантами по встречаемости и проективному покрытию являются *Stellaria holostea, Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis*. Высокими показателями встречаемости характеризуется *Carex digitata*, а проективное покрытие выше у *Pteridium aquilinum* и *Carex pilosa*. Травяной покров имеет мозаичное строение: визуально выделяются микрогруппировки с преобладанием *Stellaria holostea, Rubus saxatilis, Carex pilosa, Pteridium aquilinum, Rubus idaeus*. Вдоль стволов сосны разной степени разложения отмечен щитовник (*Dryopteris carthusiana*). Довольно часто эти микрогруппировки перекрываются, образуя орляково-костяничные, звездчатково-осоковые, малиново-костяничные, осоково-костяничные пятна. Немногим менее половины площа-

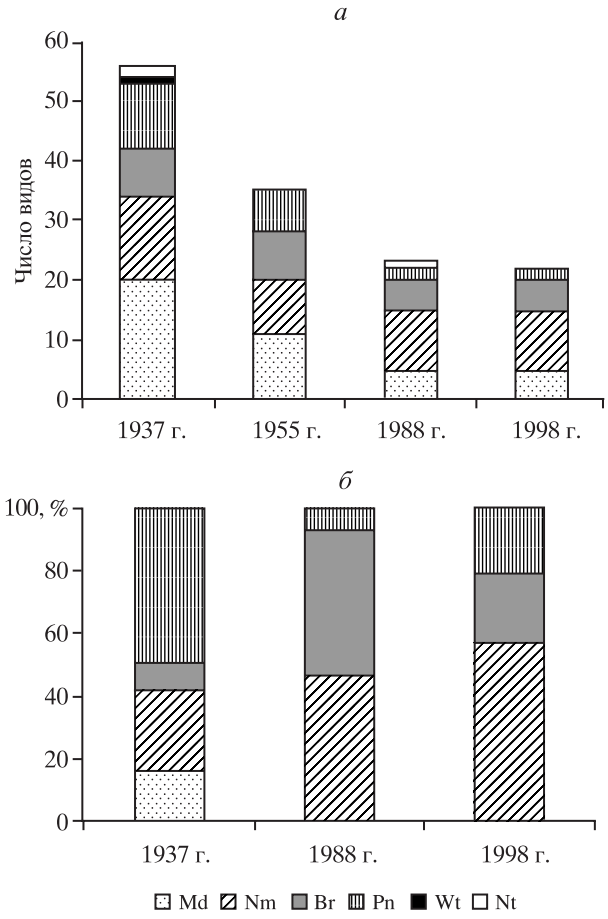


Рис. 7.20. Изменение эколого-ценотической структуры и видовой насыщенности на пробной площади № 10 за годы наблюдений:

а – эколого-ценотические спектры, рассчитанные по числу видов на площадке (эколого-ценотические группы: Md – луговые виды (сухо- и влажнолуговые), Nm – неморальные виды, Br – бореальные виды, Pn – боровые виды,Wt – прибрежно-водные виды, мезотрофных и олиготрофных болот; Nt – нитрофильные (ольшаниковые) виды);

б – эколого-ценотические спектры, рассчитанные по доле видов в общем проективном покрытии.

ди участка занимает микрогруппировка с низким (0,5–5%) проективным покрытием. На отдельных участках травянистые виды полностью отсутствуют.

На современном этапе растительный покров пробной площади можно классифицировать как сосняк костянично-звездчатково-ландышевый с орляком, представляющий собой переходную ассоциацию к группе сосняков сложных.

Таким образом, динамика древесного яруса на ПП № 10 выражается в постепенном выпадении сосны и увеличении доли широколиственных видов деревьев (дуба и клена остролистного), а также во внедрении в

древесный ярус липы. Обилие этих видов возрастает также в ярусе подроста и подлеска. В подлеске появляются неморальные виды деревьев и кустарников (ясень, черемуха), возрастает количество лещины. В напочвенном ярусе сильно разрастаются бересклет бородавчатый и липа, выступая мощными конкурентами травам. Из яруса подроста выпадают сосна и осина, имевшие в 1937 году большее обилие. В целом, по сравнению с 1937 годом проективное покрытие подлеска и подроста резко возросло.

Неизбежность смены хвойного насаждения лиственным обусловлена разрастанием неморальных древесных видов, главным образом, липы. Опад лиственных видов деревьев и увеличение затенения напочвенного покрова привели к полному выпадению мохово-лишайникового яруса. Сокращение видового богатства происходит во всех эколого-ценотических группах, однако, наибольшее снижение количественных показателей (видовое богатство и доля в общем проективном покрытии) характерно для луговой и боровой групп. Выпадают из напочвенного покрова брусника и черника. Наименьшие потери отмечены в группе бореальных видов, а по сравнению с 1937 годом их доля в общем проективном покрытии значительно возросла (см. рис. 7.22), преимущественно за счет костяники. Постепенное выпадение сосны из древесного яруса не приводит к формированию окон, так как практически все пространство под ними уже заполнено выбившимися во второй древесный ярус дубом, липой и кленом остролистным. Липа, клены остролистный и татарский, лещина и черемуха образуют густой подлесок, а на уровне травяного яруса "ждут своей очереди" те же липа и клены, оставшееся пространство "отвоевывает" бересклет бородавчатый. В таких условиях преимущество получают теневыносливые виды неморальной группы, доля которых во флоре травяного яруса возрастает до 41%, а в общем проективном покрытии – до 55%. Скорость "поглощения борового комплекса неморальным" (Хомякова, 1968) довольно велика. Так, за 30-летний период наблюдений И.М. Хомяковой (1968) установлена направленность этой смены и последовательность выпадения отдельных видов: сначала боровых, затем напочвенных мхов, позже – бореальных трав. Наряду с общим сокращением видового обилия наблюдается появление некоторых новых видов, главным образом, сорных эксплерентов: *Fallopia convolvulus, Galeopsis bifida, Chelidonium majus, Urtica dioica*.

Динамика видового состава и структуры исследуемого растительного сообщества сопровождается изменением экологических характеристик местообитания, вычисленных по шкалам Д.Н. Цыганова. Увеличиваются затененность, влажность, богатство почвы солями и азотом, снижается кислотность (рис. 7.21). Проведенные в 1956 году анализы образцов почв (Травникова, 1959) под куртинами зеленых мхов, костяники, осоки волосистой, звездчатки, а также под деревьями липы и кустами бересклета (на ПП № 10) позволили оценить изменение почвенных характеристик при динамике растительности в сосняках зеленомошных. Изменение свойств почв проявляется в следующем:

• в накоплении перегноя под липой и покровом из неморальных трав (содержание гумуса под мхами 5,8%; под липой 7,9%, звездчаткой 8,75%, осокой волосистой 9,75%;

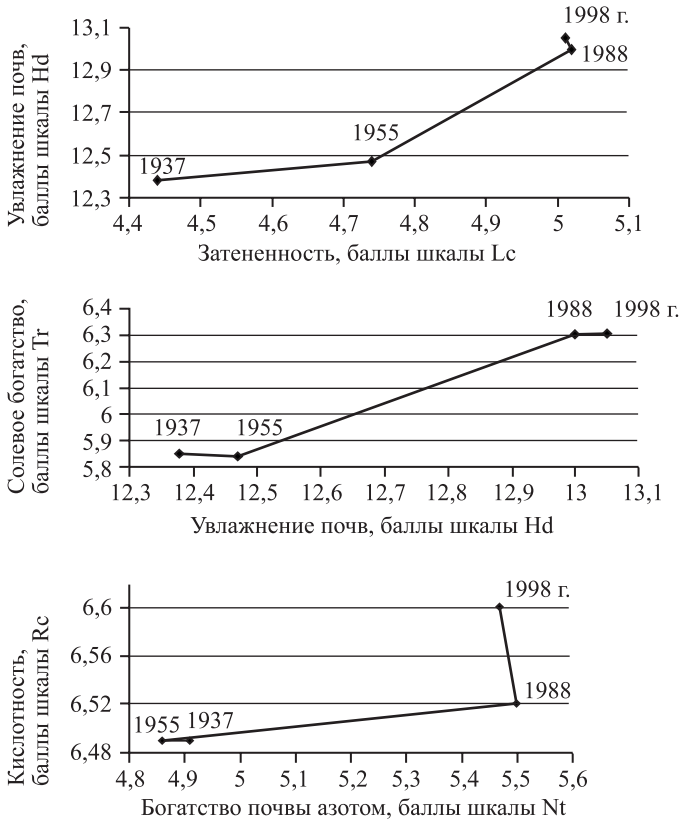


Рис. 7.21. Изменение балловых экологических оценок растительного покрова сосняка пробной площади № 10 за 1937, 1955, 1988, 1998 годы наблюдений.

• в накоплении подвижного калия под липой, а особенно под осокой волосистой и звездчаткой, где его содержание в два раза превышает эти показатели по сравнению с куртинами мхов;

• в уменьшении кислотности, особенно заметном в подстилке (под моховым покровом pH 5,0, под осокой – 5,7, под липой – 5,8).

Таким образом, изменения экологических характеристик местообитания, определенных по состоянию растительного покрова на разных этапах развития, полностью подтверждаются лабораторными исследованиями почв.

Динамика растительности сосняков зеленомошных проявляется в формировании под пологом сосны второго и третьего ярусов из липы, дуба и клена остролистного. В первом ярусе постепенно выпадает сосна. Возможно, со временем произойдет смена соснового насаждения дубняком. Однако усыхание дуба во втором–третьем ярусах и активное разрастание липы позволяют предположить формирование в будущем дубово-липового или липового древостоя. Процесс внедрения неморальных видов характерен для сосняков Воронежского заповедника. При этом коренным образом изменяется напочвенный покров, выпадают зеленые мхи и боро-

вые виды. Таким образом, сосняк зеленомошный сменяется сосняком сложным – костянично-звездчатково-ландышевым с доминированием неморальной группы видов.

Динамические тренды, выявленные на основе повторных геоботанических описаний в сосновых лесах на правобережье реки Ивница (западный участок), совпадают с теми процессами, которые отражены в изменении лесного покрова на пробной площади в аналогичных сообществах. Это позволяет экстраполировать результаты постоянных наблюдений на все соответствующие варианты лесного покрова в сходных условиях существования.

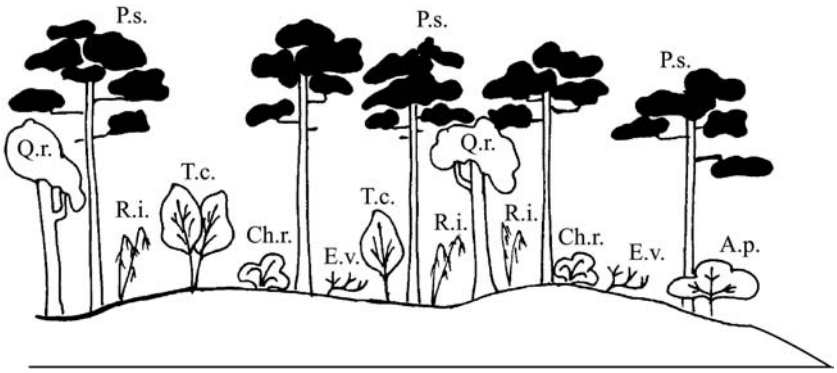
Растительные сообщества на правобережье реки Ивница находятся на разных этапах постпирогенных смен. Процессы демутации сопровождаются снижением обилия и выпадением напочвенных лишайников, светолюбивых луговых, степных и боровых видов, появлением неморальных видов в подлеске. Воздействие огня прерывает этот процесс, возвращая сообщество на начальные этапы сукцессии (Евстигнеев и др., 1999).

Демутации в сосняках проявляется по-разному в фитоценозах, различающихся по площади. Так, растительные сообщества, занимающие большую площадь, создают особую фитосреду, препятствующую внедрению чуждых видов. Длительность сукцессии зависит также от возможности и интенсивности заноса семян неморальных видов, т.е. в большой степени определяется фитоценотическим окружением. Обособленность западного участка, отделенного от остальной территории заповедника рекой, затрудняет занос семян древесных видов. В совокупности с частыми низовыми пожарами это определяет квазистабильность фитоценозов на этом участке.

Участки II надпойменной террасы, расположенные к востоку от реки Ивница, отличаются более благоприятным водным режимом. Здесь распространены сосняки разнотравные естественного происхождения со вторым ярусом из дуба. Небольшую площадь занимают дубняки с сосной разнотравные. Часть территории засажена сосной (возраст культур 65–95 лет). На участках, расположенных ближе к пойме, после вырубки дубняков сформировались осинники.

По данным 1937 года растительный покров восточного участка II надпойменной террасы был представлен сосняками с дубом (рис. 7.22, *а*) и дубняками с примесью сосны злаковыми и разнотравно-злаковыми. В отличие от сосняков западного участка эти насаждения уже в начале наблюдений были 2–3-ярусными, здесь преобладали бореальная и лугово-опушечная эколого-ценотические группы. Со временем в древесном ярусе сосна постепенно сменялась широколиственными видами деревьев. В подлеске разрастаются липа, клен остролистный, лещина и некоторые другие виды. На отдельных участках липа переходит во второй древесный ярус. Процесс разрастания липы в заповеднике отмечается с 50-х годов. М.П. Скрябин (1959) предполагал, что липа заменит многие насаждения осины и дуба. Одновременно с разрастанием широколиственных видов деревьев и кустарников изменяется напочвенный покров (включающий травы и мхи): исчезают мхи, боровые и бореальные виды (сначала – светолюбивые олиготрофы, ксеро- и мезоксерофиты, затем – бореальные мезотрофы и мезофиты); появляются неморальные виды (тенелюбивые и теневыносливые мезофиты и мезо-

а



б

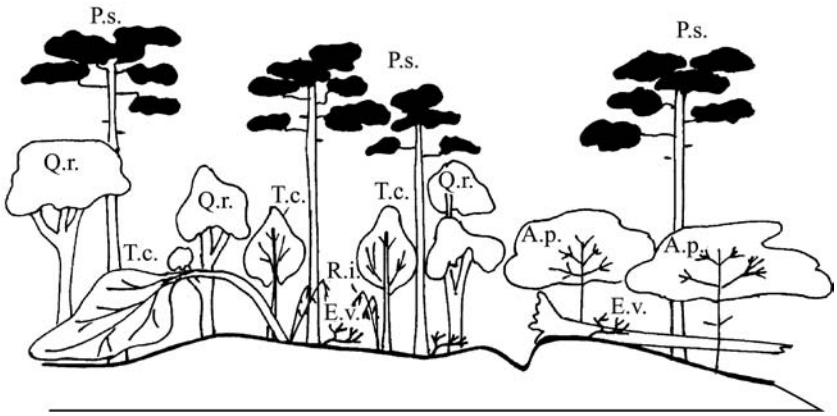


Рис. 7.22. Схема ярусной структуры сосняков восточного участка II надпойменной террасы реки Воронеж по данным 1937 г. (*а*) и 2000 г. (*б*).

Условные обозначения: P.s. – *Pinus sylvestris*; Q.r. – *Quercus robur*; T.c. – *Tilia cordata*; R.i. – *Rubus idaeus*; A.p. – *Acer platanoides;* Ch.r. – *Chamaecytisus ruthenicus;* E.v. – *Euonymus verrucosa*.

трофы, а затем и мегатрофы) (Стародубцева, 1997). Таким образом, формируются сложные многоярусные сосняки (рис. 7.22, *б*) с большой долей участия неморальных видов во всех ярусах фитоценоза.

Динамика лесных сообществ III надпойменной террасы и пологого уступа IV надпойменной террасы реки Воронеж

По данным 1937 года этот участок геоботанического профиля был занят дубняками с примесью сосны (орляково-зеленомошными, злаковыми и злаково-снытевыми) и сосняками разнотравно-злаковыми со вторым ярусом из дуба. Дубняки, по-видимому, сформировались после вырубки сосны, поскольку они близки по строению и флористическому составу к соснякам с

участием дуба, отличаясь, главным образом, преобладанием дуба в первом ярусе.

Антропогенное воздействие (вырубка леса и посадка культур) привели к формированию на этом участке очень мозаичного растительного покрова, образованного дубовыми, сосновыми, осиновыми и смешанными дубово-сосновыми и осиново-дубовыми лесами. В целом, для этих сообществ характерны изменения, описанные для сосняков II надпойменной террасы реки Воронеж: распространение клена и липы в древесном ярусе и подлеске, снижение обилия луговых и светолюбивых лесных видов в напочвенном покрове и увеличение обилия неморальных растений практически во всех ярусах фитоценозов. Более благоприятные почвенно-гидрологические условия способствуют тому, что процессы неморализации в растительном покрове III надпойменной террасы более выражены, чем в сообществах восточного участка II террасы.

Динамика лесных сообществ IV надпойменной террасы реки Воронеж

По характеру растительного покрова на IV надпойменной террасе четко различаются западный и восточный участки. Судя по данным таксации 1937 г., на западном участке (см. рис. 7.11, экотоп *б*) преобладали низкополнотные сосняки в возрасте 45–60 лет в комплексе с дубняками и осинниками, в которых имелась примесь сосны и березы. Возраст дубняков и осинников от 7 до 40 лет. Вероятно, эти сообщества сформировались после выборочных рубок различной интенсивности, древостои их имеют следы пожаров (достоверно до 1937 г.). Часть территории уже в 1937 году была занята культурами сосны. По материалам таксации этого времени растительные сообщества IV надпойменной террасы можно классифицировать как сосняки и осинники разнотравно-злаковые с ракитником русским и дубняки орляково-разнотравно-злаковые. Эти же растительные сообщества отмечены на геоботанической карте 1938 г. (автор М.В. Николаевская). В то же время, по данным М.В. Николаевской, на этом участке широко распространены сосняки брусничные и черничные (ассоциации доминантной классификации *Pinetum vacciniosum* и *P. myrtillosum*), причем бóльшую площадь занимали брусничники. Позже значительная часть территории была засажена сосной. В настоящее время здесь преобладают сосняки черничные, молиниевые, орляковые и разнотравно-злаковые, меньшую площадь занимают сосняки с дубом разнотравно-злаковые и дубняки с сосной разнотравно-злаковые и осоково-звездчатковые, а также осинники и дубняки неморальные.

Динамика сосняков этого участка описывается рядом: сосняки разнотравно-злаковые → сосняки брусничные → сосняки черничные. Сосняки брусничные в условиях Усманского бора – огнезависимые сообщества, возникающие после низовых пожаров в сосняках зеленомошных. Широко распространенные в 40-е годы XX столетия, эти сообщества затем резко сократили свою площадь и в настоящее время встречаются в виде небольших микрогруппировок, в основном, на склонах к боровым болотам и сырым западинам. Во всех сосняках брусничниках найдены следы низовых пожаров.

На этом участке в сосняках зеленомошных динамические тренды за период наблюдений сводятся к следующему:

• во втором ярусе снижается обилие березы и увеличивается обилие дуба;

• в подлеске появляется дуб, и на некоторых участках – липа;

• в напочвенном покрове снижается обилие луговых и лугово-опушечных видов, увеличивается число бореальных видов и возрастает обилие черники.

На восточном участке IV надпойменной террасы (восточная часть местного водораздела и склон террас реки Усмань – см. рис. 7.11, экотопы *7*, *8*, *10*) распространены дубняки снытевые и образовавшиеся после их вырубки осинники снытевые. Дубняки снытевые – самые старые (140–160 лет на отдельных участках) и наименее нарушенные дубовые леса на территории заповедника. Господствующее положение по числу видов и проективному покрытию в них занимает неморальная эколого-ценотическая группа, в осинниках имеется значительная примесь луговых и опушечных видов, но проективное покрытие их мало.

За исследуемый период времени на этом участке профиля снизилось обилие осины и березы в составе дубняков, в ряде мест произошла смена березняков и осинников на сообщества с доминированием дуба. Первый ярус древостоя в дубняках становится полидоминантным, в нем наряду с дубом присутствуют липа, ясень, клен остролистный. Количественно это выражается в сокращении доли дуба в формуле древостоя с 7–8 единиц (по таксации 1937 г.) до 2–5 единиц (таксация 1991 г.) за счет увеличения доли липы, ясеня, клена. Формируются выделы с доминированием липы в первом ярусе, доля ее достигает 6 единиц, возраст таких древостоев 105–110 лет. Липа, клены полевой и остролистный, вяз шершавый и ясень формируют II и III подъярусы древесного яруса. Соответственно, в подлеске выпадают относительно светолюбивые виды (*Acer tataricum, Euonymus verrucosa, Rhamnus cathartica, Viburnum opulus*) (рис. 7.23, *а*, *б*). В напочвенном покрове сокращается число видов и уменьшается разнообразие как следствие выпадения луговых, опушечных и бореальных видов. Травяной покров – монодоминантный, в нем господствует сныть обыкновенная. Эти изменения сопровождаются увеличением показателей увлажнения и небольшим ростом богатства почвы. Однако в сообществах этого типа зарегистрированы наименьшие изменения в значениях балловых характеристик экологических факторов, т.е. за время наблюдений не произошло существенных изменений экологических параметров местообитаний.

Изменения в напочвенном покрове неморальных дубняков и осинников в большей степени выражены на начальных этапах их развития. Установлено, что с увеличением возраста эдификатора происходит смена доминанта в травяном ярусе: для молодняков (15–20 лет) осоково-снытевой дубравы характерен сильно разреженный покров с преобладанием звездчатки ланцетной (*Stellaria holostea*); в жердняках и преспевающих лесах (25–65 лет) развит многовидовой покров с господством осоки волосистой (*Carex pilosa*); а в спелых и перестойных насаждениях (80–200 лет) формируется многоярусный покров с доминированием сныти (*Aegopodium podagraria*) (Ремезова, 1957, 1961). В настоящее время большая часть осиновых и дубовых лесов заповедника относятся к спелым и перестойным насаждениям.

Динамика осоково-снытевых дубняков более детально прослежена на постоянной пробной площадке № 22 (площадь 0,25 га), которая заложена в

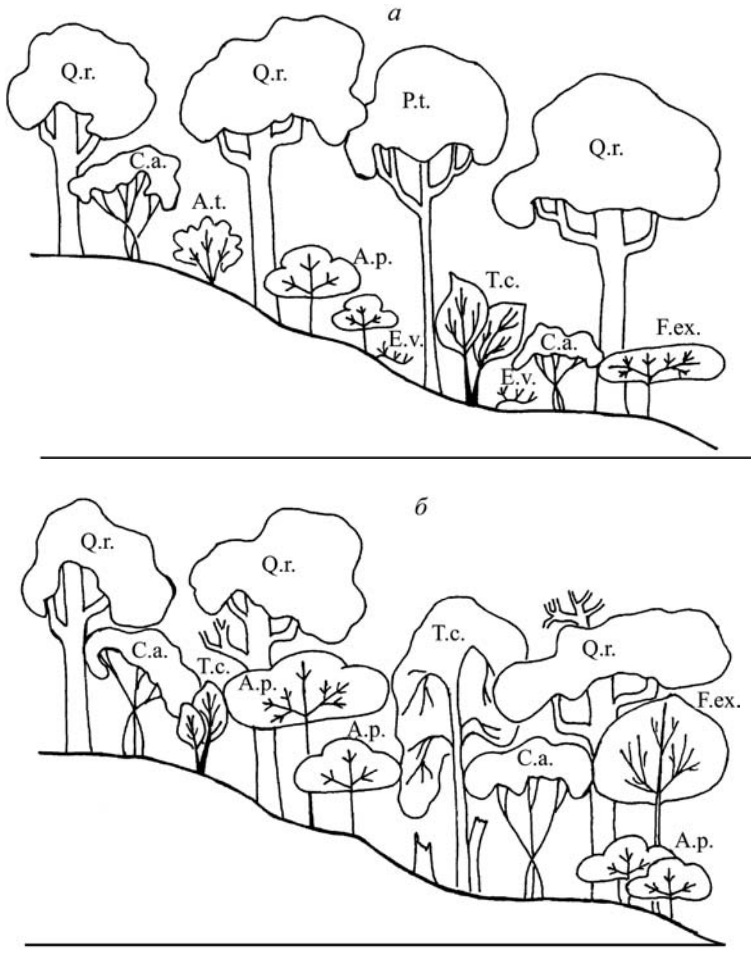


Рис. 7.23. Схема ярусной структуры дубняков снытевых IV надпойменной террасы реки Воронеж и покато-ступенчатого уступа этой террасы по данным 1937 г. (*а*) и 2000 г. (*б*).

Условные обозначения: Q.r. – *Quercus robur;* P.t. – *Populus tremula;* C.a. – *Corylus avellana;* A.t. – *Acer tataricum;* T.c. – *Tilia cordata*; A.p. – *Acer platanoides*; E.v. – *Euonymus verrucosa*; F.ex. – *Fraxinus excelsior*.

1937 г. в кв. 486, расположенном в верхней части пологого выровненного склона к реки Усмань на супесчаной почве, подстилаемой суглинком на глубине 70–90 см. Происхождение деревьев первого яруса смешанное – порослевое и семенное. По предположению некоторых авторов, подобные дубняки сформировались из смешанных сосново-дубовых насаждений, в качестве доказательства этого приводится наличие в травостое *Rubus saxatilis, Polygonatum odoratum, Brachypodium sylvaticum* (Хомякова, 1958). Пробная площадь расположена вблизи центральной усадьбы заповедника, поэтому имеет место несистематический выпас скота. Периодически различные участки нарушаются кабанами. Кроме того, в начале 60-х годов на пробной площадке № 22 осуществлялась вырубка и вывоз сухостоя.

Таблица 7.16

Изменение некоторых показателей древесного яруса на пробной площади № 22 (дубняк осоково-снытевый)

Признак	1937 г.	1955–1958 гг.	1968 г.	2001 г.
Состав древостоя, I ярус	9Д1Лп ед. Б, Ос, Кл	9Д1Лп ед. Б	9Д1Лп ед. Б	9Д1Лп ед. Яс
Возраст дуба, лет	82	102	112	145
Средняя высота, м	25	30	32,7	35,2
Средний диаметр, см	31,4	37,4	42,6	54,1
Состав древостоя, II ярус	8Кл1В1Лп ед. Яс	3Кл.о.3Кл.п.2Лп 2В ед. Яс	6Кл.п.2Кл.о. 1Лп1В	5Кл.о.5Кл.п. ед. Лп
Состав древостоя, III ярус	–	7Кл.п.1Кл.о.1Лп 1В ед. Яс	ед. Яс, Рб	7Кл.п.2В1Кл.о. ед. Яс, Лп
Общее число деревьев	222	197	223	151
Число деревьев I яруса	120	НД	65	31
Покрытие, %	65	70	90	70
Число деревьев II яруса	102	НД	158	31
Покрытие, %	20	20	40	60
Число деревьев III яруса	–	НД	НД	89
Покрытие, %	–	НД	НД	57
		В том числе по видам		
Дуб				
Общее число деревьев	103	90	58	26
Покрытие I яруса, %	52	НД	80	54
Клен остролистный				
Общее число деревьев	84	76	125	24
Покрытие II яруса, %	8	НД	НД	40,3
–"– III яруса, %	–	–	–	1,9
Клен полевой				
Общее число деревьев	–	–	–	72
Покрытие II яруса, %	–	–	НД	21,1
–"– III яруса, %	–	–	НД	40,9
Липа				
Общее число деревьев	14	14	22	8
Покрытие I яруса, %	3	НД	НД	7,6
–"– II яруса, %	12	НД	НД	1,7
–"– III яруса, %	–	НД	НД	3,4
Вяз				
Общее число деревьев	11	10	12	18
Покрытие III яруса, %	–	НД	НД	10,5
Ясень				
Общее число стволов	5	1	4	3
Покрытие I яруса, %	НД	НД	НД	2,8
–"– II яруса, %	НД	НД	НД	0,3
–"– III яруса, %	НД	НД	НД	1,6
Береза	4	1	1	–
Покрытие* II яруса, %	НД	НД	НД	0,4
Осина	1	1	–	–
Покрытие* I яруса, %	НД	НД	–	0,2
Рябина	–	–	1	–

Примечание. Виды деревьев: Д – дуб, Кл.о. – клен остролистный, Кл.п. – клен полевой, Лп – липа, В – вяз шершавый, Яс – ясень, Б – береза, Ос – осина, Рб – рябина. В скобках указаны ярусы древостоя.

* Покрытие создают краевые деревья, расположенные за пределами площадок.

Динамика некоторых показателей древесного яруса представлена в табл. 7.16. При определении проективного покрытия учитывались все расположенные на ней кроны, при этом часть оснований стволов (у наклоненных деревьев) помещалась за границами площади. Это дает возможность более полно учесть количество опада и потенциальные источники заноса семян на пробную площадь. Хотя подходы к выделению числа ярусов и отнесению различных видов к тому или иному ярусу в разные сроки описания пробного участка различны, в целом имеющиеся материалы позволяют определить тенденции в развитии древостоя. В настоящее время насаждение пробной площади № 22 имеет три хорошо выраженных яруса древесной растительности (рис. 7.24). Полог первого яруса сформирован из четырех видов: дуба, ясеня, липы и осины. Основную роль в формировании полога первого яруса по-прежнему играет дуб, несмотря на то, что число его стволов на пробной площади за последние 35 лет сократилось наполовину, а с 1937 года – в четыре раза. Тем не менее, проективное покрытие крон этого вида оказывается максимальным, что определяется разрастанием крон. В первом ярусе пересечение крон отсутствует.

В формировании второго яруса принимают участие пять видов (см. табл. 7.16). Основная роль здесь принадлежит клену остролистному, пересечение крон этого вида невелико (3,3% всей площади крон). Почти в два раза ему уступает по проективному покрытию клен полевой, внутривидовое пересечение крон которого также мало (4,8%). Эти два вида играют лидирующую роль в создании проективного покрытия второго яруса. В настоящее время число деревьев клена на пробной площади по сравнению с 1937 г. увеличилось незначительно. Покрытие крон остальных видов очень мало (ясень, липа, береза). Деревья липы и березы второго яруса на пробной площади отсутствуют, заходят лишь фрагменты их крон. Общее проективное покрытие крон деревьев второго яруса мало отличается от покрытия первого яруса (см. табл. 7.16).

Третий ярус, как и второй, формируют пять видов: ясень, липа, клены остролистный и полевой, ильм. Из них на первые три приходится 68,4% проективного покрытия. Внутривидовое пересечение крон отсутствует. Основная роль в создании проективного покрытия третьего яруса принадлежит клену полевому; внутривидовое пересечение крон у этого вида составляет 19,5%. Ильм имеет незначительное внутривидовое пересечение крон (5%) и сильно уступает клену полевому в проективном покрытии. Вместе с тем, проективное покрытие ильма больше, чем этот показатель в сумме у трех видов (ясеня, липы и клена остролистного). Таким образом, доминирующее положение в третьем ярусе принадлежит клену полевому и ильму. Общее проективное покрытие крон деревьев третьего яруса практически не уступает покрытию второго яруса.

Таким образом, на пробной площади № 22 за время наблюдений сформировались три яруса деревьев, почти равных по проективному покрытию. Кроны деревьев всех трех ярусов перекрываются и в совокупности образуют сомкнутый полог с общим покрытием 96,5% (см. рис. 7.24). Плотный многоярусный полог определяет подпологовый световой режим, а также наличие и состояние древесного подроста и подлеска из видов кустарников. В целом за 64 года произошло значительное уменьшение числа деревьев, особенно в первом ярусе, где полностью выпали осина и береза. Уменьше-

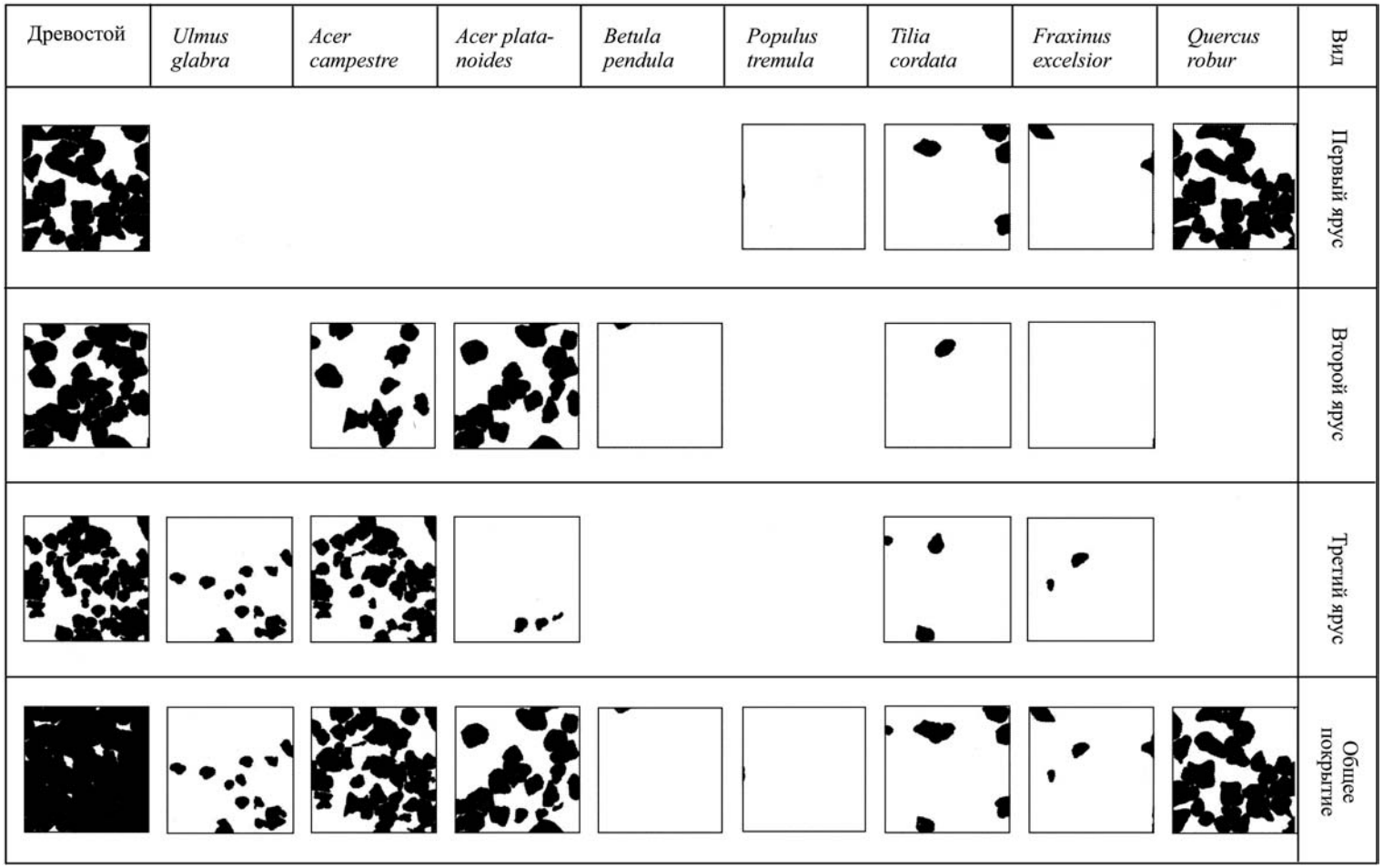


Рис. 7.24. Структура древесного яруса на пробной площади № 22 (2001 г.).

Таблица 7.17

Изменение встречаемости видов (%) в подросте и подлеске на пробной площади № 22

Вид	1937 г.	1957 г.	2001 г.
Euonymus europaea	–	80	45
Sorbus aucuparia	10	4	–
Acer platanoides	100	100	45
Acer campestre	96,25	98	73
Corylus avellana	95	57	12
Fraxinus excelsior	93,75	94	63
Ulmus laevis	53,75	60	55
Malus sylvestris	2,5	10	–
Populus tremula	–	15	7
Tilia cordata	50	40	2
Quercus robur	98,75	75	8
Euonymus verrucosa	41,25	2	–
Rhamnus cathartica	12,5	–	–
Padus avium	8,75	13	+
Acer tataricum	–	11	–

Таблица 7.18

Изменение числа видов на пробной площади № 22 (дубняк)

Признак	1937 г.	1957 г.	1968 г.	2001 г.
Общее число видов:	48	38	26	25
деревьев	11	12	11	8
кустарников	3	3	2	2
трав	34	23	13	15

ние числа стволов отмечено у большинства видов. К настоящему времени первого яруса достигли отдельные деревья клена остролистного и ясеня. Во втором ярусе первоначально преобладали процессы "врастания", и число стволов возрастало. На последнем этапе появился клен полевой, который в большом количестве отмечен во втором и третьем ярусах и в виде подроста.

Имеющиеся данные позволяют проследить динамику встречаемости древесно-кустарниковых видов в составе подроста и подлеска (табл. 7.17). За период наблюдений среди всех видов происходит снижение встречаемости, выпадение таких относительно светолюбивых видов, как *Sorbus aucuparia, Malus sylvestris, Euonymus verrucosa, Acer tataricum* и *Rhamnus cathartica*. По-видимому, это связано с формированием и высокой сомкнутостью второго и третьего древесных ярусов. Наиболее часто в подросте встречаются клен полевой, ясень, ильм и клен остролистный. На 56% учетных площадок в 2001 г. обнаружены ювенильные экземпляры клена остролистного. За этими видами – будущее в верхних ярусах данного растительного сообщества.

На протяжении 64 лет наблюдений в этом растительном сообществе (Хомякова, 1958; Ремезов, 1961; Молоткова, 1968) происходит постоянное снижение видового разнообразия (табл. 7.18). По сравнению с 1937 г. видовое богатство сократилось почти в два раза. Появился более теневыносливый вид – бересклет европейский. В травяном покрове полностью исчезли

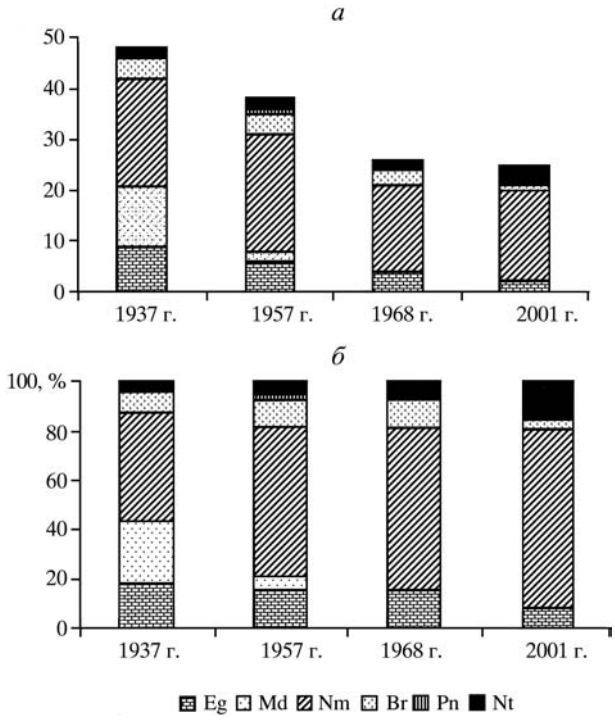


Рис. 7.25. Изменение эколого-ценотической структуры и видового богатства травяного покрова за годы наблюдений на пробной площади № 22:

а – расчет спектров произведен по числу видов, встреченных на площадке;

б – расчет произведен по долевому участию видов в общем проективном покрытии.

Обозначения групп – см. рис. 7.22.

боровые, лугово-степные и бореальные виды (рис. 7.25); имеются потери и среди неморальных видов: выпадают более светолюбивые *Melica nutans, Convallaria majalis, Carex digitata, C. pilosa*; исчезают папоротники (*Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*). Небольшое число вновь отмеченных видов – это нитрофильные и лугово-опушечные эксплеренты, появляющиеся на пороях кабанов, на элементах ветровально-почвенного комплекса и других нарушениях почвенного покрова. Некоторые изменения напочвенного покрова закономерны и являются следствием увеличения возраста древостоя (Ремезова, 1952, 1957). Так, старение древесного яруса сопровождается сменой доминанта в травостое, и осоково-снытевый травяной покров трансформируется в снытевый. На этом возрастном этапе высока встречаемость видов S-стратегии (*Asarum europaeum* – 100%, *Pulmonaria obscura* – 95%, *Lathyrus vernus* – 84%, *Lamium maculatum* – 60%), а также эксплерентов (*Urtica dioica* – 60% и *Stellaria holostea* – 42%). Остальные виды редки и немногочисленны.

Динамика видового состава и эколого-ценотической структуры растительного покрова сопровождается изменением характеристик местообитания, вычисленных по шкалам Д.Н. Цыганова: увеличиваются затененность, богатство почвы азотом, увлажнение, падает кислотность (показатель Rc увеличивается), снижается показатель солевого богатства. Все эти измене-

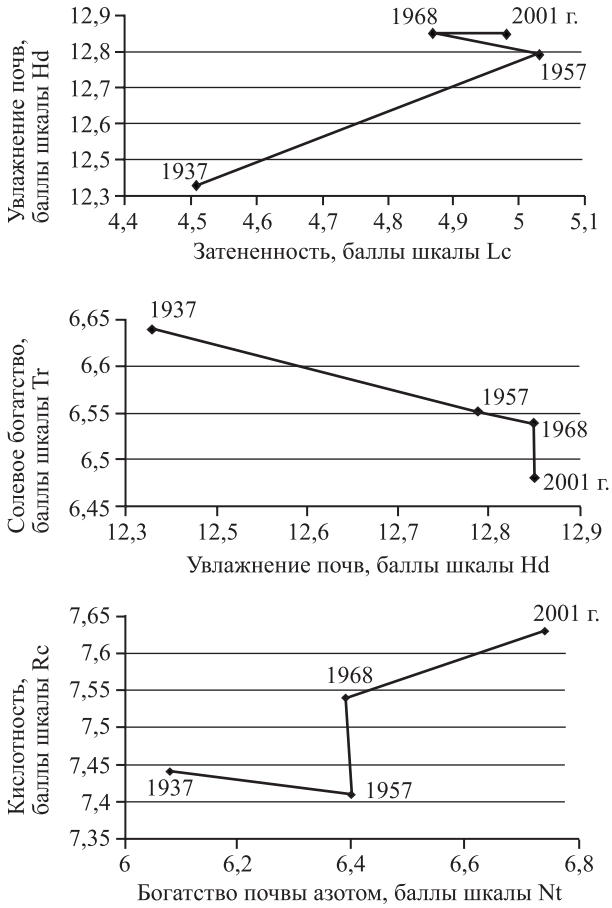


Рис. 7.26. Изменение балловых экологических оценок растительного покрова дубняка осоково-снытевого пробной площади № 22 последовательно за 1937, 1957, 1968, 2001 годы наблюдений.

Шкалы Д.Н. Цыганова (1983):

Lc – затененности, Hd – увлажнения, Tr – солевого богатства, Nt – богатства почвы азотом, Rc – кислотности.

ния однонаправлены, но количественно не выходят за пределы одной ступени соответствующих шкал (рис. 7.26). Динамика растительности неморальных дубняков проявляется в формировании в этих сообществах второго и третьего древесных ярусов из теневыносливых видов – кленов остролистного и полевого. Возобновление дуба в этих сообществах отсутствует. Изменения видового состава подроста, подлеска и травяного покрова определяются увеличением сомкнутости верхних ярусов и закономерны для дубняков, достигших определенного возраста.

Тенденции, выявленные на описанной выше пробной площади, характерны для дубняков этой группы. Специфика процесса на разных участках проявляется в соотношении видов нижних ярусов древостоя (клена остролистного и полевого, вяза гладкого) ясеня обыкновенного как в качестве доминанта, так и в различных сочетаниях. Видовой состав нижних ярусов оп-

Таблица 7.19

Состав древесного полога осинника снытевого на пробной площади № 13

Признак	Сроки наблюдений	
	1937 г.	2001 г.
Состав I яруса	6Ос4Д	5Ос3Д1Яс1Б ед. Лп
Возраст, годы	51	115
Средняя высота, м	НД	34,3
Средний диаметр, см	НД	50,7
Состав II яруса	–	5К.о.2Лп1Яс1В1К.п.
Состав III яруса	–	10К.п.+К.о.
Число деревьев I/II/III ярусов	НД	42/34/41
Покрытие I/II/III ярусов	НД	63,72/49,75/31,54
Покрытие видов, %		
Осина (I ярус)	НД	38,7
Дуб (I)	НД	12,6
Ясень (I/II)	–	8,8/2.8
Береза (I)	–	4,1
Липа (I)	–	1/6,9
Клен остролистный (II/III)	–	28,3/0,2
Клен полевой (II/III)	–	5,4/31,3
Вяз шершавый (II)	–	7,8

Примечание. Виды деревьев: Д – дуб, Кл.о. – клен остролистный, Кл.п. – клен полевой, Лп – липа, В – вяз шершавый, Яс – ясень, Б – береза, Ос – осина, Рб – рябина. В скобках указаны ярусы древостоя.

ределяется заносом семян, условиями почвенного богатства и, возможно, увлажнением.

Динамика снытевых осинников детально прослежена на пробной площадке № 13 (площадь 0,25 га). Площадка заложена в 1937 г. в осиннике снытевом (кв. 486), представленном небольшой по площади куртиной среди дубняка, расположенного в средней части пологого выровненного склона к реке Усмань. Почва супесчаная, подстилается суглинком на глубине 40–50 см (Пояркова, 1954). По-видимому, насаждение сформировалось в результате вырубки дуба. На момент закладки пробной площади № 13 в 1937 г. в состав насаждения входило только два вида (табл. 7.19), а к концу наблюдения оно достигло пяти видов. Кроме того, сформировались второй и третий ярусы с разнообразным видовым составом.

Основную роль в формировании полога первого яруса играет осина (рис. 7.27). Внутривидовое перекрытие крон у осины практически отсутствует (3,9%). Второе место принадлежит дубу, остальные виды имеют значительно меньшее проективное покрытие. В формировании второго яруса принимают участие пять видов: ясень, липа, ильм, клены остролистный и полевой. Основная роль здесь принадлежит клену остролистному (внутривидовое перекрытие крон 4,0%); участие остальных четырех видов в создании полога второго яруса меньше. Из всех перечисленных видов, лишь у клена полевого есть внутривидовое пересечение крон, но оно незначительно (3,1%). Третий ярус состоит практически из одного клена полевого. Клен остролистный представлен всего одним фрагментом кроны дерева, находящегося за пределами пробной площади.

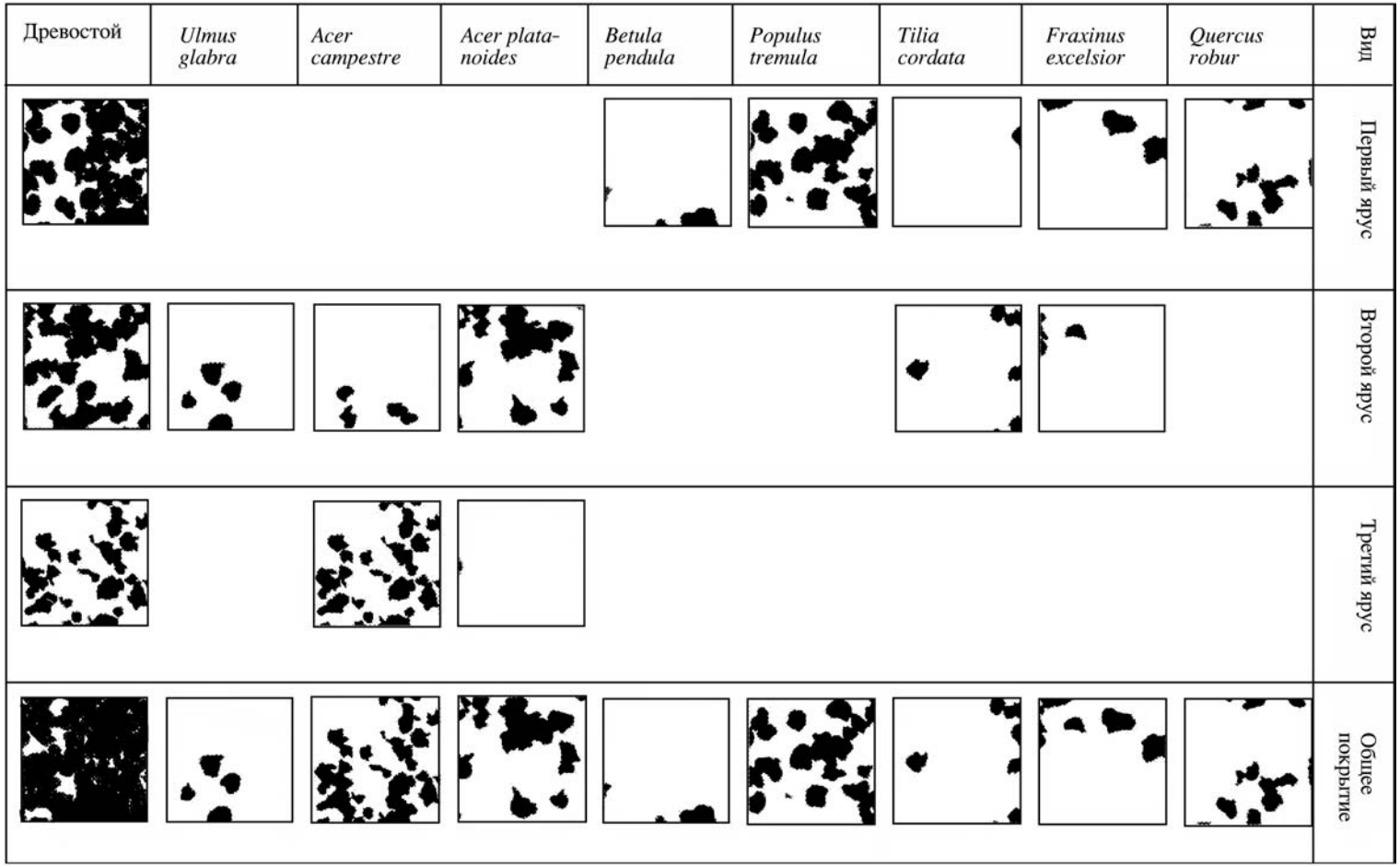


Рис. 7.27. Структура древесного полога на пробной площади № 13 Воронежского заповедника. Показаны проекции крон по видам и ярусам (2001 г.).

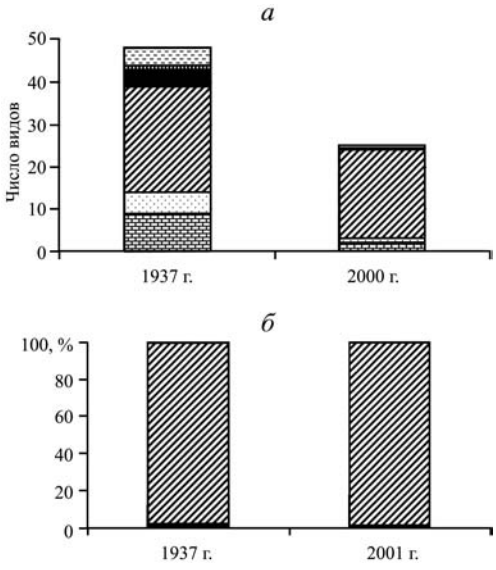


Рис. 7.28. Изменение эколого-ценотической структуры травяного покрова за годы наблюдений на пробной площади № 13:

а – расчет произведен по числу видов каждой группы, встреченных на площадке;

б – расчет произведен по доле видов в общем проективном покрытии. Обозначения групп – см. рис. 7.22.

Общее проективное покрытие первого, второго и третьего ярусов с учетом внутривидового и межъярусного пересечения крон составило 89,48% всей площади, что свидетельствует о большой плотности полога, определяющего низкую освещенность в приземной части. Такой световой режим определяет динамику светолюбивых видов деревьев, кустарников и трав.

За время наблюдений число видов деревьев, кустарников и трав на пробной площади № 13 значительно сократилось (табл. 7.20). Из состава подлеска выпали светолюбивые деревья и кустарники (*Acer tataricum*, *Rhamnus cathartica*, *Sorbus aucuparia, Viburnum opulus*); более светолюбивый *Euonymus verrucosa* сменился *Euonymus europaea*. В напочвенном покрове в два раза сократилось число видов. Выпали виды нитрофильной и боровой групп, в четыре раза сократилось число видов бореальной, опушечной и лугово-степной групп (рис. 7.28, *а*). Некоторое сокращение числа видов неморальной эколого-ценотической группы связано с выпадением более светолюбивых видов этой группы: *Brachypodium pinnatum, Melica nutans, Festuca gigantea, Lamium maculatum, Convallaria majalis*. Однако неморальная группа – абсолютный доминант по проективному покрытию, причем этот показатель практически не изменился: 97,53% в 1937 г. и 98,69% в 2000 г. (рис. 7.28, *б*). Изменения внутри самой неморальной группы сводятся к следующему. Если в 1937 г. встречаемость довольно большой группы растений была более 88% (*Aegopodium podagraria, Carex pilosa, Asarum europaeum, Pulmonaria obscura, Stellaria holostea* 100%; *Polygonatum multiflorum, Viola mirabilis, Lathyrus vernus* 88–97%), то в 2000 г. только сныть отмечена на всех учетных площадках.

Таблица 7.20

Изменение числа видов на пробной площади № 13 (осинник снытевый)

Признак	1937 г.	2000 г.
Общее число видов:	48	25
деревьев	11	8
кустарников	4	2
трав	33	15

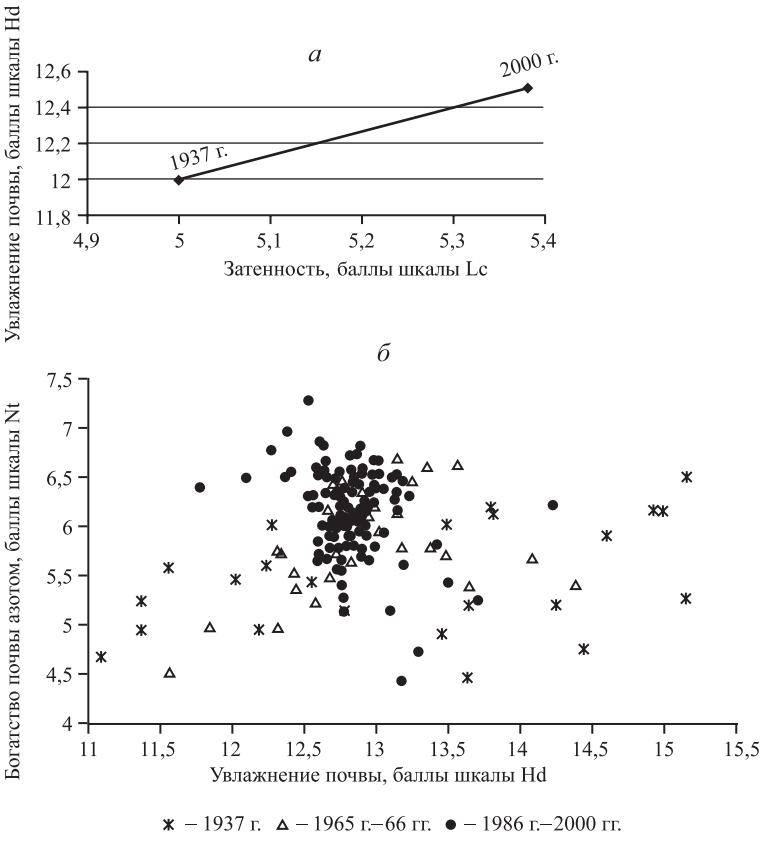


Рис. 7.29. Изменение балловых экологических оценок растительного покрова осинников:

а – оценки получены для пробной площади № 13 за 1937 и 2000 годы наблюдений;
б – оценки получены по данным описаний 1937, 1965–1966, 1986–2000 гг.
Шкалы по Д.Н. Цыганову (1983).

Встречаемость других видов резко снизилась: *Pulmonaria obscura* встречается на 62% учетных площадок, *Carex pilosa, Asarum europaeum, Galium odoratum* – на 32–34%. В 1937 году доля сныти в общем проективном покрытии составляла 44%, а в 2000 г. – 69%. Все эти изменения сопровождаются более чем трехкратным увеличением общего проективного покрытия (с 15 до 55%).

Анализ динамики экологических характеристик показал небольшое увеличение увлажнения и затененности; кислотность, солевое богатство и богатство почвы азотом, определенные по экологическим шкалам по описанию 1937 г. и 2000 г., полностью совпадают (рис. 7.29, *а*, *б*).

Процессы, происходящие в осиннике, аналогичны таковым в дубняке, но имеют и свои особенности (см. табл. 7.16 и 7.19). Сходство происходящих во времени процессов заключается в формировании сложных многоярусных насаждений и в одинаковом общем видовом составе (в дубняках, и в осинниках насаждения слагаются из восьми одинаковых видов). Сходны и динами-

ческие тренды, которые выражаются в снижения роли реактивных видов (осины, березы). Различия же заключаются в разном исходном соотношении видов. В дубняках (табл. 7.16) сохраняется роль дуба как эдификатора, а в осиннике сохраняется доминирование осины. Второй ярус дубняков и осинников слагают три толерантных вида (липа, клен остролистный и клен полевой) и по одному виду конкурентоспособному (ясень) и толерантно-реактивному (вяз голый). В дубняках безусловное лидерство принадлежит кленам; ясень, липа и береза присутствуют номинально. Во втором ярусе осинников главную роль играет клен остролистный. Однако четыре вида вместе (ясень, липа, клен полевой, вяз шершавый) имеют здесь практически такое же, как и клен остролистный, проективное покрытие. То есть формирование второго яруса осинника схоже с таковым у первого яруса и ведет к увеличению видового разнообразия, но с доминированием толерантных видов.

Наибольшие различия между дубняками и осинниками на современном этапе развития существуют в видовом составе третьего яруса. В дубняке этот ярус представлен пятью видами, а в осиннике состоит исключительно из одного вида – клена полевого. Этот вид доминирует и в дубняке, но там, постепенно нарастает участие вяза шершавого.

Сукцессионные процессы в осиннике снытевом сходны с описанными сменами в дубняке осоково-снытевом (пробная площадка № 22). Осинник, возникший как производное сообщество после вырубки дубняка, проходит те же этапы развития. Увеличение сомкнутости древесного полога за счет формирования нижних ярусов из кленов остролистного и полевого приводит в сокращению видового разнообразия напочвенного покрова и к образованию монодоминантного снытевого травостоя, при этом экологические характеристики местообитания практически не меняются.

Динамика лесных сообществ пойм реки Ивница и реки Усмань

На формирование растительности пойм существенное влияние оказывает средообразующая деятельность бобров, а также антропогенное вмешательство в прошлом (вырубка и создание культур) и на современном этапе (поддержание сенокосов).

Растительный покров поймы реки Ивница в 1937 г. был представлен ольшаниками (*Alnus glutinosa*) таволгово-крапивными и тростниковыми, а также березняками (*Betula pubescens*) осоково-таволговыми. Возраст древостоев составлял 20–27 лет, очень редко 40–50 лет, доминировали виды ольшаниковой (нитрофильной) группы. Расположение и конфигурация выделов свидетельствуют о вырубке отдельных участков поймы в прошлом. В середине 70-х годов в прирусловой полосе поймы были посажены культуры ивы с целью улучшения кормовой базы бобров.

Демутационные процессы на этом участке профиля (см. рис. 7.11, экотоп *2*) привели к тому, что в настоящее время пространственное распределение растительных сообществ согласуется с зонированием поймы по характеру рельефа и гидрологическому режиму, т.е. подчиняется природным закономерностям. Так, на прирусловых валах образовались ольшаники снытево-крапивные. Выровненные сырые участки центральной поймы заняты ольховыми и березово-ольховыми лесами с *Phragmites australis, Urtica dioica,*

Filipendula ulmaria, Scirpus sylvaticus, видами папоротников и гигрофильных осок. Для мокрых понижений центральной поймы характерны березняки папоротниково-осоково-тростниковые. Притеррасные участки поймы представлены березово-ольховыми лесами с примесью дуба и осины и большой долей неморальных видов в напочвенном покрове. В целом для ценозов поймы характерно снижение в древостое обилия осины, появление в некоторых местах в качестве примеси дуба. В смешанных березово-ольховых лесах снижается доля березы. В то же время в мокрых понижениях центральной поймы с пойменно-лесными торфяными почвами на средних торфах сформировались березняки с небольшой примесью ольхи в древостое. Возрастание сомкнутости древесного яруса с увеличением возраста древостоя привело к сокращению обилия и даже к выпадению ряда светолюбивых видов.

Пойма реки Усмань подвергалась большему антропогенному воздействию. В 1937 году здесь были распространены березняки осоково-таволговые, крупноосоковые луга, тростниковые заболоченные луга, ольшаники тростниковые (названные ассоциации располагались по мере убывания занимаемой ими площади в пределах геоботанического профиля). В 1963–1965 годах прирусловая полоса поймы была закультивирована ивой. Сейчас на этих участках сформировались ивняки папоротниковые, крапивные и тростниково-крапивные. Почти повсеместно в них имеется примесь ольхи клейкой. Длительно не выкашиваемые луга зарастают ольхой. В ольшаниках, достигших возраста 85–90 лет, в результате выпадения деревьев образуются большие окна. В результате этого в напочвенном покрове сильно выражена мозаичность. На притеррасных участках поймы в древостое сильно возрастает доля дуба; березняки и осинники таволгово-снытевые и таволгово-крапивные с небольшой примесью дуба сменяются березово-осиново-дубовыми древостоями, в напочвенном покрове этих сообществ возрастает доля неморальных видов.

Таким образом, в центральных частях пойм восстанавливаются ольшаники, а при значительном накоплении торфа они сменяются березняками. В центральной и притеррасной пойме сокращается обилие осины, на притеррасных участках возрастает доля дуба. В напочвенном покрове сокращается обилие луговых и опушечных видов. Изменения видовой и ярусной структуры растительных сообществ в пойме реки Усмань изображено на рис. 7.30, *а*, *б*. Существенное изменение характеристик увлажнения в сторону ксерофитизации, отмеченное в этих растительных сообществах, объясняется внешними причинами: понижением базиса эрозии рек и сокращением их стока (Утехин и др., 1990). Следствие этого – увеличение доли неморальных видов и сокращение обилия водно-болотных видов.

* * *

Растительный покров Воронежского заповедника в настоящее время представляет собой мозаику фитоценозов, находящихся на разных стадиях формирования растительности на песчаных субстратах. Благодаря усилиям нескольких поколений геоботаников появилась уникальная возможность восстановить временно́й ряд развития растительного покрова данной территории. Как было показано ранее, на глубоких и рыхлых песках II надпойменной террасы мы наблюдаем начальные стадии восстановительной динамики в виде сосняков лишайниковых, сменившихся сосняками зеленомош-

Рис. 7.30. Схема ярусной структуры растительных сообществ поймы реки Усмань по данным 1937 г. (*а*) и 2000 г. (*б*).

Условные обозначения: A.g. – *Alnus glutinosa*; B.p. – *Betula pendul*a; P.t. – *Populus tremula*; Q.r. – *Quercus robur*; S.f. – *Salix fragilis*; R.n. – *Ribes nigrum*; C.a. – *Corylus avellana*; C.sp. – виды рода *Carex*; Ph.a. – *Phragmites australis*; F.u. – *Filipendula ulmaria*; Dr. – папоротники.

ными, а на более плотных и менее мощных песчаных наносах II, III и IV надпойменных террас – промежуточные и заключительные этапы этого процесса – дубняки снытевые.

Таким образом, пространственное распределение ассоциаций на местных водоразделах в бассейнах малых рек, занимающих экотопы с разной мощностью и рыхлостью песчаных наносов, как бы повторяет основные этапы временно́го сукцессионного ряда лесных сообществ: сосняк лишайниковый → сосняк зеленомошный → дубо-сосняк разнотравный → сосно-дубняк разнотравный → дубняк снытевый.

Изучение истории формирования территории и хозяйственной деятельности в дозаповедный период и в первые годы заповедания свидетельствует о том, что современный растительный покров Усманского бора сформировался, в основном, под воздействием человека. Вырубка леса, пожары, посадка культур сосны, выпас и распашка отдельных участков постоянно прерывали естественный ход сукцессии. На протяжении последних 70 лет воз-

действие названных выше факторов значительно уменьшилось в северной части Усманского бора.

Процессы смен на территории, изъятой из хозяйственного использования, сводятся к следующему:

• сокращение обилия реактивных видов в древесном ярусе (березы, осины, сосны);

• увеличение обилия толерантных видов (липы, кленов остролистного и полевого);

• формирование полидоминантных древостоев;

• формирование древостоев со сложной ярусной структурой и разнообразным видовым составом;

• сокращение обилия светолюбивой флоры (степной, луговой, опушечной и боровой групп) в подлеске и напочвенном покрове;

• сокращение обилия видов бореальной группы видов;

• неморализация всех ярусов лесных сообществ.

Существование степной, луговой, опушечной, боровой и бореальной эколого-ценотических групп в лесных сообществах Усманского бора поддерживается благодаря периодическому прерыванию естественного хода сукцессии пожарами и вырубкой. Так как заповедный режим направлен на предотвращение подобных воздействий, можно предположить дальнейшее сокращение обилия представителей этих групп на заповедной территории и, возможно, полное исчезновение отдельных видов. Соответственно, становятся редкими те ассоциации, в которых доминируют виды боровой, бореальной и лугово-опушечной групп.

Результаты обследования растительных сообществ на геоботаническом профиле заповедника в 1937, 1965–1966, 1986 годах выявили общую для всего растительного покрова тенденцию: сокращение диапазонов таких экологических факторов как солевое богатство почвы и ее увлажнение (по шкалам Л.Г. Раменского и др., 1956), увлажнения, богатства азотом, кислотности и трофности почв (по шкалам Д.Н. Цыганова, 1983). Сокращение экологического пространства сообществ, т.е. их ареала в системе координат градиентов среды, наиболее ярко было выражено в период с 1937 г. по 1966 г. В дальнейшем темпы этого процесса значительно уменьшились. По-видимому, это связано с завершающими этапами демутации лесной растительности. Общее направление фитогенной трансформации характеристик экотопа в процессе сукцессии определяется тенденцией к некоторому усреднению, нивелированию условий развития растительности.

В результате направленной динамики лесов часть ранее распространенных типов сообществ превратились в редкие и исчезающие. К редким на территории заповедника можно отнести сосняки лишайниковые и брусничные, а также сосняки с березой плауново-долгомошные. Небольшими “пятачками” среди сосняков разнотравно-зеленомошных II надпойменной террасы реки Воронеж встречаются осинники бореальные с костяникой и видами из семейства грушанковых в напочвенном покрове. Практически исчезли к настоящему времени осинники бореальные с черникой и осинники боровые, описанные в 1937 г. и являющиеся производными соответствующих сосняков. Очень редкими стали осинники болотистые с доминированием бореальной и нитрофильной флоры, ранее широко распространенные в пойме как производные ольшаников.

Результаты обследования растительных сообществ на геоботаническом профиле заповедника в 1937, 1965–1966, 1986 годах и наблюдения на постоянных площадках выявили общую для всего растительного покрова тенденцию: сокращение диапазонов таких экологических факторов как солевое богатство почвы и ее увлажнение (определение проводилось по шкалам Л.Г. Раменского (1956), т.е. тех характеристик экотопа, которые трансформируются средообразующей деятельностью растительности в процессе сукцессии (Утехин, 1971; Утехин и др., 1990; Стародубцева, 1997). Сокращение "ординационного поля" сообществ, т.е. их ареала в системе координат градиентов среды, наиболее ярко было выражено в период с 1937 г. по 1966 г. В дальнейшем темпы этого процесса значительно уменьшились. По-видимому, это связано с завершающими этапами демутации лесной растительности. Общее направление фитогенной трансформации характеристик экотопа (в данном случае – относительных оценок богатства и увлажнения почвы) в процессе сукцессии определяется тенденцией к некоторому усреднению, нивелированию условий развития растительности.

7.5. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморальных лесов и их связь с типами ландшафта и особенностями природопользования

Сукцессионные процессы в растительном покрове современных широколиственных лесов (включая леса лесостепи) с популяционных позиций подробно рассмотрены в нескольких сводках и монографиях (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Popadyouk et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000). Здесь приведены, в основном, новые данные, которые появились как в связи с уточнением представлений о сукцессиях в широколиственных лесах, так и в связи с новыми фактами.

7.5.1. Общая характеристика сукцессионных процессов в полосе неморальных лесов

Широколиственные леса Русской равнины, как и хвойно-широколиственные, преобразованы в результате сложного сочетания рубок разных типов и интенсивности, выжиганий, распашек, выпаса (см. раздел 2.3). На рисунках 7.31–7.33 показаны варианты преобразования этих лесов, когда действует один (рубки или выпас) или два близких по последствиям (распашка и выжигание) фактора. В качестве исходного варианта рассматриваются разновозрастные широколиственные леса с хорошо выраженной gap-мозаикой. Наличие в таких лесах окон и ВПК определяет присутствие в них (помимо трав из неморальной лесной группы) трав из неморальной и нитрофильной опушечных групп, которые названы высокотравьем. Леса, образованные первым после сплошной рубки поколением деревьев, состоят из широколиственных и мелколиственных видов деревьев и неморальных лесных трав, иногда с небольшой примесью опушечников из разных ЭЦГ. Такой вариант широколи-

Рис. 7.31. Основные варианты преобразований широколиственного неморально-высокотравного леса в результате сплошных рубок (при условии частичного сохранения подроста и травяного покрова) и восстановление исходного типа.

Рис. 7.32. Основные варианты преобразований широколиственного неморально-высокотравного леса в результате распашки или выжигания (на разных субстратах), последующих рубок и восстановление исходного типа.

ственных лесов возникает и на любых субстратах, если рубки не сопровождаются заметным нарушением напочвенного покрова и почв. Если это происходит, то формируются сукцессионные варианты, близкие к таковым при распашке или выжигании. Дальнейшие преобразования зависят от способа воздействия; введение заповедного режима позволяет восстановить исходное состояние (см. рис. 7.31), которое в современных условиях может соответствовать квазиклимаксовому, или диаспорическому субклимаксу.

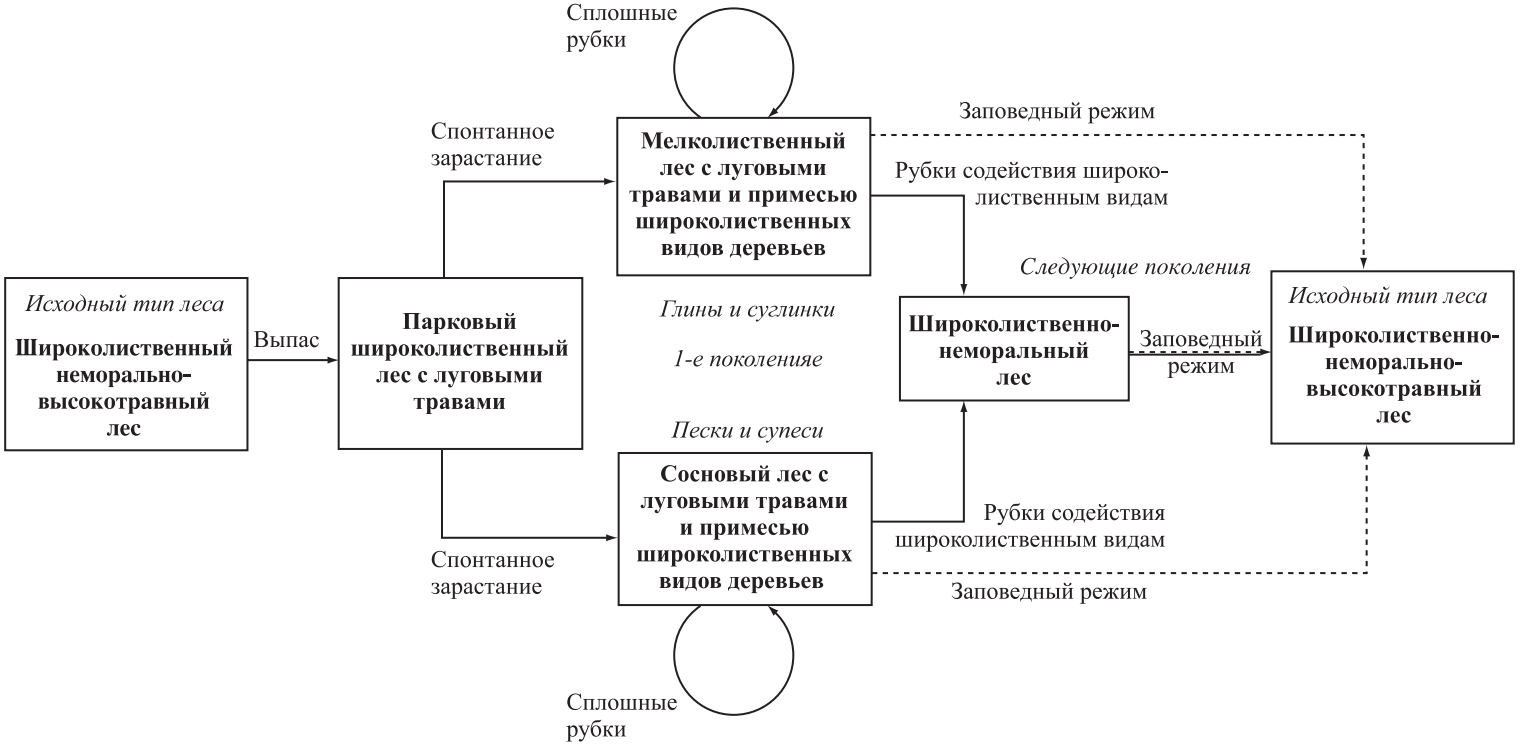


Рис. 7.33. Основные варианты преобразований широколиственного неморально-высокотравного леса в результате выпаса (на разных субстратах), спонтанного зарастания, последующих рубок и восстановление исходного типа.

Распашка или выжигание и выпас, в отличие от рубок без нарушения напочвенного покрова, приводят к существенно различным вариантам лесов первого или второго поколения (см. рис. 7.32, рис. 7.33). Дальнейшее спонтанное развитие, при условии свободного заноса семян основных ценозообразователей, через несколько поколений приходит к варианту, приближающемуся к исходному, однако на песчаных субстратах это происходит обычно медленнее, чем на суглинистых.

В конкретных условиях разные способы преобразования лесов могут осуществляться совместно (сплошные рубки в сочетании с огневой очисткой лесосек подобны верховым пожарам и пр.), интенсивность их может сильно варьировать и в результате возникает огромное число частных вариантов.

Особенности демографической структуры популяций широколиственных видов деревьев в лесах, сформированных после рубок

Для более детальной оценки направлений сукцессионных смен в современных широколиственных лесах, сформированных в результате рубок разного типа и посадок, в сообществах, представляющих основные ассоциации восточноевропейских широколиственных лесов, была оценена демографическая структура популяций всех видов деревьев (табл. 7.21). Пробные площади были специально подобраны в лесах, имеющих режим заповедников, заказников, памятников природы, генетических резерватов. По классификации Алексеева–Погребняка (Погребняк, 1955), эти участки относятся к типу свежих дубрав, где лесорастительные условия благоприятны для произрастания всех видов деревьев, присутствующих на данной территории.

Демографический анализ популяций всех видов деревьев дает возможность прогнозировать развитие и популяций, и ценозов в целом. Количественное участие видов в первом (g_2, g_3 и s особи деревьев первой величины) и втором подъярусах (g_1 особи деревьев первой величины и g_2, g_3 и s особи деревьев второй величины) яруса А определяет современную структуру ценозов и отражает ранее существовавшие возможности самоподдержания популяций или поддержания их искусственным путем. Количественное участие видов в ярусе В (v особи всех видов и g_1 особи деревьев второй величины) характеризуют направленность перестройки современного яруса А в ближайшем будущем вследствие замещения отмирающих старых деревьев более молодыми. Количественное участие видов деревьев в ярусе *С* (*im* и *j* особи всех видов) отражают влияние современной структуры ценоза на выживаемость молодого поколения, а также возможности заноса и приживаемости зачатков. По числу видов в ярусе А исследованные ценозы образуют две группы: 1) полидоминантные (№ 1, 2, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 17 в табл. 7.21); 2) моно- и олигодоминантные (№ 3, 6, 7, в табл. 7.21). Полидоминантные ценозы не одинаковы по соотношению видов в первом подъярусе яруса А (см. табл. 7.21). По уменьшению участия конкурентных видов (дуба, бука, ясеня) они образуют ряд из следующих сообществ: (№ 11, 12)–(№ 10, 15)–(№ 1, 2, 9)–(№ 5)–(№ 4, 13)–(№ 8)–(№ 17)–(№ 14, 16).

Таблица 7.21

Количественное участие видов деревьев разных онтогенетических состояний в составе ярусов и подъярусов широколиственных лесов

№ п/п	Ярусы и подъярусы				
	A_1	A_2	B	C_1	C_2
	g_2–g_3 (Д, Бк, Я, Лп, Ко, Яв, Б)	g_1 (Д, Бк, Я, Лп, Ко, Яв, Б) g_2–g_3 (Г, В, Кп, Гр, Яб, Кт)	v всех видов, g_1 (Г, В, Кп Гр, Яб, Кт)	im всех видов	j всех видов
1	4Я3Д2Яв1Бк ед.Ко	8Г2Бк ед.КоЯЯв	6Г2В1Ко1Я ед.ЯвБк	5Г3(Я+Яв)1Ко1В ед.Бк	3Я3Яв3(Г+В) ед.БкД
2	4Я3Д2Яв1Бк	8Г2Бк ед.Яв	6Г2В2Ко ед.Я	3Я3Г1Яв1В1(Ко+Бк)	6Яв2Я1Ко1(Бк+В+Бк+Г)
3	6Д4Бк	8Г2Бк	5Бк5Г ед.Лп.Ко	5Бк3Яв1Г1(Ко+Д)	8Г1Бк1Яв ед.ДКо
4	5Д2Ко2Яв1Лп	9Г1Д ед.ЯвКпВ	8Г1Ко1Яв ед.В	8Яв1Г1В ед.Ко	5Яв2Ко2Г1В ед.Д
5		4Д3Я2Лп1Ко ед.В	6Г2Ко1Кп1Я ед.КпЛпВ	9Г1Я ед.Я	7Г2Лп1(Ко+В) 1(Лп+В+Д)
6		10Г ед.КоКп	3Ко7Кп ед.ГЛпВ	9Кп1Ко ед.ГЛп	5Г3Кп2Ко ед.ЛпВ
7	10Ко	6Г2Ко2Кп	7Ко3Кп ед.Г	10Ко	10Ко ед.ГКпВ
8	1Д1Я6Лп2Ко	10Г ед.КпВЯКо	7Г3Кп ед. ЛпКоВЯ	4Ко4Кп1Г1Я ед.ВЛпД	6Ко3Я1Г ед.КпЛпВД
9	3Д5Я2Ко	8Г1Кп1В, ед.Я,Ко	4Г2Лп1Ко2 Кп1В ед.Я	3Ко3Кп2Г1Я1В ед.Лп	8Ко1Я1Кп ед.ДЛпВГ
10	7Д2Я1Ко	5Ко2Кп2В1Д+Я	6Кп2Ко2В ед.ДЯ	4Кп2Я2В2Ко ед.ДЛп	9Кп1(Я+Ко) ед.ДЛп
11	9Д1Я ед.Ко	7Кп2Яб1(Д+Ко+В+Я)	6Кп2Кт1Яб1(Я+Д+Ко)	4Кп3Ко1Я1Кт ед.ДГр	8Ко1(Лп+Д) 1(Б+Яб+Гр)
12	6Д4Я	5В4Кп1(Д+Я+Ко)	5Кп3В1Д1(Ко+Лп+Я)	5Я4Д1(Ко+Лп+В)	9Я1Д ед.КоЛпВ
13	5Ко3Д2Я	7Кп1Я1В1(Лп+Ко)	6Кп2В1Я1Ко	3Кп3Я2Ко2В ед.ДЛп	5Я2В1Ко1Кп1(Д+Лп)
14	9Лп1Ко ед.ДЯ	6В3Лп1(Ко+Я)	7Ко3Лп ед.ЯВ	9Ко1(Я+Лп+В)	9Ко1Я ед.Лп,В
15	9Д1(Я+Ко+Лп)	6В2Ко2(Лп+Кп+Я)	3Лп3Ко2В1Я	5Я3Кп2В ед.Д	5Кп4Ко1Я ед.ДВ
16	6Лп4Ко ед.ДЯ	6Ко3В1Лп ед.Я	6Я3В1(Ко+Лп)	5Я3Ко2В ед.ДЛп	10Ко ед.ЯВДЛп
17	5Ко4Лп1Д	6В4Лп ед.Ко	6Лп3Ко1В	6Ко3Лп2В	7В3Ко ед.Лп

Примечание. Количественное участие представлено в виде формулы древостоя каждого яруса и подъяруса, число особей каждого онтогенетического состояния оценено в баллах от 1 до 10, если доля участия меньше 1, то оно обозначено как единичное (ед.). Виды: Д – дуб черешчатый, Бк – бук лесной, Я – ясень обыкновенный, Яв – явор, Лп – липа сердцевидная, Ко – клен остролистный, Кп – клен полевой, Кт – клен татарский, Г – граб обыкновенный, В – вяз голый, Гр – груша обыкновенная, Яб – яблоня лесная; № 1–9 – сообщества ассоциации *Tilio–Carpinetum*, № 10–13, 15, 16 – *Aceri-campestris-Querceetum*, № 14 – *Aceri campestris-Tilietum*, № 17 – *Aegopodio-Tilietum*.

Разное количественное участие дуба и ясеня в ценозах с однотипными экологическими условиями делает правомерной его дигрессионную трактовку. Более того, во всех ценозах этого ряда самая молодая, возникшая после снятия антропогенного пресса, часть популяций (ярус С, второй подъярус) включает практически все виды, имеющиеся в первом подъярусе яруса А, но в другом количественном соотношении. Наиболее велика доля обильно и регулярно плодоносящих видов – клена остролистного и полевого, явора, ясеня, реже вяза. Наименьшее участие имеют виды с нерегулярным плодоношением или плохой приживаемостью всходов – дуб и липа, соответственно. Остальные виды занимают промежуточное положение. Соотношение видов, вышедших из затенения вторым подъярусом яруса С и достигших, наряду с высокими травами, первого подъяруса яруса С, уже иное. Из состава этого подъяруса в большинстве ценозов (исключение составляет ценоз № 12) дуб выпал полностью или сохранились лишь единичные экземпляры. Здесь преобладают клены, липа (за счет вегетативного возобновления), граб и ясень. Следует отметить, что подрост всех видов приурочен к более светлым участкам ценозов и имеет групповое размещение.

Количественное участие видов в ярусе В демонстрирует условия существования подроста на следующем этапе развития. Здесь преобладают относительно теневыносливые и быстрорастущие виды – граб, отчасти вяз, клены полевой и остролистный, а в некоторых сообществах (вне ареала граба) ясень и липа. Кроме граба и вяза, в ценозах ассоциации *Aegopodio-Tilietum, Aceri campestris-Tilietum* велика доля липы, в ассоциации *Aceri campestris-Quercetum* – кленов. Это связано со спецификой не только ценотических, но и эколого-флористических условий в ареале широколиственных лесов. Более четко, по сравнению с ярусом С, проявляется групповое размещение особей. Они произрастают лишь в окнах, где уровень освещенности не менее 5–10% полной.

Во втором ярусе ценозов, относящихся к ассоциации *Tilio-Carpinetum*, доминирует граб. Аномальная для полидоминантных широколиственных лесов монодоминантность второго яруса – следствие предшествовавших заповеданию многократных выборочных рубок, которые омолодили популяции граба (самая старая часть популяций граба представлена порослевыми деревьями и на 50–70 лет моложе деревьев первого яруса). В ближайшем будущем с распадом современного первого яруса полидоминантные ценозы превратятся в моно- или олигодоминантные.

Результат демографического анализа “типичных” широколиственных лесов позволяет сделать следующее заключение. Во втором ярусе ценозов, относящихся к ассоциациям *Aceri campestris-Quercetum, Aceri campestris-Tilietum, Aegopodio-Tilietum* (см. табл. 7.21), господство делят клены (полевой в западных, остролистный в восточных областях), вяз и липа. Все эти виды уступают первенство грабу в способности к травматическому порослеобразованию и не создают такого темного полога, как граб. В связи с этим второй ярус лесов вне ареала граба олиго- или полидоминантный, а в третьем ярусе возникают самые разные сочетания, главным образом, толерантных видов. Следовательно, после распада современного первого яруса поли- или олигодоминантность сохранится, но доминирующая роль дуба (и отчасти ясеня) будет утеряна.

I. *Конкурентные виды.* **Дуб черешчатый.** Ни в одном из изученных ценозов нет полночленных популяций дуба, причем они неполночленны как при семенном, так и при вегетативном способе самоподдержания. Среди взрослых особей господствуют старые и средневозрастные генеративные, среди молодых – проростки и ювенильные особи. В связи с большим светолюбием этого вида подавляющая часть особей отмирает в первые годы жизни, а сохранившиеся в наиболее освещенных местах (окна, возникшие при вывалах, санитарные рубки и т.д.) превращаются в торчки (квазисенильные особи, Смирнова и др., 1984). Судьба их различна: при образовании больших окон они могут достичь верхнего яруса, а при периодических небольших осветлениях длительно (до 100 лет и более) существуют в квазисенильном состоянии, составляя резерв популяции (Смирнова и др., 1984). Естественное вегетативное возобновление свойственно дубу в меньшей степени, чем другим видам широколиственных деревьев, поскольку спящие почки в возрасте 80–120 лет утрачивают способность к пробуждению (см. раздел 3.3). Следовательно, в современных широколиственных лесах, возникших после естественного зарастания вырубок, популяции дуба, по мере отмирания старых особей, неуклонно идут к регрессу. В этих условиях поддержание локальных популяций дуба возможно только искусственным путем в результате посадок после рубок и длительного ухода за возобновлением.

Ясень обыкновенный. В полидоминантных широколиственных ценозах у этого вида есть полночленные и неполночленные популяции. В возрастных спектрах чаще всего отсутствуют виргинильные и молодые генеративные особи или их недостаточно для самоподдержания популяций. Возрастные спектры популяций ясеня в сравнении с дубом более полночленные, что обусловлено большей теневыносливостью этого вида в раннем возрасте (Евстигнеев, 1988). К виргинильному состоянию теневыносливость ясеня снижается. В связи с этим только в тех сообществах, где есть достаточное количество окон, молодая часть популяций состоит из нормально развитых особей, в большинстве же ценозов она представлена квазисенильными особями, численность которых у ясеня все же значительно больше, чем у дуба. Несколько более устойчивое сохранение позиций ясеня в широколиственных лесах, сформированных рубками, определяется также его способностью к вегетативному размножению. Раннее пробуждение спящих почек (в конце имматурного – начале виргинильного состояния) при усыхании главной оси и более долгое сохранение ясенем во взрослом состоянии порослевой способности давало ему некоторые преимущества перед дубом при рубках. Введение заповедного режима в выровненных рубками полидоминантных лесах не позволяет рассчитывать на быстрое восстановление разновозрастных популяций ясеня из-за малой численности виргинильного подроста.

Бук лесной. Популяции бука как в Прикарпатье, так и в Закарпатье (Чистякова, Парпан, 1991; Восточноевропейские..., 1994; Рипа, 1997) полночленные и представлены особями, по преимуществу, семенного происхождения и нормальной жизненности. Исследования показали, что бук способен нормально возобновляться как в большинстве современных полидоминант-

ных ценозов, так и в чистых бучинах. В первую очередь, это объясняется его значительной теневыносливостью.

Таким образом, на примере дуба, ясеня, бука (видов, относительно близких по требовательности к почвенно-грунтовым условиям, но существенно различающихся по требовательности к свету) можно проследить прямую зависимость степени полночленности их популяций от теневыносливости и, следовательно, от способности образовывать резерв возобновления под сомкнутым пологом леса. Ведение лесного хозяйства способами, при которых сильно уменьшается пространственная неоднородность естественных насаждений и резко снижается освещенность под пологом леса приводит к ослаблению позиций светолюбивых видов и практически к полному выпадению таких конкурентно сильных видов, как дуб и ясень. Бук в силу значительной теневыносливости подроста устойчиво сохраняет свои позиции как в полидоминантных, так и в монодоминантных насаждениях. Такую устойчивость позиций красноречиво иллюстрируют возрастные спектры популяций бука, которые имеют наибольшее сходство с характерным спектром среди конкурентно сильных видов (Восточноевропейские..., 1994).

II. *Толерантные виды*. **Липа сердцевидная.** Семенная часть всех исследованных популяций неполночленная или особи семенного происхождения полностью отсутствуют. В ценозах с малым участием липы неполночленна даже вегетативная часть популяций, в остальных – она полночленная. Липа в равной степени способна к семенному и вегетативному возобновлению, но молодые особи семенного и вегетативного происхождения сильно различаются по требовательности к свету. Неполночленность семенной части популяций обусловлена значительным светолюбием подроста, большая часть которого погибает, а меньшая переходит в квазисенильное состояние под пологом современных широколиственных лесов. Помимо этого, для липы характерна малая реальная семенная продуктивность (Мушинская, 1977). В то же время у липы, по сравнению с остальными видами широколиственных деревьев, максимально развита способность к вегетативному размножению (Чистякова, 1978 а, б; 1982). Подрост вегетативного происхождения длительно сохраняется при сильном затенении благодаря большому резерву периодически просыпающихся спящих почек. Это и определяет возможность существования популяций липы в сомкнутых широколиственных лесах.

Клены: остролистный и явор. В исследованных ценозах популяции обоих видов, в основном, полночленные. Эта полночленность достигается, с одной стороны, за счет большой численности подроста семенного происхождения, а с другой – за счет присутствия практически в каждой популяции особей вегетативного происхождения. Полночленность в семенной части популяций обусловлена большой реальной семенной продуктивностью и ежегодным пополнением (см. раздел 3.3) при значительно большей, по сравнению с рассмотренными выше видами, теневыносливости (Евстигнеев, 1988). Способность к вегетативному возобновлению у кленов мало превышает таковую у ясеня (Чистякова, 1982), но и при этом образуется достаточный для самоподдержания популяций резерв особей.

Клен полевой. Популяции этого вида весьма своеобразны. Они могут быть полночленными в семенной и вегетативной частях или только в вегетативной части. В первом случае они подобны популяциям кленов ост-

ролистного и явора и отличаются лишь меньшим количественным участием особей семенного происхождения. Во втором случае они сходны с популяциями липы по полночленности спектров вегетативной части популяций и по незавершенности спектров семенной части популяций (есть только *p*, *j*, *im* особи). Это своеобразие популяций клена полевого объясняется тем, что по способности к вегетативному размножению он приближается к липе, а по способности к семенному размножению – к другим видам кленов.

Таким образом, большинство исследованных популяций липы и кленов – полночленные. Сопоставление их спектров с характерным спектром показывает, что наибольшее сходство с ним отмечено для случаев, когда сочетаются большая реальная продукция диаспор и большая теневыносливость подроста. Уменьшение любого из этих параметров приводит к неполночленности в семенной и (или) вегетативной частях популяции. Полночленность и высокая численность подроста в популяциях липы и кленов позволяют предположить, что по мере смены поколений их позиции в широколиственных лесах будут усиливаться, т.е. предшествующие заповеданию рубки искусственно увеличили роль толерантных видов и такое положение будет еще долго сохраняться в широколиственных лесах после прекращения их эксплуатации.

III. *Реактивные виды*. **Граб обыкновенный.** Во всех исследованных поли- и олигодоминантных широколиственных ценозах популяции граба полночленные, и в них представлено семенное и вегетативное потомство. В монодоминантных ценозах популяции граба прерывисто неполночленные как в семенной, так и в вегетативной части и состоят из *p*, *j*, иногда *im* и g_2, g_3 особей. В последнем случае неполночленность популяций граба обусловлена низкой освещенностью, которая обычно составляет менее 1% полной. Причина возникновения монодоминантных грабовых лесов – огромная способность этого вида образовывать травматическую пневую поросль в течение всей жизни (даже в сенильном состоянии). Эта способность наиболее полно реализуется при сплошных рубках полидоминантных широколиственных ценозов (Вальтер, 1968). По мере смыкания очередного порослевого поколения граба и образования верхнего яруса генеративными особями все отставшие в росте и развитии и более молодые особи погибают от недостатка света и образуются одноярусные ценозы. При отсутствии повреждений поросль возникает крайне редко и, по-видимому, монодоминантные насаждения не могут длительно существовать без искусственного периодического омолаживания популяции в результате рубок.

Вяз. Популяции вяза в исследованных поли- и олигодоминантных ценозах неполночленные: в них отсутствуют или находятся в минимуме генеративные, реже виргинильные особи. Только в одном из ценозов популяция вяза полночленная в вегетативной части. Своеобразная черта всех описанных популяций – отсутствие проростков и довольно часто ювенильных особей. Это объясняется, с одной стороны, нерегулярным плодоношением и приживанием проростков, что показывает распределение особей подроста по классам возраста, с другой – чрезвычайно быстрыми темпами роста и развития. Так, в питомнике в условиях свободного роста вяз достигает высоты 100–150 см и переходит в имматурное состояние в

первый вегетационный период. Накопление в подросте имматурных особей довольно большого абсолютного возраста и длительное существование торчков свидетельствуют о большой теневыносливости этого вида в раннем возрасте. Переходу *im* особей в v и g_1 состояния, видимо, препятствует резкое снижение их теневыносливости по мере взросления. Неполночленность популяций вяза в полидоминантных ценозах, особенно их незавершенность, является, в первую очередь, следствием вспышек "голландской болезни" на Украине в 30–40-е годы XX века, практически полностью уничтожившей взрослые особи (Погребняк, 1968). По всей вероятности, при отсутствии рубок и вспышек голландской болезни в полидоминантных ценозах популяции вяза способны значительно увеличить свою численность.

Таким образом, современные зональные широколиственные леса, которые рассматривают как эталонные и относят к ООПТ разных вариантов, на всей территории Восточной Европы представляют собой разные сукцессионные стадии восстановления лесов субклимаксового типа. Достижение этого состояния возможно при введении заповедного режима по прошествии нескольких поколений и формирования полноценной gap-мозаики. В тех лесных массивах, где в достаточном количестве имеются плодоносящие особи разных видов, возможно формирование полидоминантных широколиственных лесов без дуба. Там, где во всех ярусах господствуют теневыносливые толерантные виды (липы, клены), наиболее вероятно формирование олиго- и монодоминантных сообществ.

7.5.2. Сукцессионные процессы в растительном покрове зандровых местностей (на примере заповедника "Брянский лес" и окружающих территорий)

Заповедник "Брянский лес" расположен в Неруссо-Деснянском полесье, которое находится в бассейне среднего течения Десны (левый приток Днепра) в юго-восточной части Брянской области. Площадь заповедника 12 186 га. Неруссо-Деснянское полесье – это физико-географический район, который является составной частью пояса низменных равнин, протянувшихся на юге нечерноземной полосы через всю Русскую равнину от Польши до Предуралья. В западной части этого пояса расположено Припятско-Деснянское полесье, в пределах которого размещен исследуемый физико-географический район, в центральной части – Мещера и Верхне-Волжская низина, к востоку – цепь низин лесного Поволжья, Поветлужья и Вятско-Камского края.

Полесья расположены в понижениях рельефа дочетвертичных (древнеморских) пород. Они представляют собой крупные геоморфологические провинции, обусловленные геологической структурой Русской равнины. Территория полесий слагается породами различных геологических систем, начиная от древнейшей протерозойской до четвертичной. Существенное геоморфологическое и в целом ландшафтное значение имеют четвертичные породы, залегающие в полесьях сплошным покровом. Мощность этих отложений достигает обычно несколько десятков мет-

ров, но иногда превышает 100 м. Дочетвертичные меловые карбонатные отложения подстилают четвертичные породы и оказывают влияние на ландшафт лишь в тех участках полесий, где залегают довольно близко от поверхности (Абатуров, 1968).

В строении четвертичной толщи преобладают водноледниковые и ледниковые породы, связанные с древними оледенениями Русской равнины. В эпоху максимального (днепровского) оледенения ледник распространялся на все полесья и оставил в них горизонт валунных суглинков донной морены. При отступлении днепровского ледника полесские низины покрывались талыми ледниковыми водами и заполнялись песчаными наносами. С московским оледенением связаны весьма значительные изменения в рельефе полесских низин. Последние явились ареной деятельности талых ледниковых вод, распространявшихся по всей территории полесий и отложивших здесь массу песчаного материала. Ко времени этого оледенения относится формирование вторых надпойменных террас многих полесских рек. Граница более позднего, валдайского, оледенения находилась севернее пояса полесий. Во время этого оледенения происходило формирование аллювия первых надпойменных террас рек полесий. От этого периода полесские низины унаследовали массу озер и болот (Абатуров, 1968).

Для внепойменной части полесий характерно сочетание разнообразных местностей, которые отличаются друг от друга гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород: так, в Неруссо-Деснянском Полесье выделяются песчаные местности I и II террас, супесчаные местности III террасы, песчаные зандровые и суглинистые моренно-зандровые местности, а также местности с близким залеганием карбонатных пород (Евстигнеев, 2000). Эти местности различаются также особенностями восстановительных смен. Рассмотрим эти особенности.

Зандровые местности представляют собой песчаные волнисто-западинные приводораздельные равнины с абсолютными высотами 155–175 м. Относительные превышения рельефа обычно составляют 1–3 м, реже встречаются гривы с превышением до 5 м. Для зандров характерен мозаично-пятнистый рисунок ландшафта, обусловленный обилием западин и котловин. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 10–15 м. Уровень поверхности грунтовых вод 1,0–3,5 м. Почвы зандровых местностей характеризуется минимальным богатством и высокой кислотностью (Евстигнеев и др., 1999). На долю зандровых песчаных местностей приходится 33% территории заповедника. Это составляет 4022,6 га (табл. 7.22).

Судя по материалам Брянского областного архива (фонд 554) и Российского государственного архива древних актов (фонд 1356), по лесотаксационным картам разного времени (1960 и 1989 г.), а также по литературным источникам (Военно-статистическое..., 1852; Рудзский, 1899), на водоразделах Неруссо-Деснянского полесья с давних времен проводились рубки различных видов, а также часто случались пожары, провоцируемые человеком. Палы использовались для расчистки сенокосных лугов внутри лесного массива, а также для уничтожения послерубочных остатков на лесосеках. Огонь нередко, распространяясь бесконтрольно, беспощадно уничтожал лесную растительность на больших площадях.

Таблица 7.22

Распределение площадей сообществ заповедника "Брянский лес", принадлежащих разным ассоциациям, на территории зандровых местностей

Ассоциации флористической классификации	Площадь	
	га	%
Леса и древесно-кустарниковые болота		
Molinio-Pinetum Mat. (1973) 1981	2422,2	60,21
Peucedano-Pinetum Mat. 1962	846,7	21,05
Pino-Ledetum palustris Tux. 1955	341,2	8,48
Querco roboris-Pinetum Mat., 1981	163,5	4,06
Sphagnetum betulo-caricosum (Kaks 1915) Botch et Smagin 1993	132,1	3,28
Tilio-Carpinetum Tracz. 1962	49,5	1,23
Carici elongatae-Alnetum Koch 1926	19,8	0,49
Ledo-Sphagnetum magelanici Sukopp 1959	14,0	0,35
Sphagno squarrosi-Alnetum Sol.-Górn. 1975	10,8	0,27
Frangulo-Salicetum cinereae Br.-Bl. et Denis 1926	2,2	0,05
Climacio-Betuletum pubescentis Fedotov 1999	1,2	0,03
Луга и болота		
Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatae Fedotov 1999	7,6	0,19
Caricetum lasiocarpae Koch 1926	3,4	0,08
Caricetum vesicariae Br.-Bl. et Denis 1926	3,2	0,08
Caricetum cespitosae Palczynski 1975	2,1	0,05
Poa angustifolia-Calamagrostis epigeios	2,0	0,05
Circaeo-Alnetum Oberd. 1953	0,9	0,02
Caricetum rostratae Rübel 1912	0,2	0,00
Всего	**4022,6**	**100,00**

Частые пожары и вырубки – это основные факторы преобразования неморальных лесов зонального типа в сообщества бореального типа на большей территории зандровых местностей. Так, в настоящее время бореальные леса на повышенных участках представлены сосняками-зеленомошниками, на склонах – сосняками-долгомошниками, а в западинах – сосняками сфагновыми. В первом случае ценозы относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum*, во втором – к *Molinio-Pinetum* (Морозова, 1999), а в третьем – к *Pino-Ledetum palustris* (см. табл. 7.22). Фрагменты елово-широколиственных лесов неморального состава сохранились только по бортам небольших речек и ручьев (рис. 7.34). Эти сообщества принадлежат к ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Долины малых водотоков, отличаясь повышенной влажностью и слабой горимостью, служат убежищами для неморальных видов, которые поставляют диаспоры для восстановления растительности на водоразделах. В заповеднике расстояния между малыми водотоками с пристанищами неморальных видов составляет от 500 до 1500 м.

Абсолютное господство сосны в древостое, а мхов в напочвенном покрове, 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 стал недоступен для поселения большинства высших сосудистых растений с высокой требовательностью к

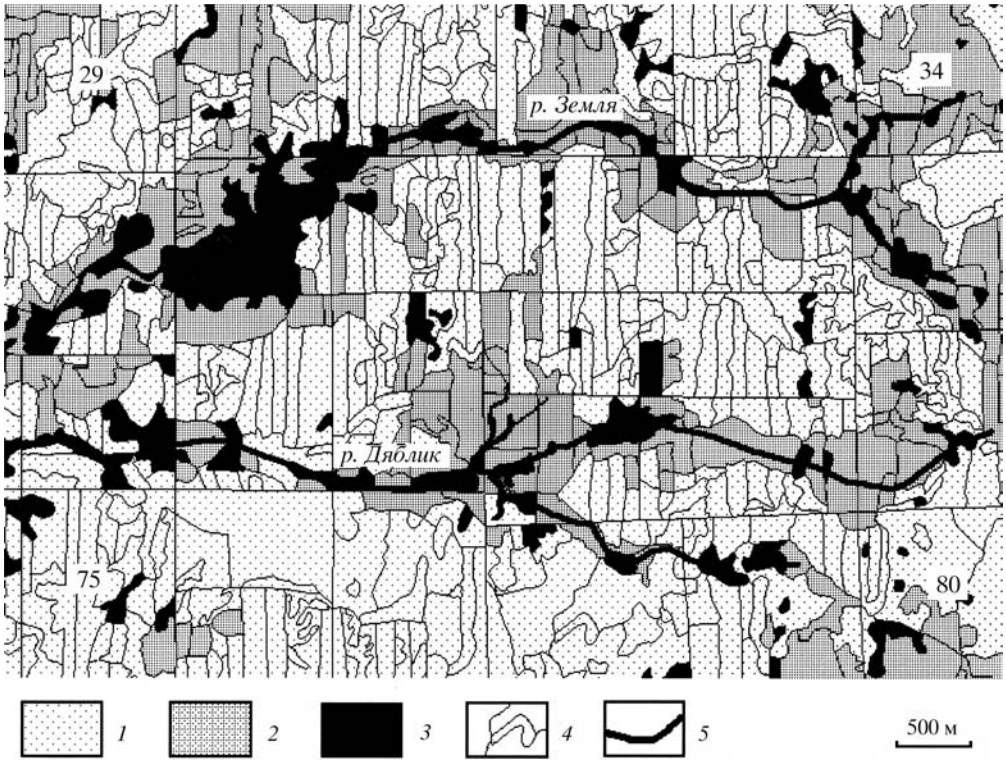


Рис. 7.34. Фрагмент лесной растительности в междуречье малых рек Земля и Дяблик. Заповедник "Брянский лес".

Обозначения: *1* – бореальная растительность зандровых местностей, *2* – неморальная растительность долин малых рек, *3* – черноольховая растительность в поймах малых рек и их притоков; *4* – границы лесохозяйственных выделов; *5* – русло реки. Цифры на карте – номера лесохозяйственных кварталов.

богатству почвы; на этих экотопах сохранились только мохообразные, терпимые к бедности субстрата. Во-вторых, в лесопосадки на песках, согласно циркулярам Лесного департамента XIX века, активно вводится сосна (Цветков, 1957). Олиготрофные свойства сосны (Санников, 1992) оказались полезными в современную эпоху при ее разведении на больших песчаных площадях.

Постпирогенные восстановительные смены растительности рассмотрим на примере сосняков, которые преобладают на территории зандровых местностей. Здесь можно найти участки, где в разное время прекратилось воздействие пожаров. Это позволяет выяснить направления восстановительных смен и оценить изменения видового разнообразия при демутациях. Пространственная структура послепожарных сосняков определяется волнисто-западинным мезорельефом. Считается, что эта скульптура на слоистых и безвалунных песках образована текущими водами (Абатуров, 1968). В рельефе зандровых местностей выделяются повышенные участки, пологие склоны и заболоченные понижения. Сообщества этих местообитаний различаются видовым составом и характером его изменения при демутациях.

Этим местообитаниям свойственны бедные сухие дерново-подзолистые песчаные почвы с глубиной грунтовых вод до 1,5–2,5 м. Период жизни сосняков на повышенных участках можно подразделить на четыре этапа.

Этап 1П: Сосняк-зеленомошник – *Peucedano-Pinetum* (рис. 7.35). На территории заповедника эти сообщества представлены, в основном, *v* и g_1 культурами сосны (20–40 лет), которые неоднократно испытали влияние низовых пожаров. Из-за частого истребления огнем подрост древесных растений выражен слабо – покрытие меньше 5%. Он состоит из березы бородавчатой, дуба, крушины и рябины. В первые годы после низового пожара эти растения исключительно представлены *im* особями порослевого происхождения. Иногда встречаются *v* деревья дуба и березы, которые благодаря толстой коре пережили низовой пожар, сохранив камбий в основании ствола.

В сообществе изредка появляются *j–im* семенные особи дуба и ели. Желуди заносятся сойкой и кедровкой, а крылатки ели – ветром или дятлами. Птицы, таская шишки в "кузницу", рассеивают часть семян. Радиус возобновления дуба вокруг семенников составляет 450 м, а ели – 1000 м (Левина, 1987). Однако случающиеся низовые пожары уничтожают эти сеянцы.

Частые низовые пожары определяют господство в напочвенном покрове синузии мхов. Здесь абсолютное доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, их покрытие достигает 90–100%. Эти виды благодаря обильному спороношению первыми осваивают обнаженный субстрат, возникающий при пожарах. Быстрое формированием покрова обеспечивается и тем, что отдельные дерновинки мхов сохраняются на участках, не затронутых огнем. Огонь устраняет инвазии трав и кустарничков: их покрытые – не более 10%, а видовая насыщенность – 11 видов на 100м^2. Сохранились только единичные растения бореальной и боровой групп: у *Calamagrostis epigeios* почки возобновления защищены от пламени слоем земли, у дерновинной *Festuca ovina* – влагалищными листьями; небольшие участки подстилки, не затронутые палом, содержат всхожие семена *Calluna vulgaris, Melampyrum pratense* и *Solidago virgaurea,* а также фрагменты жизнеспособных корневищ *Peucedanum oreoselinum, Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*.

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо кустарничкам для формирования сомкнутого покрова. В сосняках-зеленомошниках расстояние между сохранившимися парциальными кустами брусники и черники составляет 5–10 м, а средний ежегодный прирост корневищ этих видов – 10–20 см (Серебряков, 1962). В этом случае кустарнички полностью сомкнутся за 15–25 лет. Однако повторяющиеся низовые пожары задерживают развитие кустарничковой синузии на долгое время: так, в пределах зандровых местностей встречаются сосняки-зеленомошники 120-летнего возраста.

Этапы 2Па и 2Пб: Сосняк бруснично-зеленомошный с дубом и Сосняк чернично-зеленомошный с дубом – *Peucedano-Pinetum* (см. рис. 7.35). Первый вариант сообществ развивается на вершинах песчаных грив, а второй – ближе к склоновым поверхностям. Верхний ярус, как правило, представлен g_1 и g_2 соснами. Отсутствие низовых пожаров в течение 25–50 лет определяет следующие преобразования в сообществе.

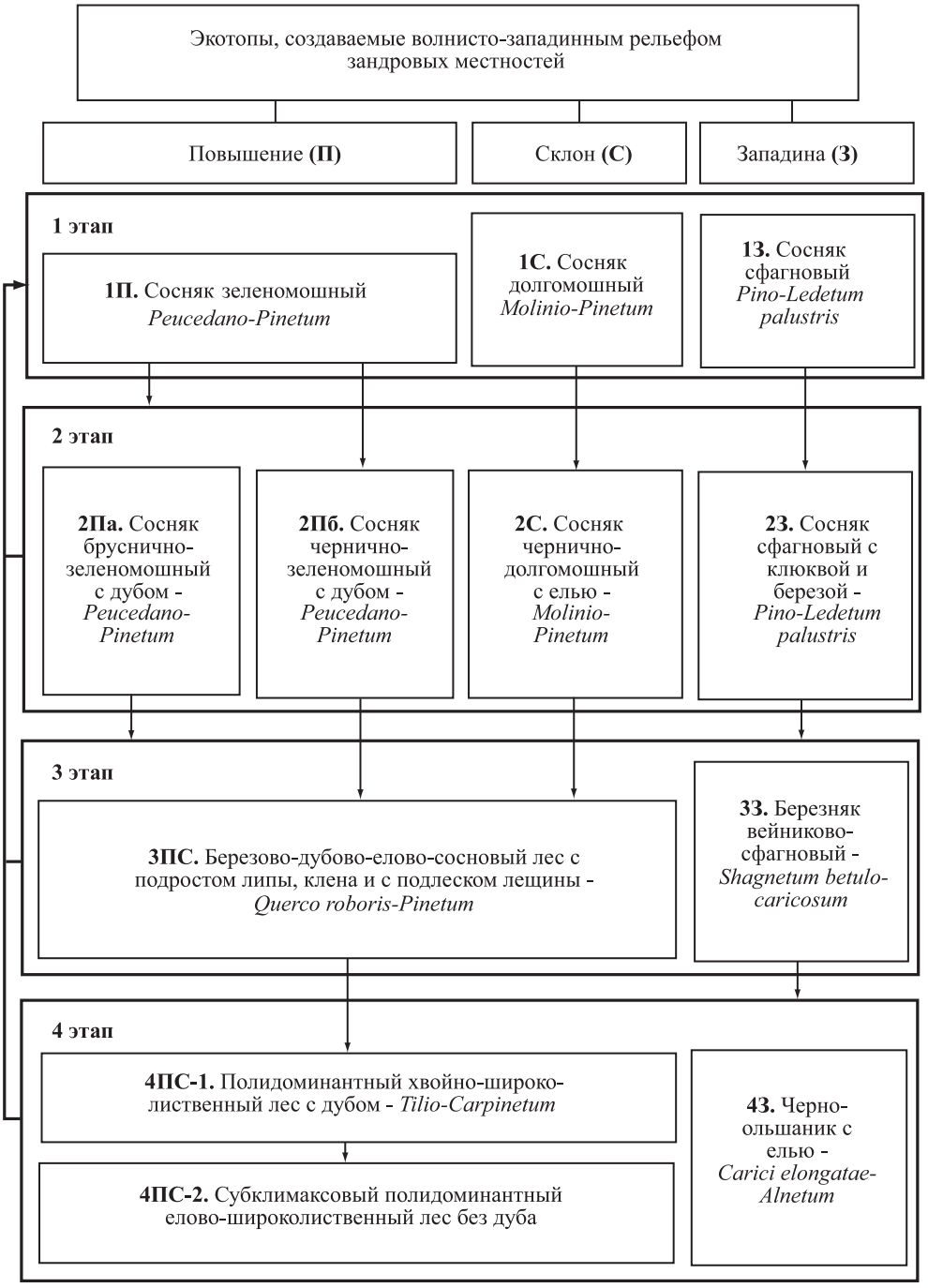


Рис. 7.35. Направления циклического развития сосняков по элементам мезорельефа зандровых местностей.

Тонкие стрелки – направления развития сообществ, определяемые внедрением древесных растений. Жирные стрелки – преобразования сообществ при пожарах и рубках с последующей посадкой сосны. Курсивом даны названия сообществ по флористической классификации, прямым – по доминантной классификации.

Во-первых, появляется ярус подроста с сомкнутостью 10–15%. В его составе, помимо дуба, березы, рябины и крушины, появляется ель. В популяциях березы большая часть особей достигает g_1 состояния, в популяциях дуба, ели – v состояния. В популяциях крушины и рябины численность *j* и *im* особей возрастает в 10–30 раз; такое резкое увеличение плотности связано с вегетативным разрастанием особей и с поступлением семян из окружающих сообществ; виргинильные и молодые генеративные деревья – это удобные присады для дроздов, дятлов, кедровок, свиристелей, соек и других птиц, которые активно распространяют семена рябины и крушины (Кошкина, 1956; Левина, 1957; Аверин и др., 1971). Наблюдения показали, что семенной подрост этих видов попадается в 700–800 м от ближайших семенников.

Во-вторых, в напочвенном покрове уменьшается покрытие синузии мхов (до 30–50 %) и увеличивается покрытие синузий кустарничков и трав – до 60–80%. Среди кустарничков представлены, в основном, брусника и черника. Покров из ксероморфной брусники обычно развивается на вершинах песчаных грив, а из мезоморфной черники – ближе к склоновым поверхностям. Относительно быстрое формирование яруса кустарничков определяется тремя обстоятельствами: 1) низкой требовательностью видов к богатству субстрата (Цыганов, 1983); 2) быстрым вегетативным разрастанием особей; 3) заносом семян с окружающих территорий. Семена брусники и черники разносят представители птиц (тетеревиные, дятловые, вьюрковые) и животных (псовые, медвежьи, куньи, оленьи) (Семенов-Тян-Шанский, 1938, 1960; Мертц, 1951; Кириков, 1952; Новиков, 1956). Замечено, что особи брусники и черники семенного происхождения появляются в 300–400 м от плодоносящих растений.

Одновременно с семенами кустарничков заносятся диаспоры опушечно-неморальных и сухолуговых видов трав: *Geranium sanguineum, Polygonatum odoratum, Koeleria grandis, Silene nutans, Veronica incana*. В травяном покрове можно найти единичные растения неморальной группы: *Convallaria majalis, Glechoma hederacea, Lathyrus vernus, Melica nutans и Viola canina.* Парнокопытные кормятся растениями перечисленных видов (Калецкий, 1965; Тимофеева, 1965) и, соответственно, разносят их зачатки. Семена купены и чины перемещаются и запасаются мышевидными грызунами, а ландыша – еще и сойкой (Холодный, 1949; Левина, 1957). В результате видовая насыщенность кустарничковой и травянистой синузий возрастает в три раза: на 100-метровой площадке насчитывается 32 вида (табл. 7.23).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо подросту дуба и ели для формирования сомкнутого полога над ярусом кустарничков, и соответствует продолжительности их v онтогенетического состояния – 40–50 лет.

Этап 3П: Березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и с подлеском лещины. Этап знаменуется преобразованием сосняков ассоциации *Peucedano-Pinetum* в сообщества ассоциации *Querco roboris-Pinetum* (см. рис. 7.35). Верхний ярус представлен в основном g_2 деревьями сосны и березы. Сомкнутость второго древесного яруса – 60–80%. У подроста дуба и ели максимум численности приходится на v и g_1 онтогенетические состояния. Затеняющий ярус из дуба, ели и березы создает благоприятные условия для приживания всходов клена, липы, осины и яблони. К моменту исследования попу-

ляции этих видов были представлены *j–v* особями. Синузия кустарников пополняется лещиной и бересклетом бородавчатым. Лещина успевает сформировать подлесок высокой сомкнутости, состоящий из *g* особей. В эти сообщества зачатки деревьев и кустарников заносятся животными из рефугиумов елово-широколиственных лесов, расположенных по долинам малых рек: семена клена и липы растаскиваются и запасаются поползнями и гаичками (Нечаев, 2001), лещины – сойками и кедровками (Формозов, 1976), семена бересклета поедаются и разносятся славками, дроздами, зарянками (Аверин и др., 1971), а яблони – кабанами, лосями, оленями, медведями, лисицами, барсуками, куницами (Калецкий, 1965; Новиков, 1962; Самарский, Бойко, 1969; Медведи..., 1993). Изучение возобновления древесных видов показало, что отдельные всходы липы и лещины появляются в 200 м от материнских растений, клена и бересклета – в 260 м, а яблони – в 750 м.

Увеличение сомкнутости верхних ярусов определяет следующие изменения в напочвенном покрове:

1) практически полностью исчезают синузии мхов и кустарничков; 2) видовая насыщенность напочвенного покрова составляет 22 вида; 3) доминирование в синузии трав переходит к неморальной группе.

Однако еще сохраняется высокое проективное покрытие бореальных, боровых и опушечно-неморальных растений (см. табл. 7.23). Среди неморальных видов появляются *Aegopodium podagraria, Asarum europaeum, Carex pilosa, Stellaria holostea* и *Viola mirabilis*. Приживание этих видов в сообществе сопряжено с затенением, которое формирует ярус подроста. Наблюдения показали, что семенные особи сныти, осоки и звездчатки появляются в 200–300 м от плодоносящих растений, которые сохранились в рефугиумах неморальной флоры. На такое расстояние семена заносятся, в основном, парнокопытными, которые за промежуток времени между очередными дефекалиями могут удалиться на расстояние от 80 до 600 м (Дунин, 1981; Казьмин, Смирнов, 1992).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо дубу и ели для выхода в верхний ярус, и обусловлена продолжительностью их g_1 состояния (30–50 лет).

Этап 4П: Полидоминантный елово-широколиственный лес с дубом. При длительном отсутствии пожаров (120 и более лет) восстановительные смены приводят к образованию полидоминантного хвойно-широколиственного сообщества ассоциации *Tilio-Carpinetum** (см. рис. 7.35). В этих ценозах разреживается сосновый полог, а дуб, ель и березы выходят в верхний ярус. На месте гибели старых деревьев появляются “окна”. В таких сообществах формируются полночленные популяции у древесных растений, которые первыми внедрились в послепожарные сосняки. Одновременно здесь появляется подрост черемухи и калины, вяза и ясеня.

Плоды черемухи и калины заносятся разнообразными птицами и млекопитающими (Левина, 1957; Смирнов, 1986; Нечаев, 2001). Благодаря эндозоохории всходы этих видов обнаруживаются в 800–900 м от плодоносящих особей. Семенами вяза питаются рябчик, поползень, зеленушка и скворец, а ясеня – вьюрок, чиж, снегирь, поползень, дубонос и чечевица (Нечаев, 2001).

---

* Автор принимает широкую трактовку этой ассоциации.

Таблица 7.23

Характеристика разнообразия травянистой и кустарничковой синузий на разных этапах восстановления сообществ по разным элементам мезорельефа. Зандровые местности заповедника "Брянский лес"

Показатели разнообразия	1 этап			2 этап			3 этап			4 этап		
	Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина
Среднее число видов на 100 м^2	11	11	5	32	10	6	22	21	7	23	28	22
Диапазон числа видов	6–20	7–16	3–7	26–42	5–17	6–7	14–28	13–28	5–9	18–30	20–35	19–26
Число видов на 10 площадках	32	32	13	67	31	14	44	49	22	51	70	40
Проективное покрытие (%) и число (в скобках) видов разных эколого-ценотических групп*												
Бореальная и боровая	85 (20)	81 (13)	5 (4)	49 (22)	91 (11)	1 (5)	34 (15)	34 (13)	1 (2)	4 (7)	2 (13)	9 (7)
Неморальная лесная	10 (4)	>1 (1)	–	14 (7)	>1 (1)	–	47 (15)	44 (22)	–	92 (36)	87 (39)	3 (2)
Неморальная опушечная	2 (1)	>1 (1)	–	26 (12)	>1 (1)	–	17 (6)	14 (2)	–	>1 (1)	1 (2)	2 (1)
Черноольховая лесная	–	>1 (1)	>1 (1)	–	–	–	–	1 (2)	>1 (1)	5 (4)	10 (9)	18 (8)
Черноольховая опушечная	–	>1 (1)	–	–	>1 (4)	–	>1 (1)	>1 (1)	–	>1 (1)	>1 (2)	2 (3)
Олиготрофно-болотная	–	11 (6)	71 (6)	–	7 (5)	94 (6)	–	>1 (1)	56 (4)	–	–	2 (1)
Прибрежно-водная	–	7 (1)	9 (1)	>1 (1)	–	4 (1)	–	–	12 (1)	–	–	12 (1)
Влажнолуговая	>1 (1)	>1 (3)	–	2 (4)	1 (4)	–	1 (2)	2 (1)	–	>1 (1)	>1 (2)	–
Мезотрофно-болотная	–	1 (5)	15 (1)	–	1 (5)	1 (2)	>1 (2)	5 (5)	32 (14)	>1 (1)	>1 (2)	52 (16)
Сухолуговая	3 (6)	–	–	10 (21)	–	–	1 (2)	>1 (2)	–	–	>1 (2)	–
Внутриводная	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	>1 (1)

* В разделах 7.5.2–7.5.3 эколого-ценотические группы даны по Евстигнееву и др., 1999.

Однако активно растаскивает и запасает семена только поползень, остальные птицы, в основном, разрушают семена. Изучая возобновление, было установлено, что молодые растения ясеня способны появляться в 250 м от плодоносящих особей, а вяза – в 150 м. Радиусы разноса семян ильма и ясеня сопоставимы с дальностью диссеминации клена и липы, а черемухи и калины – значительно превышают ее. Это свидетельствует о том, что расселение особей еще не обеспечивает их приживание. Ясень, вяз, черемуха и калина – мегатрофы (Погребняк, 1968). Подходящие почвенные условия для этих видов создаются в лесах на поздних этапах сукцессии: по мере формирования популяционного потока древесных растений в почвенном покрове создается сложная мозаика ветровально-почвенных комплексов и формируется рисунок со следами разновозрастных вывалов и системой корневых ходов (ризотектоникой). Вывальная мозаика и ризотектоника, сформированные предшествующим поколением леса, используется корнями молодых деревьев для глубинного разрастания. Исследования почвоведов показали, что вывальная мозаика и ризотектоника увеличивают емкость каналов миграции растворенных веществ, способствуют накоплению почвенной органики, сохраняют длительное время влагу и усиливают вертикальное перераспределение веществ мезофауной (Ремезов, Погребняк, 1965). Все это создает условия для поселения видов с высокой требовательностью к богатству почвы.

Теневая среда и повышенное почвенное плодородие определяют абсолютное доминирование в травяном покрове видов неморальной группы. Их сомкнутость достигает 90–100%. Видовая насыщенность синузии трав остается на прежнем уровне (см. табл. 7.23). Среди неморальных растений можно встретить *Dentaria bulbifera, Dryopteris expansa, Festuca altissima, Lathraea squamaria, Listera ovata*.

Длительность этапа соответствует продолжительности g_2 и g_3 состояний дуба (230–250 лет). После этого срока дуб, из-за слабой теневыносливости (Евстигнеев, 1994), выпадает из сообщества, и формируются елово-широколиственные леса без дуба (см. рис. 7.35, этап 4ПС-2).

Растительность пологих склонов

Для этих экотопов свойственны бедные дерново-подзолистые глееватые песчаные почвы с переменным избыточным увлажнением. Иногда почвы перекрыты небольшим слоем торфа – до 10 см. В середине лета грунтовые воды не опускаются ниже 20–70 см. В развитии послепожарных сообществ выделяются по четыре этапа.

Этап 1С: Сосняк-долгомошник – *Molinio-Pinetum* (см. рис. 7.35). Ярус древостоя состоит из v и g_1 сосен. В большинстве случае возраст сосен 20–40 лет. В подросте и подлеске встречаются единичные порослевые особи березы пушистой, ивы пепельной и крушины. В напочвенном покрове господствует синузия мхов (покрытие 90–100%), в которой преобладает *Polytrichum commune*. Ковер из кукушкина льна не препятствует возобновлению ели: регулярно встречаются *j* и *im* особи. Видовая насыщенность синузий трав и кустарничков небольшая. Они представлены единичными особями видов бореальной (*Vaccinium myrtillus, Trientalis europaea* и др.) и сфагновой (олиготрофной) группы – *Carex globularis, Ledum palustre, Vaccinium uliginosum.*

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо чернике для формирования сомкнутого покрова. При вегетативном разрастании сохранившихся парциальных образований черники сомкнутый покров может сформироваться за 15–20 лет.

Этап 2С: Сосняк чернично-долгомошный с елью – *Molinio-Pinetum* (см. рис. 7.35). Древостой сформирован g_1 и g_2 соснами с возрастом от 40 до 60 лет. В подросте появляется *v* ель и *im* дуб. В напочвенном покрове доминирование переходит к *Vaccinium myrtillus*, а в светлых рединах – к *Molinia caerulea*. Они образуют плотные заросли и препятствуют внедрению новых видов: видовая насыщенность кустарничковой и травянистой синузий характеризуется минимальными значениями, и здесь по-прежнему представлены растения бореальной и сфагновой (олиготрофной) групп (см. табл. 7.23).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо подросту ели и дуба для формирования сомкнутого полога над ярусом кустарничков; она равняется продолжительности их *v* онтогенетического состояния (40–50 лет).

Этап 3С: Березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и с подлеском лещины (см. рис. 7.35). На этом этапе сосняки ассоциации *Molinio-Pinetum* преобразуются в ценозы ассоциации *Querco roboris-Pinetum*. Верхний ярус представлен g_2 соснами и березами, а также g_1 елями и дубами. Возраст сосен – от 60 до 120 лет. В подросте появляются липа, клен остролистный, яблоня и осина, а в подлеске – лещина, бересклет бородавчатый и калина. Сомкнутость подроста и подлеска – 80%. Это определяет следующие изменения в напочвенном покрове:

1) синузия мхов становятся фрагментарной;

2) разрушаются плотные заросли черники и молинии;

3) видовая насыщенность синузии трав возрастает в два раза и составляет 21 вид на 100 м^2;

4) доминирование переходит от бореальной группы к неморальной и опушечно-неморальной (см. табл. 7.23).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо дубу и ели для выхода в верхний ярус, и обусловлена продолжительностью их g_1 состояния (30–50 лет). Начиная с третьего этапа, сообщества повышенных и склоновых частей становятся похожими друг на друга. Свидетельство тому близкий видовой состав древесной и кустарниковой синузий, а также сходные соотношения в покрытии видов разных групп.

Этап 4С: Полидоминантный елово-широколиственный лес с дубом – *Tilio-Carpinetum*. При отсутствии пожаров более 120 лет сообщества ассоциации *Querco roboris-Pinetum* сменяются ценозами ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Верхний ярус этих сообществ сформирован g_3 сосной и березой, g_2 елью и дубом, а также g_1 липой и кленом. В подросте и подлеске появляются ясень, вяз и свидина кроваво-красная. Семена свидины могут заноситься рябчиками, свиристелями, мухоловками, горихвостками, дроздами, дубоносами и снегирями (Нечаев, 2001).

В синузии трав проективное покрытие неморальных растений составляет 87%, а видовая насыщенность характеризуется наибольшими значениями (см. табл. 7.23). Это определяется следующими обстоятельствами:

1) с возрастом сообщества усиливается его привлекательность для птиц, разносящих семена: появляются дополнительные места для укрытия и гнездования в виде "окон", заросших подростом, и дупел на старых деревьях;

2) плодоносящие дубы привлекают кабанов, порои которых – благоприятный субстрат для приживания однолетников: *Polygonum dumetorum, Alliaria petiolata, Galeopsis bifida, Geranium robertianum* и *Moehringia trinervia;*

3) формируется валеж, на котором селятся *Solanum dulcamara, Athyrium filix-femina, Dryopteris filix-mas* и *Epilobium palustre;*

4) улучшение почвенных условий, видимо, создает предпосылки для появления в сообществе анемохорных растений с мелкими диаспорами: *Botrychium virginianum, Huperzia selago, Gymnocarpium dryopteris, Dryopteris expansa, Listera ovata, Platanthera chlorantha* и *Corallorhiza trifida.*

Длительность этапа соответствует продолжительности g_2 и g_3 состояний дуба и ели (230–250 лет). После этого срока дуб полностью выпадает из елово-широколиственного леса.

Растительность заболоченных понижений

Для западин (понижений) зандровых местностей характерны болотистые торфянистые почвы с застойным увлажнением мягкими грунтовыми водами. Глубина торфа – до 50 см. Площадь большинства западин варьирует от 400 до 2500 м^2. Известно, что Неруссо-Деснянское полесье относится к зоне неустойчивого увлажнения (Федотов, 1999). При этих климатических условиях в таких небольших понижениях олиготрофный путь развития сообществ обычно не реализуется, и здесь формируется мезотрофная и эвтрофная растительность. На 100 га зандровых местностей насчитывается от 10 до 25 таких понижений. Период восстановления растительности в западинах можно поделить на четыре этапа.

Этап 1З: Сосняк пушицево-сфагновый – *Pino-Ledetum palustris* (см. рис. 7.35). Древесный ярус представлен v и g_1 деревьями сосны, а ярус подроста – единичными *im* особями березы пушистой порослевого происхождения и *j* особями семенного происхождения. Кустарниковая синузия отсутствует. В напочвенном покрове доминируют мезоолиготрофные виды мхов (*Sphagnum fallax, S. flexuosum* и др.) и травы, относящиеся к сфагновой группе – *Eriophorum vaginatum* и *Carex lasiocarpa.* Покрытие трав составляет от 20 до 100%. Видовая насыщенность синузии трав минимальна – 5 видов сосудистых растений на 100 м^2 (см. табл. 7.23).

Длительность этапа соответствует продолжительности j–v онтогенетических состояний березы пушистой (20–30 лет). За это время береза может сформировать ярус подроста.

Этап 2З: Сосняк сфагновый с клюквой и березой – *Pino-Ledetum palustris* (рис. 6.4, *2*). Древостой сформирован g_1 и g_2 деревьями сосны. Береза пушистая создает ярус подроста сомкнутостью до 20%. Он представлен *im* – g_1 особями. В этих сообществах увеличивается покрытие кустарничка *Oxycoccus palustris,* появляются кустарники – *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum.* Семена этих видов могут заносить тетеревиные и млекопитающие (Семенов-Тян-Шанский, 1938; Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951). По краям западин формируются единичные куртины *Calamagrostis canescens* и *Salix cinerea*.

Длительность этапа соответствует продолжительности g_1 состояния березы пушистой – 20–30 лет. За этот промежуток времени береза может выйти в ярус древостоя.

Этап 3З: Березняк вейниково-сфагновый. При отсутствии пожаров в течение 60 лет и более сообщества ассоциации *Pino-Ledetum palustris* преобразуются в ценозы ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* (см. рис. 7.35). К этому времени большая часть особей в популяции березы пушистой достигают g_2 и g_3 состояния, а особи в популяциях сосны – g_3 состояния. В синузии деревьев появляется ольха черная и ель. Их подрост приживается на сосновом и березовом валежах. В кустарниковой синузии *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* сменяются ивами (*Salix cinerea*, *S. aurita* и *S. lapponum*) и крушиной. Видовая насыщенность синузии трав составляет 7 видов на 100 м^2 (см. табл. 7.23). Здесь появляются виды болотно-травяной и черноольховой групп – например, *Carex rostrata, Comarum palustre, Juncus effusus, Naumburgia thyrsiflora, Thyselium palustre* и др.

Длительность этапа соответствует продолжительности g_2 состояния березы (20–30 лет). В течение этого времени береза способна удерживать доминирующие позиции в ярусе древостоя.

Этап 4З: Черноольшаник с елью. По прошествии 60–90 лет сообщества ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* сменяются на ценозы ассоциации *Carici elongotae-Alnetum* (рис. 7.35). Синузия деревьев представлена полночленными популяциями ольхи, березы пушистой и ели, а также фрагментарными популяциями дуба, ясеня и вяза, которые приживаются на ольховых кочках. В кустарниковой синузии появляются многочисленные особи *Ribes nigrum* и *Padus avium*, а также единичные растения *Corylus avellana, Viburnum opulus* и *Sorbus aucuparia*. Среди кустарниковых ив сохраняется только *Salix cinerea*.

В синузии трав видовая насыщенность характеризуется максимальными значениями (см. табл. 7.23). Это связано с особой пространственной структурой черноольшаников, в которых возможно существование контрастных по экологии видов (Евстигнеев и др., 1999). В травяном покрове обычны *Filipendula ulmaria, Caltha palustris, Urtica dioica, Stachys palustris, Carex riparia, C. elongata, Cicuta virosa, Circaea alpina, Lysimachia vulgaris*. Занос семян видов черноольховой и травяно-болотной группы также связан с трофической деятельностью многих животных: например, лося (Калецкая, 1957; Бородина, 1964; Чернявский, Домнич, 1981), бобра (Дьяков, 1975) и ондатры (Горшков и др., 1992).

* * *

Анализ растительности на разных элементах волнисто-западинного рельефа зандровых местностей выявил некоторые закономерности в изменении структурного и видового разнообразия сообществ в ходе демутаций.

Исследование показало, что лесной тип растительности зандровых местностей представлен сообществами, которые относятся к 7 эколого-флористическим ассоциациям. Эти сообщества формируют демутационный веер ценозов, отдельные ветви которого развиваются в разных экотопических условиях. На повышенных участках зандровых местностей выделяется следующий демутационный ряд: *Peucedano-Pinetum – Querco roboris-Pinetum – Tilio-Carpinetum;* на склоновых частях рельефа: *Molinio-Pinetum – Querco*

roboris-Pinetum – Tilio-Carpinetum; а в западинах: *Pino-Ledetum palustris – Shagnetum betulo-caricosum – Carici elongotae-Alnetum*. Перечень этих рядов показывает, что для повышенных и склоновых участков зандровых местностей характерен конвергентный путь развития сообществ, при котором из двух разных ценозов, принадлежащих ассоциациям *Peucedano-Pinetum* и *Molinio-Pinetum,* формируются сообщества, относящиеся к ассоциации *Tilio-Carpinetum*. В западинах в ходе демутаций формируются независимый сукцессионный ряд сообществ, заключительные стадии которого относятся к ассоциации *Carici elongotae-Alnetum.*

Основа восстановления лесных сообществ – распространение семян животными. Они обеспечивают занос диаспор растений в послепожарные сосняки из рефугиумов елово-широколиственных лесов, которые сохранились по бортам долин малых рек и ручьев. Активными переносчиками семян могут быть самые разные группы млекопитающих и птиц.

При демутациях изменяется горизонтальная структура сообществ. На первых этапах ведущая роль в пространственной организации ценозов принадлежит экотопу: на повышенных участках рельефа формируются сосняки-зеленомошники, на склоновых – сосняки-долгомошники, а в заболоченных низинах – сосняки пушицево-сфагновые. На промежуточных этапах экотопическая мозаика усложняется растительным узором, появление которого обусловлено животными – разносчиками семян. В сообществе появляются эндо- и синзоохорные виды: например, на повышенных участках чаще приживаются брусника, ландыш, рябина и дуб, на склонах – черника, крушина и ель, а в западинах – клюква, голубика и багульник. На заключительных этапах на мозаику, обусловленную экотопом и животными, накладывается мозаика, создаваемая деревьями: на месте гибели старых деревьев появляются “окна”, зарастающие подростом. В результате на месте однородного сосняка формируется сообщество с множеством асинхронно развивающихся “окон”.

По мере формирования елово-широколиственного леса и усложнения мозаично-ярусной структуры сообщества число видов и плотность населения гнездящихся птиц возрастает в два раза и более (Косенко, Кайгородова, 2000). Одновременно в елово-широколиственных лесах значительно выше плотность копытных, чем в сосняках (Евстигнеев и др., 1999). Все это способствует расширению видового набора животных-распространителей семян и активизирует занос диаспор растений с окружающих территорий.

В древесной и кустарниковой синузиях выделяются три группы видов по особенностям появления в демутационных рядах. К первой группе относятся дуб, ель, березы, крушина, рябина, багульник и голубика. Эти виды внедряются в сосняки на начальных этапах развития. Представители этой группы, благодаря низкой потребности в почвенном богатстве (Погребняк, 1968), способны первыми приживаться на бедном песчаном субстрате.

Вторую группу образуют мезотрофные виды – клен остролистный, липа, осина, яблоня, лещина, бересклет бородавчатый. Активное внедрение этих растений в демутационные сообщества происходит после того, как относительно олиготрофные виды (дуб, ель и береза) выйдут в первый ярус и сформируют подходящую среду для их вселения.

Третья группа представлена мегатрофами – вязом, ясенем, ольхой черной, калиной, черемухой, свидиной и смородиной черной. Они обычно поя-

вляются в сообществах на заключительных этапах восстановительных смен, когда в почвенном покрове накопится перегнойно-аккумулятивный горизонт и сформируется вывальная мозаика с ризотектоникой, необходимые корням молодых деревьев для разрастания.

Постепенное внедрение видов древесных растений в сообщество приводит к формированию полидоминантного хвойно-широколиственного леса, состав древесной синузии которого представлен конкурентными (дуб черешчатый, ель обыкновенная, сосна обыкновенная, ясень обыкновенный), толерантными (клен остролистный, липа сердцелистная, черемуха обыкновенная) и реактивными видами (березы бородавчатая и пушистая, осина, вязы голый и гладкий). Однако в этих сообществах существование дуба и сосны ограничивается первым поколением, поскольку подрост этих видов из-за слабой теневыносливости не способен возобновляться в лесах теневого типа. В результате заключительные этапы развития лесной растительности зандровых местностей будут представлены елово-широколиственными лесами без участия сосны и дуба.

В синузии трав и кустарничков в ходе демутации меняется соотношение покрытия видов разных эколого-ценотических групп. На повышенных элементах рельефа на первых этапах демутации преобладают виды боровой группы, на промежуточных – опушечно-неморальные, а на завершающих – неморальные. На склоновых частях сначала получают развитие бореальные растения, на промежуточных этапах к этим группам примешиваются опушечно-неморальные и неморальные растения, а затем, в хвойно-широколиственных лесах, господство переходит к видам неморальной группы. В западинах на первом этапе восстановления растительности синузия трав сформирована, в основном, видами сфагновой (олиготрофной) группы, а на последующих стадиях – видами болотно-травяной и черноольховой групп.

Максимальная видовая насыщенность синузии трав на повышенных элементах рельефа характерна для второго этапа сукцессионных смен. Здесь в большом количестве представлены виды сухолуговой, боровой и опушечно-неморальной групп. Это связано с тем, что на этом этапе еще не сформирован сомкнутый ярус подроста позднесукцессионных деревьев. На склонах и в западинах максимальная видовая насыщенность синузии трав выражена на заключительных этапах развития сообществ. На склонах такой высокий уровень видовой насыщенности определяется повышенной встречаемостью ассектаторов, большая часть которых относятся к категории редких растений Неруссо-Деснянского полесья, а в низинах – особой пространственной структурой черноольшаников.

Однако пожары, провоцируемые человеком, прекращают инвазии растений и задерживают восстановительные процессы на долгое время. При этом формируются удлиненные и укороченные циклы развития растительности. Укороченные циклы возникают, если пожарами затрагиваются сообщества начальных этапов развития, а удлиненные – если огонь разрушает ценозы на конечных фазах сукцессии. Кроме того, при демутациях не все сосняки зандровых местностей преобразуются в елово-широколиственные леса с полным набором ценозообразователей. Это бывает в том случае, если в сообщество с окружающих территорий не поступает достаточное количество зачатков каких-либо видов.

7.5.3. Сукцессионные процессы в растительном покрове моренно-зандровых местностей (на примере заповедника “Брянский лес “ и окружающих территорий)

Моренно-зандровые местности в Неруссо-Деснянском полесье представляют собой волнистые супесчаные и суглинистые равнины. Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175–190 м. Рельеф местностей повышенный и пологоволнистый. Литологической основой ландшафта являются супеси и моренные суглинки. На водоразделах уровень поверхности грунтовых вод расположен ниже 6–8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием грунтовых вод. На долю моренно-зандровой местности приходится 30% территории заповедника. Это составляет 3634,0 га (табл. 7.24).

Современная растительность повышенных хорошо дренируемых поверхностей моренно-зандровой местности представлена дубравами и их производными вариантами – сосняками, березняками, осинниками, большая часть которых относится к ассоциациям *Tilio-Carpinetum.* По эрозионным лощинам стока сформированы ольшаники и травяные болота, которые принадлежат ассоциации *Carici elongatae-Alnetum, Climacio-Betuletum pubescentis* и др. (см. табл. 7.24). В современном растительном покрове моренно-зандро-

Таблица 7.24

Распределение площадей сообществ заповедника, принадлежащих разным ассоциациям, на территории моренно-зандровых местностей

Ассоциация флористической классификации	Площадь	
	га	%
Леса и древесно-кустарниковые болота		
Tilio-Carpinetum Tracz. 1962	2418,7	66,56
Querco roboris-Pinetum J. Mat. 1981	390,8	10,75
Peucedano-Pinetum Mat. (1962) 1973	289,6	7,97
Molinio-Pinetum Mat. (1973) 1981	186,3	5,13
Carici elongatae-Alnetum Koch 1926	185,4	5,10
Sphagnetum betulo-caricosum (Kaks 1915) Botch et Smagin 1993	38,2	1,05
Circaeo-Alnetum Oberd. 1953	31,9	0,88
Sphagno squarrosi-Alnetum Sol.-Górn. 1975	24,7	0,68
Pino-Ledetum palustris Tx. 1955	13,1	0,36
Climacio-Betuletum pubescentis Fedotov 1999	5,6	0,15
Frangulo-Salicetum cinereae prov.	0,4	0,01
Луга и болота		
Poa angustifolia-Calamagrostis epigeios (ранг не определен)	34,3	0,94
Phragmitetum australis (*Gams 1927)* Schmale 1939	4,6	0,13
Filipenduletum ulmariae	3,3	0,09
Caricetum acutae Tx. 1937	2,2	0,06
Phalaridetum arundinaceae (Koch 1926) Libb. 1931	2,1	0,06
Caricetum rostratae Rübel 1912	1,1	0,03
Caricetum vesicariae Br.-Bl. et Denis 1926	0,7	0,02
Caricetum lasiocarpae Koch 1926	0,6	0,02
Caricetum cespitosae Palczynski 1975	0,4	0,01
Всего	**3634,0**	**100,00**

Таблица 7.25

Эколого-ценотический спектр (%) флоры сосудистых растений в сосняках и березняках моренно-зандровых местностей на разных этапах восстановительных смен

Сообщества и эколого-ценотические свиты	Стадии восстановления растительности		
	1 этап	2 этап	3 этап
Сосняки:			
боровая лесная	25	24	3
бореальная лесная	30	20	20
неморальная лесная	30	48	70
неморальная опушечная	10	4	5
черноольховая лесная			2
черноольховая опушечная	–	4	–
влажнолуговая	5	–	–
Березняки:			
боровая лесная	11	4	6
бореальная лесная	11	8	7
неморальная лесная	73	67	74
неморальная опушечная	–	2	5
черноольховая лесная	–	9	–
черноольховая опушечная	5	2	2
мезотрофно-болотная	–	2	2
влажнолуговая	–	4	2
сухолуговая	–	2	2

Примечание. Описание этапов см. в тексте.

вых местностей также широко представлены сосновые леса, сформированные из культур на месте пожаров и неоднократных рубок. В их подросте на всем пространстве моренно-зандровых местностей присутствуют дуб и ель.

Последовательное развитие сосняков

В последовательном развитии сосняков, после прекращения хозяйственной деятельности, выделено три этапа.

На **первом этапе** демутации (35 лет) здесь, в отличие от зандровых местностей, развиваются сосняки разнотравные, которые по эколого-флористической классификации относятся к ассоциации *Querco roboris-Pinetum*. В их напочвенном покрове делят господство виды бореальной, боровой и неморальной эколого-ценотических групп (табл. 7.25). Верхний ярус – А – сформирован, в основном, молодыми генеративными особями сосны и березы, ярус В – инвазионными популяциями дуба и ели. С первых этапов развития в составе древесной синузии появляется клен остролистный. Его популяции представлены ювенильным подростом. Кустарниковая синузия, помимо типичных видов зандровых местностей (крушины и рябины), включает лещину. Однако ее популяции характеризуются низкой численностью и инвазионной онтогенетической структурой (табл. 7.26).

На **втором этапе** (55 лет) развития сосняков отмечаются следующие изменения. Во-первых, во флористическом составе доля неморальных видов возрастает с 30 до 48%, а доля бореальных – уменьшается с 30 до 20%. Во-

Таблица 7.26

Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников на разных этапах развития сосняко в моренно-зандровых местностях

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	j	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	
I этап – Сосняк разнотравный (35 лет). Кв. 46, выд. 17							
Pinus sylvestris	–	–	–	656	268	–	923
Betula pubescens	–	89	133	178	133	44	578
Quercus robur	356	400	267	–	–	–	1022
Acer platanoides	178	–	–	–	–	–	178
Picea abies	–	44	89	89	–	–	222
Corylus avellana	44	89	–	–	–	–	133
Frangula alnus	2267	2311	1911	1600	356	17	8462
Sorbus aucuparia	844	1778	–	–	–	–	2622
II этап – Сосняк разнотравный (55 лет). Кв. 76, выд. 1							
Pinus sylvestris	–	–	–	44	311	–	355
Betula pendula	–	–	–	42	180	–	222
Quercus robur	–	178	89	133	–	–	400
Acer platanoides	2000	1956	45	43	–	–	4044
Picea abies	–	–	89	–	–	–	89
Tilia cordata	89	5867	490	42	–	–	6489
Populus tremula	59	307	–	–	–	–	366
Malus sylvestris	968	3578	87	–	–	–	4625
Frangula alnus	311	133	–	–	–	–	444
Corylus avellana	–	133	–	–	222	222	577
Sorbus aucuparia	2089	1600	–	–	–	–	4845
Euonymus verrucosa	133	1556	222	49	47	36	2043
III этап – Дубо-сосняк ландышево-звездчатый (135 лет). Кв. 41, выд. 6							
Pinus sylvestris	–	–	–	–	–	111	111
Betula pendula	–	22	–	22	–	–	44
Quercus robur	–	44	–	89	44	22	200
Acer platanoides	1511	733	244	–	–	–	2489
Picea abies	–	44	289	22	–	–	356
Tilia cordata	22	1444	200	–	–	–	1667
Populus tremula	67	489	–	–	–	–	556
Frangula alnus	467	622	689	244	22	–	2044
Corylus avellana	44	111	89	67	22	22	356
Sorbus aucuparia	133	1178	22	–	–	–	1333
Euonymus verrucosa	67	244	67	22	–	–	400

вторых, число видов деревьев увеличивается 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 *im* особей. Однако мощный полог подроста не мешает теневыносливому бересклету сформировать популяции с устойчивым оборотом поколений.

Третий этап демутации (135 лет) знаменуется преобразованием сообществ ассоциации *Querco roboris-Pinetum* в сообщества ассоциации *Tilio-*

Carpinetum. В травяном покрове доминирование переходит к неморальной группе видов (см. табл. 7.25). Состав древесных растений тот же самый. При этом популяции сосны представлены только g_3 деревьями. В онтогенетической структуре популяций дуба появляются g_2 и g_3 деревья. К этому времени существенно сокращается численность популяций березы. В ярусе подроста сохраняется высокая численность популяций клена и липы, а также появляются немногочисленные особи ели. У части видов кустарников уже сформировались полночленные популяции (см. табл. 7.26). Все это позволяет предположить, что сосновые леса моренно-зандровых местностей заповедника способны со временем преобразоваться в полидоминантные еловошироколиственные леса.

Последовательное развитие мелколиственных лесов

Необходимо учитывать, что до заповедания развитие сосняков часто прерывалось сплошными рубками. В результате на их месте в настоящее время сформировались мелколиственные (березово-осиновые) леса. Рассмотрим особенности демутаций сообществ березово-осиновых лесов, которые в соответствии с флористической классификацией относятся к ассоциации *Tilio-Carpinetum*.

В последовательном развитии мелколиственных лесов, как и сосновых лесов, выделены три этапа.

На **первом этапе** восстановления (до 30 лет) сообщества представлены березняком осоково-звездчатковым. Верхний ярус этих сообществ сформирован, главным образом, быстрорастущими деревьями – осиной, березами бородавчатой и пушистой. К 25 годам в генеративной фракции популяций осины и березы бородавчатой доминируют g_2 деревья, а у березы пушистой – g_1 деревья. В составе древостоя есть примесь $v - g_2$ особей дуба и липы порослевого происхождения, а также плодоносящие ели, которые сохранились от прежних поколений леса. В подросте, помимо липы и клена, в небольшом количестве присутствует вяз, инвазионные популяции которого поддерживаются постоянным заносом семян из долин малых рек, где сохранились плодоносящие особи. Из таблицы 7.27 видно, что в послерубочных сообществах ведущая роль в восстановительных сменах принадлежит конкурентам дуба – вегетативно-подвижной липе и теневыносливому клену остролистному. Подрост дуба не способен противостоять затеняющему влиянию этих видов и имеет низкую численность. Плотность семенного подроста (j) дуба составляет всего 15 экз на 1 га (см. табл. 7.27). В кустарниковой синузии присутствуют полночленные популяции лещины и крушины ломкой, а также инвазионные популяции черемухи и бересклета бородавчатого. Суглинистый состав почвообразующих пород моренно-зандровых местностей определяет доминирование в синузии летневегетирующих трав с начальных этапов демутации неморальных видов (см. табл. 7.25). Здесь обычны *Carex pilosa, Stellaria holostea, Polygonatum odoratum, Convallaria majalis* и *Galium odoratum*. Таким образом, на первом этапе восстановительных смен в древесной и кустарниковой синузиях уже представлен набор основных ценозообразователей.

Второй этап развития послерубочных сообществ (до 70 лет) также представлен березняком осоково-звездчатковым. Однако, в сообществах проис-

Таблица 7.27

Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га) на разных этапах развития сообществ березняков и осинников в моренно-зандровых местностях

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	j	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	
I этап: Березняк осоково-звездчатковый (25 лет). Кв. 47, выд. 7							
Betula pendula	–	–	–	15	30	30	75
Betula pubescens	–	–	–	59	30	–	89
Populus tremula	74	15	–	178	770	311	1348
Quercus robur	15	–	163	30	30	–	238
Tilia cordata	89	978	2622	104	30	–	3823
Acer platanoides	3585	1111	252	44	–	–	4992
Ulmus glabra	15	326	178	30	–	–	549
Picea abies	–	–	–	–	15	–	15
Corylus avellana	74	119	44	30	29	296	592
Euonymus verrucosa	17	13	15	–	–	–	45
Padus avium	341	978	–	–	–	–	1319
Frangula alnus	80	107	71	9	19	17	303
II этап: Березняк осоково-звездчатковыый (45 лет). Кв. 46, выд. 14							
Betula pendula	–	–	–	–	53	338	391
Betula pubescens	9	–	62	18	80	53	222
Populus tremula	489	–	10	8	79	348	934
Quercus robur	71	107	9	9	36	89	321
Tilia cordata	356	2302	818	400	151	53	4080
Acer platanoides	1778	756	364	44	–	18	2960
Ulmus glabra	100	96	36	–	9	–	241
Fraxinus excelsior	9	36	–	–	–	–	44
Picea abies	–	9	–	–	–	–	9
Malus sylvestris	18	116	18	–	–	–	151
Corylus avellana	53	204	302	36	44	9	648
Euonymus verrucosa	133	1147	62	–	–	–	1342
Padus avium	–	80	–	–	–	–	80
Sorbus aucuparia	142	27	18	43	11	8	249
III этап: Дубрава снытево-осоковая (85 лет). Кв. 47, выд. 33							
Quercus robur	51	–	–	–	122	46	222
Acer platanoides	1289	–	889	222	44	–	2444
Tilia cordata	–	356	267	–	89	–	711
Ulmus glabra	89	441	346	–	–	14	890
Populus tremula	1200	214	–	–	–	–	1414
Sorbus aucuparia	23	–	–	–	–	–	23
Corylus avellana	–	153	93	–	–	–	246
Euonymus verrucosa	188	112	99	–	–	–	399

ходят следующие изменения. В древесной синузии большая часть осины, березы бородавчатой и порослевого дуба перешла в g_3 состояние, а береза пушистая – в g_2 состояние. К древостою примешиваются g_2 особи липы, которые сформировались из подроста. В подросте появляется ясень, семена которого заносятся из ольшаников малых рек и эрозионных лощин, где сохранились популяции этого вида. В кустарниковой синузии продолжается увеличение численности теневыносливых видов – лещины и бересклета боро-

давчатого. Если на первом этапе развития в полночленных популяциях лещины господствовали g_3 особи, которые начали развиваться сразу после рубки, то на втором этапе в ее онтогенетических спектрах доминируют *im* и *v* растения (см. табл. 7.27), численность которых поддерживается вегетативным и семенным путем. В травяном покрове увеличивают участие *Glechoma hederacea, Aegopodium podagraria, Pulmonaria obscura, Mercurialis perennis, Polygonatum multiflorum* и сокращается обилие *Convallaria majalis*.

На **третьем этапе** (70 лет и более) осина и березы практически полностью выпадают из сообщества, часть ослабленного порослевого дуба переходит в g_3 состояние, а липа и клен выходят в верхний ярус. При этом сообщества ассоциации березняка осоково-звездчаткового преобразуются в дубраву снытево-осоковую. С выходом липы и клена в верхний ярус происходят следующие изменения в сообществе.

Во-первых, темный полог липы и клена сокращает численность собственного подроста и молодого поколения дуба. Подрост дуба представлен только единичными ювенильными особями, которые быстро умирают. В результате у дуба формируются инвазионно-регрессивные популяции, которые со временем исчезнут из сообщества. Из-за низкой освещенности в ценозе полностью исчезают популяции ясеня.

Во-вторых, под пологом клена и липы деградируют популяции кустарниковой синузии. Это проявляется в существенном сокращении численности бересклета, в преобразовании полночленных популяций лещины и рябины во фрагментарные, а также в полном исчезновении черемухи (см. табл. 7.27).

В-третьих, в травяном покрове уменьшается участие *Stellaria holostea,* а доминантом, помимо *Carex pilosa,* становится *Aegopodium podagraria*.

Изучение восстановительных смен в послерубочных сообществах на суглинистом субстрате моренно-зандровых местностей показывает, что рубки существенно ослабляют позиции светолюбивых деревьев (дуба, ясеня) и препятствуют семенному возобновлению ели, а также усиливают позиции теневыносливых (клена) и вегетативно-подвижных видов (липы). Эти преобразования древесной синузии со временем приведут к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксового типа с отсутствием популяций дуба, ясеня, ели и других видов.

* * *

Во флористическом составе сообществ моренно-зандровых местностей с начальных этапов демутационных смен господствующее положение принадлежит видам неморальной эколого-ценотической группы. Это, видимо, связано с более богатым субстратом моренно-зандровой местности, литологической основой которой являются супеси и моренные суглинки. Согласно выявленным динамическим тенденциям, сосновые леса способны постепенно преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса. Этому благоприятствует светлый полог сосны, который не препятствует приживанию семенного поколения дуба и ели, а также их выходу в верхний ярус. Однако, поскольку на суглинистых почвах в подросте сосновых лесов сохранились в значительном количестве конкуренты дуба – липа и клен остролистный, то при рубках этих ценозов сукцессионные преобразования приводят к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксного типа.

7.5.4. Сукцессионные процессы в растительном покрове III супесчаной террасы Неруссо-Деснянского Полесья

Местности III надпойменной террасы в Неруссо-Деснянском полесье имеют среднечетвертичный возраст и подняты над поймой на 10–15 м. Терраса очерчивается в пространстве высотными изогипсами 145–155 м. Литологический состав террасы имеет супесчаный характер, что отличает ее от позднечетвертичных песчаных террас. На отдельных участках террасы близко залегают суглинки, являющиеся непосредственно почвообразующими породами. В рельефе преобладают повышенные хорошо дренируемые поверхности с глубиной грунтовых вод более 4 м. Остальные поверхности – эрозионные лощины и заболоченные низины – занимают относительно небольшую площадь (Евстигнеев, 2000). На долю III супесчаной террасы приходится 7% территории заповедника. Это составляет 844,7 га (табл. 7.28).

Современная растительность повышенных хорошо дренируемых поверхностей представлена дубравами и их производными вариантами – березняками, осинниками и сосняками, которые относятся к ассоциациям *Tilio-Carpinetum*, *Serratulo-Pinetum*, *Peucedano-Pinetum* и *Querco roboris-Pinetum*. По эрозионным лощинам стока сформированы сосняки и березняки, которые принадлежат ассоциации *Molinio-Pinetum* (Морозова, 1999). Низины с застойным увлажнением заняты разными вариантами мезоолиготрофных (*Pino-Ledetum palustris*) и евтрофных болот – *Sphagnetum betulo-caricosum, Carici elongatae-Alnetum* и др. (Федотов, 1999).

Восстановительные смены растительности рассмотрим на примере сообществ повышенных хорошо дренируемых поверхностей, которые занимают наибольшую площадь III террасы.

В доисторический период растительный покров III террасы, видимо, представлял собой чередование теневых лесов, светлых сообществ паркового типа и открытых травянистых пространств. Эта мозаика растительного покрова вмещала одновременно степные, неморальные и бореальные комплексы видов. Литературные данные показывают, что существование такой мозаичности растительного покрова и его светолюбивой флоры определялось крупными фитофагами – зубрами, турами, тарпанами и другими животными (Пучков, 1989; Смирнова, 1998).

В современную эпоху зоогенная мозаичность подменилась антропогенной. Неконтролируемые пожары привели к формированию сосняков зеленомошников с чрезвычайно обедненным видовым составом синузии трав. Разные виды рубок и лесокультурные мероприятия заменили полидоминантные елово-широколиственные леса на олигодоминантные дубравы, липняки, сосняки, березняки и осинники. Одновременно на III террасе до 80-х годов XX века широко практиковалось побочное лесопользование – сенокошение по лесным прогалинам (еланям) и непосредственно в березняках, сосняках и дубравах. Это связано с недостатком в районе луговых сенокосов. Кроме того, интерес к сообществам III террасы как сенокосным угодьям определялся низкой заболоченностью ее территории и тем, что лесное сено по качеству ценилось выше болотного. Сенокосы в крестьянских хозяйствах были своеобразными заказными угодьями: до уборки трав скот на них не пасли; сенокосы были закрыты даже для прохода людей.

Таблица 7.28

Распределение площадей сообществ заповедника "Брянский лес", принадлежащих разным ассоциациям, на территории III супесчаной террасы

Ассоциация флористической классификации	Площадь	
	га	%
Леса и древесно-кустарниковые болота		
Tilio-Carpinetum Tracz. 1962	281,4	33,31
Serratulo-Pinetum J. Mat. 1981	159,2	18,85
Molinio-Pinetum Mat. (1973) 1981	155,6	18,42
Peucedano-Pinetum Mat. (1962) 1973	147,4	17,45
Querco roboris-Pinetum J. Mat. 1981	82,1	9,72
Carici elongatae-Alnetum Koch 1926	5,5	0,65
Pino-Ledetum palustris Tx 1955	2,7	0,32
Sphagnetum betulo-caricosum (Kaks 1915) Botch et Smagin 1993	6,5	0,77
Sphagno squarrosi-Alnetum Sol.-Górn. 1975	1,8	0,21
Болота		
Caricetum lasiocarpae Koch 1926	1,8	0,21
Caricetum omskianae Baleviciene 1991	0,7	0,08
Всего	**844,7**	**100,00**

Особенности природопользования на III террасе – сенокошение и выпас – способствовали поддержанию остепненных сосняков, березняков и дубрав паркового типа. Однако после 70-х годов XX века в Неруссо-Деснянском полесье резко сократилось сельское население, и уменьшилось число лесных деревень. Например, на территории III террасы, непосредственно прилегающей к заповеднику, в конце 80-х годов XX века исчезли многочисленные кордоны, на которых жили семьи лесников, и все деревни: Воловня, Новый Двор, Скуты и Ямочки. Населенные пункты располагались друг от друга на расстоянии от 3 до 6 км. С упадком численности населения практически полностью прекратилось сенокошение и выпас, создались условия для беспрепятственного развития лесной растительности.

Предстояло выяснить особенности преобразования остепненных лесных сообществ как под влиянием пожаров, так и в отсутствие сенокошения и выпаса. Эти особенности рассмотрим на примере остепненных сосняков. В их последовательном изменении выделяется несколько этапов (рис. 7.36).

Образование остепненных сосняков

I–0 этап: Сосняк разнотравный (остепненный) – *Serratulo-Pinetum.* Под сенокосы использовались сосняки разного возраста – от недавних посадок до старых лесов. На делянках с молодой сосной прокашивались междурядья, а на делянках с более зрелой сосной косился травяной покров между стволами. При ручном кошении ежегодно “сбривалась” поросль древесных растений, которая чрезвычайно редко выходит из яруса трав. В результате этого сформировались разреженные и светлые сосняки паркового типа с полным отсутствием подроста и подлеска: плотность древостоя небольшая – от 100 до 200 стволов на 1 га, а освещенность на уровне травяного покрова составляет 50–70% полной. Сенокошение создавало не только высокую освещен-

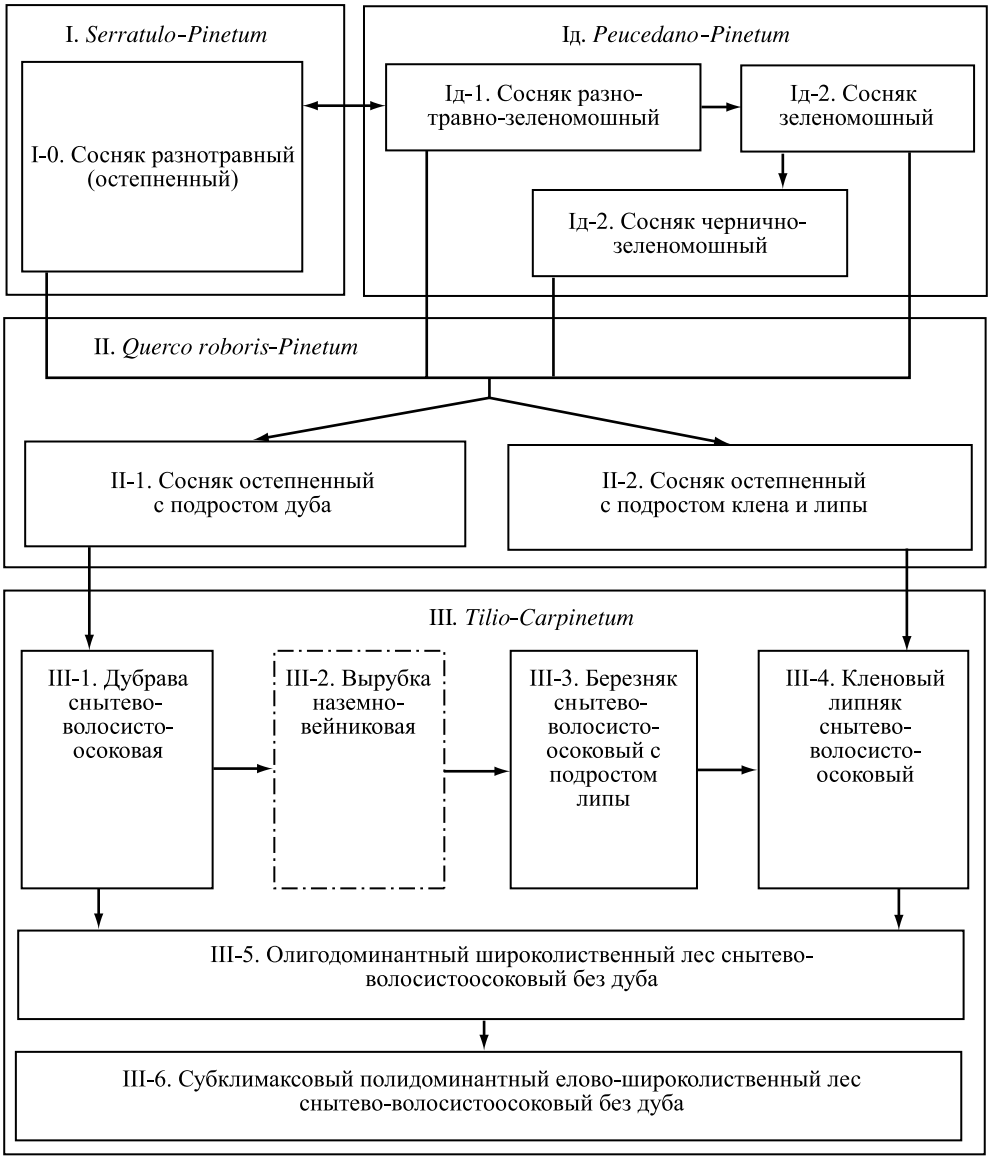


Рис. 7.36. Направления преобразований остепненных сосняков (I-0) при пирогенной деградации (этап Iд) и при сменах их широколиственными и елово-широколиственными лесами (этапы II и III).

Стрелками показаны направления преобразования сообществ, римскими цифрами – этапы сукцессионных преобразований, арабскими цифрами – варианты сообществ, светлым курсивом – названия ассоциаций в соответствии с флористической классификацией. Буквой “д” обозначены пирогенные сообщества. Пунктиром обозначено сообщество, относящееся к другому синтаксону.

ность, необходимую для поддержания разнотравья, но и способствовало его семенному возобновлению. При сушке сено обычно сгребали в копны до вечерней росы, а после утренней – раструшивали снова. Поскольку подсыхающая трава неоднократно ворошилась, сенокосы равномерно "засеивались" семенами, которые попадали на обнаженную землю. Скот, выпасавшийся после сенокошения, вдавливал семена в почву, и это способствовало естественному возобновлению трав.

Сенокошение и умеренный выпас способствуют формированию светлых разреженных сообществ – остепненных сосняков. В этих ценозах подлесок обычно отсутствует. Встречаются только отдельные экземпляры степных полукустарников (*Chamaecytisus ruthenicus, Genista tinctoria*) и мезоксерофитного полукустарника широколиственных лесов (*Genista germanica*). Травяной покров обладает высокой сомкнутостью и максимальным видовым разнообразием: на 100 кв. м насчитывается от 62 до 78 видов сосудистых растений (табл. 7.29).

В травяном покрове господствуют сухолуговые и степные виды: *Anemone sylvestris, Aster amellus, Festuca valesiaca, Filipendula vulgaris, Galium tinctorium, Helictotrichon pubescens, Iris aphylla, Peucedanum oreoselinum, Pulsatilla pratensis, Pyrethrum corymbosum, Scorzonera purpurea, Veronica incana* и др. В формировании травяного покрова, наряду со степными элементами, принимают участие практически все мезо- и ксероморфные бореальные и боровые виды, характерные для Неруссо-Деснянского Полесья, такие как *Pyrola rotundifolia, Orthilia secunda, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea* и др.

В светлых сосняках третьей террасы обычны также неморальные виды трав: *Aegopodium podagraria, Brachypodium pinnatum, Convallaria majalis, Epipactis helleborine, Festuca gigantea, Lathyrus vernus, Melica nutans, Pulmonaria obscura, Viola mirabilis* и др. Однако в светлых прокашиваемых сосняках численность неморальных видов минимальна. Это, видимо, связано с относительно меньшей эффективностью использования высокой освещенности неморальными видами для формирования продукции (Горышина, 1975). Одновременно почва разреженных сосняков чрезмерно загружена деятельными, мелкими подземными органами степных и сухолуговых растений, которые существенно затрудняют развитие неморальных видов (Зозулин, 1959). Кроме того, в прокашиваемых сосняках III террасы сохранился особый комплекс европейских видов лесного пояса. Они, отличаясь высоким светолюбием, относятся к опушечно-неморальной свите: *Anthericum ramosum, Carex montana, Centaurea phrygia, Cervaria rivinii, Dianthus fischeri, Digitalis grandiflora, Galium rubioides, Gladiolus imbricatus, Koeleria grandis, Laserpitium latifolium, Potentilla alba, Serratula tinctoria, Veronica teucrium* и др.

По эколого-флористической классификации растительности большинство остепненных сосняков III супесчаной террасы Неруссо-Деснянского Полесья относятся к ассоциации *Serratulo-Pinetum.* По существу, выкашиваемые сосняки – это инициальный (нулевой) этап формирования теневых лесов при забрасывании сенокосов (см. рис. 7.36, этап I–0). Длительность существования остепненных сосняков зависит от потребностей людей в сенокосах. В периоды максимальной численности населения под сенокосы вовлекаются все новые и новые участки леса, а в период депрессии численности дальняя часть покосов забрасывается. Лучшие лесные покосы и выпасы ис-

Таблица 7.29

Характеристики разнообразия травянистой и кустарничковой синузий остепненных сосняков на разных этапах пирогенной деградации и на разных этапах смены широколиственными лесами. Местности III супесчаной террасы

Показатель разнообразия	Этапы сукцессионных преобразований (см. рис. 7.36)								
	I-0	Iд-1	Iд-2	Iд-3	II-1	II-2	III-1	III-2	III-3
Диапазон проективного покрытия яруса C, %	80–100	60–80	5–20	50–80	40–70	10–20	50–80	80–100	50–80
Диапазон проективного покрытия яруса D, %	1–5	20–70	80–100	60–90	50–95	1	1	1–5	1–2
Среднее число видов на 100 кв. м	70	43	15	15	36	14	44	37	24
Диапазон числа видов на 100 кв. м	66–79	32–54	9–18	9–22	30–48	8–26	17–26	29–42	20–31
Число видов на 10 площадках по 100 кв. м	182	91	39	37	77	41	44	78	50
Число видов разных эколого-ценотических групп									
Аллювиальная	1	–	–	–	–	–	1	1	–
Олиготрофно-болотная	–	–	–	3	–	–	–	–	–
Прибрежно-водная	–	–	–	–	1	–	–	–	–
Мезотрофно-болотная	3	1	–	1	–	–	–	–	–
Черноольховая лесная	1	1	–	–	–	2	1	1	–
Черноольховая опушечная	3	2	–	1	–	1	–	1	1
Бореальная и боровая лесные	12	13	7	14	11	7	3	3	6
Неморальная лесная	31	15	4	7	14	16	37	21	33
Неморальная опушечная	46	18	5	3	13	11	1	10	9
Влажнолуговая	24	7	3	1	3	1	1	9	1
Сухолуговая и степная	61	33	20	7	33	3	–	32	–

пользуются непрерывно. Это приводит к постепенному изреживанию леса, к превращению его сначала в сообщество паркового типа, а затем – в материковый, суходольный луг.

В настоящее время остепненные сосняки Неруссо-Деснянского Полесья деградируют под воздействием низовых пожаров или сменяются широколиственными лесами при демутациях. Сначала рассмотрим деградацию остепненных сосняков под воздействием низовых пожаров.

Деградация остепненных сосняков под воздействием низовых пожаров

Бесконтрольное использование огня для расчистки лесных сенокосов приводит к деградации остепненных сосняков, в которой можно выделить три этапа (см. рис. 7.36, этапы Ід-1, Ід-2, Ід-3). Сообщества каждого этапа отличаются частотой пожаров.

Сообщества пирогенных сосняков отнесены по флористической классификации к ассоциации *Peucedano-Pinetum*. Поскольку при сохранении флористического сходства в процессе деградации в сосняках изменяется обилие ряда видов растений, дополнительно был использован доминантный подход для названия сообществ на разных этапах деградации.

Этап Ід-1: Сосняк разнотравно-зеленомошный. Этот пирогенный вариант деградации остепненных сосняков формируется на месте сообществ, в которых низовые пожары случаются не чаще одного раза в 15–20 лет. Огонь препятствует развитию древесной и кустарниковой синузий, а также приводит к вырождению травяного покрова. В сообществе за период между пожарами появляется подрост синзоохорных (дуба, лещины), эндозоохорных (рябины, крушины) и анемохорных (березы) деревьев и кустарников. Однако периодические пожары губят подрост и не позволяют ему выйти в верхний ярус.

В ценозе под влиянием низовых пожаров уничтожаются собственные источники семян в виде плодоносящих особей и существенно сокращаются запасы диаспор в почве (Работнов, 1983). Это приводит к деградации яруса С: его сомкнутость уменьшается со 100 до 60%, а видовое разнообразие сокращается в два раза (см. табл. 7.29). Особенно сильно страдают виды трав, у которых почки возобновления расположены у поверхности почвы, под подстилкой. Из сухолуговых и степных растений полностью исчезают *Anemone sylvestris, Aster amellus, Filipendula vulgaris, Galium tinctorium, Helictotrichon pubescens, Iris aphylla, Pyrethrum corymbosum, Scorzonera purpurea* и др. Группа неморальных трав представлена только пятью видами, среди которых с высоким постоянством встречаются *Convallaria majalis, Melica nutans* и *Viola canina,* и редко встречаются *Scrophularia nodosa* и *Pulmonaria obscura*. Число опушечно-неморальных и влажнолуговых видов сокращается в 2,5–3,0 раза: полностью исчезают A*nthericum ramosum, Carex montana, Centaurea phrygia, Cervaria rivinii, Dianthus fischeri, Digitalis grandiflora, Galium rubioides, Gladiolus imbricatus, Laserpitium latifolium, Potentilla alba, Serratula tinctoria, Veronica teucrium* и др.

Разреживание травяного покрова повышает световое довольствие видов в синузии напочвенных мхов, они начинают активно разрастаться и формируют покров сомкнутостью от 40 до 70%. Среди мхов доминантами выступают *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* и *Hylocomium splendens*.

Перечисленные выше моменты определяют формирование сосняков разнотравно-зеленомошных, которые по эколого-флористической классификации растительности относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum.*

Этап Iд-2: Сосняк зеленомошник. Этот вариант пирогенной деградации сообществ создается на месте остепненных сосняков, в которых низовые пожары бывают чаще одного раза в 10–15 лет (см. рис. 7.36). Частые пожары приводят к существенному преобразованию экотопа: в почвенном профиле теряется система корневых ходов (ризотектоника), которая обычно используется растениями для глубинного разрастания. С утратой ризотектоники уменьшается емкость каналов миграции растворенных веществ, снижается содержание почвенной органики, быстро теряется почвенная влага, ослабевает вертикальное перераспределение веществ мезофауной. Одновременно выгорает подстилка, при этом теряется азот, содержащийся в органическом веществе, и образуются легкорастворимые зольные элементы, которые быстро выносятся из почвы (Ремизов, Погребняк, 1965). Оставшийся песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом становится недоступным для поселения видов, чувствительных к богатству почвы.

Из-за высокой частоты пожаров подрост древесных видов (дуба, крушины, рябины, березы), семена которых заносятся в сообщество, редко выходят из яруса С и представлены только *j* и *im* особями. Частые палы приводят к вырождению синузии трав и кустарничков. Их проективное покрытие составляет не более 5% (см. табл. 7.29). Среди сохранившихся видов с большим постоянством можно встретить только отдельные экземпляры наиболее ксероморфных и олиготрофных растений: например, сухолуговые виды (*Calamagrostis epigeios, Chamaecytisus ruthenicus, Festuca ovina, Polygonatum odoratum*), бореальные и боровые (*Calluna vulgaris, Melampyrum pratense, Solidago virgaurea, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*), опушечно-неморальные (*Koeleria grandis* и *Calamagrostis arundinacea*) и неморальные лесные (только *Convallaria majalis*).

Виды мхов, наоборот, благодаря большому количеству спор быстро осваивают оголенный субстрат и формируют сомкнутой напочвенный покров. При этих условиях возможности естественного восстановления синузии трав сведены к минимуму.

Во-первых, сообщество полностью лишено собственных источников семян большинства видов и восстановление травяного покрова зависит от поступления диаспор с окружающих территорий.

Во-вторых, сосняки-зелемошники из-за малой кормности слабо привлекают копытных – основных агентов распространения семян степных растений.

В-третьих, если зачатки и поступают в сообщество, то вероятность их приживания ничтожна, поскольку мхи сформировали ценотически замкнутые группировки.

В-четвертых, среди рассматриваемых сообществ для сосняков-зеленомошников характерна наибольшая опасность возникновения пожаров (Санников, 1992).

Последнее обстоятельство может задержать дальнейшее развитие ценозов на долгое время.

Этап Iд-3: Сосняк чернично-зеленомошный. С уменьшением частоты низовых пожаров в напочвенном покрове сосняков начинает активно развивать-

ся синузия кустарничков, состоящая из *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (см. рис. 7.36). Ее покрытие может достигать максимальных значений – 100%. Относительно быстрому формированию сомкнутого покрова из кустарничков способствуют два обстоятельства. Во-первых, отдельные особи черники и брусники, пережившие многочисленные низовые пожары, приступают к вегетативному разрастанию. Это обычно случается на 4–6 год после воздействия огня: каждое парциальное образование черники и брусники формирует 1–2 столоновидных корневища, ежегодный прирост которых составляет около 10–20 см (Серебряков, 1962; Баландина, Вахрамеева, 1978). Во-вторых, сообщество постоянно снабжается семенами кустарничков извне: зачатки приносятся глухарями, тетеревами и рябчиками (Кириков, 1952; Новиков, 1956). В сообществе семена черники и брусники приживаются на микросайтах, которые лишены мохового покрова и защищены от прямых солнечных лучей – на пороях животных, на песчаных отвалах вывалов и на перегнивающих колодах.

В этом сообществе кустарнички формируют достаточно плотные группировки и практически полностью вытесняют виды травяного покрова, в результате чего уменьшается покрытие синузии мхов. В синузии трав преобладают бореальные и боровые виды (см. табл. 7.29), среди которых высокое постоянство характерно для бореального мелкотравья: *Trientalis europaea, Luzula pilosa* и *Melampyrum pratense*.

Длительность стадий Iд-1, Iд-2, Iд-3 определяется временем, которое необходимо видам древесной синузии для приживания в ценозе и для формирования сомкнутого подроста над ярусами кустарничков, трав и мхов. Эта длительность равняется продолжительности *j* и *im* онтогенетических состояний и составляет 25–40 лет. Однако периодические низовые пожары, уничтожающие подрост деревьев и кустарников, могут задержать развитие сообществ на любом из этапов. Например, в Неруссо-Деснянском Полесье известны сосняки разнотравно-зеленомошные, зеленомошные и чернично-зеленомошные любого возраста: от 20 до 200 лет. При регулярных низовых пожарах максимальный возраст зеленомошных сосняков, видимо, определяется длительностью онтогенеза сосны.

Смена остепненных сосняков широколиственными лесами

Спад численности населения обусловил полное прекращение сенокошения и выпаса, уменьшил вероятность пожаров и создал условия для развития лесной растительности. При этом в преобразованиях сообществ намечаются две тенденции: под пологом одних ценозов формируется подрост из дуба черешчатого, а под пологом других – из клена остролистного и липы (см. рис. 7.36, этапы II-1, II-2.). Различия определяются характером семенного потока с окружающих территорий.

II-1 этап: Сосняк остепненный с подростом дуба – *Querco roboris-Pinetum*. На территории заповедника этот вариант сообществ формируется обычно на участках, которые расположены вдали от выделов со зрелым широколиственным лесом. На удаленные участки семена дуба попадают первыми, а клена остролистного и других широколиственных деревьев – значительно позже. Это связано с разной дальностью разноса семян: желуди дуба растаскиваются сойкой на 300–500 м (Формозов, 1976), а семена кленов и липы развеиваются ветром не далее 50–200 м (Удра, 1988).

Отсутствие конкурентов (клена, липы) позволяет дубу к 50–60 годам сформировать жизнеспособный ярус из *im–v* подроста с высокой плотностью особей – более 1000 экз. на 1 га. В это время под пологом дубового подроста появляются *im* особи клена остролистного и липы, максимальный возраст которых составляет не более 10 лет. Виргинильные особи дуба – хорошая присада для птиц, которые растаскивают семена рябины и других видов. Например, благодаря зоохории плотность подроста рябины в сосняках с дубом в 15 раз больше, чем в сосняках-зеленомошниках, и составляет 3800 экз. на гектар.

Сосняк с подростом дуба может сформироваться на месте любого из сообществ: сосняка разнотравного, сосняка разнотравно-зеленомошного, сосняка зеленомошного или сосняка чернично-зеленомошного. Особенности восстановления травяного покрова в сосняках с дубом зависят от исходных сообществ. Например, в сосняках разнотравных затенение, создаваемое подростом дуба, приводит к полной деградации популяций степных, сухолуговых, влажнолуговых и опушечно-неморальных видов, а также способствует восстановлению неморальных видов.

В сосняках разнотравно-зеленомошных, зеленомошных, чернично-зеленомошных затенение и опад, создаваемые подростом лиственных деревьев, угнетают развитие синузии мхов: ее покрытие уменьшается до 50–60%. Нарушение ценотической замкнутости группировок мхов и спокойное существование сообщества, без разрушительного влияния низовых пожаров, способствуют постепенному восстановлению синузии трав: первыми среди видов неморальной свиты появляются отдельные особи *Melica nutans, Lathyrus vernus, Viola canina и Glechoma hederacea.*

По эколого-флористической классификации большинство сосняков с развитым подростом дуба относятся к ассоциации *Querco roboris-Pinetum.* Длительность существования этого этапа определяется интервалом времени от момента формирования подростом дуба сомкнутого яруса до момента занятия им главенствующей позиции в древостое. Этот интервал равен длительности виргинильного и молодого генеративного состояний дуба и составляет 70–90 лет.

Этап III-1: Дубрава снытево-волосистоосоковая – *Tilio-Carpinetum.* Более позднее внедрение конкурентов дуба в сообщество позволяет соснякам постепенно преобразоваться в дубравы (см. рис. 7.41). Анализ древесной синузии дубрав на III террасе выявил следующие группы видов деревьев по особенностям демографической структуры популяций. К первой группе относятся сосна и березы с регрессивной онтогенетической структурой популяций. Вторая группа представлена популяциями дуба и осины с инвазионно-регрессивной онтогенетической структурой. Виды первой и второй групп из-за слабой теневыносливости их подроста не способны в теневых лесах сформировать полночленные популяции с устойчивым оборотом поколений. Третья группа объединяет теневыносливые виды: клен остролистный, липу и вяз голый. В их популяциях представлены все онтогенетические группы, кроме старых генеративных особей. Последнее свидетельствует о том, что инвазии клена, липы и вяза в сообщество начались спустя несколько десятилетий после внедрения дуба, и к моменту исследования в их популяциях не успели сформироваться старые генеративные особи.

В кустарниковой синузии полночленные популяции формируются только у лещины. Из-за низкой освещенности онтогенетическая структура популяций остальных кустарников инвазионная, в ней представлены только *j, im* и *v* особи. В синузии трав абсолютное господство принадлежит неморальным видам (см. табл. 7.29).

По эколого-флористической классификации дубравы III террасы относятся к ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Длительность этапа соответствует интервалу от времени выхода дуба в верхний ярус до момента его полного выпадения из яруса древостоя. Этот интервал равен продолжительности средневозрастного и старого генеративного состояний дуба и составляет 230–350 лет.

Этап II-2: Сосняк остепненный с подростом клена и липы, который по флористической классификации занимает промежуточное положение между ассоциациями *Querco roboris-Pinetum* и *Tilio-Carpinetum*. Этот вариант сообществ формируется на месте любых сосняков (см. рис. 7.36), если они расположены рядом с широколиственными лесами. На эти участки желуди дуба попадают одновременно с крылатками клена, липы и орехами лещины. В этих обстоятельствах дуб погибает, поскольку клен, липа и лещина обгоняют его в развитии и затеняют. Первенство клена, липы и лещины определяется значительной теневыносливостью подроста (Евстигнеев, 1994; Диденко, 2001), большой эффективностью использования слабого света при формировании продукции (Цельникер, 1978), а также относительно большими приростами по высоте в молодом возрасте (см. главу 3). Перечисленные особенности позволяют клену и лещине сформировать сомкнутый ярус B с проективным покрытием 90% и более.

Под полог подроста клена остролистного и лещины проходит малое количество света, не более 1–2% от полной. В этих напряженных условиях практически полностью утрачиваются сухолуговые, влажнолуговые и опушечно-неморальные виды трав (см. табл. 7.29), а также целиком исчезает синузия мхов. Покрытие травяного покрова составляет не более 10–20%. В его формировании принимают участие только небольшое число экземпляров наиболее теневыносливых видов бореального мелкотравья: *Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Orthilia secunda u Trientalis europaea*. Среди неморальных видов трав здесь представлены *Actaea spicata, Aegopodium podagraria, Convallaria majalis, Geum urbanum, Lathyrus vernus, Melica nutans, Milium effusum, Polygonatum multiflorum, Viola canina* и *Viola mirabilis*.

По эколого-флористической классификации эти сосняки относятся к ассоциации *Querco roboris-Pinetum*. Продолжительность этапа определяется интервалом времени от момента формирования подростом клена сомкнутого яруса и до момента занятия им господствующего положения в древостое. Он равен продолжительности виргинильного и молодого генеративного состояний клена и составляет 30–40 лет. Судя по особенностям восстановления древесной, кустарниковой и травянистой синузий сосняк остепненный с подростом клена остролистного способен постепенно преобразоваться в кленовый липняк с неморальным травяным покровом (см. рис. 7.36).

Этап III-2: Вырубка наземно-вейниковая. Большинство дубрав, достигающих зрелости, вырубают и они преобразуются в наземно-вейниковые сообщества (см. рис. 7.36, этап III-2). В травяном покрове по числу видов и проективному покрытию господствуют сухолуговые растения (см. табл. 7.29), доминирующие позиции занимают длиннокорневищные травы:

Calamagrostis epigeios, Poa angustifolia, Tanacetum vulgare и Achillea millefolium. Следует отметить, что в травяном покрове косимых остепненных сосняков (этап I-0) доминантами выступают растения нескольких эколого-ценотических групп и разных жизненных форм. Вейниковые вырубки уступают прокашиваемым соснякам по видовому разнообразию – число сосудистых растений в два раза меньше. Это, видимо, связано с утратой семян светолюбивых видов в почвенном банке, а также с отсутствием заноса семян этих видов с окружающих территорий.

Резкое осветление и активное разрастание сухолуговых растений негативно сказывается на неморальных элементах травяного покрова. Геоботанические описания позволили выделить три группы неморальных видов по особенностям их реакции на рубку:

1) виды, которые практически полностью исчезают из травяного покрова вырубок – *Asarum europaeum, Galium odoratum, Moehringia trinervia, Stachys sylvatica, Viola odorata, V. mirabilis*;

2) виды, которые в травяном покрове вырубок сохраняются на низком уровне численности и жизненности – *Convallaria majalis, Carex pilosa, Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis;*

3) виды, численность которых при резком осветлении уменьшается незначительно – *Glechoma hederacea и Stellaria holostea*.

Известно, что в синузии летнего широкотравья виды первой группы являются слабоконкурентными и слабосветолюбивыми, виды второй группы – конкурентномощными и разными в отношении к свету, а виды третьей – слабоконкурентными и светолюбивыми (Горышина, 1975; Смирнова, 1987).

Длительность существования наземно-вейниковой вырубки соответствует времени, которое необходимо порослевой липе и лещине для формирования сомкнутого полога, и составляет около 10–15 лет.

Этап III-3: Березняк снытево-волосистоосоковый с подростом липы. В ходе восстановительных сукцессий на месте наземно-вейниковых вырубок постепенно формируются березняки (см. рис. 7.36). К моменту исследования в древостое преобладали g_2 особи березы бородавчатой 45-летнего возраста. Ярус подроста сформирован, в основном, *v* особями липы порослевого происхождения. К этому моменту в популяции липы появляются механизмы, обеспечивающие ее самоподдержание – формирование многочисленных *j* и *im* особей вегетативного происхождения. В подросте также представлены семенные особи клена остролистного и вяза голого, относящиеся к прегенеративному периоду. Последнее свидетельствует о том, что популяции клена и вяза в рассматриваемом березняке поддерживается притоком семян с окружающих территорий. От прежних сообществ в состав древесной и кустарниковой синузий вошли лещина, яблоня, черемуха, бересклеты европейский и бородавчатый. Однако из-за низкой освещенности большая часть генеративных особей лещины перешла в квазисенильное состояние, а особи яблони, черемухи и бересклетов образуют стланик и не способны выйти из травяного покрова.

Предварительный анализ показал, что восстановление неморального травяного покрова на зарастающих вейниковых вырубках идет параллельно с развитием порослевого подроста липы и лещины, которые, образуя тень и угнетая сухолуговые растения, создают условия для внедрения неморальных видов. В качестве примера рассмотрим формирование травяного

покрова под порослевой липой. Под слабо развитыми кронами имматурного подроста еще господствуют сухолуговые растения. К 15 годам часть порослевых особей липы становятся виргинильными. Под их кронами, опущенными до земли, начинают активно разрастаться *Glechoma hederacea, Stellaria holostea, Aegopodium podagraria, Convallaria majalis* и *Mercurialis perennis*. Эти виды развиваются из вегетативных зачатков, которые на вырубках сохранились от прежних сообществ. Одновременно под этими кронами с большим постоянством появляются растения, семена которых разносятся мышевидными грызунами: *Geum urbanum, Lathyrus vernus, Melica nutans, Polygonatum multiflorum*. К 30 годам кроны липы начинают смыкаться. В травяном покрове этих сообществ появляются наиболее теневыносливые виды, семена которых разносятся муравьями: *Asarum europaeum, Pulmonaria obscura, Viola mirabilis, V. odorata*. Наконец, в 45-летних березняках отмечается некоторое изреживание березового и липового древостоя, в почвенном покрове появляются оголенные участки, на которых создаются подходящие условиях для развития папоротников: *Dryopteris filix-mas, Dryopteris carthusiana*. Одновременно в этих березняках появляются *Hypopitys monotropa, Neottia nidus-avis* и *Platanthera bifolia*.

Длительность этапа соответствует интервалу от времени смыкания крон молодых берез и до полного их выпадения из сообщества. Это соответствует продолжительности генеративного периода березы 50–70 лет. Судя по особенностям восстановления березняков, они способны постепенно преобразоваться в кленовый липняк с неморальным травяным покровом (см. рис. 7.36).

* * *

Благодаря сенокошению и умеренному выпасу на III супесчаной террасе поддерживаются остепненные сосняки с максимальным флористическим разнообразием. Уникальность видового состава этих сообществ определяется тем, что здесь сочетаются контрастные комплексы видов: бореальные, неморальные и степные. Однако остепненные сосняки в Неруссо-Деснянском Полесье часто деградируют под воздействием огня и сменяются широколиственными лесами при абсолютном заповедании.

Ряд пирогенной деградации остепненных сосняков Неруссо-Деснянского Полесья выглядит следующим образом: сосняки разнотравные – сосняки разнотравно-зеленомошные – сосняки зеленомошные – сосняки черничнозеленомошные. В этом ряду увеличивается частота низовых пожаров и вырождается синузия трав, от которой сохраняются в основном бореальное мелкотравье. Синузия мхов и кустарников, наоборот, получает максимальное развитие – они формируют ценотически замкнутые группировки и существенно затрудняют восстановление травяного покрова.

При прекращении сенокошения в остепненных сосняках формируется подрост широколиственных видов, который постепенно преобразует эти сообщества в дубраву или кленовый липняк с абсолютным господством в травяном покрове неморальных видов. Состав древостоя будущих сообществ зависит от характера семенного потока с окружающих территорий: в сосняках, расположенных вдали от широколиственных ценозов, формируется подрост дуба, а вблизи – подрост клена и липы. В первом случае сформируются дубравы, а во втором – кленово-липовые сообщества.

Дальнейшие сукцессионные преобразования дубрав и кленово-липовых лесов приведут к формированию субклимаксовых сообществ. Субклимаксовые сообщества – это ценозы с нормальным оборотом поколений ограниченного числа потенциальных ценозообразователей. На III супесчаной террасе заповедника субклимаксовые сообщества будут представлены широколиственными лесами без участия дуба. Отсутствие популяций дуба в субклимаксовых ценозах связано со слабой теневыносливостью его подроста, который в теневых лесах не может нормально развиваться и погибает на первых этапах онтогенеза (Смирнова, Чистякова, 1988). Судя по современному видовому набору сообществ III террасы, первыми в состав будущих субклимаксовых сообществ войдут популяции липы сердцевидной, клена остролистного, вяза голого и черемухи обыкновенной. Для предсказания видового состава субклимаксовых сообществ необходимо также учитывать возможности заноса зачатков видов деревьев, популяции которые сохранились за пределами III террасы. Так, на территории заповедника представлены популяции ели и ясеня. Ближайшие плодоносящие особи ели находятся в 1000 м от сообществ III террасы, а ясеня – в 4000 м. Известно, что в лесном покрове скорость расселения ели составляет 10 м в год, ясеня – 5 м (Удра, 1988). При этих обстоятельствах ель вселится в сообщества III террасы спустя 100 лет, а ясень – спустя 800 лет. Таким образом, все сообщества повышенных и хорошо дренируемых поверхностей III террасы способны преобразоваться в полидоминантный елово-широколиственный субклимакс без дуба (см. рис. 6.4.3.1). Продолжительность достижения субклимаксовых состояний составляет более 800 лет и определяется временем, которое необходимо всем потенциальным ценозообразователям для вселения в сообщество и для формирования устойчивого оборота поколений.

Таким образом, в современную эпоху остепненные сосняки Неруссо-Деснянского Полесья поддерживаются исключительно сенокошением и умеренным выпасом. В периоды депрессии численности сельских жителей большая часть лесных сенокосов забрасывается и начинает зарастать лесом неморального типа. При этом в синузии трав полностью исчезают виды, относящиеся к степным, сухолуговым, влажнолуговым и опушечно-неморальным растениям, а в синузии деревьев целиком вытесняются популяции светолюбивой сосны. Палы, провоцируемые человеком, также приводят к деградации остепненных сосняков: губят почвенный запас диаспор и уничтожают плодоносящие особи большинства видов; преобразуют лесные сообщества остепненного типа в лесные ценозы бореального типа, например, в сосняки зеленомошные и сосняки чернично-зеленомошные.

7.5.5. Долговременный прогноз изменения растительного покрова в заповеднике “Брянский лес”

Территория заповедников в большинстве своем существенно изменена многовековой деятельностью человека. Разная степень нарушенности охраняемых территорий определяет необходимость дифференцированного подхода к таким объектам (Реймерс, Яблоков, 1982). В некоторых случаях введение заповедного режима может привести к восстановлению видового разнообразия биоценозов, но чаще сопровождается усилением процессов дегра-

дации (Смирнова и др., 1991). Разработка дифференцированных методов охраны заповедных территорий, которые нарушены в разной степени, должна основываться на определении их положения в сукцессионно-демутационных рядах.

Цель раздела – дать долговременный прогноз развития растительного покрова заповедника "Брянский лес" и оценить возможности восстановления квазиклимаксной структуры.

Задачи раздела:

1) разработать алгоритм прогноза развития сообществ на длительные интервалы времени;

2) выявить возможные варианты квазиклимаксных и субклимаксных сообществ, которые способны сформироваться на месте современных лесов;

3) оценить в прогнозируемом растительном покрове соотношение площадей разных вариантов сообществ.

Методологические подходы прогноза основаны на представлениях о составе и структуре доисторических климаксовых биоценозов и их преобразованиях в процессе тысячелетних антропогенных преобразований, изложенных в главе 1. В первой главе даны пояснения используемых здесь терминов "квазиклимакс" и субклимаксы "диаспорический" и "экотопический".

Применительно к прогнозу развития лесной растительности заповедника "Брянский лес", кроме общих представлений, изложенных ранее, наиболее существенны сведения:

1) о современном видовом составе синузии деревьев и количественном соотношении разных видов, особенно эдификаторов,

2) о дальности расположения генеративных особей эдификаторов квазиклимаксовых лесов и интенсивности их семеношения,

3) об отношении эдификаторов к свету и его изменению на протяжении онтогенеза.

В предыдущих исследованиях (Алексеев, 1975; Восточноевропейские..., 1994; Евстигнеев, 1996) выявлено два обстоятельства: 1) светолюбивые виды деревьев (дуб, сосна, береза и осина) не способны возобновляться под пологом теневых лесов, а теневыносливые (ясень, ель, липа, клен и вяз) – возобновляются; 2) в сообществах с развитой оконной структурой возобновляются все виды деревьев, кроме дуба и сосны. Судьба дуба, который в настоящее время заселяет сосняки, березняки, заброшенные луга и другие открытые местообитания в значительной степени зависит от плотности формирующегося подроста в конкретных сообществах. Если его плотность значительно больше, чем других более теневыносливых видов (липы, клена, вяза, ясеня и ели), дуб может выйти в первый ярус и удерживать господствующее положение в сообществе на протяжении всей жизни первого поколения (около 400 лет). Если плотность популяций дуба на ранних этапах инвазии невелика и сравнима с плотностью популяций других видов, то он вытесняется конкурентами в течение 100–200 лет. Внедрение эдификаторов в производные сообщества происходит в результате разноса семян, их приживания, формирования молодых, а затем взрослых генеративных особей, семена которых осваивают новые территории. Такое поступательное движение осуществляется периодически, длина периода (время между прорастанием семени и формированием новых семян взрослым растением) видоспецифична и составляет для дуба, ели и клена 50 лет, а для ясеня, липы и вяза 40 лет.

Расстояние, на которое распространяются особи одного поколения, составляет для дуба 300–500 м, для ели 350–500 м, для клена 50–100 м, для ясеня 120–200 м, для липы 60–120 м, для вяза 100–200 м (Удра, 1988).

Полевым материалом для прогнозов послужили описания лесотаксационных выделов. В каждом выделе заповедника, а их 3696, определялось количественное участие всех видов деревьев в ярусах древостоя и подроста в баллах покрытия–обилия видов по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989).

На основе названных подходов составлен **алгоритм прогнозов развития сообществ на длительные интервалы времени**. В алгоритмах учитывались инвазии только ясеня и ели. Это связано с тем, что плодоносящие особи ясеня и ели расположены на значительном удалении друг от друга: они не способны в течение 400–800 лет обеспечить все сообщества заповедника достаточным количеством семян. Плодоносящие растения других видов (липы, клена, вяза, осины и березы) размещены недалеко друг от друга и способны в течение 400 лет снабдить необходимым количеством диаспор каждое сообщество заповедника.

Приведем пример алгоритма анализа сообществ внепойменных местностей, а также кратко- и среднепоемных экотопов пойменных местностей (1–6 последовательные шаги прогноза).

1 шаг. Определение покрытия–обилия дуба в верхнем ярусе сообщества:

• покрытие–обилие дуба более 50%; дуб способен удержать за собой территорию в течение всего онтогенеза, в течение 400 лет;

• покрытие–обилие дуба менее 50%; судьба дуба зависит от типа сообщества.

2 шаг. Определение типа сообщества:

• сообщество теневого типа: хвойно-широколиственные, широколиственные и еловые леса; затеняющее влияние широколиственных деревьев и ели существенно сокращает жизнь дуба в сообществе – он полностью выпадает из ценоза в течение 100–200 лет;

• сообщества светлого типа: сосновые и мелколиственные леса, вырубки и поляны; судьба дуба зависит от покрытия–обилия его конкурентов в верхнем ярусе леса.

3 шаг. Определение соотношения покрытия–обилия дуба и его конкурентов (липы, клена, вяза, ясеня и ели) в верхнем ярусе светлого леса:

• покрытие–обилие дуба больше суммарного покрытия–обилия его конкурентов; дуб способен занять доминирующую позицию в сообществе и удержать ее в течение всего онтогенеза, в течение 400 лет;

• покрытие–обилие дуба меньше суммарного покрытия–обилия его конкурентов; дуб полностью вытесняется из сообщества в течение 100–200 лет;

• дуб и его конкуренты полностью отсутствуют в верхнем ярусе; судьба дуба зависит от покрытия–обилия его конкурентов в подросте светлых лесов.

4 шаг. Определение соотношения покрытия–обилия дуба и его конкурентов (липы, клена, вяза, ясеня и ели) в подросте светлых лесов:

• покрытие–обилие дуба больше суммарного покрытия–обилия его конкурентов; дуб способен занять доминирующую позицию в сообществе и удержать ее в течение всего онтогенеза, в течение 400 лет;

• покрытие–обилие дуба меньше суммарного покрытия–обилия его конкурентов; дуб полностью вытесняется из сообщества в течение 100–200 лет.

5 шаг. Оценка возможностей заноса семян ясеня и ели в сообщество с дубом, определение варианта субклимакса:

• есть занос семян ясеня и ели: ..... субклимакс с дубом, ясенем и елью;
• есть занос семян только ели: ..... субклимакс с дубом и без ясеня;
• есть занос семян только ясеня: ..... субклимакс с дубом и без ели;
• нет заноса семян ясеня и ели: . субклимакс с дубом, но без ясеня и ели.

6 шаг. Оценка возможностей заноса семян ясеня и ели в сообщество без дуба, определение варианта субклимакса:

• есть занос семян ясеня и ели: субклимакс без дуба, но с ясенем и елью;
• есть занос семян только ели: ..... субклимакс без дуба и ясеня;
• есть занос семян только ясеня: ..... субклимакс без дуба и ели;
• нет заноса семян ясеня и ели: ..... субклимакс без дуба, ясеня и ели.

По видовому набору деревьев-эдификаторов выделяются три группы экотопов: 1) внепойменные местности, кратко- и среднепоемные экотопы пойменных местностей; 2) низинные болота; 3) верховые болота. Ниже дается отдельный прогноз развития ценозов для перечисленных групп экотопов.

Прогноз развития сообществ внепойменных местностей, кратко- и среднепоемных экотопов пойменных местностей

Сюда относятся сообщества моренно-зандровых, зандровых и террасных местностей, а также кратко- и среднепоемных экотопов пойменных местностей. Они занимают 9718,2 га, или 81,3% площади заповедника. В сообществах этой группы доминанты – дуб черешчатый, ель обыкновенная, ясень обыкновенный, сосна обыкновенная, липа сердцелистная, клен остролистный, вяз шершавый, береза бородавчатая и осина. Среди современных сообществ этой группы экотопов по площади преимущество принадлежит мелколиственным (53,3%) и сосновым (35,2%) лесам, а доля широколиственных и хвойно-широколиственных сообществ составляет всего 9,2%, остальную территорию (2,3%) занимают зарастающие луга (см. Вклейку, рис. 9).

Все сообщества находятся в сукцессионном состоянии, о чем свидетельствуют следующие факты. Во-первых, господство в древесном ярусе собственно реактивных (березы, осины) и реактивно-конкурентных (сосны) видов. Преобладание березы и осины связано с широкомасштабными рубками, которые проводились в момент организации заповедника, а сосны – с 200-летней практикой выращивания этого вида на песчаных почвах. Во-вторых, полностью отсутствуют такие лесные сообщества зонального типа (хвойно-широколиственные), которые существовали на одном и том же месте в течение времени, превышающего длительность жизни ели и дуба, т.е. больше 200–400 лет.

Ниже дается прогноз развития сообщества на одно, два и три поколения дуба, которые соответствуют интервалам времени до 400 лет, от 400 до 800 лет и от 800 лет и более.

Прогноз развития сообществ до 400 лет. За этот промежуток времени в популяциях большинства видов деревьев сменятся 2–3 поколения, и сформируется устойчивая онтогенетическая структура, а сообщества достигнут стадии субклимакса. Он будет представлен двумя вариантами: 1) ценозами с присутствием g_3 особей дуба и сосны; 2) ценозами без дуба и сосны

Таблица 7.30

Распределение площадей прогнозируемых субклимаксных сообществ на разные интервалы времени. Внепойменные местности, кратко- и среднепоемные экотопы пойменных местностей. Заповедник "Брянский лес"

Интервалы времени	Доля площади	Варианты субклимаксовых сообществ, в которых отсутствуют следующие виды:								Всего
		отсутствующих видов нет	ясень	ель	ель, ясень	дуб, ель, ясень, сосна	дуб, ясень, сосна	дуб, ель, сосна	дуб, сосна	
До 400 лет	га	223,4	2747,5	388,7	529,8	327,2	4259,8	473,2	768,6	9718,2
	%	2,3	28,3	4,0	5,4	3,4	43,8	4,79	7,9	100
От 400 до 800 лет	га	–	–	–	–	857,0	7007,3	861,9	992,0	9718,2
	%	–	–	–	–	8,8	72,1	8,9	10,2	100
От 800 и более лет	га	–	–	–	–	–	–	–	9718,2	9718,2
	%	–	–	–	–	–	–	–	100	100

(табл. 7.30). В первой группе сообществ популяции дуба и сосны бесперспективны, поскольку исключительно представлены старыми особями. В прогнозируемом покрове по сравнению с настоящим доля площадей, утративших популяции дуба, возрастет на 48%.

В каждой группе сообществ может быть сформировано четыре варианта диаспорического субклимакса, которые различаются отсутствием или присутствием популяций ясеня и ели. Это связано с тем, что плодоносящие особи ясеня и ели расположены на значительном удалении друг от друга: в некоторых случаях до 10 км. За 400 лет у ясеня могут сформироваться 10, а у ели – 8 новых поколений. Эти поколения ясеня способны освоить территорию в пределах 1,2–2,0 км, а ели – в границах 2,8–4,0 км от исходных плодоносящих растений. Генеративные особи остальных видов (липы, клена, вяза, осины и березы) способны за 400 лет обеспечить достаточным количеством семян любое сообщество.

Прогноз развития сообществ от 400 до 800 лет. Через 400 лет из всех сообществ заповедника практически полностью выпадут g_3 особи дуба и сосны (см. Вклейку, рис. 10). Сообщества будут представлены четырьмя вариантами диаспорического субклимакса: 1) сообщества без дуба и сосны, но с ясенем и елью; 2) сообщества без дуба, сосны и ясеня; 3) сообщества без дуба, сосны и ели; 4) сообщества без дуба, сосны, ясеня и ели. Наиболее широко будут представлены ценозы, в которых отсутствуют популяции дуба, сосны и ясеня: они займут 7000 га. На долю остальных вариантов субклимакса будет приходиться менее 1000 га (см. табл. 7.30).

Прогноз развития сообществ от 800 лет и более. Ожидается, что в течение этого промежутка времени во всех сообществах заповедника появятся популяции ясеня и ели. В результате на всем пространстве моренно-зандровых, зандровых, террасных местностей, кратко- и среднепоемных экотопов в поймах сформируется единый субклимакс – елово-широколиственный лес (см. табл. 7.30; см. Вклейку, рис. 11). В этом субклимаксе полностью будут отсутствовать популяции дуба и сосны, поскольку они не способны возобновляться в окнах распада.

К этой группе относятся длительнопоемные сообщества, которые расположены по эрозионным лощинам стока, в пойменных частях долин малых водотоков, притеррасных и старичных понижениях в долинах средних рек. Они занимают 1866,9 га, или 15,6% площади заповедника. Направление развития ценозов зависит от видового состава современных сообществ и поступления в сообщества семян отсутствующих видов.

В современных сообществах низинных болот эдификаторами выступают поймостойкие виды: ольха черная, ясень обыкновенный, ель обыкновенная, вяз гладкий и береза пушистая. Среди современных сообществ этой группы экотопов по площади господствуют ольшаники (64,1%) и заболоченные березняки (22,9%), а на долю травяных болот приходится 13,0%. Все сообщества находятся в сукцессионном состоянии. Черноольшаники, сменяющие травяные болота и березняки, а также послерубочные сообщества характеризуются одновозрастностью. Лишь в 120-летних ценозах популяции ольхи представлены двумя поколениями: одно – g_3 особями, а другое – v или g_1 растениями, которые появляются в окнах распада. Однако площадь старых ольшаников незначительна – 0,1% территории заповедника.

Ниже дается прогноз развития сообществ на три интервала времени: 1) до 400 лет; 2) от 400 до 800 лет; 3) от 800 лет и более.

Прогноз развития сообществ до 400 лет. За этот период в популяциях ольхи полностью сменятся три поколения и сформируется абсолютная разновозрастность. При этом одна часть ольшаников преобразится в климакс, а другая – в диаспорический субклимакс. В формировании климаксных сообществ будут участвовать разновозрастные популяции ольхи, ясеня, ели, вяза и березы. Эти ценозы расположены непосредственно у источников семян ясеня и ели. Они занимают 10,61% площади низинных болот. На остальной территории сообщества будут представлены три вариантами субклимакса: 1) ольшаник без ясеня и ели; 2) ольшаник без ели; 3) ольшаник без ясеня (табл. 7.31). Отсутствие популяций ясеня и/или ели связано со значительным удалением сообществ от источника семян. Плодоносящие особи ольхи, вяза и березы расположены недалеко друг от друга и способны в течение 400 лет обеспечить достаточным количеством семян любой участок запо-

Таблица 7.31

Распределение площадей прогнозируемых климаксных и субклимаксных сообществ на разные интервалы времени. Низинные болота. Заповедник "Брянский лес"

Интервал времени	Доля площади	Варианты субклимаксовых сообществ, в которых отсутствуют следующие виды:			Квази-климаксные сообщества	Всего
		ясень, ель	ель	ясень		
До 400 лет	га	387,5	395,1	886,3	198,0	1866,9
	%	20,8	21,1	47,5	10,6	100
От 400 до 800 лет	га			424,6	1442,3	1866,9
	%			22,7	77,3	100
От 800 и более лет	га	–	–	–	1866,9	1866,9
	%	–	–	–	100	100

ведника. Среди субклимаксных ценозов наибольшую площадь будут занимать ольшаники без ясеня.

Прогноз развития сообществ от 400 до 800 лет. Ожидается, что в течение этого промежутка времени во всех ольшаниках появятся популяции ели (см. Приложение рис. П10), которые в современном растительном покрове большей частью сохранились по бортам малых рек и низинных болот. Одновременно в 2,4 раза увеличится площадь сообществ, в состав которых войдут популяции ясеня (см. табл. 7.31). В результате этих преобразований климаксные сообщества займут 77,26% площади низинных, и останется только один вариант диспорического субклимакса – ольшаник без ясеня.

Прогноз развития сообществ от 800 лет и более. В течение этого промежутка времени во всех без исключения ольшаниках появятся популяции ясеня. В результате на всем пространстве низинных болот сформируются сообщества климаксного типа (см. табл. 7.31; см. Приложение рис. П11).

Прогноз развития сообществ верховых болот

К этой группе относятся сообщества мезоолиготрофных и олиготрофных болот, которые формируются в неглубоких логах и котловинах. Они встречаются на водоразделах в пределах моренно-зандровых, зандровых и террасных местностей и характеризуются избыточным увлажнением, бедным и кислым субстратом. Верховые болота занимают 389,4 га, или 3,2% площади заповедника.

В сообществах этой группы древесными эдификаторами выступают только два вида: сосна обыкновенная и береза пушистая, которые терпимы к суровости субстрата. По площади господствуют пушицево-сфагновые сосняки (52%) и березняки (44%). Остальные 4% территории логов и котловин покрыты открытыми пушицево-сфагновыми болотами.

В настоящее время подавляющая часть сообществ (375,4 га, или 96,4%) находятся в сукцессионном состоянии. Об этом свидетельствуют:

1) смешанный мезоолиготрофный характер флоры сообществ (Федотов, 1999);

2) небольшая длительность существования ценозов после рубки, которая не превышает максимально возможный возраст сосны на болотах (120–130 лет);

3) неполночленность демографического состава популяций сосны и березы, в которых отсутствуют особи некоторых онтогенетических групп.

Меньшая часть болот (14 га, или 3,6%) достигла поздних стадий развития и представлена климаксными сообществами – сосняками пушицево-сфагновыми с небольшим участием берез. Для этих ценозов характерны: 1) олиготрофный характер флоры (Федотов, 1999); 2) устойчивый оборот поколений в популяциях сосны и березы: в их левостороннем демографическом спектре представлены особи всех онтогенетических состояний.

При неизменном гидрологическом режиме территории все мезоолиготрофные болота могут преобразоваться в олиготрофные болота климаксного типа (см. Приложение рис. П11). Считается, что для этого потребуется, по крайней мере, несколько сот лет (Пьявченко, 1985). Формирование

диаспорических субклимаксов с участием широколиственных деревьев на верховых болотах маловероятно. Это связано с тремя обстоятельствами:

1) все современные сообщества содержат составные компоненты климаксных сообществ – популяции сосны и березы;

2) своеобразие экотопа исключает внедрение широколиственных деревьев, которые вытесняют сосну и березу на водоразделах;

3) световой режим разреженных олиготрофных болот способствует поддержанию устойчивого оборота поколений в популяциях светолюбивых сосны и березы.

* * *

На территории заповедника может быть представлено три варианта климаксных сообществ: 1) на внепойменных местностях, а также на кратко- и среднепоемных экотопах пойменных местностях – полидоминантный хвойно-широколиственный лес; 2) на низинных болотах – черноольшаник с ясенем, елью, вязом и березой; 3) на верховых болотах – сосняк пушицево-сфагновый с небольшим участием березы.

В современном растительном покрове формирование хвойно-широколиственных климаксных биоценозов исключено хотя бы потому, что дуб и сосна, отличаясь слабой теневыносливостью, не способны возобновляться в лесах теневого типа. Абсолютное заповедание приведет к формированию сообществ квазиклимаксного типа, в которых будут полностью отсутствовать популяции дуба и сосны. Кроме того, в течение восьми–десяти столетий в большей части сообществ будут отсутствовать популяции ясеня и/или ели, сформированные сообщества будут иметь ранг субклимаксов. Все современные сосняки на территории заповедника – это культуры или насаждения по гарям, а дубравы – это или сукцессионный этап в смене сосняков, березняков и лугов широколиственными лесами без дуба, или искусственные насаждения.

В доагрикультурном растительном покрове непрерывный оборот поколений в популяциях дуба и сосны поддерживался деятельностью крупных животных-фитофагов: зубров, туров, тарпанов и других. Эти животные формировали полуоткрытые и открытые сообщества (Пучков, 1989; Смирнова и др., 2001) и создавали условия для приживания молодого поколения дуба и сосны.

На низинных болотах формирование сообществ климаксного типа возможно. Эти сообщества будут представлены черноольшаниками со значительным участием ясеня, ели, вяза и березы. Однако формирование климаксных сообществ в разных частях заповедника будет растянуто во времени. Это зависит от сроков поступления семян ясеня и ели в сообщества: ольшаники, расположенные непосредственно у источников семян, преобразятся в климаксные сообщества в течение двух–трех поколений ольхи, а ценозы размещенные на существенном удалении – значительно позже. Последние сообщества в течение нескольких столетий будут представлены диаспорическими субклимаксами, в которых будут отсутствовать или ясень, или ель, или оба вида одновременно.

С течением времени все сообщества верховых болот, при условии неизменности гидрологического режима, способны преобразоваться в ценозы климаксного типа. Они будут представлены сосняками пушицево-сфагновыми с небольшим участием берез.

Полученные прогнозы показывают:

1) заповедание не обеспечивает сохранения полного видового состава синузии деревьев: со временем полностью утратится дуб, а сосна сохранится только на верховых болотах;

2) в условиях абсолютной заповедности самостоятельное восстановление популяций ясеня отличается чрезвычайно низкими темпами, поскольку в современном покрове недостаточно его семенников;

3) полное отсутствие на территории заповедника естественных механизмов формирования и поддержания открытых и полуоткрытых сообществ приведет в ближайшие десятилетия к замене лугов и светлых разреженных лесов сообществами теневого типа, а также к полной утрате луговых и степных видов в синузии трав.

При создании охраняемых территорий с тенденциями развития растительного покрова, аналогичных заповеднику "Брянский лес", следует предусмотреть систему мероприятий по содействию возобновлению видов, популяции которых не способны к саподдержанию в условиях абсолютной заповедности.

7.5.6. Сукцессионные процессы в дубравах лесостепи после прекращения сенокошения и выпаса

Прекращение хозяйственной деятельности в травяных сообществах лесостепи на несколько десятилетий в некоторых заповедниках Восточной Европы позволило выявить основные этапы восстановления лесной растительности на этих территориях. Как было показано в главе 1 наличие травяных экосистем – луговых степей – в пределах лесостепи в доагрикультурный период было обязано существованию крупных стадных копытных, которые формировали зоогенные поляны. После истребления диких копытных лугово-степные сообщества поддерживались в результате выпаса домашнего скота и сенокошения. Известно, что многие степные участки, которые вошли в состав Центрально-Черноземного заповедника, сохранились до начала XX века потому, что они использовались для содержания лошадей (табунное коневодство). Введение режима абсолютного заповедания в лесостепных заповедниках позволило пронаблюдать процесс инвазии древесной растительности (деревьев и кустарников) в лугово-степные и степные сообщества. Для получения достаточно полной картины в луговых степях заповедника "Приволжская лесостепь" описана серия древесно-кустарниковых пятен с момента формирования кустарниковых зарослей до образования лесного фрагмента, где самые старые деревья имеют возраст 60–80 лет (Чистякова, 1994, 1995). Трактовка пространственно разобщенных пятен как возрастных этапов залесения степей позволила составить преставление о сукцессии залесения. Дополнительно использованы данные тридцатилетних наблюдений за восстановлением древесной растительности на степной залежи в Центрально-Черноземном заповеднике (Рыжков, Рыжкова, 2000).

В первоначальном залесении луговых степей участвуют светолюбивые ксерофильные или ксеромезофильные кустарники. В "Приволжской лесостепи" это миндаль низкий (*Amygdalus nana*), роза майская (*Rosa majalis*), спирея городчатая (*Spiraea crenata*), ракитник русский (*Chamaecytisus rutheni-*

cus). Семена этих растений приживаются на нарушениях травяного покрова: выбросах почвы около нор, на пороях и тропах мышевидных грызунов, землероек, хомяка обыкновенного, большого тушканчика, серого хомячка, кротов, барсуков, а в недалеком прошлом и сурков (Спрыгин, 1922). Мыши питаются семенами бобовых, в том числе ракитника. При растаскивании семян по норкам приживание проростков ракитника оказалось возможным на разных участках степи. Семена шиповника, спиреи распространяют птицы, а прорастают они только там, где почвенный покров нарушен. Плотность зарослей кустарников определяется численностью животных-распространителей и масштабами нарушений травяного покрова, так как основной способ самоподдержания популяций этих видов семенной. Чрезмерный выпас скота и большая численность мышевидных грызунов в недалеком прошлом (50–60-е годы XX века) на современной территории заповедника подготовили условия для повсеместного формирования зарослей ракитника русского после введения заповедного режима (70-е годы XX века) в Поперечинской степи. Семена других видов кустарников (спирея, шиповника, миндаля) менее активно распространялись животными и растения этих видов хуже приживались на этой территории. Однако роза майская и миндаль низкий способны к вегетативному разрастанию, особенно миндаль (до 1,0–1,5 м/год), при этом его корневища свободно пронзают дернину из степных трав, завоевывая новые пространства. За счет разрастания корневищ эти вегетативно-подвижные кустарники способны образовывать первичные пятна залесения первоначально одновидовые, а затем и многовидовые. Обычно первичные, только образовавшиеся скопления, состоят из растений одной высоты, т.е. являются одноярусными (рис. 7.37, *а*), но довольно быстро плотность особей в пятне возрастает, молодые растения занимают промежутки между взрослыми и периферию пятна. Только центр пятна двухъярусный, периферия его остается одноярусной, она образована более молодыми, низкорослыми особями. Высота растений верхнего яруса составляет 1,0–2,5 м, нижнего – 0,2–1,0 м.

Следующий этап дифференциации пятен обусловлен поселением в первичных пятнах залесения среднерослых и высокорослых кустарников, а также низкорослых деревьев (рис. 7.37, *б*). Предпосылки для внедрения новых видов – мезофитизация пятна (главным образом, за счет удержания снегового покрова) и изреживание низких кустарников в его центре в связи с отмиранием старых скелетных осей. Чаще всего в заросли низкорослых кустарников попадают семена терна (*Prunus spinosa*), реже – жестера (*Rhamnus cathartica*), калины (*Viburnum opulus*), яблони (*Malus sylvestris*) и других видов. Вегетативно подвижный корнеотпрысковый терн быстро увеличивает численность скелетных ветвей в пятне за счет большой вегетативной подвижности, обусловленной корнеотпрысковостью. В результате разрастания терна и других высокорослых кустарников пятно из двухъярусного превращается в трехъярусное. Центр пятна занимает терн (высота его скелетных осей 2,5–4,0 м), его окружают кустарники разных видов: вишня (*Cerasus fruticosa*), миндаль, спирея, роза, ракитник (высота скелетных осей 1–2 м), а периферию пятна образуют молодые побеги вегетативно-подвижных кустарников (миндаля, вишни) высотой 0,2–0,8 м.

После поселения в пятне низкорослых деревьев – яблони, клена татарского (*Acer tataricum*), черемухи (*Padus avium*), которые со временем образу-

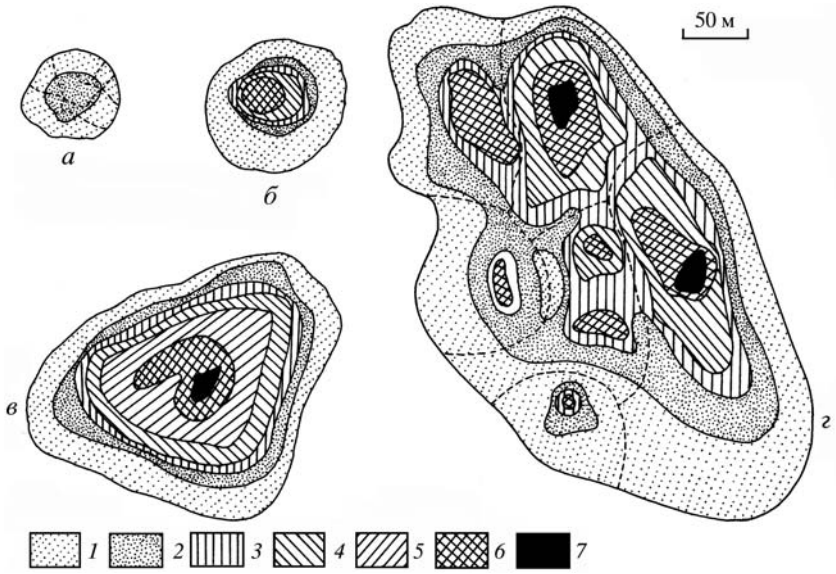


Рис. 7.37. Этапы развития древесно-кустарниковых пятен в сообществах луговых степей после прекращения сенокошения и выпаса (Попереченская и Островцовская лесостепь Пензенской области).

Условные обозначения: *а* – одноярусное пятно, *б* – двухъярусное пятно, *в* – многоярусное пятно, *г* – интегрированное пятно; *1* – низкорослые кустарники, ракитник, миндаль низкий, роза майская, вишня кустарниковая, спирея городчатая; *2* – терн (молодой, низкий); *3* – терн (взрослый, высокий); *4* – многовидовая заросль из взрослых растений терна, жестера слабительного, калины обыкновенной, яблони лесной, клена татарского; *5* – высокие кусты черемухи; *6* – заросли молодых низкорослых деревьев; *7* – заросли взрослых высоких деревьев

Границы между элементами внутри отдельных пятен обозначены сплошными линиями; границы между отдельными пятнами – штриховыми.

ют верхний ярус (6–15 м), – пятно становится 4–5-ярусным. При этом деревья оказываются окруженными первоначально высокорослыми (2,5–6,0 м), затем среднерослыми (1,5–2,5 м) и низкорослыми (0,2–1,0 м) кустарниками. Возрастной состав и плотность популяций деревьев определяется временем попадания зачатков, размерами растения и способностью к возобновлению. У видов, имеющих примерно одинаковые размеры и равные шансы к воспроизводству потомства (например, клен татарский и черемуха обыкновенная), плотность и возрастной состав определяются временем поступления зачатков. Популяции высокорослых кустарников чаще всего полночленные зрелые или старые нормальные (Чистякова, 1995).

Деревья и высокорослые кустарники влияют на состояние популяций низкорослых кустарников: их плотность в многоярусных пятнах меньше, чем в одно- и двухъярусных (табл. 7.32, 7.33). Быстрее изреживаются и старятся популяции светолюбивых, малоподвижных кустарников с небольшой продолжительностью жизни скелетных осей, в частности, ракитника, спиреи, розы. Кустарники с большой вегетативной подвижностью – терн, вишня, миндаль – способны постоянно восполнять утрату в популяциях, мигрируя на периферию пятна. При отсутствии ограничений к разрастанию их по-

Таблица 7.32

Плотность (шт./100 кв. м) и возрастной состав популяций низкорослых кустарников (заповедник "Приволжская лесостепь")

Возрастное состояние	Ракитник русский	Миндаль низкий	Вишня кустарниковая	Спирея городчатая	Роза коричная
			Двухъярусное пятно		
Имматурное	6	25	59	77	2
Виргинильное	5	49	101	43	12
Генеративное	21	66	151	65	74
Сенильное	6	18	25	7	2
			Трехъярусное пятно		
Имматурное	1	3	4	2	16
Виргинильное	1	6	10	4	46
Генеративное	17	16	56	22	82
Сенильное	17	3	5	2	–
			Многоярусное пятно		
Имматурное	5	1	3	1	1
Виргинильное	1	2	4	2	1
Генеративное	12	16	26	9	3
Сенильное	10	1	4	1	1

пуляции остаются зрелыми или старыми нормальными. Если имеются ограничения – не позволяет рельеф (крутой склон) или территория занята другим пятном залесения, – популяции вегетативно-подвижных кустарников стареют, становятся регресссивными, не способными к самоподдержанию и полностью выпадают из состава пятна.

Начало следующего этапа залесения совпадает с приживанием семян высокорослых деревьев. В “Приволжской лесостепи” наиболее частый первопоселенец – осина, изредка клен остролистный, вяз голый, дуб черешчатый. Причина неполноты видового состава высокорослых деревьев – отсутствие источников семян на территории заповедных участков. В конце этого этапа формируется элементарный лесоопушечный комплекс (рис. 7.37, *в*). Он состоит из высокорослых деревьев в центре комплекса, из низкорослых деревьев, высокорослых, среднерослых и низкорослых кустарников.

Близко расположенные пятна залесения и элементарные лесоопушечные комплексы могут сливаться, образуя интегрированное пятно (рис. 7.37, *г*). Первоначально границы исходных пятен хорошо различимы по размещению светолюбивых кустарников (живых или отмерших). Исходя из скорости разрастания вегетативно-подвижных кустарников, площади пятен и продолжительности жизни одной генерации скелетных осей, можно предположительно рассчитать продолжительность каждого из этапов залесения. Длительность формирования элементарных лесоопушечных комплексов измеряется, примерно, 120–170 годами, а интегрированных комплексов 150–200 годами.

Рассматривая структуру интегрированного пятна, видим, что вошедшие в его состав элементарные комплексы неоднородны не только по степени сформированности, но и по возрасту. Нетрудно предугадать, что все группи-

Таблица 7.33

Плотность (шт./100 кв. м) и возрастной состав популяций средне-, высокорослых кустарников и деревьев (заповедник "Приволжская лесостепь")

Возрастное состояние	Терн	Калина	Жестер	Жимолость	Бузина	Бересклет	Яблоня	Черемуха	Клен татарский	Осина	Клен остролистный	Вяз
Трехъярусное пятно												
Имматурное	21	3	–	5	–	–	–	2	–	–	–	–
Виргинильное	45	1	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–
Генеративное	272	4	2	2	–	–	6	1	–	–	–	–
Сенильное	22	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Многоярусное пятно												
Имматурное	2	3	1	1	1	1	–	6	8	3	1	–
Виргинильное	1	1	1	1	–	1	–	4	1	10	1	–
Генеративное	53	3	2	3	2	3	–	27	13	7	2	1
Сенильное	2	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
Интегрированное пятно												
Имматурное	11	3	4	14	1	6	–	5	3	1	–	–
Виргинильное	17	1	1	1	–	10	–	4	1	1	–	–
Генеративное	92	3	10	11	1	24	–	12	2	4	–	–
Сенильное	20	–	9	3	1	8	–	2	1	–	–	–

ровки низкорослых, а затем и высокорослых светолюбивых кустарников, оказавшиеся в результате интеграции внутри единого комплекса, в скором времени отомрут, и, тем самым, создадут предпосылки для поселения на их месте деревьев. При возможности заноса зачатков всех ценозообразователей зональных широколистных лесов на месте интегрированных лесоопушечных комплексов может сформироваться единый разновозрастный полидоминантный лесной массив с хорошо выраженной возрастной мозаичностью разных масштабов.

На Казацком участке Центрально-Черноземного заповедника в течение 29 лет удалось наблюдать восстановление древесной растительности на степной залежи на закартированном участке площадью 8,22 га. За время наблюдений доля площади, покрытой древесной растительностью, возросла с 2,14% до 7,02%. Результаты наблюдений отражены в табл. 7.34 (Рыжков, Рыжкова, 2000).

Распространение деревьев и кустарников на залежи происходит двумя путями: за счет семеношения появившихся ранее особей и в результате заноса семян млекопитающими и птицами, причем роль зоохории за годы наблюдений усилилась. Максимальное видовое разнообразие выявлено под кронами старых деревьев *Pyrus communis*, где находят убежища животные и создается оптимальная среда для поселения различных видов деревьев при отсутствии конкуренции со стороны трав. В большинстве случаев благодаря зоохории появились новые виды кустарников и деревьев: *Quercus robur, Padus avium, Euonymus verrucosa, Viburnum opulus* и др.

Проведенный нами анализ опубликованных данных (Рыжков, Рыжкова, 2000) позволяет разделить все виды на две группы: присутствующие с начала наблюдений (с 1970 г.) и появившиеся позднее (1980–1999 гг.). В первой группе среди деревьев преобладала груша (*Pyrus communis*), а среди кустарников два вида (*Cerasus fruticosa, Prunus spinosa*), численность которых увеличилась в несколько раз, и они сохранили доминирующее положение. Если у груши это увеличение было связано с плодоношением существующих деревьев, то у кустарников оно происходило за счет вегетативного разрастания. Среди малочисленных видов также происходило увеличение численности как в результате заноса семян извне (*Cerasus vulgaris*), так и за счет перехода к плодоношению ранее появившихся деревьев (*Acer negundo, Malus praecox, Sorbus aucuparia*). Вторая группа включает виды, у которых только начался процесс инвазии путем заноса семян извне, который более активно происходил у кустарников. В результате этих процессов к концу срока увеличилось видовое разнообразие как деревьев, так и кустарников, и преобладание по покрытию от деревьев перешло к кустарникам.

Способ залесения лугово-степных сообществ на разных экотопах остается сходным с описанным выше. В любом случае первоначально в травяные сообщества проникают кустарники, вызывая изреживание травяного покрова и создавая предпосылки для поселения деревьев. При этом особенно велика роль вегетативно-подвижных кустарников. Видовой состав пионерных видов будет различным и зависит от экотопа. Если на черноземах в ксеромезофитных условиях основным первопоселенцем выступает миндаль низкий, то в мезоксерофитных олиготрофных местообитаниях на известняках лидируют кизильник черноплодный и вишня кустарниковая. Видимо, вишне кустарниковой, как виду с широкой эко-

Таблица 7.34

Изменение численности популяций деревьев и кустарников в процессе восстановления древесной растительности на степной залежи (Рыжков, Рыжкова, 2000)

Вид	Общее число особей			Число плодоносящих особей			Доля участия в общем проективном покрытии, %		
	1970 г.	1980 г.	1999 г.	1970 г.	1980 г.	1999 г.	1970 г.	1980 г.	1999 г.
Деревья									
Acer campestre	–	1	–	–	–	–	–	< 0,01	–
Acer negundo	1	1	63	1	–	5	3,25	0,22	1,28
Acer tataricum	–	–	53	–	–	27	–	–	0,24
Cerasus vulgaris	4	3	42	–	–	–	7,69	0,93	0,08
Malus praecox	5	7	39	1	5	5	10,89	2,05	1,23
Padus avium	–	7	162	–	–	–	–	0,01	0,42
Pyrus communis	60	62	161	4	17	71	44,11	27,53	16,50
Quercus robur	–	–	3	–	–	–	–	–	< 0,01
Sorbus aucuparia	7	8	124	3	3	7	0,50	0,36	0,10
Итого	**89**	**176**	**743**	**9**	**26**	**108**	**82,12**	**35,50**	**24,52**
Кустарники и полукустарники									
Cerasus fruticosa	72	80	2050	–	10	24	358,00	35,56	35,52
Chamaecytisus ruthenicus	–	23	18	–	–	5	–	2,51	0,63
Crataegus curvisepala	–	–	1	–	–	–	—	< 0,01	
Euonymus europaea	–	–	5	–	–	1	–	–	0,01
Frangula alnus	3	4	2	1	2	1	1,08	0,47	0,03
Genista tinctoria	–	–	1	–	–	–	–	–	< 0,01
Grossularia reclinata	–	–	1	–	–	–	–	–	< 0,01
Lonicera tatarica	–	–	7	–	–	1	–	–	0,01
Prunus spinosa	25	69	1688	15	8	215	4,22	24,52	35,55
Rhamnus cathartica	–	–	70	–	–	5	–	–	0,55
Ribes odoratum	–	–	3	–	–	–	–	–	< 0,01
Ribes rubrum	–	–	11	–	–	–	–	–	< 0,01

Таблица 7.34 (окончание)

Вид	Общее число особей			Число плодоносящих особей			Доля участия в общем проективном покрытии, %		
	1970 г.	1980 г.	1999 г.	1970 г.	1980 г.	1999 г.	1970 г.	1980 г.	1999 г.
Rosa canina + R. villosa	1	9	380	–	–	–	0,08	1,45	2,14
Rubus idaeus	–	–	56	–	–	1	–	–	0,07
Sambucus nigra	–	–	16	–	–	4	–	–	0,15
Sambucus racemosa	–	–	56	–	–	2	–	–	0,16
Solanum dulcamara	–	–	81	–	–	1	–	–	0,46
Viburnum opulus	–	–	26	–	–	4	–	–	0,18
Итого	**101**	**185**	**4478**	**26**	**41**	**783**	**17,88**	**64,51**	**75,48**

логической амплитудой, должна принадлежать ведущая роль и в мезотрофных мезофитных местообитаниях. Ее отсутствие или малое участие на опушках с подобными условиями скорее всего связано с антропогенными воздействиями. Совместно со спиреей вишня, вероятнее всего, должна формировать опушку и в олиго, и в мезотрофных мезоксерофитных условиях на песках. В мезогигрофитных условиях главным структурообразователем выступают кустарниковые ивы.

На современном этапе залесение открытых территорий во многом определяется хозяйственной деятельностью человека. Прекращение выпаса скота на лугах и в степи, заброшенность пахотных земель делают возможным их зарастание кустарниками и деревьями, так как нарушения травяного покрова обеспечивают приживание семян. Полутень, создаваемая сохранившимися степными или выросшими сорными травами, способствует сохранению подроста в начале его развития. Как правило, в этом случае первопоселенцами бывают деревья с летучими семенами (плодами). На песках это может быть сосна, поселение которой отмечено в Кунчеровской степи (заповедник "Приволжская лесостепь"), в других местообитаниях – береза, осина, клен. Так, в Островцовской лесостепи на молодой залежи одновременно с кустарниками поселился клен татарский. Однако даже одновременный занос зачатков деревьев и кустарников не мешает формированию опушки вокруг возникающего лесного массива, если этому не будет препятствовать человек. Наличие опушки обеспечивает полночленность популяций всех деревьев, но, в первую очередь, она необходима для самоподдержания популяций светолюбивых деревьев с тяжелыми плодами. К их числу принадлежит дуб черешчатый. Повсеместное уничтожение опушек и возрастной мозаичности лесных сообществ сделало проблематичным существование дуба черешчатого в европейской лесостепи без вмешательства человека.

* * *

Анализ сукцессионных процессов в растительном покрове лесов неморальной полосы позволяет выявить общие динамические тенденции.

При условии свободного заноса семян всех широколиственных видов деревьев и кустарников, неморальных и нитрофильных лесных и опушечных видов трав, как на суглинистых, так и на песчаных субстратах в течение времени, равном жизни нескольких поколений широколиственных видов деревьев, формируются разновозрастные теневые широколиственные сообщества квазиклимаксового типа, в составе которых не будет дуба черешчатого и сосны обыкновенной или они будут присутствовать как ассектаторы. В таких сообществах максимальное структурное разнообразие обусловит возможность максимального присутствия видов потенциальной флоры теневого и полутеневого типа, характерной для данного типа экотопов.

При ограниченном доступе семян широколиственных видов деревьев, кустарников и трав, как на суглинистых, так и на песчаных субстратах в течение времени, равном жизни нескольких поколений широколиственных видов деревьев, сформируются разновозрастные теневые широколиственные сообщества, которые будут представлять собой диаспорические субквазиклимаксы. В их составе так же, как и в составе квазиклимаксовых сообществ неморальной полосы не будет дуба черешчатого и сосны обыкновенной или они будут присутствовать как ассектаторы. В таких сообществах максимальное структурное разнообразие не будет коррелировать с максимальным присутствием видов потенциальной флоры теневого и полутеневого типа, характерной для данного типа экотопов. Это несоответствие структурного и таксономического разнообразия обусловлено огромными разрывами в ареалах редких видов. а также отсутствием необходимых агентов расселения во многих сообществах.

Таким образом, восстановленный лесной покров будет иметь однообразный характер и не сможет поддерживать весь набор потенциальных обитателей лесов неморальной полосы. Это заключение несомненно носит предварительный характер, поскольку многие вопросы, связанные с распространением и приживанием лесных видов, плохо изучены. Так, недостаточно исследованы зоохории. Особенно мало данных о роли животных в распространении зачатков растений на разных этапах сукцессий. Несомненно, что более подробное и целенаправленное исследование сукцессионных процессов в биогеоценозов в целом даст возможность составить более обоснованные прогнозы восстановительной динамики лесных сообществ.

Глава 8

ЛЕСА БОРЕАЛЬНОЙ (ТАЕЖНОЙ) ПОЛОСЫ

8.1. Распространение и классификация бореальных лесов

8.1.1. Распространение бореальных лесов

Бореальные леса в европейской России протянулись с запада на восток довольно широкой полосой между 60 и 66° с.ш. Традиционно эта полоса подразделяется на две зоны: среднюю и северную тайгу. Основные различия между растительностью этих зон заключаются в степени сомкнутости лесного полога: в северотаежных лесах она не превышает 50%, а в среднетаежных, как правило, составляет более 80% (Растительный покров СССР, 1956). Стоит заметить, что разделение лесов таежного типа на зоны достаточно условно; обычно различия в структуре, видовом составе и особенностях динамики лесов, связанные с геологическим строением местности, особенностями рельефа, историей пожарного или хозяйственного освоения, существенно превышают различия, связанные с положением этих лесов в той или иной широтной зоне тайги.

Основными ценозообразователями бореальных (таежных) лесов являются две группы видов, существенно различающиеся по своим экологическим свойствам: группа темнохвойных древесных видов включает, главным образом, представителей родов *Picea* и *Abies*, группа светлохвойных представлена видами *Pinus* и *Larix*.

В качестве эдификаторов темнохвойных лесов на территории европейской России выступают *Picea abies* и *Picea obovata*, а в области интрогрессии – гибридная форма этих двух видов – *Picea fennica* (*Regel*) *Kom*. Последняя в сводке Черепанова (1995) выступает в качестве видовой категории, а некоторыми авторами она рассматривается как таксон подвидового уровня (Парфенов, 1971). Пихта (*Abies sibirica*) может выступать как содоминант на более богатых почвах, она также более чувствительна к теплу и влаге. В Предуралье в качестве примеси встречается также *Pinus sibirica*. Доминантом светлохвойных лесов по преимуществу является *Pinus sylvestris* и лишь изредка – *Larix sibirica*.

Северотаежные леса тянутся сравнительно неширокой сплошной полосой от Онежского озера до Предуралья (между 66–64° с.ш.). Среди северотаежных темнохвойных лесов выделяются два географических варианта (Растительность европейской части СССР, 1980):

1) карело-северодвинские леса (сложены гибридными формами двух елей – *Picea abies x P. obovata*) отличаются широким распространением и высокой константностью вороники (*Empetrum nigrum, E. hermaphroditum*);

2) северовосточно-европейские и кольские леса характеризуются господством в древостое *Picea obovata*, а среди гибридов также преобладают формы с признаками этого вида. Северотаежные леса Кольского полуострова фитоценотически близки к лесам северной Карелии. Северовосточно-европейские леса простираются к востоку от реки Мезень до предгорий Урала. Для них характерна примесь сибирских видов (*Larix sibirica, Juniperus sibirica, Rubus humulifolius*).

Среднетаежные леса располагаются от западной границы южной Карелии до верховий рек Вычегда и Луза на востоке между 60 и 64° с.ш. Далее всего на юг, до 57° с.ш. (Растительный покров СССР, 1956), они спускаются в бассейн реки Кама. Среди среднетаежных темнохвойных лесов также выделяются два географических варианта (Растительность европейской части СССР, 1980):

1) ладожско-северодвинские леса сложены гибридными формами двух видов ели и характеризуются преобладанием черники и брусники в травяно-кустарничковом ярусе и сплошным покровом из зеленых мхов; к этому варианту относятся леса южной Карелии и бассейна Северной Двины, а их восточная граница проходит по реки Мезень;

2) вычегодские леса образованы насаждениями гибридных форм ели (с преобладанием признаков ели сибирской) и, частично, самой ели сибирской; к этому варианту относятся леса бассейна рек Мезень и Печора, которые характеризуются значительным участием сибирских видов в кустарниковом и травяно-кустарничковом ярусах.

Флора трав и кустарничков немногочисленна и травяно-кустарничковый ярус обладает упрощенной эколого-ценотической структурой. Обычно наиболее полно представлена группа бореальных кустарничков из родов *Vaccinium, Pyrola, Empetrum*, бореального мелкотравья *Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Melampyrum pratense* и реже – группа крупных папоротников и травяного высокотравья. Для трав и кустарничков темнохвойных лесов характерна высокая степень теневыносливости, способность произрастать на кислых и бедных почвах и определяющая роль вегетативного размножения в поддержании популяций.

В темнохвойных таежных лесах обычно хорошо развит моховой покров из небольшого числа видов зеленых бореальных мхов, формирующих одновидовые или маловидовые синузии. Общее проективное покрытие мохового яруса достигает 80–100%. В темнохвойных лесах представлены преимущественно эпифитные лишайники – в основном, на стволах и ветвях деревьев. Напочвенный покров из лишайников формируется в средней тайге в послепожарных лесах, а в северной тайге разнообразие мхов и особенно лишайников существенно возрастает и превосходит разнообразие сосудистых растений.

Распространение светлохвойных лесов (из *Pinus sylvestris, Larix sibirica*) связано как с особенностями геологического строения и рельефа местности, так и с последствиями пожаров. Например, в пределах скалистых ландшафтов Балтийского кристаллического щита и Кольского полуострова весьма характерны таежные леса с абсолютным преобладанием сосны. Основной причиной этого стало частое возникновение здесь лесных пожаров, связанное с быстрым просыханием лесной подстилки на неглубоких каменистых почвах и с быстрым расселением людей – основных источников пожаров – по многочисленным рекам и озерам. Нередко в этих условиях в связи с периодичностью пожаров образуются сообщества с разновозрастным древо-

стоем. Сосновые леса характерны также для обширных пространств, сложенных хорошо дренированными песчаными отложениями (крупных речных террас и водно-ледниковых равнин), причем, нередко распространение сосняков связано с частотой и легкостью возникновения здесь пожаров.

В то же время некоторые сосновые леса в северной и средней тайге связаны, прежде всего, с особенностями местообитаний. Одна группа таких лесов (т.н. сосняки лишайниковые каменистые) формируется на каменистых и скалистых участках. Для таких лесов характерен низкий бонитет древостоя, его сильная разреженность и отсутствие подлеска. Травяно-кустарничковый ярус сильно разрежен, а в наземном покрове преобладают лишайники (*Cladina alpestris, C. rangiferina, Cetraria islandica*). В данных условиях (при сильной инсоляции, бедности субстрата, слабом накоплении мелкозема) отсутствуют другие древесные виды, которые могли бы составить конкуренцию сосне.

Другая группа сосновых таежных лесов, образование которых также связано преимущественно с особенностями условий существования – это заболоченные сосняки с развитым сфагновым покровом. Они располагаются в междюнных понижениях и на плоских водоразделах в условиях застойного увлажнения. Древостой образован низкорослой сосной V класса бонитета. В этих условиях у сосны нет конкурентов.

В более благоприятных ситуациях даже в условиях северной тайги конкуренцию сосне составляет ель, которая в отсутствие пожаров сменяет сосну. Таким образом, в северной тайге все другие типы сосняков (кроме упомянутых выше) представляют собой результат послепожарных сукцессий и сменяются ельниками при наличии потока семян этого вида. В среднетаежных светлохвойных лесах практически все варианты сосновых лесов имеют в доминантной системе экологические аналоги среди еловых, т.е. сосновые леса представляют собой послепожарные производные еловых лесов.

Лиственичники в европейской тайге представлены в виде очень небольших фрагментов, при этом установлена связь их распространения с карбонатной мореной и выходом известняков (Леса, СССР, 1966). Примесь лиственницы отмечается как в сосновых, сосново-березовых, так и в еловых и елово-сосновых лесах.

Современные таежные леса в значительной степени преобразованы хозяйственной деятельностью человека, и огромные лесные массивы теперь уже представлены производными (вторичными) сообществами. Под вторичными лесами обычно понимают леса, преобразованные в результате хозяйственной деятельности человека или возникшие на месте безлесных участков, на которых прежний лес был человеком уничтожен. Разнообразие вторичных лесов таежной зоны весьма велико и определяется как разнообразием видов хозяйственных преобразований лесного покрова, так и стадиями восстановления лесной растительности после таких преобразований. Типичными для таежной зоны Европейской России вторичными лесами являются березняки (из *Betula pendula, B. pubescens*) и сероольшатники (из *Alnus incana*) на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий или березово-осиновые леса (часто с примесью хвойных пород) на месте сплошных вырубок или гарей.

Сомкнутые одновозрастные ельники, приходящие со временем на смену березнякам на зарастающих сельскохозяйственных угодьях, строго говоря, также являются типичными вторичными лесами, хотя иногда подобные лесные экосистемы (весьма обычные в южной и средней тайге) рассматрива-

ются чуть ли не как эталон “коренных таежных ельников”. Во многих случаях факт отнесения лесов ко “вторичным” или “первичным” (“коренным”) является весьма спорным и неоднозначным. Например, сомкнутые и условно-одновозрастные еловые леса, сформировавшиеся из сохраненного подроста на месте вырубленных сосновых лесов, обычно считают коренными, хотя и обязаны они своей современной структурой определенному виду хозяйственных мероприятий. Подобные леса весьма обычны в северной, а также нередки и в средней тайге. Еще более сложным и спорным является вопрос об отнесении разных типов светлохвойных таежных лесов (структура которых обычно определяется воздействием пожаров) к первичным или вторичным, поскольку подавляющее большинство пожаров все же имеет антропогенное происхождение, а конкретную причину пожара установить в подавляющем большинстве случаев невозможно.

При всем разнообразии для большинства вторичных лесов можно выделить несколько общих особенностей:

1) наличие сомкнутых древостоев, формирование и развитие которых вызвано тем или иным крупномасштабным нарушением; упрощенная (по сравнению с естественными лесами) пространственная и возрастная структура;

2) преобладание или высокая доля пионерных (т.е. способных первыми поселяться на открытых безлесных пространствах) видов деревьев – березы, осины, серой ольхи, иногда, сосны;

3) в большинстве случаев (особенно в относительно молодых вторичных лесах) малое количество древесного валежа и слабая выраженность почвенного микрорельефа.

В современных темнохвойных таежных лесах преобладают, в основном, одновозрастные монодоминантные древостои из видов ели, сформировавшиеся, как правило, после рубок или после пожаров, иногда с примесью пихты (на востоке бореальной полосы) или с небольшой примесью видов берез или осины. Такие леса характеризуются высокой сомкнутостью древесного полога, слабым развитием подлеска и обедненным его составом, преобладанием одного вида-доминанта в травяно-кустарничковом ярусе и мощным развитием мохового покрова из бореальных видов мхов.

8.1.2. Классификация и характеристика сообществ бореальных лесов

Традиционно типология и классификация таежных лесов была основана на доминантном подходе, при котором использовались единицы трех уровней: формации (выделяются по доминантам древесного полога), группы (классы) ассоциаций, или группы типов леса (выделяются по группам коллективных доминантов нижних ярусов), ассоциации, или типы леса (выделяются по сочетанию видов-доминантов в разных ярусах) (Сукачев, 1934; Растительный покров СССР, 1956; Лукичева, Сабуров, 1971; Рысин, 1975; Растительность европейской части СССР, 1980; Рысин, Савельева, 2002). Обзоры основных типов лесных сообществ представлены в обобщающих работах, относящихся как ко всей территории бореальной полосы (Растительный покров СССР, 1956; Рысин, 1975; Растительность европейской части СССР, 1980; Рысин, Савельева, 2002), так и к отдельным регионам (Лукичева, Са-

буров, 1971; Леса земли Вологодской, 1999; Леса Удмуртии, 1999; Леса Республики Коми, 1999).

В последней сводке (Рысин, Савельева, 2002) по европейской части России для бореальной полосы в пределах формации еловых лесов выделены следующие группы типов (или классы ассоциаций – Лукичева, Сабуров, 1971): лишайниковые, зеленомошные, долгомошные, хвощовые, сфагновые, травяные. Каждая из этих групп содержит от 2–5 до 28 типов леса, наиболее характерные группы типов для бореальной полосы представлены в табл. 8.1. Анализ материалов этой таблицы показывает, что в двух разных зонах и их секторах существуют экологические аналоги сообществ, хотя несколько различающиеся по флористическому составу (например, присутствие *Chamaepericlymenum suecicum* в Карелии). В целом, набор наиболее крупных единиц (групп типов леса) повторяется в двух зонах (северной и средней тайге) и хорошо отражает дифференциацию лесного покрова в зависимости от положения в рельефе, характера почвообразующих пород и степени дренажа территории. При сравнении с классификацией других лесных формаций бореальной полосы (сосняков – Рысин, 1975; Мартыненко, 1999а; березняков, осинников – Дегтева, 1999; сероольшатников – Дегтева, Ипатов, 1987; Дегтева, 1999) можно убедится в том, что большинство групп типов леса (или групп ассоциаций) образуют аналогичные экологические последовательности (ряды). Подобная ситуация лишний раз подтверждает сукцессионные взаимосвязи экологических аналогов с разными видами-доминантами древесного яруса. Естественно, что конечные звенья этих рядов для разных деревьев-эдификаторов не идентичны и связаны с широтой экологической амплитуды видов деревьев.

Некоторую модификацию доминантного подхода представляет собой методика, предложенная В.И. Василевичем (1985), которая включает сочетание доминантного, флористического и количественных методов. Основополагающим, правда, остается принцип доминирования (доминирование одного вида или группы экологически близких видов), на основании которого классифицируется совокупность описаний. Затем флористическая однородность выделенных групп проверяется методами статистического анализа. Описанная выше методика использована для классификации различных типов лесов Северо-Запада европейской России: березняков (Василевич, 1996; 1997), осинников (Бибикова, 1998), сероольшатников (Василевич, 1998), заболоченных сосняков (Смагин, 1991). Некоторые из выделенных авторами ассоциаций отмечены не только в южной, но и в средней тайге.

Для классификации таежных лесов дополнительно, помимо признака доминирования, было использовано соотношение эколого-ценотических групп видов (Лукичева, Сабуров, 1971; Сабуров, 1972). Авторы цитируемых работ одними из первых при описании бореальных лесов применили принципы флористической классификации и показали соотношения между доминированием видов, эколого-ценотической структурой сообществ, группами константных видов, типами почв, геоморфологическими и литологическими признаками территории и типами ландшафтов. Следует подчеркнуть также, что эти авторы в своих исследованиях одними из первых использовали катенный подход в применении к таежным лесам, т.е. основывались на характеристике лесного покрова речного бассейна как целостной территории. Мы сочли возможным в весьма компактном виде привести результаты анализа (562 описания из Пинежского района Архангельской области) (табл. 8.2), отраженные в работе

Таблица 8.1

Типология еловых лесов европейской России в пределах бореальной полосы для наиболее распространенных вариантов (по: Рысин, Савельева, 2002 с дополнениями по Мартыненко, 1999б)

Группа типов леса	Подгруппа типов леса	Тип леса	Доминанты и содоминанты	Условия местообитания
Лишайниковые	Не выделяются	Лишайниковый	Напочвенный покров из лишайников	Повышенные участки террас, верхние части песчаных грив
		Лишайниковый каменистый	То же	Песчано-каменистые склоны
		Кустарничково-лишайниковый	–"–	Возвышенные участки междуречья и надпойменных террас
		Зеленомошно-лишайниковый	–"–	То же
Зеленомошные	Зеленомошные	Зеленомошный	Мощный покров зеленых мхов (4 вида)	Пологие склоны всхолмлений на равнинах
	Брусничные	Брусничный	*Vaccinium vitis-idaea*	Вершины всхолмлений, повышения озерных террас
		Чернично-брусничный	*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*	Пологие склоны увалов на моренных равнинах
		Воронично-брусничный	*Empetrum nigrum, E. hermaphroditum*	Грядообразные повышения на равнине, верхние части придолинных склонов
	Черничные	Бруснично-черничный	*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*	На высоких надпойменных террасах и приподнятых участках моренных равнин
		Травяно-черничный	Бореальное мелкотравье, примесь неморальных видов	Высокие речные террасы
		Хвощево-черничный	*Equisetum sylvaticum*	Выровненные участки водораздельных плато и пологие склоны
		Багульниково-черничный	*Ledum palustre*	Плоские гряды
		Вейниково-черничный	*Calamagrostis arundinacea*	Пологие щебнистые склоны
		Воронично-черничный	*Vaccinium myrtillus, Empetrum nigrum*	Повышенные участки водораздельных плато
		Кизило-черничный	*Chamaeperyclymenum suecicum*	Склоны всхолмлений
	Вороничные	Голубично-вороничный, воронично-голубичный	*Empetrum nigrum, Vaccinium uliginosum*	Выровненные флювиогляциальные равнины
	Кисличные	Кисличный, разнотравно-кисличный,	Бореальное мелкотравье, примесь неморальных видов	Дренированные пологие склоны ложбин стока
		Крупнотравно-кисличный	Бореальное крупнотравье	Надпойменные террасы (редко)
	Травяно-зеленомошные	Чернично-кисличный, кислично-щитовниковый, голокучниковый	*Oxalis acetosella, Dryopteris carthusiana, Gymnocarpium dryopteris*	Пологие склоны и выровненные участки водораздельных плато

Хвощовые	Не выделяются	Хвощовый, чернично-хвощевый	*Equisetum sylvaticum, E. pratense, Padus avium*	Высокое проточно-застойное увлажнение
		Разнотравно-хвощевый	Бореальное мелкотравье	Улучшенный дренаж
Долгомошные	Не выделяются	Долгомошник	Индикатор – *Carex globularis* Доминант – *Polytrichum commune*	Замкнутые непроточные понижения
		Чернично-долгомошный	*Vaccinium myrtillus*	Замкнутые блюдцеобразные участки равнинных территорий
		Бруснично-долгомошный	*Vaccinium vitis-idaea*	Улучшение дренажа верхнего слоя почвы
		Осоково-чернично-долгомошный	*Carex globularis*	Пониженные участки водораздельной равнины
		Хвощово-долгомошный	*Equisetum sylvaticum*	Нижние части склонов с близким уровнем грунтовых вод
		Кислично-чернично-долгомошный	*Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella*	Дренированные участки
		Разнотравно-долгомошный	Бореальное крупнотравье	Застойное увлажнение при более высоком богатстве почв
		Кизило-долгомошный	*Chamaeperyclymenum suecica*	Водоразделы и склоны речных террас
Сфагновые	Кустарничково-сфагновые	Чернично-сфагновый, голубично-сфагновый, морошково-сфагновый	Сфагновые мхи, *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Rubus chamaemorus*	Периферия сфагновых болот
		Сфагновый	Упрощенная структура	Замкнутые котловины на водоразделах
	Травяно-сфагновые	Разнотравно-сфагновый	Лесные гигрофиты и виды эутрофных болот	Понижения водоразделов
		Лабазниково-сфагновый	*Filipendula ulmaria*	Верховья ручьев, речек
		Вахтово-сфагновый	*Menyanthes trifoliata*	Окраины болот
		Осоково-сфагновый	Мезогигрофильные и гигрофильные осоки	Широкие ложбины на водораздельных равнинах
Травяные	Не выделяются	Аконитово-разнотравный, аконитово-вейниковый, вейниковый	Бореальное высокотравье, *Calamagrostis purpurea*	Долины рек и ручьев, Республика Коми Дренированные участки террас, Респ. Коми

Таблица 8.2

Характеристика еловых лесов средней тайги по эколого-ценотической структуре (по Лукичевой, Сабурову, 1971)

Эколого-ценотическая группа	Индекс ЭЦГ в этой книге	Примеры видов									
			1	Лишайниковые	Зеленомошные			Разнотравные		Травяные	Долгомошные	Сфагновые
			2	Лишайниковые	Черничные	Мелкотравные	Брусничные	Разнотравные	Высокотравные	Травяно-сфагновые	Долгомошные	Сфагновые
			3	Флювиогляциальная равнина	Моренная равнина	Денудационно-карстовая равнина	Флювиогляциальная равнина	Денудационно-карстовая равнина		Все типы	Моренная равнина	Моренная и флювиогляциальная равнина
			4	Выровненные участки	Склоны и выровненные участки водоразделов			Склоны	Склоны, поймы рек, дно логов	Поймы рек, дно логов	Слабодренированные участки	Бессточные западины
Боровая	Pn	*Calluna vulgaris, Arctostaphylos uva-ursi*		Д			сД					
Таежная, светлохвойная	Pn	*Vaccinium vitis-idaea*		сД	сД	сД	Д					
Таежная, темнохвойная	Br	*Vaccinium myrtillus, Linnaea borealis*			Д	Д	сД	сД	сД			
Мелкотравье	–	*Oxalis acetosella, Trientalis europaea, Gymnocarpium dryopteris*				сД		Д	сД			
Среднетравье	–	*Geranium sylvaticum, Lathyrus vernus*						Д	сД			
Неморальное	Nm	*Aegopodium podagraria,*						сд	Д			

Высокотравье-лесное евтрофное	–	*Aconitum septentrionale, Delphinium elatum*					Д	сД		
Высокотравье - логовое	Nt (Aln)	*Filipendula ulmaria, Urtica dioica*					сД	Д		
Среднетравье логовое	Nt (Aln)	*Equisetum sylvaticum, Trollius europaeus*					сД	Д	Дс	
Заболоченной тайги	Olg	*Vaccinium uliginosum, Empetrum nigrum, Ledum palustre*							Д	сД
Болотная	Olg	*Chamaedaphne calyculata, Carex limosa*								Д
		Эколого-ценотические группы криптофитов								
Боровая	–	*Cladina arbuscula, C. rangiferina*								
Светло-таежная	–	*Pleurozium shreberi, Dicranum scoparium*	Д	Д	Д	сД				
Темно-таежная	–	*Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis*	Д	Д	Д	сД				
Эфтрофная	–	*Rhytidiadelphus triquetrus, Mnium affine, Brachythecium curtum*				Д	Д			
Заболоченной тайги		*Polytrichum commune*							Д	сД
Болотная		*Sphagnum fuscum, Sph. magellanicum*								Д

Примечание. 1 – Классы ассоциаций, 2 – группы ассоциаций, 3 – тип ландшафта, 4 – положение в ландшафте. Д – доминирование группы, сД – содоминирование.

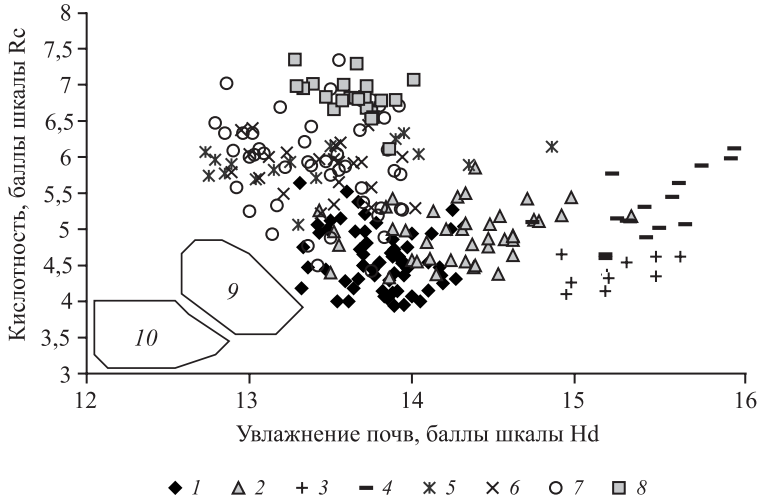


Рис. 8.1. Экологическое пространство, занимаемое основными группами ассоциаций средней тайги в южной части Архангельской области (по описаниям А.П. Безделовой).

Группы ассоциаций: *1* – черничная; *2* – травяно-сфагновая; *3*, *4* – сфагновая; *5, 6, 7* – разнотравная; *8* – высокотравная; *9–10* – см. текст.

А.Н. Лукичевой и Д.Н. Сабурова (1971), поскольку они дают возможность представить общую картину распределения основных вариантов лесных сообществ в ландшафте. Внутри каждой группы (класса) ассоциации несущественно различаются по структурным признакам, поэтому в таблицу включена характеристика только групп (классов) ассоциаций.

Даже поверхностный просмотр таблицы убеждает в том, что все варианты сообществ не имеют четких границ по эколого-ценотической структуре (и, добавим, по флористическому составу), т.е. образуют структурный и флористический континуум. Поэтому любое разделение на те или иные типы оказывается условным и обычно решается или эмпирически, или с помощью статистических процедур (кластеризации и ординации). Вместе с тем каждая крупная группа сообществ (на уровне групп ассоциаций) имеет отличительные признаки, выражающиеся в преобладании или определенном соотношении эколого-ценотических групп (несмотря на то, что разделение на такие группы у разных исследователей совпадают не полностью).

Обозначенные выше группы ассоциаций (группы типов леса в лесной типологии) занимают свое экологическое пространство в зависимости от факторов увлажнения и кислотности. Эти же группы сообществ использованы при обработке по экологическим шкалам большого массива описаний, любезно предоставленных руководителем работы доктором биолог. наук Ю.Г. Пузаченко и автором описаний А.П. Безделовой (рис. 8.1). Выборка включает 249 площадок по 400 кв. м, которые образуют трансекту, пересекающую часть речного бассейна малой реки. Описания выполнены в южной части Архангельской области и отражают распределение лесных сообществ по экотопам на внепойменной территории денудационно-карстовой равнины, перекрытой карбонатной мореной. На исследованном участке леса́, в ос-

Таблица 8.3

Соотношение протяженности разных типов сообществ по катене (на примере бассейна реки Заячья, юг Архангельской обл.)

№ группы	Название группы сообществ	Доминанты и константные виды нижних ярусов	Доля занятой территории, %	Тип экотопа
1	Черничная	*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*	26	Плоские участки водораздела
2	Травяно-сфагновая	*Melampyrum pratense Deschampsia cespitosa, Equisetum sylvaticum, Carex nigra*	17	Днище и склоны впадин на водораздельном участке, припойменная часть речной террасы, притеррасная пойма
3	Сфагновая	*Eriophorum vaginatum, Carex globularis, V. uliginosum*	7	Днище и склоны глубокой впадины на водораздельном участке
4	Сфагновая	*Juncus filiformis, Comarum palustre, Salix aurita, Equisetum fluviatile*	6	Неглубокие плоские впадины
5	Разнотравная	*Deschampsia cespitosa, Trientalis europaea, Juncus filiformis, Viola palustris*	6	Окраины глубокой впадины
6	Разнотравная	*Maianthemum bifolium, Rubus saxatilis, Equisetum sylvaticum, Geranium albiflorum*	9	Плоские участки водораздела
7	Разнотравная	*Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea*	18	Плоские участки водораздела, плоские участки верхней речной террасы
8	Высокотравная	*Aegopodium podagraria, Filipendula ulmaria, Geum rivale, Aconitum septentrionale, Geranium sylvaticum*	11	Плоские участки водораздела, склоны верхней речной террасы

Примечание. Доля территории, приходящаяся на определенную группу сообществ, определена как доля площадок, отнесенная к этой группе. Тип экотопа определен по положению площадок в рельефе на основании топографического профиля (по авторским данным Ю.Г. Пузаченко, А.П. Безделовой). Группы сообществ выделены нами путем кластеризации методом Уорда с помощью эвклидова расстояния (программа PCord).

новном, представлены производными типами с преобладанием в древостое сосны или двух видов берез; ель, тем не менее, постоянно входит в состав древесного яруса и в ряде случаев выступает как доминант или содоминант. Во всех вариантах сообществ ель успешно возобновляется и с высоким постоянством присутствует в подлеске и в травяно-кустарничковом ярусе.

Среди выделенных групп ассоциаций (см. табл. 8.3) центральное положение занимает черничная группа (см. рис. 8.1 – *1*) с диапазоном кислотности от 4 до 6,5 баллов (по шкале кислотности Цыганова) при умеренном увлажнении. Эта группа сообществ занимает четверть территории на трансекте (табл. 8.3) и представлена на относительно выровненных плоских участках равнины. В сообществах этой группы черника и брусника представлены в равной степени, при этом не выявлена какая-либо тенденция в изменении экологического режима по увлажнению и кислотности при смене доминантов.

Общее покрытие мохового яруса варьирует в широких пределах, но чаще составляет от 50 до 80–100%. По составу моховой покров неоднороден, локально доминируют *Pleurozium schreberi, Dicranum sp., Polytrichum commune*; покрытие сфагновых мхов обычно невелико, хотя местами достигает 70%. На площадках с разными видами мхов-доминантов существенных различий в составе сосудистых растений не отмечается. При ухудшении дренажа, что сопровождается повышением кислотности и увлажнения (см. рис. 8.1 – *2*), характерной становится травяно-сфагновая группа ассоциаций, где преобладают сфагновые мхи (покрытие 50–90%); в группе зеленых мхов в качестве содоминанта выступает *Polytrichum commune*. В травяном покрове обычен *Equisetum sylvaticum*.

В бессточных депрессиях, где сочетаются высокие значения увлажнения и кислотности, распространена сфагновая группа ассоциаций с олиготрофными кустарничками (*Vaccinium uliginosum, Oxyccocus palustris, Andromeda polifolia, Ledum palustre*), занимающая наиболее влажную и кислую область экологического пространства (см. рис. 8.1 – *3*). При условии хотя бы небольшой проточности, которая способствует промыву и понижению кислотности субстрата (см. рис. 8.1 – *4*), появляются сообщества с преобладанием болотных трав (*Comarum palustre, Equisetum fluviatile*, виды рода *Carex*). В обоих типах сообществ в моховом ярусе доминируют сфагновые мхи.

В области со средним уровнем кислотности (5,0–6,5 баллов) и увлажнения преобладает разнотравная группа ассоциаций (см. рис. 8.1 – *5, 6, 7*). Сообщества этой группы, представленные на изученной территории, при большом сходстве видового состава и занимаемого экологического пространства несколько различаются по видам-доминантам и набору константных видов: выделяются сообщества с высоким постоянством *Deschampsia cespitosa* (см. рис. 8.1 – *5*), *Maianthemum bifolium, Equisetum sylvaticum* (см. рис. 8.1 – *6*), *Oxalis acetosella* (см. рис. 8.1 – *7*). В моховом покрове (общее покрытие варьирует от 5 до 60%) преобладают *Pleurozium schreberi, Dicranum sp.*

На повышенных участках водораздела и склонах речных террас с карбонатной мореной в условиях слабокислых и нейтральных почв представлена наиболее богатая в видовом отношении и наиболее разнообразная по эколого-ценотической структуре высокотравная группа ассоциаций (см. рис. 8.1 – *8*). Наиболее характерными видами являются *Aegopodium podagraria, Aconitum septentrionale, Geranium sylvaticum, G. albiflorum*; здесь высоко участие неморальных видов трав. Моховой покров по составу и покрытию сходен с таковым для разнотравной группы ассоциаций. Следует отметить, что экологическое пространство разнотравной группы ассоциаций пересекается как с высокотравной, так и с зеленомошной, что определяет возможности их взаимных сукцессионных переходов.

Состав древесного полога слабо варьирует в разных группах ассоциаций: на участках, занятых 1–5 группами (см. рис. 8.1), преобладает сосна, а ель представлена в виде примести в подросте; в группе *6* доминирует ель; в группе *7* – береза с примесью и подростом ели; в группе *8* – ель с примесью березы. Подобный состав свидетельствует о сукцессионном состоянии большей части сообществ, где потенциально ель должна выступать в качестве доминанта и лишь изредка (в сфагновой группе) – как содоминант древесного полога.

В анализируемой выборке не были представлены группы ассоциаций, занимающие наиболее сухую и кислую область экологического пространст-

ва; путем сопоставления с выборками из других точек мы сочли возможным очертить ту область пространства, где могли бы существовать лишайниковая и брусничная группы ассоциаций (см. рис. 8.1 – *9, 10*).

Выделенные группы ассоциаций занимают определенное положение в рельефе, а лесной покров в пределах фитокатены характеризуется определенным соотношением по площади и может выступать в качестве одной из характеристик ландшафта. Сопоставление экологического пространства по наиболее значимым экологическим факторам показывает, что группы ассоциаций таежных лесов, выделенные на основе эколого-ценотической структуры и доминирования видов нижних ярусов (см. табл. 8.2, 8.3), в экологическом отношении различаются достаточно четко. Смена видов-доминантов в пределах каждой из групп ассоциаций, как правило, может трактоваться в качестве сукцессионных изменений.

К сожалению, с позиций флористической классификации леса северной части бореальной полосы на территории европейской России изучены слабо, этому вопросу посвящено небольшое число работ (Сабуров, 1972; Нешатаев, 1985; Смагин, 1991; Морозова, Коротков, 1999). Для значительной части территории исходные данные (полные геоботанические описания) отсутствуют, тем не менее, наиболее распространенные типы лесных сообществ могут быть описаны на примере лесов Карелии, некоторых районов Архангельской области и республики Коми.

Продромус основных типов темнохвойных и светлохвойных лесов в бореальной полосе европейской России представлен ниже. Значительная часть заболоченных лесов в данной работе не рассматривается.

• 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 arbusculae-Pinetum* (Caj. 1921) K.-Lund 1967
субассоциация *typicum* K.-Lund 1967
субассоциация *vaccinietosum myrtilli* Morozova et V. Korotkov 1999
субассоциация *pulsatilletosum patentis* subass. nov.
• • • • Подсоюз *Ledo-Pinenion* K.-Lund 1981
• • • • • Ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* K.-Lund 1981
субассоциация *polytrichetosum communis* Morozova et V. Korotkov 1999
• • • Союз *Dicrano-Pinion* Libbert 1933
• • • • • Ассоциация *Vaccinium vitis-idaea-Pinetum boreale* Caj. 1921
• • Порядок *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967
• • • Союз *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939
• • • • Подсоюз *Eu-Piceenion* K.-Lund 1981
• • • • • Ассоциация *Eu-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962
субассоциация *myrtilletosum* K.-Lund 1981
субассоциация *dryopteridetosum* K.-Lund 1981
субассоциация *athyrietosum* K.-Lund 1981
• • • • Подсоюз *Melico-Piceenion* K.-Lund 1981
• • • • • Ассоциация *Melico nutantis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962
субассоциация *typicum* K.-Lund 1981
субассоциация *aconitetosum* K.-Lund 1981
• • • • • Ассоциация *Aconito-Piceetum* ass. nov.

Порядок *Cladonio-Vaccinietali**a*** объединяет олиготрофные лишайниковые и моховые сосняки. Подобные сообщества широко распространены в Северной Европе. Этот порядок включает два союза. 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 aphtosa* (Kielland-Lund, 1981). Союз *Dicrano-Pinion* включает зеленомошно-кустарничковые сообщества с доминированием сосны на песчаных и супесчаных почвах, распространенные в субконтинентальных и континентальных районах Средней и Восточной Европы (Matuszkiewicz, 1981). В северо-восточной Европе довольно широко представлены сообщества обоих союзов.

В состав союза *Phyllodoco-Vaccinion* входят олиготрофные сухие сосновые леса, объединяемые в подсоюз *Cladonio-Pinenion*, а сфагновые олиготрофные заболоченные сосняки представлены подсоюзом *Ledo-Pinenion* (Kielland-Lund, 1981).

Ассоциация *Cladonio-Pinetum*

Диагноз. Полное название ассоциации *Cladonio arbusculae-Pinetum boreale*. Ассоциация включает сухие лишайниковые сосняки с хорошо развитым лишайниковым покровом и диагностируется присутствием *Arctostaphylos uva-ursi, Cladonia uncialis, Cladina stellaris, Cetraria islandica* и *Polytrichum piliferum* (табл. 8.4).

Характеристика сообществ. Древостой составлен сосной, в верхнем ярусе преобладает поколение деревьев сосны 140–180-летнего возраста, изредка встречаются сосны более старого возраста. Для древостоя характерна примесь *Betula pendula*. В подросте в незначительном количестве, но с высоким постоянством встречаются *Pinus sylvestris, Picea obovata, Populus tremula*, реже – *Betula pubescens, Salix caprea* (Морозова, Коротков, 1999). Кустарниковая синузия представлена единичными экземплярами *Sorbus gorodkovii* в западной части ареала ассоциации (или *S. aucuparia* – в центральной и восточной частях), *Juniperus communis*, а в восточной части ареала ассоциации – *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый ярус разреженный, в нем преобладают *Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus, Empetrum hermaphroditum* или *E. nigrum* (см. табл. 8.4); участие *Calluna vulgaris* значительно увеличивается в сообществах с разреженным древесным ярусом и на участках, пройденных низовыми пожарами (Сабуров, 1972). Единично встречаются *Avenella flexuosa, Chamaenerion angustifolium* и *Melampyrum pratense*. 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*). Проективное покрытие мохово-лишайникового покрова достигает 80–90%. Распределение мхов и лишайников неравномерное: первые преобладают в сомкнутых частях сосняков, вторые – на прогалинах с разреженным древостоем.

Особенности экологии. Сосняки асс. *Cladonio-Pinetum* занимают наиболее сухие местообитания: вершины и склоны холмов, озовые гряды; кроме того, участки лишайниковых сосняков встречаются на песчаных террасах рек и на приозерных валах моренных равнин. В большинстве своем лишайниковые сосняки представляют начальные этапы постпирогенной сукцес-

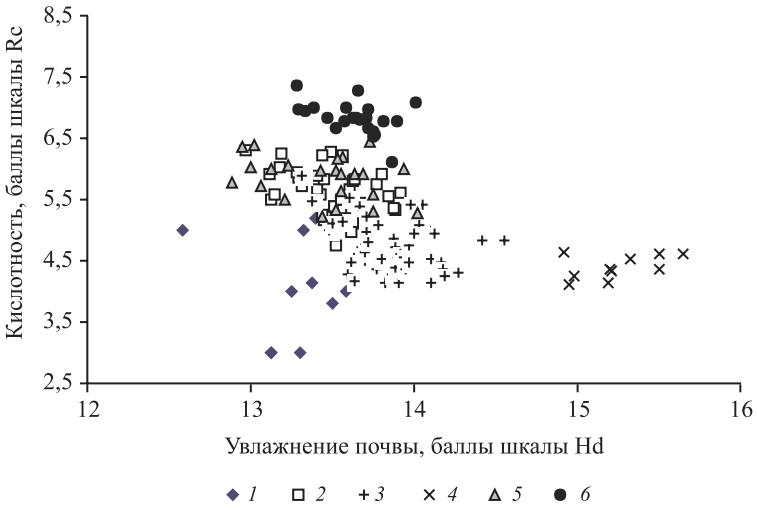


Рис. 8.2. Экологическое пространство субассоциаций таежных лесов:
1 – субассоциация *Cladonio-Pinetum vaccinietosum myrtilli, 2 – Vaccinio-Pinetum boreale, 3 – Eu-Piceetum abietis myrtilletosum, 4 – Oxycocco quadripetali-Pinetum, 5* – субассоциация *Melico nutantis-Piceetum abietis typicum*, *6* – ассоциация *Melico nutantis-Piceetum abietis aconitetosum.*

сии, их существование поддерживается благодаря периодическому повторению пожаров. В экологическом пространстве факторов они располагаются в области с высокой кислотностью и низким увлажнением (рис. 8.2), что коррелирует с низкой трофностью почв.

Синтаксономия. Ассоциация отнесена к союзу *Phyllodoco-Vaccinion* по значительному участию *Cladina stellaris* и видов рода Empetrum. В качестве синонимов этой ассоциации можно рассматривать сообщества *Pineto-Vaccinietum myrtilli arctostaphyletosum* (Braun-Blanquet et al., 1939) из Фенноскандии; группу сообществ *Calluna*-тип (Cajander, 1909) из южной Финляндии, *Cladina*-тип (Cajander, 1921) из северной Финляндии; сообщества *Calluna-Cladina* группы и *Cetraria islandica-Calluna* группы (Oksanen, Ahti, 1982) из Финляндия. В доминантной классификации российской школы к этой ассоциации относят сосняки лишайниковые, сосняки вересковые, частично зеленомошно-лишайниковые и брусничные сосняки со значительным участием лишайников (покрытие не менее 30%).

В пределах ассоциации выделены три субассоциации (см. табл. 8.4). Субассоциация *Cladonio-Pinetum typicum* описана на примере лишайниковых сосняков в Костомукшском заповеднике (Морозова, Коротков, 1999). Похожие сообщества распространены в средней части Финляндии (*Cetraria islandica-Calluna* группа, Oksanen, Ahti, 1982). От более северных сосновых сообществ Норвегии лишайниковые сосняки заповедника отличаются повышенным участием *Cetraria islandica*, отсутствием *Empetrum hermaphroditum, Cladonia coccifera*, меньшим постоянством *Dicranum fuscescens*. К этой же субассоциации относятся сообщества гарей, описанные в Костомукшском заповеднике (Морозова, Коротков, 1999). Их можно рассматривать как более раннюю сукцессионную стадию ассоциации *Cladonio-Pinetum*. Для этой стадии характерно значительное участие *Arctostaphylos uva-ursi* и

Таблица 8.4

Основные ассоциации сосновых лесов бореальной полосы

Ассоциация		*Cladonio-Pinetum*							*Vaccinio-Pinetum*					*Oxycocco quadripetali-Pinetum*	
Субассоциация		*typicum*	*vaccinietosum myrtilli*		*pulsatilletosum patentis*									*polytrichetosum communis*	
Местоположение		Карелия (север)	Карелия (север)		Архангельская обл.				Карелия					Карелия	
									север		юг			север	юг
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	Число описаний	28	10	19	6	7	16	10	20	12	28	19	10	12	7
	Сомкнутость яруса A, %	30	35	40	40	50	50	50	40	30	47	НД	49	20	47
	Покрытие яруса B, %	15	25	10	< 1	3	5	10	22	20	13	11	5	10	2
	Покрыие яруса C, %	35	75	75	20	30	45	50	45	48	47	64	44	60	54
	Покрытие яруса D, %	90	90	90	85	90	90	90	85	90	71	76	90	90	98
	Виды, характеризующие асс. *Cladonio-Pinetum*														
D	*Cladina stellaris* Vpv	**V**^{2}	**V**^{1}	**IV**	**V**^{1}	**V**^{2}	**V**^{2}	**V**^{1}		I		I	II	II	
D	*Cetraria islandica* Ocv	**III**	**IV**^{1}	**III**	**I**	**I**	**II**	**I**	I	I		I	I	I	
D	*Cladonia uncialis*	**IV**	**II**	**III**	**II**	**I**				I		I			
D	*Polytrichum piliferum*	**IV**		**I**	**IV**^{1}	**I**			II		I	I	I		
	Arctostaphyllos uva-ursi	**(IV)**			**V**^{1}	**I**	**II**	**I**			I				
	Виды, характеризующие субасс. *Cladonio-Pinetum vaccinietosum myrtilli*														
	Melampyrum pratense	I	**III**	**V**		III	I	II	III	V^{1}	III	IV	II	IV	
A	*Betula pendula*	I	**II**	**IV**^{1}					V^{1}	II^{1}		I	V		
	Ledum palustre dsa	I	**IV**^{1}	**III**^{1}					I^{1}	I				**IV**^{2}	**V**^{2}
D	*Polytrichum commune* dsa		**I**^{1}	**II**					IV^{1}	IV	II	II	II	**IV**^{2}	**III**^{2}
	Виды, характеризующие субасс. *Cladonio-Pinetum pulsatilletosum patentis*														
	Antennaria dioica	I	I		**II**	**III**	**V**	**IV**			I				

	Pulsatilla patens					**IV**[1]	**IV**	**I**	**III**							
D	*Dicranum majus*			I		**I**	**IV**	**V**[1]	**V**[1]		I[1]					
B	*Rosa acicularis*					**I**	**II**	**IV**	**III**			IV	III	I		
	Equisetum hyemale					**I**	**I**	**II**	**I**							
A	*Larix sibirica*						**I**		**I**							
	Carex ericetorum						**I**	**I**	**I**							
	Виды, характеризующие асс. *Oxycocco quadripetali-Pinetum*															
	Rubus chamaemorus														**V**[2]	**II**[2]
	Chamaedaphne calyculata														**V**[2]	**V**[1]
	Eriophorum vaginatum														**V**[1]	**III**[2]
	Carex globularis	dsa		I[1]				I	I	I	II				**IV**[1]	**III**
	Andromeda polifolia			I											**IV**[1]	
D	*Polytrichum strictum*	dsa		I[1]								I		I	**III**[1]	
	Oxycoccus microcarpus														**III**	
	Oxycoccus palustris														**III**	**III**
	Carex lasiocarpa	dsa													**II**	
	Афинные виды класса *Vaccinio- Piceetea*															
D	*Pleurozium schreberi*	Kvp	V[3]	V[3]	V[4]	V[1]	V[2]	V[3]	V[3]	V[3]	V[3]	V[4]	V[5]	V[4]	V[1]	V[1]
A	*Pinus sylvestris*	Ocv	V[3]	IV[2]	V[3]	V[3]	V[3]	V[3]	V[3]	V[2]	IV[2]	V[3]	V[3]	V[3]	V[1]	V[2]
	Vaccinium vitis-idaea	Kvp	V[2]	V[1]	V[2]	V[2]	V[2]	V[3]	V[3]	V[3]	V[2]	V[3]	V[3]	V[3]	V[1]	V[1]
	Vaccinium myrtillus	Kvp	V[1]	V[2]	V[3]		II[2]	V[1]	V[2]	V[3]	V[3]	V[2]	V[2]	V[1]	V[2]	V[2]
D	*Cladina rangiferina*	Ocv	V[3]	V[1]	V[2]	V[3]	V[2]	V[2]	V[2]	IV	V		IV[1]	V[2]	IV	
B	*Pinus sylvestris*	Ocv	V[2]	III[1]	IV[1]	V[1]	IV	IV[1]	III[1]	I	I	IV[1]	IV[1]	V[1]	V[1]	I
C	*Pinus sylvestris*	Ocv	V	I	III	V	V	IV	III	I		III	III	III	IV	
D	*Cladina arbuscula*	Ocv	V[1]		V[1]	V[3]	V[2]	V[2]	V[2]	II		I	IV[1]	V[3]		II
D	*Dicranum polysetum*	Ocv	V		V[1]	I	I	IV[1]	IV	V[1]		III[1]	III[1]	II	II	I
D	*Dicranum scoparium*	Kvp	II	IV[1]	V	III	II	III		V	V[1]	V[1]	IV[1]		II	III[1]
D	*Hylocomium splendens*	Kvp	I	III[1]	III[1]		V[1]	V[1]	V[1]	V[3]	V[3]	V[3]	III[2]		III	III[1]
	Linnaea borealis	Ovp		I	II			I	II	V[1]	V	II[1]	III[1]	I	I	
D	*Ptilium crista-castrensis*	Ovp		I	I		II	II	I	V[1]	II[1]		I	I		
	Empetrum hermaphroditum		V[1]	V[2]	V[1]					III	V[1]				V[1]	
	Empetrum nigrum	Vpv				IV[1]	IV[1]	III[1]	IV[1]			I				I
D	*Peltigera aphthosa*	Vpv	I		I		I	III	II	I	II					
	Lycopodium annotinum	Ovp	II					II	II	III	III				I	
	Trientalis europaea	Ovp		I					II	I	III	II	II	I	II	

Таблица 8.4 (*продолжение*)

	Ассоциация	*Cladonio-Pinetum*							*Vaccinio-Pinetum*					*Oxycocco quadripetali-Pinetum*	
	Субассоциация	*typi-cum*	*vaccinietosum myrtilli*		*pulsatilletosum patentis*									*polytriche-tosum communis*	
	Местоположение	Каре-лия (север)	Карелия (север)		Архангельская обл.				Карелия					Карелия	
									север		юг			север	юг
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	Число описаний	28	10	19	6	7	16	10	20	12	28	19	10	12	7
	Orthilia secunda Ovp							I	II	II	I	I			
	Прочие виды														
	Calluna vulgaris	V^{2}	IV^{2}	III^{2}	V^{1}	V^{2}	IV^{2}	III^{1}	I	I	V^{2}	V^{2}	V^{2}	I	
B	*Picea abies (obovata)*	(IV)	V^{1}	(V^{2})	II	III	IV	IV	(IV^{2})	V^{2}	I	IV^{2}	V^{2}	(V^{1})	III^{1}
C	*Picea abies (obovata)*	(III)	II	(V)	III	III	IV	IV	(IV)	III	I	III^{1}	II	(IV)	II
D	*Cladonia deformis*	V		V	III^{1}	I	II	III^{1}						III	I
	Avenella flexuosa		V^{1}	III		II	III	IV^{1}	IV	V	V^{1}	V^{1}	V	I	
B	*Juniperus communis*		IV^{1}	II	III	III	III^{1}	V^{2}	I	II	IV^{1}	IV^{1}	III	I	
B	*Betula pubescens*	II	III^{1}	III^{1}	I	II	I	II	IV^{1}	IV^{1}	I	II	I	V^{1}	
C	*Betula pubescens*	I	I	IV	I	II	I	II	III	I	I	I		IV	
A	*Betula pubescens*	I	II	I	I	I	I	I	IV^{1}	V^{1}			I	IV	V
	Solidago virgaurea	II	III	II		I	IV	III	III^{1}	III^{1}	II	II		I	
D	*Polytrichum juniperinum*	II	II^{1}	III	I				I	I	IV^{1}	III	IV	III	III
	Diphasiastrum complanatum		I	I	II	II	III	IV	I	III^{1}		I			
	Vaccinium uliginosum	I	V^{1}	II	III^{1}	III	II	II	II	I				V^{1}	
	Chamaenerion angustifolium	I	I	III		III	IV	IV	II	I	I	I		I	
A	*Picea abies (obovata)*	(I)	III^{1}	(II)			I	I	(V^{3})	V^{2}		II^{2}		(III)	III^{1}
D	*Cladonia degenerans*	V	II^{1}	IV						I		I		I	
D	*Cladonia furcata*	IV		V					IV					II	
D	*Dicranum fuscescens*	III							I						

D	*Ptilidium ciliare*		II		I					I		II	I					
D	*Cladonia pleurota*		II	III	I						I							
B	*Betula pendula*			III						I	I	I	II					
D	*Cladina mitis*			IV							III			I^{1}				
B	*Populus tremula*			III^{2}	I					I	II	I	II		I			
C	*Populus tremula*		I	I	III					II		I	I					
A	*Populus tremula*			I						I	III^{1}							
D	*Nephroma arcticum*			III^{1}						I	III							
D	*Cladonia cornuta*					V^{1}	IV	IV	V^{1}				I					
D	*Cladonia coccifera*					V^{1}	V^{1}	II	IV^{1}									
D	*Stereocaulon paschale*		I			IV	I	III	I				I	I				
D	*Ceratodon purpureus*					III	II	II	I									
	Thymus serpyllum					III^{1}						I						
B	*Sorbus aucuparia (gorodkovii)*		(I)	II	(I)			I	I	(III)	III	V^{1}	V	III				
C	*Sorbus aucuparia (gorodkovii)*				(III)			I	I	(V)	III	III	II	I	(I)			
	Luzula pilosa				I			I	I	III	IV	III	II	I				
B	*Salix caprea*			II	II					I	III	II	III^{2}	IV				
	Calamagrostis arundinacea										I	V^{1}	V^{1}	II				
	Festuca ovina					I^{1}	I^{1}	I	II			III	III	III				
D	*Cladonia crispata*			I			I	I				I	II	IV^{1}			I	
D	*Pohlia nutans*		I									III	II	III			III	
	Viola canina											IV	II					
	Rubus saxatilis			I					I	I		III	III					
	Convallaria majalis								I			III	III					
	Geranium sylvaticum			I							I	III	II					
	Fragaria vesca											III	II					
	Hieracium vulgatum											III	II					
	Betula nana			I^{2}											IV^{1}			
D	*Sphagnum sp.*														III^{4}			
D	*Sphagnum magellanicum*	K_{OS}								I^{1}					III^{2}		V^{2}	
D	*Sphagnum capillifolium*									I^{1}				I	II^{3}		I^{2}	
D	*Sphagnum russowii*													I	II^{2}		III^{2}	
	Molinia caerulea			I											II^{1}			
	Equisetum sylvaticum			I						I		I^{1}			II		III	
D	*Sphagnum angustifolium*									I			I^{2}	I	I		V^{2}	
D	*Cladonia sp.*													III			III	
	Carex chordorrhiza																III	

Таблица 8.4 (окончание)

Примечание. Единично встречаются (встречаемость выше единицы приведена в скобках после номера описания):
A – *Betula tortuosa* 2, *Salix caprea* 9;
B – *Alnus incana* 11, *Betula humilis* 3, *Cotoneaster melanocarpus* 10(II), *Daphne mezereum* 10(II), 11, *Frangula alnus* 10(II), 11, *Larix sibirica* 5, 7, *Ribes spicatum* 10, *Rosa majalis* 10, *Salix aurita* 12, 13, 14, *Salix phylicifolia* 9;
C – *Agrostis tenuis* 10(II), *Alnus incana* 13, *Angelica sylvestris* 2, *Anthoxanthum odoratum* 11, *Atragene sibirica* 7(II), *Betula pendula* 2, 10, 11(II), 12, *Calamagrostis canescens* 14, *Calamagrostis epigeios* 7, *Calamagrostis lapponica* 2, *Calamagrostis phragmitoides* 9, *Campanula rotundifolia* 10(II), *Carex cespitosa* 10, *Carex dioica* 13, *Carex heleonastes* 13, *Carex pauciflora* 13, *Carex paupercula* 13(II), *Carex rostrata* 13, *Carex vaginata* 13, 14, *Chamaeperyclemenum suecicum* 2, 8, 9(II), 13, *Cirsium heterophyllum* 2, *Crepis paludosa* 7, *Cystopteris fragilis* 10, *Dactylorhiza maculata* 9, 13(II), *Deschampsia cespitosa* 11, *Dianthus deltoides* 4, *Drosera rotundifolia* 13, *Dryopteris carthusiana* 10, *Eleocharis palustris* 13, *Equisetum palustre* 14, *Galium boreale* 10(II), 11, *Galium mollugo* 11, *Geranium pratense* 11, *Goodyera repens* 7, 8(II), 9, *Gymnocarpium dryopteris* 2, 7, 8, *Hieracium diaphanoides* 2, *Hieracium penduliforme* 10, 11, *Hieracium vulgatum* 10, *Juniperus communis* 2, 3, 8(II), 9, 10, 11(II), 13(II), *Knautia arvensis* 10, 11(II), *Lathyrus pratensis* 10, 11, *Larhyrus vernus* 7(II), 10, 11, *Listera cordata* 9(II), 13, *Lonicera caerulea* 10, 11, *Lonicera xylosteum* 10, *Maianthemum bifolium* 7(II), 8(II), 10, *Melampyrum sylvaticum* 9, 11, *Melica nutans* 2, 10, 11, *Omalotheca norvegica* 2, *Oxalis acetosella* 10, *Phleum pratense* 10, *Pimpinella saxifraga* 10, *Polygonatum odoratum* 10, *Polypodium vulgare* 10(II), 11, *Potentilla erecta* 10(II), 11, *Pteridium aquilinum* 10, *Pyrola chlorantha* 10, *Pyrola media* 10, *Pyrola minor* 5, 10, *Pyrola rotundifolia* 11, *Rubus arcticus* 10, 13, *Rubus idaeus* 10, 11, *Rumex acetosa* 10, *Salix caprea* 1, 2, 3, 8, 10, 11, *Salix phylicifolia* 1, 8, 13, *Saxifraga nivalis* 2, *Trifolium pratense* 10, *Veronica officinalis* 10, *Vicia cracca* 10(II), 11, *Vicia sylvatica* 7(II), 10;
D – *Arctoa fulvella* 2, *Atrichum undulatum* 10, *Aulacomnium palustre* 8, 10, 11, 13(II), 14(II), *Barbilophozia barbata* 10, *Calypogeia sp.* 14, *Cladonia amaurocraea* 2(II), 9(II), *Cladonia bellidiflora* 2, *Cladonia botrytis* 11, *Cladonia cenotea* 11, 14, *Cladonia coniocraea* 11, *Cladonia fimbriata* 2(II), *Cladonia gracilis* 2, 4, 5, 6, 7(II), 11, *Cladonia grayi* 10, 11, *Cladonia phyllophora* 10, *Cladonia rey* 11, *Cladonia turgida* 11, *Dicranum bergeri* 13, *Dicranum congestum* 8, 10, *Dicranum spadiceum* 2, *Drepanocladus uncinatus* 10, *Funaria hygrometrica* 1(II), 2, 3, 8, 13, *Grimmia affinis* 10, *Hedwigia ciliata* 10, 11, 12(II), *Icmadophila ericetorum* 1, *Jungermania sp.* 13, *Paraleucobryum longifolium* 10(II), *Peltigera canina* 10, *Plagiothecium laetum* 10, 11, *Pohlia cruda* 10, *Rhacomtrium sp.* 10, *Scapania mucronata* 10, *Sphagnum centrale* 11, *Sphagnum fallax* 13, *Sphagnum fuscum* 13, *Sphagnum girgensohnii* 2, 9, *Sphagnum jensenii* 13, *Sphagnum rubellum* 2, *Sphagnum teres* 8, *Sphagnum warnstorfii* 13, *Stereacaulon sp.* 12(II), *Tetraphis pellucida* 14.

Ярусы: A – древесный, B – подлесок, включающий кустарники и подрост деревьев, C – травяно-кустарничковый, D – ярус наземных мхов и лишайников.
Аффинные виды: K_{VP} – класса ***Vaccinio-Piceetea***, O_{VP} – порядка ***Vaccinio-Piceetalia***, O_{cv} – порядка ***Cladonio-Vaccinietalia***, K_{OS} – класса ***Oxycocco-Sphagnetea***, V_{pv} – союза ***Phyllodoco-Vaccinion***, dsa – виды, дифференцирующие субассоциацию.
1, 3, 8, 13 – Костомукшский заповедник (Морозова, Коротков, 1999); 2, 9 – Пяозерский лесхоз, севернее национального парка Паанаярви (материалы О.В. Смирновой, В.Н. Короткова); 4, 5, 6, 7 – среднее течение реки Пинега (Сабуров, 1972); 10, 11 – окрестности Петрозаводска (материалы Е.А. Платоновой); 12, 14 – заповедник Кивач (материалы Е.А. Платоновой).

Calluna vulgaris; аналогичные черты отмечены для финских сообществ *Cetraria islandica-Calluna* группы (Oksanen, Ahti, 1982), которые также можно рассматривать в качестве начальных этапов сукцессии послепожарных сосняков.

Субассоциация *Cladonio-Pinetum vaccinietosum myrtilli* впервые выделена при описании сообществ Костомукшского заповедника (Морозова, Коротков, 1999). Она представлена и на северо-западе Карелии в северной тайге (см. табл. 8.4). К этой субассоциации отнесены сосняки со смешанным покровом из лишайников и зеленых мхов. Сообщества субассоциации занимают более богатые местообитания по сравнению с типичной субассоциацией (с большей продолжительностью развития при отсутствии пожаров на тех же элементах рельефа). Для них характерно увеличение обилия *Vaccinium myrtillus* и присутствие *Dicranum scoparium* в напочвенном покрове. От типичной субассоциации сосняки со смешанным покровом из лишайников и зеленых мхов отличаются присутствием *Melampyrum pratense, Ledum palustre, Polytrichum commune*. Аналогичные сосняки широко распространены в средней части Финляндии и относятся к южному варианту сообществ Cetraria *islandica-Cladina* группы (Oksanen, Ahti, 1982).

Субассоциация *Cladonio-Pinetum pulsatilletosum patentis* subass. nov. выделена на основе описаний Д.Н. Сабурова (1972) из Архангельской области (среднее течение реки Пинега). Для сообществ этой субассоциации характерно участие *Larix sibirica* в древостое, что связано с более восточным положением территории. Кустарниковый ярус редкий, состоит из *Juniperus communis* и *Rosa acicularis*. В травяном покрове преобладают *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea*, часто встречается *Antennaria dioica*. От более северных лишайниковых лесов сообщества этой субассоциации отличаются большей сомкнутостью древостоя, а также наличием в покрове южноборовых видов (*Festuca ovina, Pulsatilla patens, Thymus serpyllum*), что, возможно, связано со спецификой денудационно-карстового ландшафта.

Распространение. Ареал ассоциации довольно широк и охватывает Северную Европу и северную часть Восточной Европы (включая северную, среднюю и южную тайгу). Сообщества *Cladonio-Pinetum* описаны в Норвегии (Kielland-Lund, 1981), Швеции (Omberg, 1980), аналогичные описания известны из Финляндии (Oksanen, Ahti, 1982). Для норвежских сообществ ассоциации характерными видами помимо *Arctostaphylos uva-ursi* являются *Dicranum robustum* (более северный и редкий для Карелии 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 средней тайге в сообществах лишайниковых сосняков часто присутствуют южноборовые виды (субассоциация *Cladonio-Pinetum pulsatilletosum patentis*). Лишайниковые леса этой группы занимают дренированные песчаные террасы крупных рек – Северной Двины, Печоры, Мезени, Вычегды, Немана, Березины, Вятки, Камы, – холмистые междуречья, а также водноледниковые и аллювиальные равнины (Мезенская равнина, Молого-Шекснинская низменность), покрытые мощными песчаными наносами (Растительность европейской части СССР, 1980). На закарстованных территориях эти сосняки имеют в древостое незначительную примесь лиственницы.

Противоположный конец экологического ряда по увлажнению занимают сфагновые сосняки, которые относятся к следующей ассоциации.

Диагноз. В ассоциацию входят сообщества сфагновых сосняков, в которых преобладают олиготрофные кустарнички и при этом сохраняют свою роль виды темнохвойных бореальных лесов (*Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea, Pleurozium schreberi*). Дифференцируют ассоциацию *Chamaedaphne calyculata, Rubus chamaemorus, Eriophorum vaginatum, Oxycoccus quadripetalus, Sphagnum angustifolium, Andromeda polifolia* (см. табл. 8.4).

Характеристика сообществ. Сообщества характеризуются разреженным древостоем (сомкнутость крон от 0,4 до 0,1) низкой производительности (IV–V классы бонитета), хорошо развитым ярусом кустарничков из *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*. В травяном покрове преобладает *Rubus chamaemorus, Vaccinium myrtillus*, постоянно присутствует *Carex globularis* и *Eriophorum vaginatum* (см. табл. 8.4). Практически в сплошном (80–90%) моховом покрове чередуются в качестве содоминатов *Sphagnum magellanicum* и *Sphagnum angustifolium*, остальные виды сфагновых мхов встречаются спорадически. Характерна также небольшая примесь лишайников.

Виды встречающихся здесь сфагновых мхов в экологическом ряду по увеличению увлажнения образуют следующую последовательность (Попов, 2002): *Sph. fuscum – Sph. magellanicum + Sph. russowii + Sph. girgensohnii – Sph. angustifolium + Sph. fallax*. Смена доминирования видов сфагновых мхов также может происходить под влиянием пожаров.

Особенности экологии. Сфагновые сосняки занимают отрицательные формы рельефа, часто опоясывая озера и болота. Почвы – торфянистые и торфяно-подзолистые (Растительность европейской части СССР, 1980). Показатели pH верхнего горизонта (3,7–3,8) наиболее низкие в экологическом ряду сосняков (Орлов и др., 1974); сходные оценки кислотности (3,3–3,7) указаны для Норвегии (Kielland-Lund, 1981). Мощность торфа достигает 80–100 см; для органогенного горизонта характерно низкое содержание азота (1,0–1,4%) и низкое содержание кальция и обменных оснований (Kielland-Lund, 1981). В экологическом пространстве факторов ассоциация занимает область с наибольшим увлажнением и кислотностью (см. рис. 8.2).

Синтаксономия. Значительное участие *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Pleurozium schreberi*, несмотря на довольно высокое постоянство *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum,* позволяют отнести эти сообщества к классу *Vaccinio-Piceetea*. Ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* впервые описана для юго-восточной Норвегии, аналогичные сообщества встречаются в северной и средней Швеции и в Финляндии (Kielland-Lund, 1981). От более северных норвежских сообществ данной ассоциации заболоченные сосняки северной части России отличаются присутствием *Chamaedaphne calyculata, Carex globularis* и *Empetrum nigrum*, а также незначительным участием *Sphagnum fuscum, Sph. fallax* и ряда других болотных мхов, что позволило выделить их в отдельную субассоциацию *Oxycocco quadripetali-Pinetum polytrichetosum communis* (Морозова, Коротков, 1999). В доминантной классификации к этой ассоциации относятся сосняки сфагновой группы с участием болотных кустарников и кустарничков. В качестве синонима ассоциации можно привести ассоциацию *Pinetum sphagnosum* Kaks 1941 (Нешатаев, 1985), довольно подробно описанную в Ленинградской области.

Распространение. Заболоченные сосняки с хорошо выраженным кустарничковым ярусом, с *Carex globularis*, моховым покровом из видов рода *Sphagnum* широко распространены на севере Восточной Европы – от северной до южной тайги. Они занимают значительную площадь в северной тайге и встречаются на плоских песчаных междуречьях и древних морских равнинах по берегам Белого моря (Растительность европейской части СССР, 1980). Сосняки сфагновые описаны в Ленинградской области (Богдановская-Гиенэф, 1928; Нешатаев, 1985), известны из Архангельской области (Леонтьев, 1937). Все эти сообщества относятся к одной ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. В Средней Европе распространена викарирующая ассоциация сфагновых сосняков *Vaccinio uliginosi-Pinetum* Kleist 1929 (Neuhausl, 1972), которая отличается от более северной ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum* присутствием *Frangula alnus, Molinia caerulea* и отсутствием таких видов как *Oxycoccus microcarpus, Betula nana, Cladina stellaris*.

Ассоциация *Vaccinio-Pinetum boreale*

Диагноз. Полное название ассоциации *Vaccinio vitis-idaeae-Pinetum boreale*. Ассоциация объединяет зеленомошные и зеленомошно-кустарничковые сосновые и сосново-еловые леса с небольшой долей лишайников в напочвенном покрове (см. табл. 8.4).

Характеристика сообществ. В древостое наряду с сосной обычно присутствует ель, иногда она выступает и как содоминант. В сообществах этой ассоциации сосна и ель в северной тайге могут возобновляться одинаково успешно; однако, в южной тайге (Ленинградская обл.) сосна в подобных сообществах возобновляется исключительно в крупных окнах и на вырубках (Орлов и др., 1974). По сравнению с сообществами лишайниковых сосняков, здесь значительно увеличивается доля подроста ели, его покрытие составляет от 10 до 40%. Достаточно хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, где доминируют *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*, постоянно присутствуют *Linnaea borealis, Avenella flexuosa*, а доля *Calluna vulgaris* существенно уменьшена. Изредка встречается *Lycopodium annotinum, Orthilia secunda*. Для этих сообществ характерен хорошо развитый моховой покров (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*) с участием лишайников, в первую очередь *Cladina rangiferina*.

Особенности экологии. Сообщества ассоциации приурочены к более благоприятным по богатству и увлажнению местообитаниям, чем лишайниковые сосняки, что диагностируется присутствием *Polytrichum commune*. В экологическом пространстве они занимают промежуточное положение между ассоциациями *Cladonio-Pinetum* и *Eu-Piceetum* (см. рис. 8.2). Кислотность органогенного горизонта невысока (pH 3,6–3,8 – Kielland-Lund, 1981), содержание азота (1,1–1,6%), кальция и обменных оснований (16–24%) невелико. Подобные сообщества встречаются на мелкозернистых песках, подстилаемых на глубине от 1 до 3–4 м водоупорными моренными суглинками (Орлов и др., 1974). При появлении суглинистых прослоек в песках усиливаются позиции ели, участие которой лимитируется пожарами. Жизнеспособный подрост сосны отсутствует, даже снижение полноты древостоя до 0,5 не обеспечивает возобновления этого вида. Сообщества асс. *Vaccinio-Pinetum* можно рассматривать как следующий после *Cladonio-Pinetum* этап послепожарных сукцессий сообществ темнохвойных лесов.

Синтаксономия. 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 порядка *Vaccinio-Piceetalia* указывает на ее принадлежность к союзу *Dicrano-Pinion*. По доминантной классификации сюда относятся сосняки кустарничково-зеленомошные (брусничнo-, чернично-, воронично-зеленомошные), которые широко распространены в бореальной полосе европейской России. В Финляндии к этой ассоциации можно отнести сообщества *Myrtillus-Calluna-Cladonia*-типа, *Vaccinium*- и *Empetrum-Vaccinium*-типа (Kalela, 1970).

Распространение. Сообщества *Vaccinio-Pinetum* менее широко распространены в северной части Скандинавии (Kilelland-Lund, 1981), где проходит северная граница ареала союза *Dicrano-Pinion*; они чаще встречаются на территории Финляндии и широко распространены на севере европейской части России (Растительность европейской части СССР, 1980) от северной до южной тайги. По флористическому составу ассоциация занимает промежуточное положение между *Cladonio-Pinetum* и зеленомошными еловыми лесами ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum*. В данной работе эта ассоциация представлена описаниями из южной (окрестности Петрозаводска, заповедник Кивач) и северной Карелии (Костомукшский заповедник, окрестности Пяозера). Сообщества этой ассоциации в Карелии отличаются от очень похожих норвежских сообществ *Vaccinio-Pinetum* меньшим участием лишайников в напочвенном покрове, примесью березы в древостое (*Betula pubescens и B. pendula*), присутствием *Polytrichum commune*. Леса северной Карелии (см. табл. 8.4 – номера 8, 9) этой ассоциации отличаются от более южных сообществ (см. табл. 8.4 – номера 10–12) присутствием вороники (*Empetrum hermaphroditum*). Сосняки южной Карелии несут следы большей нарушенности (меньше постоянство ели, высокая константность *Calluna vulgaris*), а также характеризуются высоким постоянством *Calamagrostis arundinacea* и *Festuca ovina*.

Порядок *Vaccinio-Piceetalia* включает настоящие темнохвойные таежные леса с доминированием кустарничков родов *Vaccinium, Empetrum*, со значительным участием видов таежного мелкотравья и мощным моховым покровом. Единственный союз порядка делится на три подсоюза: один представлен на гидроморфных почвах (*Sphagno-Piceenion*), два – на автоморфных почвах: с бедным видовым составом (*Eu-Piceenion*) и с бóльшим видовым разнообразием и участием неморальных видов (*Melico-Piceenion*). В данной работе заболоченные сообщества, относящиеся к подсоюзу *Sphagno-Piceenion*, не рассматриваются.

Ассоциация *Eu-Piceetum abietis*

Диагноз. К этой ассоциации относятся сообщества зеленомошных еловых и сосново-еловых лесов без участия лишайников в напочвенном покрове (зеленомошная группа ассоциаций в доминантной классификации). Ассоциация впервые описана в Скандинавии, и в качестве дифференцирующих видов были приведены *Chamaepericlymenum suecicum, Dryopteris assimilis* и некоторые бореальные виды мхов (Kielland-Lund, 1981). Однако в большинстве выборок европейского севера России эти виды имеют низкую кон-

стантность или отсутствуют, поэтому они исключены из диагноза ассоциации, и в результате ассоциация *Eu-Piceetum* не имеет своих дифференцирующих видов (табл. 8. 5).

Характеристика сообществ. Древостой обычно образован елью (*Picea abies, P. × fennica, P. obovata*), иногда с примесью сосны и берез (*Betula pendula, B. pubescens*), реже осины (табл. 8.5). Сосна представлена только в ярусе древостоя, ее возобновление отсутствует; в противоположность сосне ель присутствует с высоким постоянством в подлеске (ярус В). В наиболее старых лесах возраст сосны может достигать 300–390 лет, а ель представлена несколькими поколениями, которые формируют сообщества с вертикальной сомкнутостью (Морозова, Коротков, 1999). Ярус подлеска слабо сомкнутый, и в нем довольно обычна рябина (*Sorbus aucuparia*, а в Костомукшском заповеднике – *S. gorodkovii*) и можжевельник (*Juniperus communis*).

В травяно-кустарничковом ярусе доминирующие позиции занимают *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, к ним примешивается *Linnaea borealis*, изредка встречаются *Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Gymnocarpium dryopteris*. В моховом покрове преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis*), лишайники практически отсутствуют.

Особенности экологии. В экологическом пространстве ассоциация занимает область с несколько повышенным увлажнением и средним уровнем кислотности (см. рис. 8.2), располагаясь практически в центре общего экологического пространства бореальных лесов. Если в северной тайге эта ассоциация приурочена к относительно дренированным склонам моренных равнин, то в средней тайге занимает огромные выровненные пространства, а в южной присутствует по окраинам заболоченных депрессий и в нижних частях склонов с умеренным увлажнением. Для этих местообитаний характерен достаточно длительный период высокого уровня грунтовых вод (около трех месяцев на глубине 70 см – Орлов и др., 1974) и соответственно низкого содержания кислорода. Для этой ассоциации в Ленинградской области pH верхнего горизонта почвы составляет 4,6 (Орлов и др., 1974), а в Норвегии в сообществах субассоциации *myrtilletosum* – 3,7, *dryopteridetosum* – 4,1, *athyrietosum* – 4,6 (Kielland-Lund, 1981). В органогенном горизонте почвы увеличивается содержание азота (2–2,5% – Kielland-Lund, 1981) по сравнению с ассоциациями сосновых лесов.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации относятся к подсоюзу *Eu-Piceenion*, который включает относительно бедные в видовом отношении зеленомошные (зеленомошно-кустарничковые) и папоротниковые еловые леса. Ассоциация *Eu-Piceetum* является основной ассоциацией подсоюза. В пределах ассоциации выделено три субассоциации. Одна из них характеризуется высоким обилием черники и незначительным участием видов бореального мелкотравья. Такие обедненные в видовом отношении леса (зеленомошные, зеленомошно-кустарничковые в доминантной классификации) относятся к субассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum*. В таблице 8.5 они представлены выборками из Карелии, Архангельской области и Республики Коми; эти выборки объединяет высокая константность *Carex globularis*. Однако у каждой есть и своя специфика: выборка из Карелии (Костомукшский заповедник) характеризуется присутствием мха *Barbilophozia barbata*, что сближает эти описания с аналогичными для лесов Норвегии (Kielland-Lund,

Таблица 8.5

Ассоциации еловых лесов бореальной полосы

	Ассоциация	*Eu-Piceetum*								*Melico-Piceetum*					*Aconito-Piceetum*		
	Субассоциация	*myrtilletosum*			*dryopteridetosum*			*athyri-etosum*		*typicum*			*aconite-tosum*				
	Местоположение	Карелия	Архангельская обл.	Коми	Карелия (север)	Карелия (юг)	Архангельская обл.	Карелия	Карелия (север)	Карелия (юг)	Карелия	Карелия	Карелия	Карелия	Архангельская обл.	Архангельская обл.	Коми
	Число описаний	7	18	49	17	16	45	11	8	11	20	25	13	20	16	18	20
	Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Виды, характеризующие субасс. *Eu-Piceetum myrtilletosum*																
	Carex globularis	**IV**	**II**^{1}	**IV**^{1}	I	II^{1}	I	II^{1}	II								I
	Виды, храктеризующие асс. *Melico-Piceetum*																
	Calamagrostis arundinacea			I^{1}		I				**V**^{2}	**IV**^{2}	**V**^{2}	**II**^{1}	**III**^{1}			II^{1}
	Rubus saxatilis			I	II^{1}	III^{1}	II	IV^{1}	V^{1}	**V**^{1}	**IV**^{1}	**V**^{1}	**IV**^{1}	**V**^{1}	I	II	III^{1}
D	*Rhytidiadelphus triquetrus*	I		I^{1}	I^{1}	II^{1}	IV^{1}	I^{1}	IV^{1}	**IV**^{2}	**I**	**II**^{1}	**II**^{1}	**IV**^{1}	V^{3}	V^{2}	III^{2}
	Melica nutans			I	II		I	II^{1}	V^{1}	**III**^{1}	**IV**^{1}	**II**^{1}	**I**	**II**	II	I	II
	Виды, характеризующие субасс. *Melico-Piceetum typicum*																
	Fragaria vesca			I					I	**III**^{1}	**V**^{1}	**IV**^{1}		III		I	II^{1}
	Carex digitata			I						**II**^{1}	**IV**^{1}	**III**^{1}	I	II			I
	Convallaria majalis					I		I^{1}		**V**	**III**^{1}	**III**^{1}		I			
	Виды, характеризующие субасс. *Eu-Piceetum athyrietosum* и субасс. *Melico-Piceetum aconitetosum*																
	Filipendula ulmaria			I		III		**III**^{1}	**IV**^{1}	I	II^{1}		**IV**^{1}	**IV**^{2}	IV^{1}	I	IV^{2}
	Viola epipsila			I^{1}		II		**II**^{1}	**II**	I			**IV**^{1}	**II**^{2}	I	I	IV^{1}
	Phegopteris connectilis			I	II^{1}			**IV**^{3}	**V**^{2}	II^{1}	I		**III**^{1}	**II**^{1}	II	III	III^{1}
	Athyrium filix-femina			I		I		**III**^{2}	**IV**^{1}	II	I	I	**II**^{1}	**II**^{1}	I	I	III^{2}
	Geum rivale			I		I^{1}			IV^{1}		III^{1}	I	**IV**^{1}	**IV**^{1}	II^{1}	I	II
	Crepis paludosa			I		I	I		III^{1}		I	I	**III**^{1}	**IV**^{1}	IV^{1}	IV^{1}	III^{1}
	Виды, характеризующие асс. *Aconito-Piceetum*																
	Aconitum septentrionale			I						I	IV^{1}	I		III^{1}	**V**^{2}	**IV**^{1}	**V**^{2}

	Valeriana officinalis				I												**IV**	**I**	**IV**
	Cirsium heterophyllum				I^1	I^1	II^1		I^1	IV^1	II	I	I		II^1		$\mathbf{V}^1$	$\mathbf{II}^1$	$\mathbf{III}^2$
	Milium effusum				II^1	I			I	V^1	II	I	I	II	I		$\mathbf{IV}^1$	**II**	$\mathbf{III}^1$
	Galium boreale				I							II	I	I	I		**II**	**II**	**III**
	Stellaria nemorum											I	I				$\mathbf{III}^1$	**II**	$\mathbf{II}^1$
	Atragene sibirica				I			I									**II**	**IV**	$\mathbf{II}^1$
	Виды, характеризующие вариант *Aconito-Piceetum* var. *Delphinium elatum*																		
	Delphinium elatum							I									$\mathbf{V}^2$	**II**	I
	Thalictrum minus																**III**	**II**	I
	Виды, характеризующие вариант *Aconito-Piceetum* var. *Abies sibirica*																		
	Vicia sepium																		**IV**
B	*Abies sibirica*				IV^2														$\mathbf{IV}^2$
A	*Abies sibirica*				III														**III**
C	*Abies sibirica*																		**III**
	Diplazium sibiricum				I^2					II^1									$\mathbf{III}^2$
	Аффинные виды класса *Vaccinio-Piceetea*																		
A	*Picea obovata*		V^3	V^3		V^3		V^3	V^3	V^3									
A	*Picea abies*	K_{VP}			V^2		V^3				V^3	III^2	IV^3	III^3	V^3	III	III	V^3
	Vaccinium myrtillus	K_{VP}	V^2	V^3	V^2	V^3	IV^2	V^3	III^2	V^2	V^2	IV^2	V^2	V^1	V^1	IV^2	V^1	II
D	*Hylocomium splendens*	K_{VP}	V^2	V^3	III^2	V^3	IV^2	V^3	III^1	V^2	V^1	IV^1	V^1	III^1	V^1	V	V^1	IV^2
D	*Pleurozium schreberi*	K_{VP}	V^2	V^2	IV^2	V^2	V^2	V^2	V^2	V^1	V^3	V^2	V^2	V^1	V^2	I	V^1	V^2
	Vaccinium vitis-idaea	K_{VP}	V^2	V^2	II^1	V^1	V^1	V^2	V^2	V^1	V^1	V^1	V^1	V^1	V^1	IV^3	V^3	II^1
D	*Dicranum scoparium*	K_{VP}	V^1		III^2	V^1	IV^1	III		IV	IV^1	IV^1	V^2	IV^2	V^2		II	II
	Trientalis europaea	O_{VP}	V^1	III	V^1	V^1	V^1	V^1	III^1	V^1	V	IV^1	IV^1	IV^1	II	IV^1	V^1	V^1
	Lycopodium annotinum	O_{VP}	V^1	IV	IV^1	V^1	II	III	II^1	V	I	II^1	II^1	III^1	III	I	II	II
	Linnaea borealis	O_{VP}	V^1	V	V^1	V^1	IV^1	IV^1	IV^1	V^1	III		IV^1	III^1	III^1	III	V^1	V^1
	Orthilia secunda	O_{VP}	V	II	I	III^1	V	III	III^1	V^1	I	II^1	II	IV^1	IV^1	II	III	III
D	*Ptilium crista-castrensis*	O_{VP}	II^2	III^1	III^2	II^1	II	II		III^1	II		II^1		II^1			II^1
D	*Sphagnum girgensohnii*	O_{VP}	I^2	III		III^2	II^2	III^1		II^3				I^2	I^1			
	Listera cordata	O_{VP}			I	III			I^1	IV								I
	Прочие виды																		
	Maianthemum bifolium		V^1	I	IV^2	V^1	V^1	V	III^1	V^1	V^1	V^2	V^2	V	V^2	IV^1	V^1	IV
B	*Sorbus aucuparia* (*gorodkovii*)		(I)	III	V^2	V^1	V	IV	(II^1)	V^1	V^1	V^1	V^1	V^1	V^2	III^1	III	IV^1
	Luzula pilosa		V	IV	III	V	I	IV		V	III^1	III^1	IV^1	I^1	II		III	II

Таблица 8.5 (*продолжение*)

Ассоциация		*Eu-Piceetum*								*Melico-Piceetum*					*Aconito-Piceetum*		
Субассоциация		*myrtilletosum*			*dryopteridetosum*			*athyri-etosum*		*typicum*			*aconite-tosum*				
Местоположение		Карелия	Архангельская обл.	Коми	Карелия (север)	Карелия (юг)	Архангельская обл.	Карелия	Карелия (север)	Карелия (юг)	Карелия	Карелия	Карелия	Карелия	Архангельская обл.	Архангельская обл.	Коми
Число описаний		7	18	49	17	16	45	11	8	11	20	25	13	20	16	18	20
Порядковый номер		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Avenella flexuosa	V[1]	V[1]	I[2]	V[1]	II[1]	IV[2]	II[1]	IV	III[1]	IV[1]	V[2]	II	III	I	IV[2]	I[2]
B	*Picea abies* (*obovata*)	(V[1])	(V[1])	V[2]	(V[1])	V[1]	V[1]	(V[2])	(V[1])	V[1]	IV[1]	IV[1]	IV[1]	IV[1]	(III)	(III[1])	V[2]
C	*Picea abies* (*obobata*)	(II)	(IV)	V	(III)	IV	IV	(I)	(IV)	IV	II	III	III	V	(III)	(III[1])	III
C	*Sorbus aucuparia* (*gorogkovii*)	(V)	III	II[1]	III[1]	I	II	(III[1])	III	I	III	II[1]	II	III	III[1]	III	IV
	Equisetum sylvaticum	II[1]	II[1]	V[1]	I[2]	V[1]	II	IV[2]	IV[1]	III[1]	I[1]	I[1]	V[3]	V[1]	IV[2]	III[1]	IV[2]
	Gymnocarpium dryopteris		I	IV[1]	V[2]	IV[2]	IV[1]	V[3]	V[2]	IV[1]	I	III[1]	II	III[1]	IV	V[1]	V[2]
A	*Betula pubescens*	V[1]	II[1]	IV[2]	IV[1]	V	II	V[1]	V[1]	IV		II[1]	III[2]	IV[1]	II	I	V[2]
B	*Betula pubescens*	I	II	II[1]	V[1]	III	II	II[1]	II[1]	I	II[1]	III[1]	IV[1]	III	II	II	I
	Solidago virgaurea	IV	III	I	V[1]	II	III	III[1]	V[1]	III	III	IV		II	II	II	I
	Melampyrum pratense	V		II	IV[1]	I		II[1]	IV	IV		II		I			I
	Chamaenerion angustifolium	I	II	II	IV[1]		III	III[1]	V[1]	I	I	I			III[1]	III[1]	II
D	*Polytrichum commune*	V[1]	V[1]	III[2]	V[1]	I[2]	II[2]	II[1]	IV[1]	II[1]	I	I	I	II[1]			I
C	*Betula pubescens*	I	II	III	III		I	I[1]	III		I	I	II	I	II	II	III
	Geranium sylvaticum			II[2]	V[2]		I	IV[1]	V[3]	IV[1]	V[1]	IV		II	V[1]	IV[2]	IV[2]
	Oxalis acetosella	IV[1]		V[1]		V[1]	II			V[3]	V[2]	V[2]	V[1]	V[2]	III	V[1]	V[1]
	Dryopteris carthusiana			III[1]	I	IV[1]		I[1]		IV[1]	V[1]	IV[1]	V	IV	II[1]	I	III[1]
B	*Rosa acicularis*		IV			IV[1]	IV[1]			V	II[1]	II[1]	IV[1]	IV[1]	V[1]	IV[1]	I
A	*Pinus sylvestris*	II	I			II	I	II[1]		I	V[3]	V[3]	V[3]	III[3]			I
B	*Lonicera xylosteum* O_{Fs}					I	I			II	IV[1]	III[1]	I	II	V	III	I[1]
B	*Almus incana*				I			I[2]	II		IV	II	III	III	II		II[1]
B	*Daphne mezereum* O_{Fs}			I			I			I	V[1]	III	I	III	IV	II	
	Paris quadrifolia O_{Fs}			I		I		I	II	I	III	II		II	I	II	III
A	*Populus tremula*	IV		I[1]	I[1]	I	II	I[1]	I[1]	I	I	II	I	I	I	I	I[1]

	Goodyera repens	III	III	I	I	I	III			III		I			I	I	
B	*Juniperus communis*		V[1]	I[1]	II[1]	I	IV[1]	I[1]		I	I	II	IV	I	III	II	I[1]
	Rubus arcticus			II[1]	III[1]	III[1]		I[1]	II[1]				I		I	I	III[1]
	Rubus idaeus			III				I	IV				I	II	II	I	III
	Carex vaginata			I	I[1]	IV		II[1]	IV[1]		I		II[1]	I[1]			I
	Hieracium diaphanoides				III			I	V								
	Calamagrostis phragmitoides				II[1]			IV[1]	V[1]								
D	*Mnium sp.*				I[1]			I[2]	V[2]			I	I				IV
	Equisetum pratense			II[1]	I[1]			I[2]	IV[1]						III[1]		V[1]
	Moneses uniflora			I			I	I	V	I				I	I	I	I
	Circaea alpina				II[2]	I			IV[2]	II	II	I	I				II[1]
	Carex loliacea			I	I			I	IV								I
	Angelica sylvestris			I	I	I			II	II	I	I	I	I	III[1]	II	II
	Caltha palustris					I[1]			III				IV[1]	II[1]			II
	Pyrola rotundifolia			I	I	I	I		II	I	III	I		II	I	I	
D	*Dicranum polysetum*	I	V			I	II			II	I	II	I	I	I	I	
A	*Betula pendula*	II			II[2]	I			I[1]	IV	I	I		I			
C	*Populus tremula*	III		I					I			I		I			I
D	*Aulacomnium palustre*	III		I	I	II[1]		I[2]		I	I	I	I	I			
D	*Sphagnum russowii*	III[1]				I[2]											
D	*Barbilophozia barbata*	III										I					
	Vaccinium uliginosum		IV[1]	I	I		II										I
D	*Peltigera aphthosa*		III		II		III										
	Empetrum nigrum		III	I			II										
	Chamaeperyclymenum suecicum		I		V[1]		I	I[1]	IV[1]						I	I	
C	*Rosa acicularis*			III							I	I	I	I			IV
B	*Betula pendula*			I	III[1]			I			II	I					
	Empetrum hermaphroditum				III[1]				I								
	Melampyrum sylvaticum		IV			I	IV			II					I	II	
	Calamagrostis canescens			I		V[1]		I[1]									II[1]
	Equisetum palustre			I	I	IV		I	I	I			II	II			I
A	*Alnus incana*					IV[1]				I[1]	I	I		I			
D	*Sphagnum centrale*					IV[1]							II[2]				
D	*Ptilidium pulcherrimum*					IV				III	II	III	III	II			
D	*Plagiothecium laetum*					III				IV							

Таблица 8.5 (*продолжение*)

Ассоциация		*Eu-Piceetum*								*Melico-Piceetum*					*Aconito-Piceetum*		
Субассоциация		*myrtilletosum*			*dryopteridetosum*			*athyri-etosum*		*typicum*			*aconite-tosum*				
Местоположение		Карелия	Архангельская обл.	Коми	Карелия (север)	Карелия (юг)	Архангельская обл.	Карелия	Карелия (север)	Карелия (юг)	Карелия	Карелия	Карелия	Карелия	Архангельская обл.	Архангельская обл.	Коми
Число описаний		7	18	49	17	16	45	11	8	11	20	25	13	20	16	18	20
Порядковый номер		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
D	*Cladonia sp.*					III				III							
D	*Brachythecium salebrosum*					II[1]				III[2]							
D	*Sphagnum sp.*							V[1]									
	Taraxacum officinale			I	I				IV								
C	*Ribes glabellum*				I				III								
	Lathyrus vernus O_{Fs}			I		I	I			II	III	I			V[1]	III[1]	III[1]
D	*Rhodobryum roseum*			I		I				III	IV	III		I	V	II[1]	III
	Vicia sylvatica			I	I	I	I			II	II				IV	II	II
	Ranunculus repens					II						II	I	II	III[1]	I	III
B	*Populus tremula*			I	I	II				III	II	I	I	II		I	
D	*Dicranum majus*		IV			I	V[1]			III		II	II[1]	I[1]		III	
B	*Padus avium*					I			I	I[1]	V[1]	II[1]	II[1]	III	I		
	Viola canina									I	IV[1]			I			
D	*Plagiomnium cuspidatum*					I				II	III	I					
	Actaea spicata									I	III	II		I			
	Veronica officinalis										III	II	I	I			
	Pteridium aquilinum										III			I			
B	*Ribes spicatum*				I					I	III		II				
	Anthriscus sylvestris									I	III						
	Prunella vulgaris										III	I		II			
	Veronica chamaedrys										III	I		I			
	Hypericum maculatum										III	I					
	Urtica dioica			I							III						I

D	*Sphagnum angustifolium*				II[3]				I[1]			I	V[3]	IV[1]				
D	*Sphagnum squarrosum*				III[1]				I				III[1]	I	IV[1]			
D	*Climacium dendroides*			I	II[1]					I		I	III[1]	III[1]			I	I
	Deschampsia cespitosa			I	I					II		I	IV[1]	III[1]				
B	*Frangula alnus*				I					I		I	IV	III				
D	*Pohlia nutans*	II			II					I		I	III	III				
	Carex disperma				III[1]								III	II				
	Carex echinata												IV	I				
A	*Alnus glutinosa*				I								III[2]	I[2]				
	Carex cinerea			I	I		I						III	I				I
	Comarum palustre				I			I					III	I				
	Galium palustre				II								II	III				
B	*Viburnum opulus*									II		I	II	IV				
D	*Plagiochila porelloides*				I					I		I	I	III	I			
	Calamagrostis langsdorffii			I											III[1]		I	I
	Mulgedium sibiricum														III		I	
D	*Mnium rugicum*					I									V[1]		V	
D	*Sanionia uncinata*									I		II	I	I	IV		II	
D	*Calliergon giganteum*													I	IV		III	
D	*Calliergon cordifolium*												I	I	IV		III	
D	*Calliergonella cuspidata*				III					I		I	I	I	III		II	
	Trollius europaeus									II				II	III		II	
D	*Brachythecium curtum*														II		IV	
D	*Sphagnum subsecundum*																IV	
D	*Sphagnum robustum*																III	
	Stellaria holostea																	III

Примечание. Единично встречаются (встречаемость выше единицы приведена в скобках после номера описания):
A – *Larix sibirica* 2, 3, 6, 14, 15, 16, *Padus avium* 10, *Pinus sibirica* 3, *Salix caprea* 1(II), 8, *Sorbus aucuparia* 4, 11, 13, *Tilia cordata* 10;
B – *Alnus glutinosa* 5, 12, 13(II), *Betula humilis* 6, *Cotoneaster melanocarpus* 6, 10(II), 14, 15, *Larix sibirica* 15, *Lonicera caerulea* 10(II), 11, 12, *Lonicera pallasii* 3, 16(II), *Pinus sylvestris* 5, *Pinus sibirica* 3, 16, *Ribes glabellum* 8(II), *Ribes hispidulum* 6, 14(II), 15, *Ribes nigrum* 5, 14(II), 15, 16, *Rosa majalis* 10, 11, 13, 14(II), 15, *Salix acutifolia* 6, *Salix aurita* 12(II), 13, *Salix caprea* 2, 4, 5, 6(II), 8(II), 9, 10, 11, 12(II), 13, 14(II), 15, 16, *Salix cinerea* 3, *Salix myrsinifolia* 3, 5, *Salix myrtilloides* 3, *Salix pentandra* 12, 14, *Salix phylicifolia* 2, 3, 4, 5, 6, 8(II), 14(II), 15, *Spiraea media* 3, 6, 14(II), 15, 16, *Tilia cordata* 10(II), 16;
C – *Achillea millefolium* 10, 16, *Actaea erythrocarpa* 8, 14, 15, *Adoxa moschatellina* 14, 16, *Aegopodium podagraria* 9, 10(II), 11, 12, 14(II), 15(II), 16(II), *Agrostis gigantea* 16, *Agrostis tenuis* 10(II), 11, 12, 13, *Ajuga reptans* 16, *Alchemilla acutiloba* 10, *Alchemilla glaucescens* 10(II), 13, *Alchemilla glomerulans* 8, *Andromeda polifolia* 5, *Anemone sylvestris* 14, *Angelica archangelica* 12, 14, *Antennaria dioica* 6, *Anthoxantum odoratum* 4, 8(II), 9, 10, 11, *Betula pendula* 4, 9, 10, 13, *Bistorta major* 3, 16, *Cacalia hastata* 14, 15, 16(II), *Calamagrostis lapponica* 4, *Calamagrostis purpurea* 3, 16(II), *Calla palustris* 5, *Calluna vulgaris* 6, *Campanula persicifolia* 10(II), 11, 13, *Cardamine*

amara 13, *Carex acuta* 5, 12, 14, *Carex atherodes* 16, *Carex brunnescens* 3, 5, *Carex cespitosa* 5, *Carex chordorrhiza* 5(II), *Carex elongata* 4, *Carex flava* 13, *Carex limosa* 3, *Carex media* 8, 16, *Carex muricata* 3, 16, *Carex nigra* 13, *Carex pallescens* 13, *Carex panicea* 12, 13, *Carex paupercula* 5, *C. vesicaria* 5, 12, 16, *Chrysosplenium alternifolium* 10, 16(II), *Cicuta virosa* 16, *Cirsium oleraceum* 14(II), 15, *Cirsium palustre* 5, 13, *Clinopodium vulgare* 10, 11, *Coeloglossum viride* 8, *Comarum palustre* 5, 8, *Corallorhiza trifida* 4, *Cortusa matthioli* 3, 14, 16, *Crepis sibirica* 3, 16, *Cypripedium calceolus* 14, *Cystopteris montana* 15, *Dactylis glomerata* 10, *Dactylorhiza maculata* 4, 8, 10, 13, *Daphne mezereum* 3, 8, 10, 11, 13, 16(II), *Diphasiastrum complanatum* 3, 4, 6, *Dryopteris assimilis* 3, 4(II), 8, *Dryopteris cristata* 5, *Dryopteris expansa* 3(II), 16, *Dryopteris filix-mas* 4, 10(II), *Elymus caninus* 3, 8(II), 16, *Epilobium palustre* 5(II), *Epilobium sp.* 8(II), *Equisetum hyemale* 13, *Eriophorum vaginatum* 3, 8, *Festuca ovina* 3, 10, 11(II), 13, *Festuca pratensis* 11, *Frangula alnus* 11, 12, 13, *Galium aparine* 5, 12, 13, 16, *Galium mollugo* 10(II), 11, 16, *Galium rubioides* 14, 15, *Galium triflorum* 8, 9(II), 11, *Geranium pratense* 10, *Geum urbanum* 16, *Glyceria lithuanica* 16, *Hedysarum alpinum* 15, *Heracleum sibiricum* 14, 15, *Hieracium penduliforme* 10(II), 11, 13, *Hieracium pilosella* 11, *Hieracium sp.* 4, *Hieracium vulgatum* 9, 10, 11, 13, *Huperzia selago* 3, 16, *Juncus conglomeratus* 12, *Juniperus communis* 1, 3, 16, *Impatiens noli-tangere* 16, *Kadenia dubia* 16, *Lactuca sibirica* 6, *Lathyrus pratensis* 3, 16, *Ledum palustre* 2, 4, 6, *Ligularia sibirica* 6, 14, 15, 16, *Lonicera xylosteum* 3, 10(II), 11, 13, 16, *Lycopodium clavatum* 2, 6, 11, 15, *Matteuccia struthiopteris* 16, *Mentha arvensis* 16, *Menyanthes trifoliata* 5, *Moehringia lateriflora* 3, 16, *Molinia caerulea* 4, *Myosotis palustris* 3, 14(II), 15, 16, *Naumburgia thyrsiflora* 5(II), 13(II), *Omalotheca norvegica* 4, *Parnassia palustris* 14, 15, *Paeonia anomala* 14, 15, 16, *Phalaroides arundinacea* 8, *Pinus sibirica* 3, 16, *Pinus sylvestris* 10, 11, 12, 13, *Platanthera bifolia* 11, 12, 13, *Poa annua* 16, *Poa compressa* 16, *Poa nemoralis* 8, 14, 15(II), 16, *Poa palustris* 16, *Polemonium caeruleum* 14(II), *Polygonatum odoratum* 10, *Polypodium vulgare* 10(II), 11, *Potentilla erecta* 10, 11, 12(II), 13(II), *Pulmonaria obscura* 14, 15, 16, *Pulsatilla patens* 15, *Pyrola media* 3, 16(II), *Pyrola minor* 2, 4(II), 5, 6(II), 8(II), 9, 10, 11, 12, 13, 15, *Ranunculus auricomus* 3, 8, 10(II), 13, 16, *Ranunculus borealis* 14(II), 15, *Ranunculus lapponicus* 4, 8, *Ranunculus monophyllus* 16, *Ribes nigrum* 3, 16, *Ribes spicatum* 8(II), 9(II), 10, *Rosa majalis* 10, 11, *Rubus chamaemorus* 3(II), 4, 5, 8(II), 16, *Rubus humulifolius* 3, 14(II), 15, 16, *Salix caprea* 1, 3, 4, 10, 11, 15, *Salix phylicifolia* 3, 4, 16, *Saussurea alpina* 16, *Scirpus sylvaticus* 5, 16, *Scutellaria galericulata* 12, *Selaginella selaginoides* 14, 15, *Sparganium minimum* 13, *Stachys palustris* 12, 16, *Stellaria graminea* 3, 10, 11(II), 13, 16, *Stellaria media* 10, 13, 16, *Thalictrum aquilegifolium* 16(II), *Thalictrum simplex* 14, 15, *Tilia cordata* 10, *Trifolium pratense* 10, *Veratrum nigrum* 3, 14(II), 16(II), *Veronica lonfifolia* 16, *Vicia cracca* 10(II), *Viola mirabilis* 10, 11, 13, 14(II), 15(II), 16, *Viola palustris* 5, 10, 12(II), 13(II), 14, 15, *Viola selkirkii* 8, 9(II), 16;

D – *Abietinella* 10, *Atrichum undulatum* 10(II), *Barbilophozia lycopodioides* 12, *Blepharostoma trichophyllum* 9, 13, *Brachythecium reflexum* 1, 4, 5, 9, *Bryum caespiticium* 11, *Bryum pseudotriquetrum* 10, *Calypogeia muelleriana* 5, *Calypogeia neesiana* (*Pellia*?) 1(II), 5, 9(II), 12, *Campylium stellatum* 10, *Cephalozia bicuspidata* 13, *Ceratodon purpureus* 3, *Chiloscyphus polyanthus* 12(II), 13(II), *Cirriphyllum piliferum* 5, 13, *Cladina arbuscula* 2(II), 6, *Cladina mitis* 4(II), *Cladina rangiferina* 2(II), 4(II), 8, *Cladina stellaris* 4, *Cladonia amaurocraea* 4, 8, *Cladonia cenotea* 13, *Cladonia coccifera* 6, *Cladonia coniocraea* 12, 13, *Cladonia deformis* 2, 13, *Cladonia degenerans* 4, *Cladonia digitata* 9, *Cladonia fimbriata* 4, 13, *Cladonia pleurota* 4, *Cladonia subulata* 13, *Cynodontium strumiferum* 13, *Dicranum fuscescens* 1, 4, 9, 13, *Dicranum congestum* 1(II), *Fissidens adianthoides* 11, 13, *Funaria hygrometrica* 1, 4, *Lophocolea heterophylla* 5, 9, *Lophozia longidens* 9, *Lophozia longiflora* 5, *Marchantia polymorpha* 8(II), *Nephroma arcticum* 4(II), *Orthocaulis attenuatus* 1, *Orthocaulis kunzeanus* 12, *Paraleucobryum longifolium* 10(II), 11, 13, *Peltigera sp.* 9, *Plagiomnium ellipticum* 12, 13(II), *Plagiomnium medium* 11, *Plagiomnium rigicum* 6, *Plagiomnium undulatum* 14(II), 15(II), *Plagiothecium denticulatum* 1, 4, 9, 13, *Plagiothecium laetum* 1, 4, *Plagiothecium piliferum* 11, *Pohlia cruda* 5, 11, 13, *Polytrichum juniperinum* 4, 5, 10(II), 11, 12, 13, *Polytrichum piliferum* 4, *Polytrichum strictum* 1, 4, *Pseudobryum cinclidioides* 5(II), 9, 12, 13(II), *Ptilidium ciliare* 10, 11, *Riccardia palmata* 5, *Rhizomnium punctatum* 5, 9, 10, 12, 13, 14(II), *Rhizomnium pseudopunctatum* 12, 13(II), *Scapania mucronata* 5, *Sphagnum capillifolium* 1(II), *Sphagnum flexuosum* 1, 2, 4, *Sphagnum magellanicum* 5, *Sphagnum rubellum* 8, *Sphagnum sp.* 3, 4, 8(II), 10, 11, 16(II), *Sphagnum warnstorfii* 5(II), 9, 12, 15(II), *Sphagnum wulfianum* 5(II), *Tetraphis pellucida* 1(II), 4(II), 5, 9, 10, 11.

Ярусы: A – древесный, B – подлесок, включающий кустарники и подрост деревьев, C – травяно-кустарничковый, D – ярус наземных мхов и лишайников.
Аффинные виды: K_{VP} – класса ***Vaccinio-Piceetea***, O_{VP} – порядка ***Vaccinio-Piceetalia***, O_{CV} – порядка ***Cladonio-Vaccinietalia***, K_{QF} – класса ***Querco-Fagetea***, O_{Fs} – порядка ***Fagetalia sylvaticae***.
Источники описаний: 1 – Костомукшский заповедник (Морозова, Коротков, 1999); 3 – республика Коми (материалы П.В. Потапова, Е.И. Киричок); 4, 8 – Пяозерский лесхоз, севернее национального парка Паанаярви (материалы О.В. Смирновой, В.Н. Короткова); 5, 9 – заповедник «Кивач» (материалы Е.А. Платоновой); 7 – Костомукшский заповедник (материалы В.Н. Короткова); 10, 11, 12, 13 – окресности Петрозаводска (материалы Е.А. Платоновой); 2, 6, 14, 15 – среднее течение реки Пинега (Сабуров, 1972); 16 – республика Коми (материалы Е.И. Киричок).

1981); в сообществах восточной части ареала (выборка из республики Коми) в древостое и кустарниковом ярусе присутствует *Abies sibirica*.

Субассоциация *Eu-Piceetum dryopteridetosum* объединяет ельники мелкотравно-черничные (мелкопапоротниковые), которые занимают промежуточное положение между зеленомошно-кустарничковыми (*Eu-Piceetum myrtilletosum*) и высокотравно-папоротниковыми ельниками (*Eu-Piceetum athyrietosum*). Субассоциация *dryopteridetosum* является типичной для ассоциации; она не имеет характеризующей группы видов, но характеризуется высокой константностью и обилием *Gymnocarpium dryopteris*. Как правило, ельники мелкотравно-черничные в средней тайге приурочены к средним и нижним частям склонов (Смирнова, Коротков, 2001). В состав первого яруса, имеющего сомкнутость 0,1–0,4, входят ель и береза, реже осина; возраст ели варьирует от 130 до 330 лет. Во флористическом отношении ельники разнотравно-черничные достаточно близки к высокотравно-папоротниковым, однако в разнотравно-черничных ельниках еще сохраняется доминирование черники. Содоминантами напочвенного покрова помимо *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris* выступают *Geranium sylvaticum, Maianthemum bifolium, Chamaepericlymenum suecicum* (в северной Карелии). Разнообразие видов травяной синузии в рассматриваемом варианте лесных сообществ несколько меньше, чем в высокотравно-папоротниковых ельниках. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, в небольшом количестве присутствует *Polytrichum commune*. Участие лишайников крайне незначительно, хотя несколько выше, чем в высокотравных ельниках.

К наиболее сохранившимся и, вероятно, не повреждавшимся пожарами относятся участки крупнопапоротниковых ельников (субассоциация *Eu-Piceetum athyrietosum*), развивающиеся на подбурых лесных почвах с хорошо выраженным гумусовым горизонтом (Смирнова, Коротков, 2001). В северной тайге эта субассоциация представлена лишь в некоторых ландшафтных районах; площадь таких участков обычно составляет десятые доли гектара и меньше. В средней тайге они встречаются чаще, поскольку указываются для многих ландшафтных подразделений этой зоны (Геоботаническое районирование..., 1989). Подобные ельники приурочены, как правило, к нижним и средним частям склонов, дренированным ложбинам стока, крутым каменистым склонам и другим участкам, где вероятность распространения пожара крайне низка, а хороший дренаж сочетается с умеренным увлажнением. Облик крупнопапоротниковых ельников определяется хорошо выраженной вывальной мозаикой с доминированием в живом напочвенном покрове папоротников (*Gymnocarpium dryopteris, Phegopteris connectilis, Diplazium sibiricum*), а также с заметным участием высокотравья (*Angelica sylvestris, Cirsium heterophyllum, Calamagrostis phragmitoides, Chamaenerion angustifolium, Geranium sylvaticum*) (см. табл. 8.5, колонки 7, 8). На исследованных участках (Смирнова, Коротков, 2001) древостои таких ельников абсолютно разновозрастны, возраст деревьев колеблется от 160 до 320 лет. Возобновление ели и березы приурочено к ветровалам и разложившимся стволам в окнах распада старых деревьев. Интересным во флористическом отношении фактом является участие неморального комплекса видов (*Milium effusum, Dryopteris filix-mas, Paris quadrifolia, Melica nutans* и др.). Участие кустарничков и зеленых мхов, которые доминируют в послепожарных сооб-

ществах, здесь значительно меньше, и они приурочены обычно к микроповышениям, связанным с ветровально-почвенными комплексами. В западинах вывалов доминируют мохообразные из родов *Sphagnum* и *Plagiomnium*, а также печеночники. Участие лишайников крайне незначительно и ограничивается лишь комлями вывалов.

В лесной типологии сообщества ассоциации описаны как *Myrtillus*-тип (Cajander, 1909), *Hylocomium-Myrtillus*-тип (Söyrinki et al., 1977). В состав этой ассоциации можно включить ельники зеленомошной и частично травяной групп (см. табл. 8.1).

Распространение. Ассоциация *Eu-Piceetum* – одна из наиболее распространенных в бореальной полосе от Норвегии, Швеции, Финляндии (Kielland-Lund, 1981) на западе до Республики Коми на востоке, судя по характеристикам групп типов леса в доминантной системе (Мартыненко, 1999б; Рысин, Савельева, 2002). Она хорошо представлена как в северной, так и в средней тайге во всех типах ландшафта. Флористически обедненные варианты этой ассоциации с одновозрастным сомкнутым древостоем рассматриваются как этапы послепожарных сукцессий (Смирнова, Коротков, 2001).

Ассоциация *Melico nutantis-Piceetum*

Диагноз. Эта ассоциация отличается от предыдущей более высоким видовым разнообразием и преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе типичного бореального мелкотравья и низкой константностью кустарничков (см. табл. 8.5). Она хорошо дифференцируется по таким видам как *Melica nutans, Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis*. Особенность этой ассоциации состоит в том, что в ее составе могут появляться неморальные виды, что особенно характерно для тех районов средней тайги, где моренные отложения подстилаются известняками. По этой причине она занимает положение, наиболее близкое из всех таежных лесов к синтаксонам класса *Querco-Fagetea*.

Характеристика сообществ. Древостой, чаще всего одноярусный, образован елью с примесью сосны, изредка отмечен второй подъярус, состоящий из ольхи серой, ивы козьей, березы пушистой. В травяном покрове наряду с черникой и брусникой много *Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis, Convallaria majalis, Geranium sylvaticum*, постоянно присутствуют *Aegopodium podagraria, Veronica chamaedrys*. Участие этих видов значительно увеличивается при частичном осветлении сообществ и появлении в древостое березы и осины (Растительность европейской части СССР, 1980). Моховой покров хорошо развит и образован типичными видами бореальных мхов, присутствуют также *Rhytidiadelphus triquetrus* и виды рода *Plagiomnium*.

Особенности экологии. В экологическом пространстве ассоциация занимает область с наименее кислыми и умеренно увлажненными местообитаниями и наиболее богатыми почвами. В ландшафтах разного типа (моренные и денудационно-карстовые равнины, денудационно-тектонический холмисто-грядовый) сообщества ассоциации встречаются как на выровненных водоразделах, так и по склонам террас и гряд. Для норвежских лесов этой ассоциации (Kielland-Lund, 1981) характерны богатые почвы с высоким содержанием гумуса (20–33%), обогащенного кальцием, с наиболее высокими для бореальных лесов значениями pH почвы (4,6–5,7). В Норвегии отмечена ти-

пичность этой ассоциации для мелколиственных лесов, в которых постепенно появляется возобновление хвойных видов деревьев. Подобные мелколиственные леса связаны с ельниками *Melico-Piceetum* сукцессионными процессами. Аналогичные связи характерны и для травяных (разнотравных) мелколиственных лесов бореальной зоны в европейской России (Дегтева, 1999, 2002).

Синтаксономия. В системе Браун-Бланке сообщества отнесены к подсоюзу *Melico-Piceenion*, который дифференцируется по присутствию видов класса неморальных лесов *Querco-Fagetea*, а также наличием *Fragaria vesca, Veronica chamaedrys, V. officinalis, Rubus saxatilis, Melampyrum sylvaticum, Moneses uniflora, Rhytidiadelphus triquetrus*. В лесной типологии этой ассоциации соответствуют следующие типы сообществ таежных лесов Финляндии: *Oxalis-Maianthemum*-тип, *Geranium-Dryopteris*-тип, *Oxalis-Myrtillus*-тип, *Geranium-Oxalis*-тип, *Geranium-Myrtillus*-тип, *Geranium*-тип (Cajander, 1921; Kalela, 1970). В доминантной классификации к этой ассоциации можно отнести кислично-разнотравные, кислично-щитовниковые с неморальными видами и вейниково-черничные ельники (см. табл. 8.1).

На территории европейской части России отмечены две субассоциации (см. табл. 8.5): *typicum и aconitetosum*. Сообщества первой субассоциации характеризуются присутствием *Carex digitata, Fragaria vesca* и *Convallaria majalis*. Вторая субассоциация характеризуется повышенным участием высокотравья, подобный тип сообществ соответствует в доминантной классификации ельникам высокотравным. Сообщества этой субассоциации занимают в северной и средней тайге наиболее благоприятные местообитания с богатыми почвами, достаточно увлажненными и наименее кислыми.

Распространение. Ассоциация довольно хорошо представлена в разных частях бореальной полосы, но, в основном, в северо-западных районах – от Норвегии, Швеции и Финляндии до Карелии и Архангельской области, как в северной, так и в средней тайге. Подобные типы указаны также для лесов Республики Коми (Мартыненко, 1999б). Однако в европейской России леса, относимые к этой ассоциации, не занимают больших площадей и встречаются на небольших участках. Такие сообщества, видимо, могли существовать при условии длительного беспожарного периода, возможно, что они были более широко представлены в доантропогенный период в бореальной полосе.

Ассоциация *Aconito-Piceetum*

Диагноз. Ассоциация дифференцируется значительным участием *Aconitum septentrionale, Cirsium heterophyllum, Valeriana officinalis, Galium boreale, Atragene sibirica* (см. табл. 8.5).

Характеристика сообществ. Для сообществ ассоциации характерно преобладание ели в древостое с примесью осины, лиственницы, реже, сосны. В восточной части ареала ассоциации в древостое ель представлена, в основном, *Picea obovata*, постоянна примесь пихты. Кустарниковый ярус имеет сомкнутость 10–20% и состоит из значительного числа видов (*Rosa acicularis, Sorbus aucuparia, Lonicera xylosteum, Spiraea media, Juniperus communis*). В травяно-кустарничковом ярусе характерно примерно равное соотношение видов таежной группы (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Trientalis europaea,*

Gymnocarpium driopteris) и высокотравья (*Aconitum septentrionale, Cirsium heterophyllum, Milium effusum*) с постоянным участием видов сибирской флоры (*Delphinium elatum, Atragene sibirica*). В моховом ярусе наряду с *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens* присутствуют *Rhytidiadelphus triquetrus* и виды рода *Plagiomnium*.

Особенности экологии. Ельники высокотравные распространены в нижних частях склонов и в верховьях логов, встречаются также в ландшафтах с карбонатными отложениями, где занимают подножья склонов логов, склоны и дно карстовых воронок (Сабуров, 1972). Для них характерны, в основном, слабоподзолистые почвы, залегающие иногда на карбонатных суглинках.

Синтаксономия. В иерархии флористических единиц данная ассоциация отнесена к подсоюзу *Melico-Piceenion*, несмотря на то, что дифференцирующие виды подсоюза (см. выше) в ней представлены слабо. Однако сообщества ассоциации занимают "экологическую нишу", соответствующую ассоциации *Melico-Piceetum* (см. рис. 8.2.); для них характерно довольно высокое видовое богатство и присутствие видов класса *Querco-Fagetea* (*Lathyrus vernus, Aegopodium podagraria, Paris quadrifolia*). В отечественной литературе данные сообщества описаны как ельники разнотравные, папоротниково-разнотравные и высокотравные (Сабуров, 1972; Рысин, Савельева, 2002). Сообщества восточной части ареала ассоциации выделены в вариант *Abies sibirica*, который дифференцируется по присутствию пихты в различных ярусах сообщества и присутствием *Diplazium sibiricum* и *Vicia sepium* в травяном покрове.

Распространение. Еловые леса с высокотравьем изредка указываются в качестве приручейных типов в северной тайге (Геоботаническое районирование, 1987); в средней тайге довольно типичны для бассейна реки Печора, они встречаются также и в Предуралье (Растительность европейской части СССР, 1980). Возможно, что сообщества этой ассоциации распространены в основном в восточной части бореальной полосы.

8.2. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклимаксовых таёжных лесов

В последнее время значительно возрос интерес к малонарушенным бореальным лесам в связи с реальной угрозой их уничтожения в результате антропогенных воздействий (Роль..., 1998; Сохранение..., 2000; Биоразнообразие..., 2001; Ярошенко и др., 2001; Волков и др., 2002; Громцев, 2002; Зайцева и др., 2002; Пахучий, 2002).

Общие признаки ненарушенных или малонарушенных лесов рассмотрены в главе 1, частные признаки ненарушенных неморально-бореальных и неморальных лесов – в главах 6 и 7. Задача настоящего раздела – выявление специфических признаков, характерных для наименее нарушенных бореальных лесов. Преобладание хвойных пород и высокий уровень лесистости территории распространения бореальных лесов Европейской России (см. раздел 5.2) маскируют сильные преобразования лесов этой полосы под воздей-

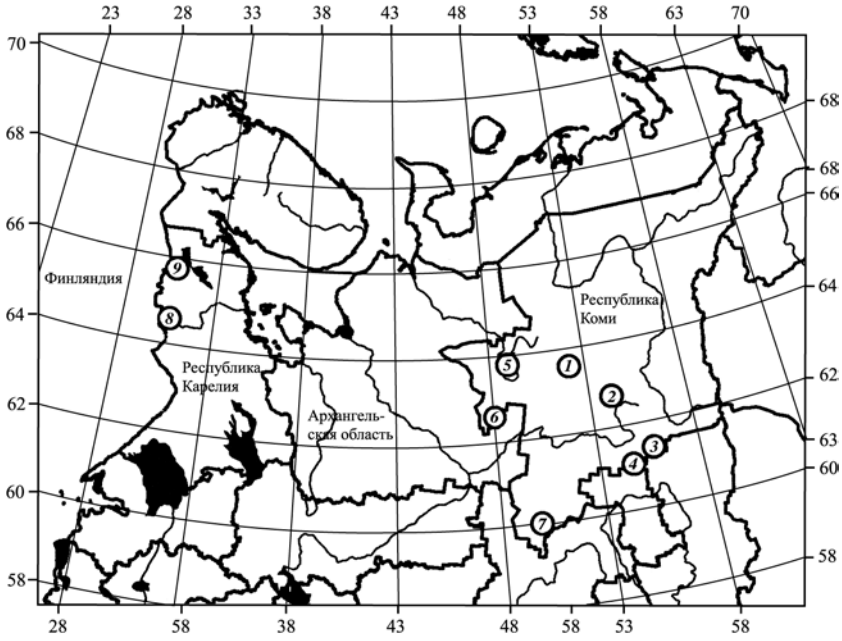


Рис. 8.3. Схема размещения точек исследования малонарушенных бореальных лесов.

Точки *1–7* – Республика Коми, точки *8–9* – Республика Карелия.

ствием пожаров, рубок и других антропогенных нарушений на протяжении длительного времени (Корчагин, 1954; Мелехов, 1966; Лесное..., 2000; Ярошенко и др.., 2001; Волков и др., 2002). Особо сильные преобразования бореальных лесов были связаны с разными формами использования огня (подсечно-огневое земледелие в южной части полосы, выжигания в связи с оленеводством, "брусничный промысел" и пр.). В связи с этим, обнаружить большие массивы ненарушенных лесов очень сложно (или почти невозможно), а реконструировать их облик можно только по небольшим фрагментам. Исследования в Карелии, Коми, на западном макросклоне Урала позволили выявить отдельные сообщества, состав и структура которых в значительной степени соответствуют современным представлениям о квазиклимаксовых лесах (рис. 8.3).

8.2.1. Примеры описаний квазиклимаксовых таёжных лесов

Квазиклимаксовые леса северной Карелии

Малонарушенные леса, длительное время не подвергавшиеся антропогенным воздействиям, обнаружены на территории труднодоступного массива северотаежных лесов на северо-западе Карелии (66°16′–66°26′ с.ш., 30°17′–30°33′ в.д.) в окрестностях горы Сиэппитунтури (Юрковская, 1993). Массив расположен на территории Пяозерского лесхоза, непосредственно примыкающей к северной границе национального парка "Паанаярви". На

его территории, как и в пределах национального парка (Национальный парк «Паанаярви», 1991; Громцев и др., 1995; Экосистемы..., 1995), представлен один тип северотаежного ландшафта – денудационно-тектонический холмисто-грядовый среднезаболоченный с ярко выраженным преобладанием еловых лесов. Малонарушенные леса представлены разными вариантами ельников чернично-зеленомошных послепожарного происхождения, которые преобладают по площади (Смирнова, Коротков, 2001). Более подробно характеристика этих сообществ дана в разделе 8.4. В этом лесном массиве найдены участки квазиклимаксовых лесов, представленных ельниками высокотравными. Они приурочены, как правило, к средним и нижним частям склонов, дренированным ложбинам стока, крутым каменистым склонам и другим участкам, где вероятность распространения пожара крайне низка. Площадь таких участков обычно мала и составляет от десятых долей гектара до одного гектара.

Физиономически ельники высокотравные четко отличаются от сообществ всех предыдущих групп. Облик высокотравных ельников определяется доминированием в живом напочвенном покрове папоротников (*Gymnocarpium dryopteris, Phegopteris connectilis, Diplazium sibiricum, Dryopteris assimilis* и др.), а также заметным участием высокотравья (*Cicerbita alpina, Angelica sylvestris, Cirsium heterophyllum, Calamagrostis phragmitoides, Chamaenerion angustifolium, Geranium sylvaticum*).

Сомкнутость крон здесь выше, чем в остальных ельниках. При этом достаточно хорошо выражена мозаичность. Крупные окна, возникшие на месте групповых вывалов деревьев с большим количеством валежа всех стадий разложения и крупными ВПК, чередуются с сомкнутыми биогруппами молодых и взрослых елей. Помимо ели значительную долю в древесном ярусе составляют березы. Возобновление берез приурочено к обнаженному субстрату ВПК, а ели – к валежу второй и третий стадий разложения в окнах распада старых деревьев. В сообществах этой группы зафиксированы максимальные значения видовой насыщенности (36 видов сосудистых растений на 400 кв. м) и видового богатства (суммарное число видов, встреченных во всех описаниях, составляет 79 видов), наибольшее разнообразие эколого-ценотических групп. Интересный во флористическом отношении факт – максимальное среди всех исследованных групп сообществ участие неморального (в понимании А.А. Ниценко, 1969) комплекса видов (*Milium effusum, Dryopteris filix-mas, Paris quadrifolia, Elymus caninus, Melica nutans* и др.) в травяно-кустарничковом ярусе. В то же время, кустарнички и зеленые мхи, доминирующие в ельниках чернично-зеленомошных, занимают здесь подчиненные позиции и приурочены обычно к буграм ВПК. В западинах вывалов доминируют мхи родов *Sphagnum* и *Rhizomnium* и печеночники. Участие лишайников крайне незначительно, они растут лишь на комлевых частях вывалов.

Почва имеет слабо дифференцированный профиль, который состоит из подстилки мощностью до 6 см, темного аккумулятивно-гумусового горизонта мелкокомковатой структуры мощностью до 56 см и метаморфического горизонта Bm мощностью до 20 см. В прикопках встречены дождевые черви. Угли в почвенном профиле не найдены. Почвы мы отнесли к типу – буроземы, подтипу – буроземы типичные. Почвы, относящиеся к отделу метаморфических, значительно отличаются от всех описанных выше почв из от-

дела альфегумусовых (Классификация почв..., 1997). Поскольку эти почвы найдены под разновозрастными лесами, отличающимися значительным структурным и видовым разнообразием и, вероятно, не горевшими, по крайней мере, на протяжении жизни нескольких поколений деревьев, можно предположить, что в доисторическое время они были распространены значительно шире.

Флористически сходные с ельниками высокотравными сообщества описаны в национальном парке Паанаярви (Национальный..., 1991; Елина и др., 1994) и в Костомукшском заповеднике (Кулешова и др., 1996). Однако там они расположены в гидроморфных местообитаниях: вдоль ручьев, речек и в местах выклинивания грунтовых вод. Особенности же рассматриваемых сообществ – их расположение в автоморфных местообитаниях, на средних частях склонов, в непосредственной близости к ельникам разнотравно-черничным и чернично-зеленомошным, но в связи с особенностями рельефа и низкой частотой пожарных нарушений ельники высокотравные не были пройдены верховыми пожарами.

Квазиклимаксовые леса Среднего Урала

Крупный массив малонарушенных среднеуральских елово-пихтовых лесов расположен на территории государственного природного заповедника "Басеги" (западный макросклон Среднего Урала; 58°50′ северной широты и 58°30′ восточной долготы). Природные особенности территории и обзор основных типов растительности представлены в работе А.Ю. Ярошенко с соавторами (1998).

Общая площадь малонарушенных елово-пихтовых и елово-пихтово-кедровых лесов заповедника "Басеги" (то есть лесов, в обозримом историческом прошлом – в течение последних нескольких столетий – не подвергавшихся воздействию лесных пожаров, сельскохозяйственных расчисток и сплошных рубок, а с конца прошлого столетия – выборочных рубок значительной, более 15–20%, интенсивности) в настоящее время оценена в 4–7 тысяч гектаров. Малонарушенные леса заповедника "Басеги" представлены практически исключительно елово-пихтовыми, изредка елово-пихтово-кедровыми лесами с примесью березы пушистой.

Древесный полог этих лесов очень неравномерен как по сомкнутости (рис. 8.4), так и по структуре; для всех ярусов леса характерно наличие нескольких уровней пространственной мозаичности. Основной тип мозаичности древесного полога – мозаичность, связанная с вывалами отдельных крупных деревьев или их групп; чаще встречаются окна площадью от 0,01 до 0,2 гектара.

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 различаться на 100–180 лет, диаметр – в 3–6 раз. При этом нет четкой корреляции между возрастом и диаметром ствола или высотой дерева.

Для деревьев достаточно обычно многократное перевершинивание, а также дву- или многовершинность. Велика доля деревьев, поврежденных фито-

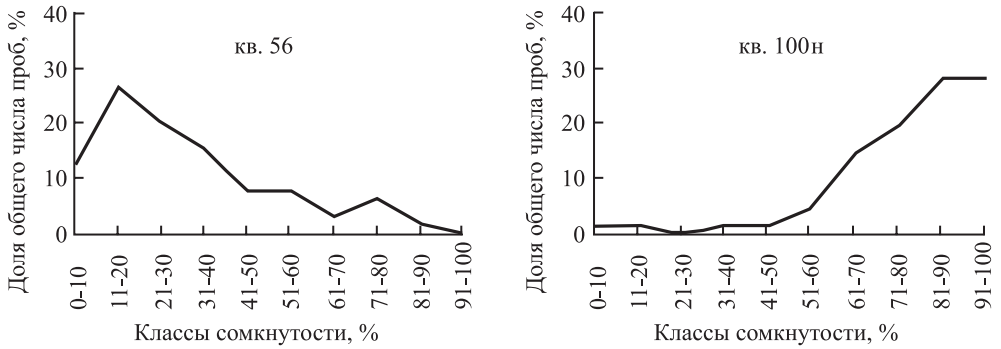


Рис. 8.4. Распределение пробных площадей (круговых, радиусом 5 м) по классам сомкнутости древостоя (общей для ярусов А и В) для малонарушенной елово-пихтовой тайги (кв. 56 Усьвенского лесничества, слева) и для 64-летнего березняка по сплошной вырубке (кв. 100н Усьвенского лесничества, справа). Общее число проб в каждом случае 82.

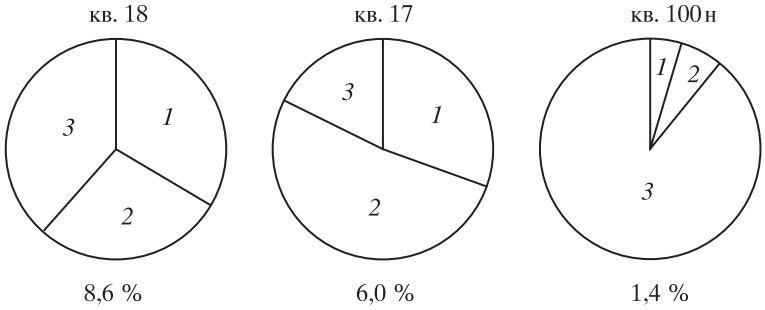


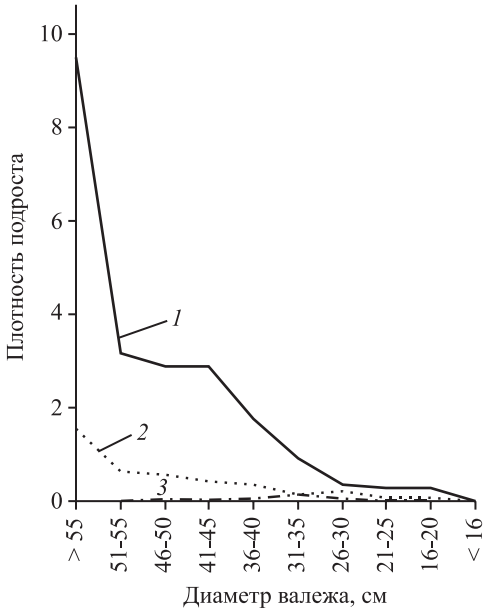
Рис. 8.5. Распределение валежа по степеням разложения (*1, 2, 3*) и общее проективное покрытие валежа (%) в малонарушенном елово-пихтовом лесу (кв. 18 Усьвенского лесничества), на участке заброшенного в середине прошлого века сенокоса (кв. 17 Усьвенского лесничества) и в 64-летнем березняке по сплошной вырубке (кв. 100н Усьвенского лесничества); *1–3* см. в тексте.

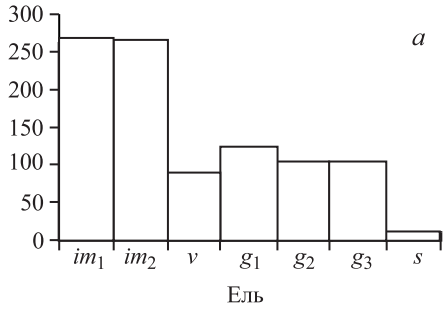
патогенными грибами (корневой губкой, еловым комлевым трутовиком, ржавчинным раком пихты), причем даже общие для ели и пихты патогенные виды поражают эти породы неодинаково. В целом для пихты характерна гораздо более высокая степень повреждения фитопатогенными грибами (у деревьев, входящих в верхний полог древостоя, – практически стопроцентная).

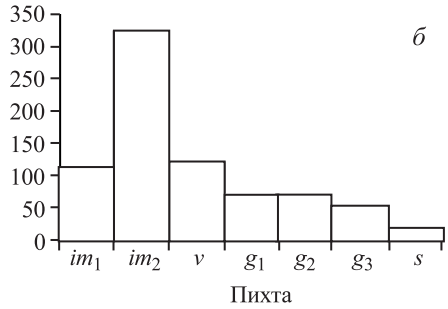
Достаточно большую площадь занимает валеж; на долю различимого валежа всех пород и возрастов нередко приходится до 10–20 % площади (рис. 8.5). В процессе работы мы применяли трехбалльные шкалы стадий разложения валежа и бурелома:

1 – свежий валеж и бурелом текущего года с сохранившейся хвоей или листьями, а также валеж и бурелом предшествующих лет с частично сохранившимися мелкими сучьями и корой, со степенью покрытия зелеными мхами не более 25%; предельная длительность первой стадии для валежа крупных елей – около 10–15 лет;

Рис. 8.6. Зависимость плотности подроста (j–v) особей от диаметра валежа
в малонарушенном темнохвойном лесу:
1 – подрост ели, *2* – подрост пихты;
на 15-летней вырубке: *3* – подрост ели.
Плотность рассчитана на 1 м длины валежа.







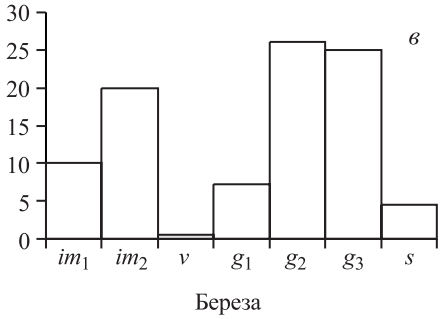


Рис. 8.7. Усредненные возрастные спектры ели (*а*), пихты (*б*) и березы (*в*) по восьми постоянным пробным площадям в пределах массива малонарушенных темнохвойных лесов заповедника “Басеги”. На оси ординат – число особей на 1 га.

2 – старый валеж и бурелом, покрыт зелеными мхами от 26 до 100%, мелкие сучья и кора, как правило, не сохраняются; валежина сохраняет круглую в сечении форму, древесина достаточно прочная и не распадается под действием собственной тяжести; предельная длительность второй стадии для крупных елей до 25–35 лет;

3 – очень старый валеж и бурелом, покрыт зелеными мхами, как правило, почти на 100%; древесина рыхлая, распадается под действием собствен-

ной тяжести; валежина не сохраняет круглую в сечении форму и представляет собой вытянутый холм древесной трухи, иногда с фрагментами относительно твердой древесины в верхней части; у деревьев березы иногда сохраняется достаточно плотная береста, однако древесина уже полностью превращена в труху.

Валеж играет ведущую роль в возобновлении лесообразующих пород, а также в поддержании полидоминантности древесного полога. Заметна достаточно четкая зависимость численности возобновления ели от диаметра валежины; подрост ели старше одного года вне валежа (под пологом крупнопапортниковых и крупнотравных растительных группировок) практически отсутствует. Возобновление пихты в несколько меньшей мере связано с валежинами большого диаметра (рис. 8.6); кроме того, во многих местах есть возобновление пихты на почве, хотя имеющее и небольшую численность, есть и слаборазвитое вегетативное потомство пихты. Возобновление кедра вообще имеет очень малую плотность (для всех догенеративных особей – до 16 особей/га на всех участках изученной территории), что не позволяет достоверно судить о роли различных субстратов под пологом леса в его возобновлении.

Возрастной состав популяций основных лесообразующих пород в среднем для значительных площадей примерно соответствует устойчивому состоянию их популяций (рис. 8.7).

Растительность под пологом в пределах массива низкогорных малонарушенных елово-пихтовых лесов характеризуется абсолютным господством крупнопапортниковых и крупнотравных группировок, образующих сложную, но на большом протяжении достаточно однотипную мозаику. По характеру этой растительности выделяются участки сырых логов, крутых склонов речных долин, погребенных каменистых осыпей и курумов. Флористическая однородность этих лесов очень высока; по флористическим критериям невозможно четко выделить какие-либо группы даже при анализе всей совокупности описаний, включающей леса сырых логов, крутых склонов, каменистых осыпей и др.

Особенности реакции древостоя и подроста на образование окон в пологе ненарушенного темнохвойного леса

В этом разделе рассмотрена реакция древостоя и подроста на образование окон в пологе ненарушенного темнохвойного леса севера Среднего Урала. Для выполнения этой работы было выбрано окно, сформировавшееся в результате выпадения небольшой куртины деревьев, относившихся к господствующему пологу, в относительно выровненном по сомкнутости и высоте участке леса в кв. 18 выдел 1 Усьвенского лесничества заповедника “Басеги”. Состав леса вокруг вывала: 5Е5П + Б, преобладающая высота верхнего полога 17 м, сомкнутость 0,5–0,6. Участок слабо заболочен. Покрытие сфагновыми мхами – около 30%.

Окно размером примерно 8 × 11 м образовано выпадением трех деревьев: двух елей (вывал) и одной сухостойной пихты (слом ствола на высоте около одного метра). Ели были высотой 14 и 18 м, высота пихты 16 м. Датировка времени формирования окна сделана по срезам многолетних плодовых тел трутовиков (окаймленный трутовик), возрасту сеянцев хвойных и

лиственных пород, появившихся на вывале и в яме, а также по приростам кустарничков и травянистых растений; вероятно, живые ели были вывернуты ветром примерно в 1988–1989 годах, сухостой пихты сломан примерно год или два спустя после вывала елей.

При определении размеров и границ пробной площади использовано предположение, что появившееся окно приводит к увеличению прироста окружающих деревьев, в основном, за счет изменения светового режима. При таком подходе площадь влияния одного дерева определяется его высотой и высотой солнца над горизонтом в течение вегетационного периода. Было принято, что минимальная высота солнца в полдень в течение вегетационного периода составляет 45°, в утренние и вечерние часы – 30°. С некоторой долей упрощения принято, что в полдень лучи солнца направлены с юга на север. Упрощение не могло серьезно сказаться на результатах, так как даже при данных допущениях основная часть траектории пятна тени отдельного дерева попадает в пределы пробной площади (рис. 8.8).

На пробной площади закартировано расположение деревьев и вертикальных проекций их крон, а также расположение подроста хвойных пород, высотой более 0,7 м (рис. 8.9). Для всех деревьев указана высота общая и высота отхождения кроны (для сухостойных деревьев не отмечался этот показатель), категория состояния, длина окружности ствола на высоте 1,3 м и на высоте взятия кернов. Керны отобраны из всех живых хвойных деревьев на минимально возможной высоте (как правило, 0,3–0,4 м.) со стороны, обращенной к вывалу, и с противоположной. При обработке керны, взятые со стороны, обращенной к вывалу, были названы “южными”, остальные – “северными”. Всего в обработку взято 21 дерево (41 керн). В дополнение, у всех живых экземпляров подроста хвойных пород измерены приросты в высоту за последние 15–25 лет. В дальнейшую обработку были взяты только 14 рядов прироста из 30-ти измеренных, т.е. только те ряды, в которых на протяжении последних 13 лет и более не было перевершиниваний и иных повреждений точки роста.

Для обработки результатов все деревья хвойных пород были разделены на шесть групп в зависимости от расстояния до выпавших деревьев (см. рис. 8.9), а внутри каждой группы еще на две: деревья, на которые непосредственно падала или не падала тень от елей, впоследствии выпавших. Для каждого дерева был отдельно проанализирован радиальный прирост стороны, обращенной к вывалу (“южной”), и стороны, противоположной от вывала (“северной”), а также средний радиальный прирост для всего дерева. Значительная часть деревьев, растущих на пробной площади, увеличили свой прирост после формирования окна. Длительность реакции составляла от 1 до 4 лет. При подсчете определялось время, в течение которого приросты увеличивались. Первый год падения прироста считался годом завершения реакции, что, видимо, не совсем верно, поэтому был учтен еще один показатель длительности реакции – длительность периода, потребовавшегося для возвращения к темпу роста до формирования окна вывала. На момент взятия кернов лишь два дерева продолжали расти значительно быстрее, чем до формирования окна. При подсчете средних значений, общая продолжительность реакции этих деревьев была принята на 3 года длиннее, чем период увеличения прироста. Для остальных общая длительность реакции с учетом возвращения к исходному темпу роста оказалась всего на 1–2 года длиннее,

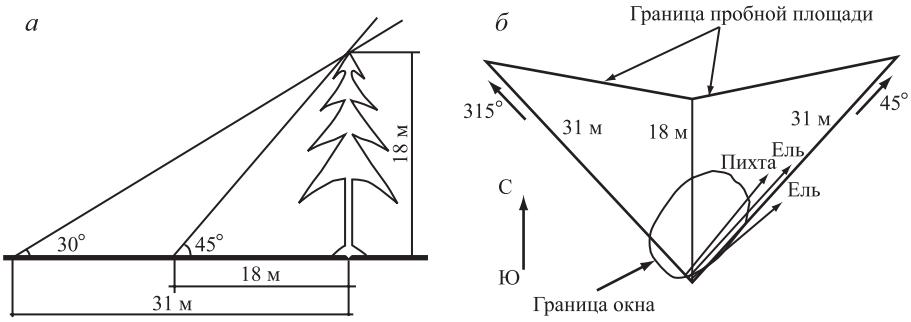


Рис. 8.8. Определение размеров (*а*) и схема пробной площади (*б*).

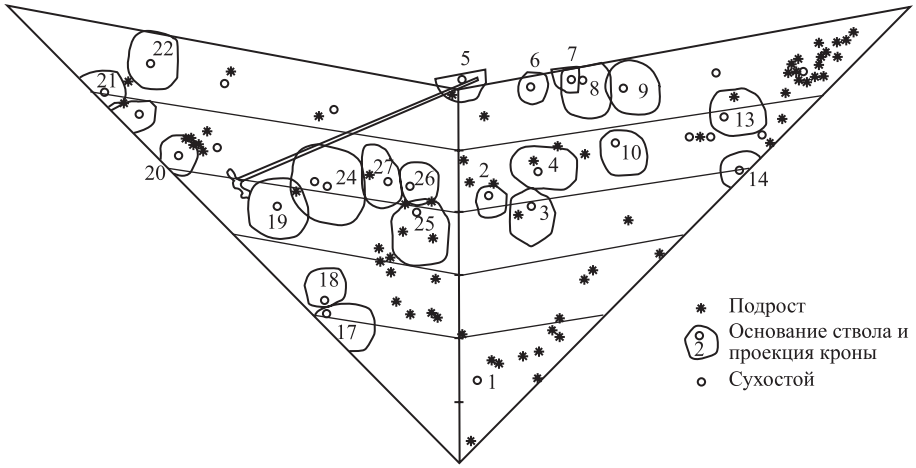


Рис. 8.9. Карта-схема пробной площади. Показано расположение оснований стволов живых деревьев и сухостоя, проекции крон, расположение подроста хвойных видов и ветровал 1997 года. На схеме также показано деление пробной площади на полосы по расстоянию от выпавших деревьев. Цифры означают номера исследованных деревьев.

чем продолжительность периода увеличения прироста. При подсчете величины реакции за 100% был взят прирост в год вывала (то есть прирост за последний год перед началом ускорения прироста). Результаты измерений приростов показаны в табл. 8.6 и табл. 8.7.

Наиболее заметные реакции радиального прироста на вывал были у деревьев с развитой, низко растущей кроной, непосредственно затенявшихся впоследствии выпавшими деревьями. Сильно выражена реакция у деревьев, удаленных не более чем на 12–15 м от вывала (см. табл. 8.6). При удалении от вывала более чем на 15 м общая реакция прироста становится крайне незначительной, практически незаметной на общем фоне колебаний прироста. К сожалению, небольшое число деревьев на пробной площади не позволяет сделать более детальные выводы о зависимости общей реакции радиального прироста от расстояния до вывала. У большинства деревьев замет-

Таблица 8.6

Изменение приростов после формирования окна вывала в зависимости от расстояния до выпавших деревьев

Расстояние до вывала и др. условия	Общее число деревьев	Число деревьев с выраженным увеличением прироста	Средняя продолжительность реакции, годы	Число деревьев с выраженным увеличением прироста с "южной" стороны	Средняя продолжительность реакции с "южной" стороны, годы	Число деревьев с выраженным увеличением прироста с "северной" стороны	Средняя продолжительность реакции с "северной" стороны, годы
До 6 м, зона прямой тени от деревьев, впоследствии выпавших	1	1	2 (3)	1	4 (5)	Нет	Нет
6,1–9,0 м, зона прямой тени	1	1	3 (6)	1	3 (6)	1	1 (4)
6,1–9,0 м, без прямого затенения деревьями, впоследствии выпавшими	1	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
9,1–12,0 м, зона прямой тени	4	3	2 (3)	3	3 (4)	2	2 (3)
12,1–15,0, зона прямой тени	3	2	2 (4)	2	3 (5)	2	2 (4)
12,1–15,0, без прямого затенения	5	2	2 (3)	2	2 (3)	2	2 (3)
>15, зона прямой тени	1	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
>15, без прямого затенения	5	2	1 (2)	1	1 (2)	2	1 (2)

Таблица 8.7

Показатели радиального прироста отдельных деревьев после формирования окна

Расстояние до вывала и др. условия	№ и порода	Диаметр на высоте 1,3 м, см	Высота/ высота начала кроны, м	Категория состояния	Средняя продолжительность реакции, годы			Прирост в 1989 г. (до вывала), мм	Максимальный прирост в период реакции на вывал, мм	Увеличения прироста, %
					южной	северной	общая			
До 6 м, зона прямой тени от деревьев, впоследствии выпавших	1 Пх	13	5,5/5	4	4 (5)	–	1 (2)	0,84	0,89	6
6,1–9 м, зона прямой тени	17 Е	14	8/0,8	3	3 (6)	1 (4)	3 (5)	0,85	1,73	102,9
6,1–9 м, без прямого затенения деревьями, впоследствии выпавшими	18 Пх	32	19/5	1	–	–	–	0,59	–	–
9,1–12 м, зона прямой тени	3 Пх	22	12/4	2	–	–	–	0,49	–	–
	14 Пх	15	10/3,5	2 (3)	1 (2)	–	1 (2)	0,69	0,78	31,9
	19 Пх	24	14/7	3	4 (5)	4 (5)	4 (5)	0,39	0,69	77,4
	25 Е	30	17/1	2	4 (5)	–	1 (2)	2,3	2,34	1,6
12,1–15, зона прямой тени	2 Пх	15	9/4	3	2 (3)	1 (2)	1 (2)	0,58	0,74	28,3
	10 Пх	23	14/4	2	–	–	–	0,84	–	–
	24 Е	22	13/1	2	4 (7)	4 (7)	4 (7)	0,56	1,52	171,1
12,1–15, без прямого затенения	4 Пх	23	12/7	4	–	1 (2)	1 (2)	0,54	0,74	37,2
	20 Пх	24	18/7	3	1 (2)	–		0,22	–	–
	21 Е	19	9/0,5	2	4 (5)	4 (5)	4 (5)	0,86	2,4	178,3
	26 Пх	21	13/7	3	–	–	–	0,45	–	–
	27 Пх	24	13/7	3	–	–	–	0,45	–	–
>15, зона прямой тени	5 Пх	28	16/6	3	–	–	–	0,39	–	–
>15, без прямого затенения	6 Пх	20	14/8	4	–	–	–	0,25	–	–
	7 Пх	18	14/7	3	1 (2)	–	1 (2)	0,12	0,22	80
	8 Е	28	18/2	2	–	1 (2)	1 (2)	2,15	2,27	5,8
	9 Пх	29	18/6	2	–	1 (2)	–	1,00	–	–
	22 Пх	28	16/6	2	–		–	0,30	–	–

на разница между количественными реакциями прироста "южной" и "северной" стороны, причем она тем больше, чем меньше расстояние от вывала. Деревья, не испытывавшие (или практически не испытывавшие) непосредственного затенения деревьями, впоследствии выпавшими, практически не изменили темп роста, даже находясь в непосредственной близости от выпавших деревьев (например, 18 Пх, в табл. 8.7).

Другой важный момент – изменение величины прироста, различной у ели и пихты. Так, у шести пихт с выраженной общей реакцией прироста на образование окна вывала, увеличение среднего радиального прироста не превышало 80%. Для ели тот же показатель по пяти деревьям достигал 178% при больших абсолютных значениях прироста (см. табл. 8.7). Таким образом, ель более эффективно использует открывающиеся окна в пологе.

Обращает на себя внимание тот факт, что открывшееся окно не вызвало какой-либо длительной реакции у большинства деревьев. Фактически, период увеличения прироста занял не более трех лет и один–два года занял период возвращения темпа роста к исходному. В то же время, окно, как таковое, ничем не занято спустя 8–9 лет после вывала. Возможно, временный характер увеличения прироста вызван последующим усилением конкуренции со стороны близкорасположенных деревьев, находившихся в тени выпавших елей. Расположение деревьев, прирост которых устойчиво увеличился после образования окна, в принципе, подтверждает данный вывод (см. рис. 8.9, см. табл. 8.7).

Менее выраженная реакция пихты на изменение условий освещенности, видимо, связана с тем, что в условиях данной части заповедника для пихты характерна гораздо меньшая протяженность и площадь проекции кроны, чем у елей (рис. 8.10), а, следовательно, и гораздо меньшая ассимилирующая поверхность.

Для подроста хвойных пород характерен рост в высоту со значительными по амплитуде и краткими (чаще всего 1–2 года) колебаниями. Поэтому по данным прироста в высоту нельзя выявить год формирования окна в верхнем пологе леса. Однако для многих особей подроста заметно ускорение роста в высоту примерно с того времени, когда произошел вывал. Наиболее выраженное ускорение роста в высоту выявлено у елей 3_1, 7; у пихт 2_1, 4_1, 8_1, 9, 15. Слабое увеличение среднего прироста, либо увеличение прироста спустя 2 года и более после образования окна отмечено у ели 17 и пихт 1_1, 5_1, 13. Нет заметной реакции у ели 12 и пихт 11_1 и 11.

Наиболее сильная реакция обнаружена у особей подроста, расположенных на расстоянии 3–9 м от выпавших деревьев (рис. 8.11). Для нескольких куртин подроста, куда входят особи 2_1, 8_1 и 7, выпавшие деревья давали основное затенение, видимо, поэтому реакция подроста в этой части пробной площади наиболее значительна и пока практически не ограничена внутривидовой конкуренцией (за исключением пихты 5_1). Пихта 1_1 расположена в полосе затенения деревьями, расположенными за границами окна вывала. Некоторое ускорение роста этой пихты, возможно, связано не столько с изменением светового режима, сколько с изменением условий корневого питания.

Для небольшого подроста пихты 9 и 15, а также ели 17 боковое затенение от выпавших деревьев было гораздо больше затенения от деревьев, под пологом которых непосредственно находится подрост, так как тень от ниж-

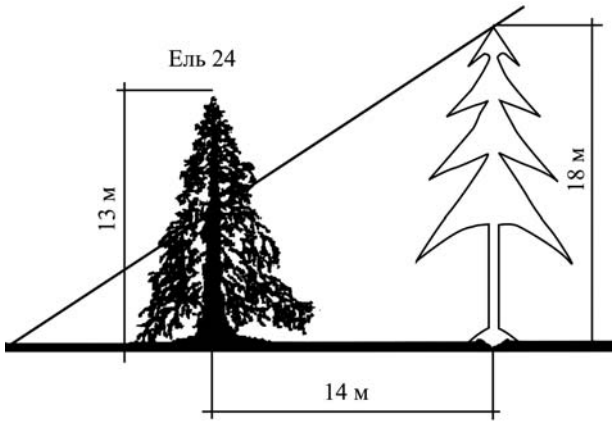


Рис. 8.10. Схематическое изображение кроны ели № 24 и особенностей затенения ее до формирования окна.

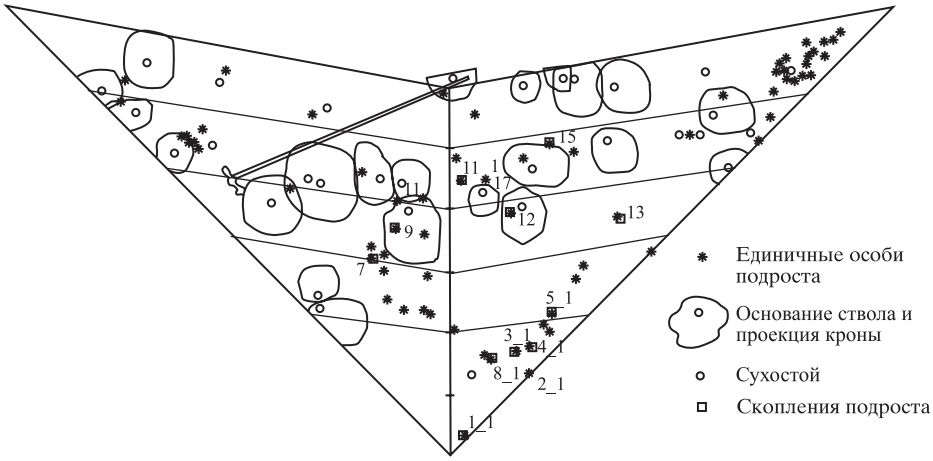


Рис. 8.11. Расположение подроста хвойных видов, для которого проведен анализ роста в высоту за последние 15–25 лет.

ней границы крон ели 25 и пихт 2 и 4, падая под углом, практически не задевает эти особи подроста. В то же время, подрост ели 12, расположенный гораздо ближе, чем, например, подрост ели 17, к основанию выпавших деревьев, не имеет явно выраженного ускорения прироста. Вероятно, дело в том, что ель 12 уже достаточно высока, чтобы ее верхушка затенилась либо пихтой 3, под пологом которой она находится, либо каким-то из деревьев, расположенных за южной границей вывала. То же касается пихт 11_1 и 11, в последнем случае низко опущенная густая крона ели 25 затеняет подрост пихты 11.

В лесных сообществах формирование и зарастание окон – одно из ключевых факторов, определяющих структуру и гетерогенность (видовую, ценотическую и пр.) сообщества в целом. При зарастании окон одним из наиболее значимых показателей традиционно считается динамика изменения

освещенности в результате формирования окна и последующего развития в нем растительности. Однако в северных темнохвойных лесах эта схема приобретает ряд специфических черт.

При формировании окон малых и средних размеров параметры освещенности в самом окне изменяются, по всей видимости, незначительно, так как площадь вновь образованного окна затенялась не теми деревьями, в результате выпадения которых окно сформировалось, а иными, подчас сильно удаленными от границ окна. Формирование окна может вызвать ускорение роста деревьев, расположенных достаточно далеко от границ окна, при этом деревья вокруг окна могут практически не испытать воздействия. Само окно зарастает замедленными темпами и сильно зависит от того, насколько быстро подрост, как существовавший до вывала, так и вновь появившийся, войдет в полосу затенения деревьями, расположенными в пологе леса на разном расстоянии от границ окна. При формировании окна наиболее благоприятные условия роста оказываются у деревьев второго яруса и подроста, находившихся в пятне затенения от выпавших деревьев. Для мелкого подроста это пятно затенения будет начинаться на расстоянии нескольких метров от основания ствола выпавшего дерева (в зависимости от высоты начала кроны на этом дереве). При этом длина пятна затенения будет зависеть от высоты выпавшего дерева. Для более высокого подроста пятно затенения будет меньше, но начнется ближе к основанию ствола выпавшего дерева. Окна с диаметром менее высоты основного полога недостаточны для нормального развития пионерных видов (березы), хотя подрост березы присутствует даже под пологом леса. Как следствие плохого развития крон хвойных пород, особенно пихты, зарастания окна за счет бокового разрастания крон практически не происходит, за исключением самых мелких окон. Так как появление подроста хвойных пород, в первую очередь ели, обычно идет по валежу определенной степени разложения, зарастание окна напрямую не связано с формированием новых куртин подроста хвойных пород. Такие куртины могут сформироваться, но по прошествии нескольких лет и их расположение зависит от направления вывала, поэтому они, как правило, находятся в стороне от окна. Таким образом, мелкие и средние окна зарастают, в основном, за счет подроста хвойных пород, появившегося до формирования окна.

Сведения о других участках малонарушенных лесов

Квазиклимаксовые леса Вишерского Предуралья. Пример описания квазиклимаксовых лесных сообществ Вишерского Предуралья представлен в работе С.А. Дыренкова с соавторами (1972). Территория располагается в Красновишерском лесхозе и относится к средней части Западно-Северо-Уральской провинции Северный Урал. В наибольшей степени признаками квазиклимаксовых сообществ на водоразделах обладают ельники крупнопапоротниковый и кислично-дубравный. Для них характерны непрерывность возобновительного процесса, разновозрастность популяций ели, пихты и березы, высокое видовое разнообразие травяного покрова, включающего виды нескольких эколого-ценотических групп, доминирование высокотравья, хорошо выраженная мозаика микроместообита-

ний, связанная с вывалами деревьев и с крупным валежником разной степени разложения, значительная мощность гумусового горизонта.

Для ельника крупнопапоротникового характерна мозаичность травяного покрова: вне вывалов доминируют крупные папоротники (*Dryopteris austriaca, Athyrium crenatum*) в сочетании с неморальными (*Stellaria holostea, Pulmonaria molissima*) и бореальными (*Oxalis acetosella*) видами, в западинах вывалов – нитрофильные (*Matteucia strutiopteris, Chrysosplenium alternifolium*) и высокотравные опушечные (*Veratrum lobelianum*) виды, на пнях, колодах и приствольных повышениях – бореальные виды (*Vaccinium myrtillus, Linnaea borealis, Oxalis acetosella*).

Ельник кислично-дубравнотравный приурочен к склонам южной экспозиции и отличается от ельника крупнопапоротникового большим участием неморальных видов и высокой биологической активностью почв. Опад и подстилка быстро разлагаются с образованием гумусового горизонта модер-муллевого типа. Преобладают высоко- и среднерослые травы (60–90 см): первый подъярус – крупнотравье с примесью высоких папоротников, второй – неморальное разнотравье, третий – неморальное и таежное мелкотравье.

Квазиклимаксовые леса в бассейне реки Вишера (Средний Урал). Здесь выявлены *крупнопапоротниково-высокотравные пихто-ельники с кедром* с характерными признаками квазиклимаксовых лесов: разновозрастность древостоев, наличие старых деревьев больших размеров и крупных ВПК, присутствие валежа на разных стадях разложения, бурые лесные почвы. Кедры крупные, много генеративных, а виргинильных очень мало, имматурный подрост в каждом описании по 1–2 экз.

Отмечено разнообразие типов микроместообитаний, связанных с вывалами:

• валеж первой стадии разложения и пристволовые повышения елей и пихт – отдельные зеленые мхи, *Vaccinium vitis-ideae, V. myrtillus*;

• валеж второй и третьей стадии – зеленые мхи (*Pleurozium, Hylocomium, Ptilium, Dicranum*), *Linnea borealis*, мелкие папоротники, *Oxalis acetosella, Trientalis europaea, Maianthemum bifolium*;

• сырые ямы от старых ВПК, западины между валежинами, ложбины стока, расширения с застаивающейся водой – *Mnium sp., Saxifraga punctata, Chrysosplenium alternifolium, Stellaria nemorum,Cirsium oleracium, C. heterophyllum, Aconitum septenrionale, Filipendula ulmaria, Thalictrum aquilegifolium, Veratrum lobelianum, Valeriana wolgensis, Matteuccia strutiopteris, Athyrium crenatum, Calamagrostis langsdorffii*;

• бугры свежих вывалов – *Urtica dioica, Rubus idaeus*;

• выровненные участки, средне- или хорошо освещенные, мезотрофные (не переувлажненные) – многоярусные, такие же, как приречные заросли; первый подъярус – крупные папоротники с крупными травами – *Cacalia hastata, Aconitum septentrionale, Delphinium elatum, Paeonia anomalia, Actea erythrocarpa, Archangelica sylvestris, Diplazium sibiricum, Dryopteris expansa, Calamagrostis arundinacea*; второй подъярус – неморальные виды, третий подъярус – бореальное мелкотравье; мхов и кустарничков (брусника и черника) практически нет, они только на валеже.

Основные типы микроместообитаний ненарушенных бореальных лесов

Для обсуждения способов поддержания высокого видового разнообразия в темнохвойных лесах коротко рассмотрим основные типы микросайтов, формирующихся в процессе спонтанного развития леса (см. табл. 3.2).

Лежащие стволы крупных деревьев на разных стадиях разложения характерны для таких лесов. Исследователи выделяют от трех до девяти стадий разложения древесины (Стороженко, 1990, Hytteborn et al., 1991; Keddy, Drummond, 1996). На начальной стадии мертвые деревья покрыты корой и являются бедным субстратом, подходящим только для олиготрофных зеленых мхов и кустарничков (см. табл. 3.2). Далее разлагающиеся стволы становятся более богатым и влажным субстратом, на котором кустарнички, как правило, сменяются мелкими бореальными травами (см. табл. 3.2). Кроме того, разлагающиеся стволы – благоприятное место для возобновления ели. В неэксплуатируемых хвойных лесах можно наблюдать ряды елового подроста, длина которых сравнима с высотой деревьев (Декатов, 1931; Обновленский, 1935; Smirnova et al., 1995).

При падении дерева, сопровождающимся вывалом, появляются дополнительные микроместообитания – бугры и западины (см. табл. 3.2). Всходы пионерных деревьев, кустарников и трав появляются на свежих буграх. Западины вывальных ям зарастают водно-болотными травами и/или видами сфагновых болот. На ровной поверхности в окнах, сформированных в результате вывалов деревьев, доминируют светолюбивые мезофильные травы. В переувлажненных местообитаниях – крупные нитрофильные травы. Теневыносливые кустарнички и травы доминируют под пологом леса: бореальные травы средних размеров доминируют под пологом хвойных деревьев, опушечные и луговые виды в сочетании с некоторыми бореальными травами доминируют под пологом взрослых лиственных деревьев (березы, осины, ивы) в более светлых микроместообитаниях (см. табл. 3.2).

Таким образом, в бореальных лесах с хорошо развитой мозаикой нарушений мелкого масштаба бывает высокое видовое разнообразие (см. также Kuuluvainen, 1994, Kuuluvainen et al., 1998). Многократные пожары в сочетании с рубками ведут к исчезновению разнообразия микросайтов и, как следствие, к уменьшению флористического разнообразия.

8.2.2. Общие признаки ненарушенных или малонарушенных темнохвойных лесов

Несмотря на обилие публикаций по бореальным лесам, ненарушенные леса этой полосы все еще остаются недостаточно исследованными. Основное внимание в публикациях уделяется широко распространенным типам, при этом в стороне остаются “нетипичные” варианты лесных сообществ. Необходимы более тщательные исследования и поиск именно таких вариантов.

В настоящем разделе представлены предварительные результаты исследований фрагментов наименее нарушенных бореальных лесов, по основным признакам у них много общего с ненарушенными лесами бореально-неморальной и неморальной зон.

Высокотравные и приручьевые ельники характеризуются наиболее сложной структурой древесного яруса и травянистой растительности, макси-

мальным видовым разнообразием. Деревья максимального размера, хорошо развита *gap*-мозаика в пологе, есть поваленные деревья разных стадий разложения. Высокие мезофильные травы определяют облик травянистого яруса, в котором можно выделить несколько подъярусов и много доминантов. В растительности отсутствуют прямые следы пожаров, изредка встречаются следы выборочных рубок. В приручьевых ельниках преобладают аллювиальные почвы с модер-мулль горизонтом толщиной 35–50 см. В высокотравных ельниках преобладают почвы с гомогенным профилем, с хорошо развитым модер-мулль гумусовым горизонтом, достигающим 60 см.

Высокотравные и приручьевые ельники – наиболее хорошо сохранившиеся рефугиумы региональных видов в зоне тайги. Главная особенность истории формирования этих лесов – большое время спонтанного развития растительности без катастрофических внешних воздействий, прежде всего, без пожаров. Такие леса могли быть защищены от огня либо случайно, либо благодаря особенностям своего пространственного положения – соседству с малыми реками или ручьями, расположению в ветровой тени скальных массивов.

Вместе с тем мы находили угли в толще почвы и в этих биотопах, значит, и здесь бывали верховые пожары. Однако после них лес развивался в спонтанном режиме в течение длительного времени – жизни нескольких поколений деревьев. Спонтанное развитие сопровождалось вывалами деревьев с перемешиванием почвы, накоплением валежа разных стадий разложения, формированием сложной оконной мозаики в пологе леса, образованием микросайтов различного типа в напочвенном покрове с различными экологическими режимами и, соответственно, разным набором видов. Таким образом, популяционная жизнь деревьев играет главную – эдификаторную – роль в формировании лесов данного типа (Смирнова, 1998, Smirnova et al., 1999). Схожесть этих типов леса, расположенных в принципиально разных экотопических позициях – в речной долине и на водоразделе, – говорит о том, что эдификаторное воздействие деревьев на структуру и состав сообществ оказывается сравнимым с влиянием экотопа.

В литературе есть отдельные сведения о старовозрастных или разновозрастных лесах, где описаны те или иные признаки ненарушенных лесов.

Разновозрастность популяций древесных видов – признак, отмеченный в большинстве публикаций, посвященных малонарушенным бореальным лесам (Дыренков и др., 1972; Дмитриев и др., 1978; Ярошенко и др., 2001; Волков и др., 2002; Громцев, 2002; Зайцева и др., 2002; Пахучий, 2002 и др.). Необходимо отметить, что этот показатель не достаточен, поскольку разновозрастные популяции характерны и для субклимаксовых сообществ (например, диаспорический, пирогенный, эдафический субклимаксы). Многие исследователи отмечали также наличие в составе древостоев в небольшом числе пионерных видов (осины, берез, ивы), а также валежа на разных стадиях разложения.

Наличие в травяно-кустарничковом ярусе высокотравных и неморальных видов отмечено в разных частях области распространения бореальных лесов. Неморальные виды трав заходят далеко на север. Помимо описанных выше лесов с участием неморальных видов трав, в геоботанической литературе неоднократно описывались сходные типы сообществ. Так А.М. Леонтьев (1937) отмечает присутствие ряда высокотравных и неморальных видов

в приручьевых ельниках травяных и в лиственично-ельниках травяно-кустарничковых на карбонатных почвах Беломорско-Кулойского края, Л.А. Соколова (1935) на территории Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова описывает леса на карбонатных почвах с большим участием неморальных видов, Д.Н. Сабуров (1972) описывал широкотравные ельники в бассене реки Пинега.

Для почв квазиклимаксовых лесов характерно слабое развитие подзолистого горизонта или его отсутствие, хорошее развитие гумусового горизонта. В Карелии отмечены подбуры и буроземы, занимающие всего 0,2% площади (Морозова, 1991). Бурые лесные кислые грубогумусные почвы отмечены и для горных лесов Урала (Классификация и диагностика почв СССР, 1977).

Анализ литературы и проведенные исследования позволили составить предварительный перечень признаков наименее нарушенных северотаежных лесов:

1) абсолютная разновозрастность древостоя;

2) доминирование во всех ярусах ели и содоминирование мелколиственных видов (берез, осины, ивы козьей) и/или широколиственных (липы, вяза, клена);

3) наличие крупномерного сухостоя, ветровала и валежа всех стадий разложения;

2) возобновление ели по валежу второй и третьей стадий разложения, а мелколиственных видов на буграх ветровально-почвенных комплексов;

3) максимально возможное видовое богатство и одновременное присутствие в травяном покрове видов разных эколого-ценотических групп: неморальной, бореальной, боровой, нитрофильной и высокотравной;

4) доминирование в травяном покрове высокотравных видов;

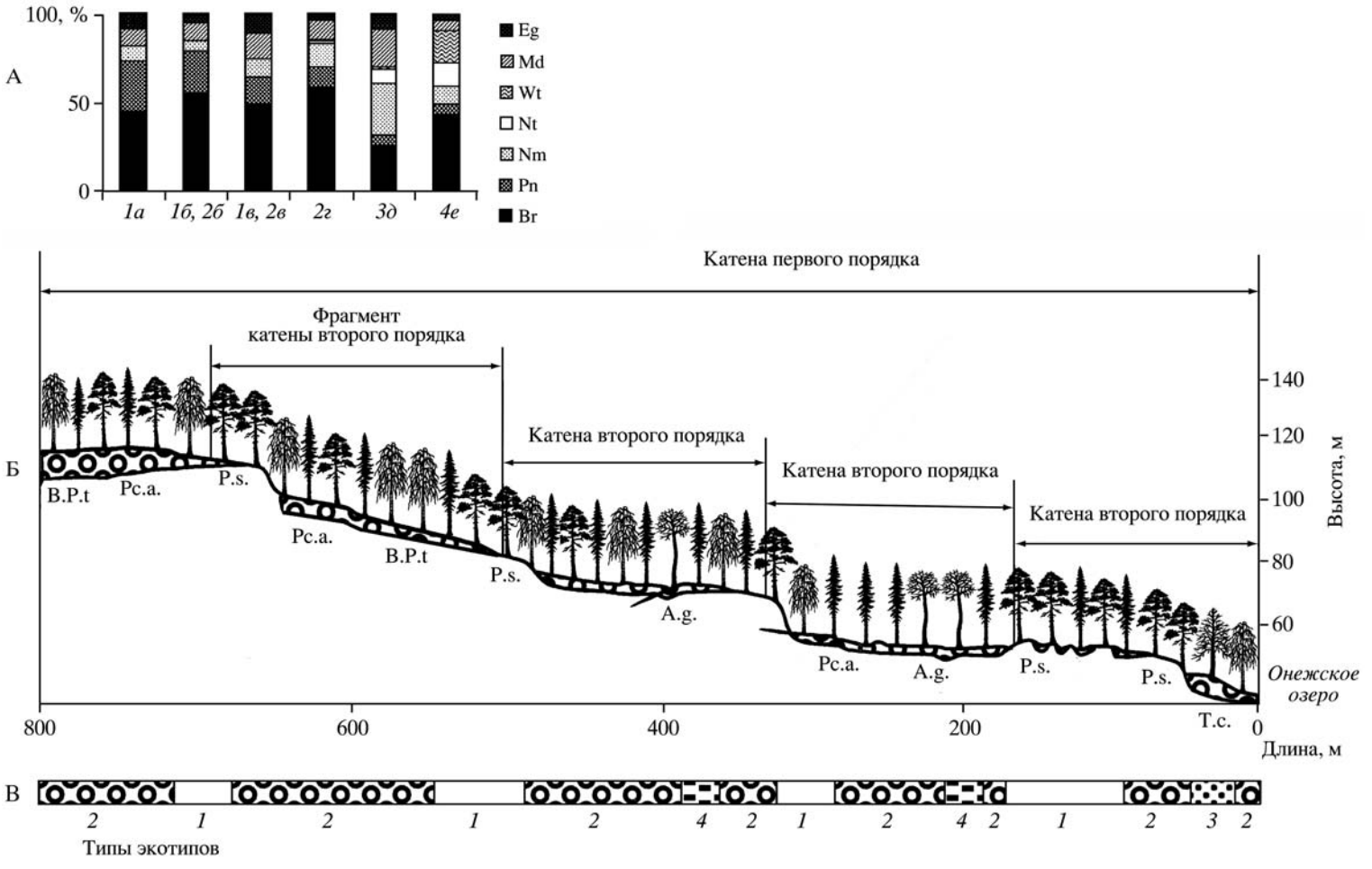
5) наличие бурых лесных почв.

8.3. Структура лесных катен в полосе бореальных лесов

8.3.1. Характеристика озерной катены (южная Карелия)

Описание катены проводилось в северо-западном сельговом районе Онежского озера. Характерная черта района – мелкая расчлененность поверхности рельефа с колебаниями высот 20–50 м. Это типичный для Карелии рельеф, представляющий собой чередование узких и длинных возвышенностей с узкими понижениями, вытянутыми в направлении с северо-запада на юго-восток, что совпадает с направлением тектонических трещин, разломов и движением ледников (Бискэ и др., 1975).

Исследуемая катена (рис. 8.12) представляет собой склон гряды (водораздела) высотой 90 м, который неоднороден и включает серию террас. Каждая терраса на всем протяжении сформирована из однотипной вулканогенной породы, и ее ровная поверхность совпадает с поверхностью определенного пласта. Поверхности террас чаще всего слабо наклонены


А
100, %
50
0
Eg
Md
Wt
Nt
Nm
Pn
Br
1а
1б, 2б
1в, 2в
2г
3д
4е
Б
Катена первого порядка
Фрагмент
катены второго порядка
Катена второго порядка
Катена второго порядка
Катена второго порядка
B.P.t
Pc.a.
P.s.
Pc.a.
B.P.t
P.s.
A.g.
Pc.a.
A.g.
P.s.
P.s.
T.c.
Онежское
озеро
140
120
100
80
60
Высота, м
800
600
400
200
0
Длина, м
В
2 1 2 1 2 4 2 1 2 4 2 1 2 3 2
Типы экотипов

вследствие тектонических подвижек (Куликов, Куликова, 1995). Четвертичные отложения (со средней мощностью 2 м) перекрывают твердые кристаллические породы не повсеместно; они представлены мореной последнего Скандинавского верхневалдайского оледенения и озерными песчано-гравийными отложениями, фиксирующими изменения уровня Онежского озера в поздне- и послеледниковое время (Демидов, Лукашов, 2001).

Вследствие неоднородности рельефа и наличия повторяющихся сочетаний экотопов в пределах склона гряды (катены первого порядка), можно выделить катены более мелкого масштаба (более высокого порядка). Протяженность катен первого порядка 800–1300 м, перепад высот 57–90 м, в составе таких катен обычно 6–8 типов экотопов, базис денудации – Онежское озеро. Катены второго порядка меньше: протяженность 150–350 м, перепад высот до 30 м, в их составе обычно три типа экотопа. Наличие катен разного масштаба, встроенных друг в друга, характерно для грядовых ландшафтов Карелии, о чем свидетельствуют данные ландшафтоведов КНЦ РАН (Экосистемы ландшафтов..., 1990).

В пределах катен типы экотопов выделяли по форме рельефа, мощности рыхлых отложений и увлажнению. Такая дифференцировка экотопов подтвердилась и в результате ординации описаний в пространстве основных экологических факторов (см. рис. 8.12): *1* – выпуклые или плоские формы рельефа, где кристаллические породы выходят на поверхность, а рыхлые отложения аккумулированы в трещинах и понижениях и занимают площадь менее 50%; *2* – плоские или слабонаклонные формы рельефа, где кристаллические породы полностью или на большей части перекрыты рыхлыми отложениями (супесчаная морена мощностью до 2 м); *3* – плоские или слабонаклонные формы рельефа, с рыхлыми отложениями (супесчаная и песчаная морена мощностью более 2 м, местами со слоем озерных песков до 0,5 м); *4* – депрессии с моренными отложениями и избыточным проточным или слабопроточным увлажнением. Редко встречается экотоп типа *5* – плоские поверхности рельефа с мощным (около 3 м) слоем озерных песков и гравия. Его экологические характеристики, рассчитанные по шкалам Цыганова, аналогичны с характеристиками экотопа *2*.

Рис. 8.12. Схема распределения лесного покрова озерной катены (южная Карелия)

А – Эколого-ценотические спектры фитохор: а – вересково-брусничной, б – брусничной, в – бруснично-черничной, г – черничной, д – неморально-разнотравной, е – болотно-травяной. Названия эколого-ценотических групп видов: Br – бореальная, Pn – боровая, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Wt – болотная, Eg – опушечная, Md – луговая.

Б – размещение видов деревьев по рельефу: T.c. – *Tilia cordata,* P.s. – *Pinus sylvestris*, Pc.a. – *Picea abies,* B.P.t – *Betula sp.,* и *Populus tremula,* A.g – *Alnus glutinosa*.

В – Типы экотопов: *1* – выпуклые формы рельефа, где кристаллические породы выходят на поверхность и занимают более 50% площади; *2* – пологие и наклонные формы рельефа, где кристаллические породы перекрыты мореной мощностью до 2 м; *3* – выровненные поверхности рельефа, где кристаллические породы перекрыты мореной мощностью более 3 м, местами на морене песчаные отложения до 0,5 м; *4* – депрессии с моренными отложениями и избыточным проточным увлажнением.

По вертикали – высота над уровнем моря.

Современный состав древесной синузии. В экотопе *1* на современном этапе наибольшие площади занимают пирогенные сосняки. Пожары здесь повторяются раз в 30–70 лет, что создает условия для обильного возобновления сосны, лимитирует внедрение ели и видов мелколиственных деревьев.

В экотопе *2* описано много фитохор с разным соотношением сосны и ели в древесном ярусе, структура которых определяется, главным образом, периодичностью пожаров. На участках с рыхлыми, преимущественно коллювиальными, отложениями небольшой мощности можно встретить разреженные сосняки, подобные названным выше для первого типа экотопа с обильным возобновлением ели, относительно сомкнутые сосново-еловые сообщества с мелколиственными видами на более поздних стадиях демутации. На участках с более мощными отложениями морены растут сосновые, сосново-еловые и еловые леса возрастом более 100 лет.

В экотопе *3* выявлена фитохора с доминированием сосны и липы сердцевидной при участии осины, березы и, единично, ели. Древостои 80–120 лет сформировались на окраинах бывших огородов и пашен, подвергались выборочным рубкам и очисткам от валежа. Другие варианты фитохор – с доминированием ели или сосны и ели возрастом 80–150 лет имеют пирогенное происхождение. Участие мелколиственных пород незначительное.

В экотопе *4* описано несколько вариантов фитохор. Один из них включает сосну, ель, ольху черную, березу пушистую, осину; возраст сформировавшихся после пожара или рубки древостоев составляет 120–160 лет. Другой вариант сходного состава включает сосну, ель, березу пушистую, осину; он сформировался после рубки или пожара около 140 лет назад. Отдельные участки таких экотопов можно назвать рефугиумами, не затронутыми пожарами, в составе древесного яруса – деревья ели возрастом более 190 лет. На небольших участках экотопа (400–900 кв.м) с застойным увлажнением развиваются черноольховые ценозы с участием сосны, ели и березы пушистой. Возраст ольхи черной около 60 лет, ели 150–200 лет.

Потенциальный состав древесной синузии. В результате расчетов экологических особенностей местообитаний (по экологическим шкалам) древесных видов в пределах катены, выяснено, что *в экотопах первых двух типов* могут совместно расти 5 видов: сосна, ель, осина, береза пушистая и береза повислая. Позиции сосны определяются наличием в экотопе микросайтов с высоким уровнем освещенности, которые имеют место на выходах кристаллических пород, или при образовании окон. Чем больше площади моренных отложений, тем больше местообитаний, пригодных для ели, осины, березы повислой и пушистой.

В экотопе *3* шесть видов способны формировать полночленные популяции: ель, липа, сосна, осина, береза пушистая, береза повислая. Для ели экологические запреты не выявлены, этот вид может стать доминантом. Липа – вид с высокой толерантностью, кроме того, ее нерегулярное семенное возобновление компенсируется вегетативным. Это позволяет предполагать включение данного вида в состав потенциального ценоза в качестве содоми-

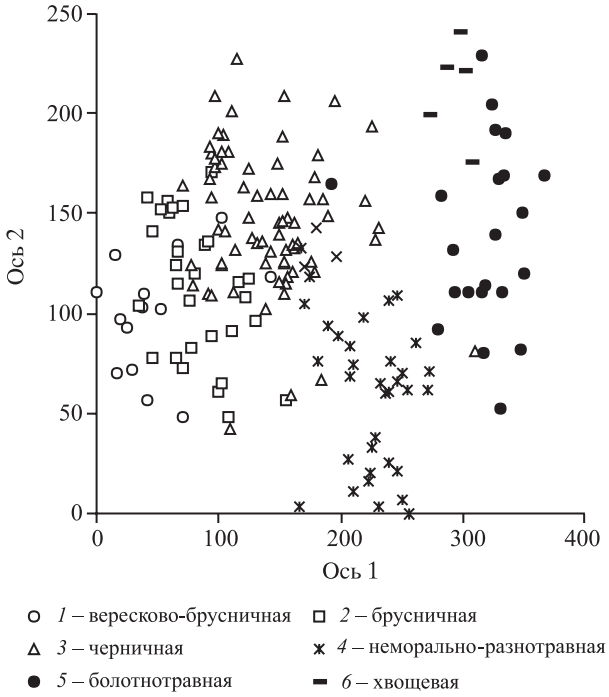


Рис. 8.13. Распределение фитохор разных типов в первых двух осях варьирования (результат детрендового канонического анализа – DCA).

нанта. При образовании окон в древесном пологе возможно включение в состав древостоя сосны, осины и березы.

В экотопе *4* в состав древесной синузии могут входить ольха черная, береза пушистая, сосна, ель, осина. На более дренированных участках экотопа все виды могут формировать полночленные популяции. Избыточное застойное увлажнение лимитирует развитие ели и осины. Эти виды способны формировать инвазионно-регрессивные ценопопуляции только при поступлении диаспор из соседних экотопов.

Современные варианты фитохор. Фитохоры выделяли на основе доминирующих видов трав и кустарничков с учетом константных видов. В ходе исследования в экотопе *1* выявлены вересково-брусничная, брусничная, бруснично-черничная, в экотопе *2* – те же и черничная фитохора. В экотопе 3 встречается неморально-разнотравная, в экотопе *4*– хвощевая и болотно-разнотравная фитохоры (рис. 8.13). Для четырех фитохор (вересково-брусничной, брусничной, бруснично-черничной и черничной) нет четких различий по флористическому составу, однако при сравнении в ординационном пространстве первой и последней фитохоры данного ряда различия более существенны (см. рис. 8.13). Общей чертой данных четырех фитохор является наличие высококонстантных видов (встречаемость более 40%) *Vaccinium myrtillus, V.vitis-idaea, Viola canina, Convallaria majalis, Melampyrum pratense, M. sylvaticum, Avenella flexuosa Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis, Fragaria vesca, Luzula pilosa*; в составе черничной фитохоры также высока встречаемость *Geranium syl-*

vaticum, Majanthemum bifolium, Trientalis europaea, Hieracium vulgaris, Solidago virgaurea, Oxalis acetosella).

В перечисленных фитохорах преобладают бореальные виды (40–56%), высоко участие боровых (11–21%) видов при незначительной доле нитрофильных (0–1%) и неморальных (5–12%) видов (см. рис. 8.12). Эти фитохоры можно отнести к бореальному типу. В отличие от них неморально-разнотравная фитохора (см. рис. 8.12–*д*) характеризуется более высоким участием неморальных (28%), опушечных (20%) и нитрофильных (7%) видов, в ее составе нет ярко выраженных доминантов. В неморально-разнотравной фитохоре кроме константных видов, характерных для фитохоры бореального типа, довольно высока встречаемость (более 40%) *Aconitum septentrionale, Actaea spicata, Anthriscus sylvestris, Campanula persicifolia, Dryopteris filix-mas, Hypericum maculatum, Lathyrus vernus, Melica nutans, Paris quadrifolia, Pyrola rotundifolia, Veronica chamaedrys, Veronica officinalis, Urtica dioica*. Встречаемостью 25–30% характерна для *Aegopodium podagraria, Vicia sylvatica, Viola mirabilis*.

Болотнотравная фитохора (см. рис. 8.13) характеризуется относительно высокими показателями участия водно-болотных (18%) и нитрофильных (12%) видов среди всех фитохор, доля бореальных видов довольно значительна (42%). Встречаемость более 40% отмечена у *Caltha palustris, Carex cinerea, C. disperma, Crepis paludosa, Equisetum sylvaticum, E. palustre, Filipendula ulmaria, Galium palustre, Phegopteris connectilis, Viola epipsila*; реже встречаются (встречаемость 17–38%) *Carex echinata, C. vaginata, Cirsium heterophyllum, Comarum palustre, Naumburgia thyrsiflora, Ranunculus repens, Viola palustris*.

Хвощовая фитохора описана для более дренированных участков экотопа, она отличалась более высоким участием *Equisetum sylvaticum*, эколого-ценотический спектр аналогичен болотно-травной фитохоре.

Варианты потенциальных фитохор. Анализ проведен с использованием методов ординации, путем выявления совпадающих в экологическом пространстве вариантов фитохор, которые считались сукцессионно-замещающими. В области экологического пространства, которая характеризует экотопы с выходом на поверхность кристаллических пород или с маломощными рыхлыми отложениями, большинство брусничных и вересковых вариантов перекрываются черничной фитохорой, а также имеют следы более поздних пирогенных нарушений. Можно предположить, что в ходе демутации после низовых пожаров происходит сукцессионная смена доминантов яруса С, приводящая к доминированию черники. Участки с доминированием брусники сохраняются в условиях высокой освещенности на выходах кристаллических пород. Экологический ареал хвощевой фитохоры, по сравнению с болотнотравной, смещен в сторону более кислых и бедных почв, в лесах с более поздними (60–120 лет назад) пирогенными нарушениями. Собственное экологическое пространство в области высокой трофности и низкой кислотности почв имеет неморально-разнотравная фитохора.

8.3.2. Структура лесного покрова катен в связи с частотой пожарных нарушений (на примере участка Костомукшского заповедника)

Закономерности распределения растительных сообществ на катене рассмотрены на примере стационарной пробной площади размером 18 га в южной части Костомукшского заповедника (208 квартал Каливского лесничества), включающей лесные сообщества со следами многократных пожаров XVII–XX веков.

Ландшафтная характеристика

Площадь приурочена к самой приподнятой части территории 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 м с болотами в межгрядовых понижениях (рис. 8.14).

В катене выделены ландшафтные разности (Русанова, 1989), соответствующие экотопам: *1* – вершины и верхние части склонов гряд, сложенных кристаллическими породами и прикрытых маломощной песчаной мореной; *2* – средние и *3* – нижние части ступенчатых склонов гряды с валунами, покрытые неравномерным слоем песчаной морены от 10 до 50 см; *4* – межгрядовые понижения – лога, для которых характерны временные или постоянные водотоки; *5* – плоские и вогнутые заболоченные межгрядовые понижения с застойным увлажнением.

Характеристика лесного покрова на разных экотопах

Экотопы вершин и верхних частей склонов (рис. 8.146 А, Б – *1*) характеризуются высокой частотой пожаров: 2–3 раза в столетие (в 1646, 1667, 1694, 1738, 1787, 1816, 1924 годах). Именно по этой причине здесь растут сосновые леса паркового типа, относящиеся к ассоциации *Cladonio arbuscule-Pinetum boreale vaccinietosum myrtilli* (Морозова, Коротков, 1999) (в доминантной классификации – сосняки лишайниковые) с прерывистой возрастной структурой, отражающей периодичность пожаров.

В верхнем ярусе преобладают сосны 140–180-летнего возраста, выросшие после сильного пожара 1816 г. На стволах сосен сохранились огневые раны, полученные во время низового пожара 1924 г. Изредка встречаются сосны 380–400-летнего возраста с многочисленными огневыми ранами, свидетельствующими о 7 крупных пожарах, начиная с начала XVII века. В древостое – примесь березы. В подросте в незначительном количестве, но с высоким постоянством встречаются сосна, ель сибирская (*Picea obovata*), осина (*Populus tremula*), реже – береза пушистая (*Betula pubescens*), ива козья (*Salix caprea*). Кустарниковая синузия представлена единичными экземплярами рябины (*Sorbus gorodkovii*) и можжевельника (*Juniperus communis*). Среди кустарничков доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*. Участие вереска значительно больше в разреженных участках леса. В примеси встречаются *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum nigrum*. В эколого-ценотических спек-

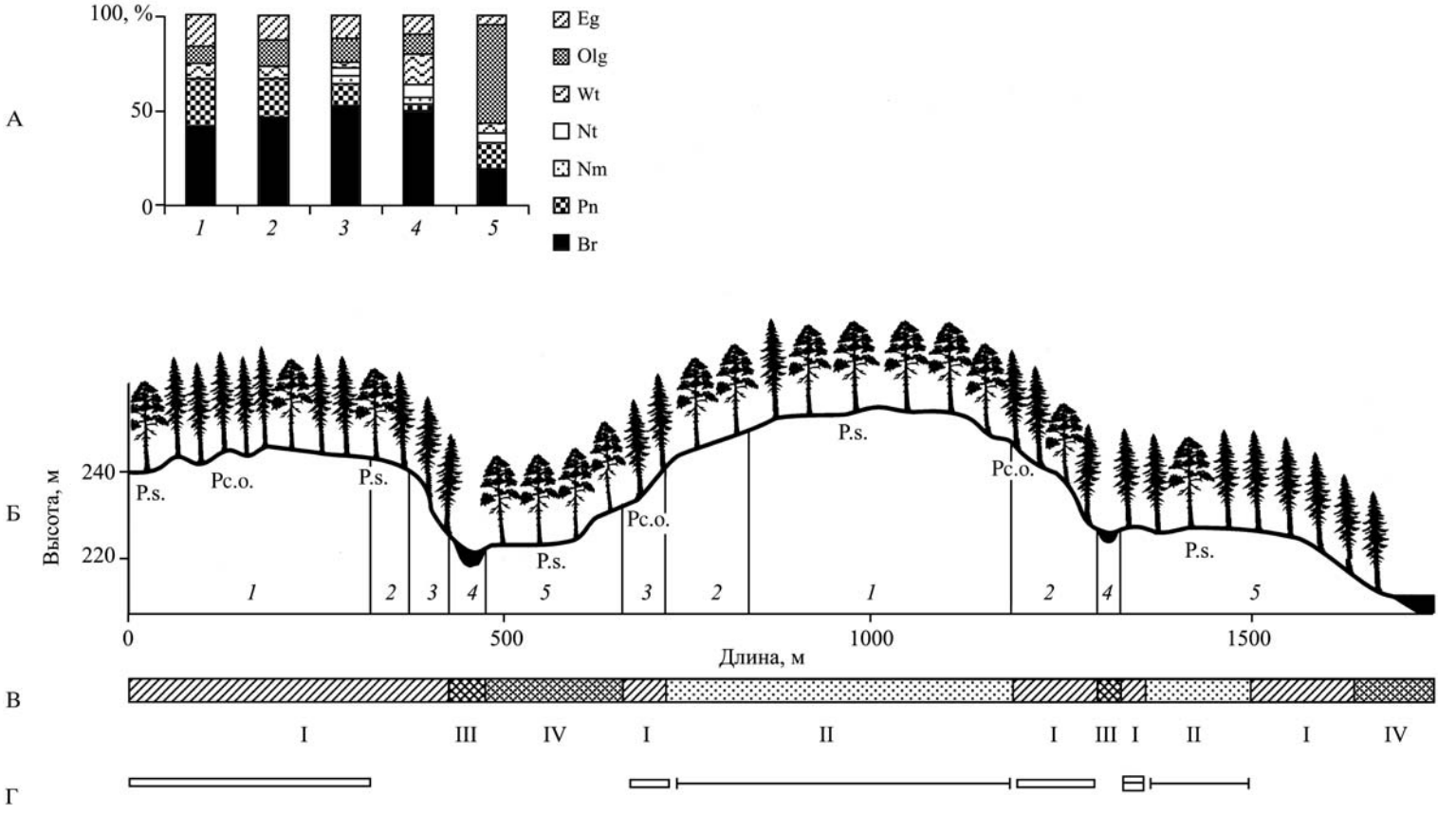


Рис. 8.14. Схема распределения лесного покрова катены (южная часть Костомукшского заповедника, озеро Каливо).

А – Эколого-ценотические спектры. Группы: Olg – олиготрофная, остальные – см. рис. 8.12.

Б – Экотопы: *1* – относительно плоские вершины гряд, *2* – средние части склонов, *3* – нижние части склонов, межгрядовые понижения с проточным увлажнением (*4*), с застойным увлажнением (*5*). (По вертикали – высота над уровнем моря, м.)

В – типы сообществ: I – ельники и сосново-еловые зеленомошные леса, II – сосняки лишайниково-зеленомошные и зеленомошно-лишайниковые, III – заболоченные сфагново-осоковые, IV – заболоченные олиготрофно-сфагновые. Виды деревьев: Pc. o. – Picea obovata, остальные – см. рис. 8.12.

Г – Гари разного возраста: одна черта – гарь 1924 года, две черты – гарь 1816 года; три черты – гарь 1787 года.

трах сообществ преобладают бореальные виды, значительно участие боровых, а также опушечных и луговых видов.

Синузия трав слабо выражена и имеет обедненный видовой состав. В ней встречаются единичные экземпляры *Solidago virgaurea, Avenella flexuosa, Chamaenerion angustifolium, Melampyrum pratense*. Видовая насыщенность сосудистых растений низкая – 12 видов на 100 кв.м.

В ярусе D содоминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi, Dicranum sp.*) и лишайники из родов *Cladina, Cladonia*. Распределение их неравномерно. Первые преобладают в сомкнутых частях парковых сосняков, вторые – на прогалинах с разреженным древостоем. В них видовое разнообразие мхов и лишайников выше, чем сосудистых растений.

В экотопе этого же типа на участке с большей давностью пожара уже сформирован еловый лес, по составу и структуре сходный с подобными лесами на втором типе экотопа при сходной давности нарушений.

Экотопы средних частей склонов (см. рис. 8.14, А, Б – *2*) характеризуются несколько меньшей частотой пожаров, чем на верхних частях склонов – не чаще 1–2 раз в 100 лет: в 1737, 1787, 1816 гг. В растительном покрове преобладают елово-сосновые зеленомошные леса ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale* (Морозова, Коротков, 1999).

Сосны верхнего яруса несут следы огневых ран от последнего пожара в 1816 г. По сравнению с урочищами вершин и верхних частей склонов здесь значительно большая доля подроста ели. Покрытие составляет от 10 до 40%. В кустарничковой синузии доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea*, а участие *Calluna vulgaris* существенно меньше. Проективное покрытие синузии трав (*Lycopodium annotinum, Carex globularis, Orthilia secunda*) относительно низкое. Видовое разнообразие сосудистых растений больше (15 видов на 100 кв. м).

В ярусе D господствуют *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens* и виды рода *Dicranum*. Проективное покрытие лишайников значительно меньше.

Нижние части склонов (см. рис. 8.14, А, Б – *3*) покрыты сомкнутыми еловыми лесами ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum* (в доминантной классификации – ельники черничные), с участием в первом ярусе, кроме ели, сосны, берез повислой и пушистой, реже, осины. Сосны старые (от 300 до 390 лет) с заросшими огневыми ранами от последнего пожара в 1787 г. Часть деревьев отмирает. Несколько поколений ели формируют древостои с вертикальной сомкнутостью. В сообществе высока встречаемость кустарников – *Sorbus gorodkovii* и *Juniperus communis*. В кустарничковой синузии доминируют черника и брусника. К ним примешивается *Linnaea borealis*. Проективное покрытие синузии трав достигает 30%, здесь обычны *Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Gymnocarpium dryopteris* и другие виды бореального мелкотравья. В синузии мхов абсолютное господство зеленых мхов (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis*). Видовой состав и роль лишайников невелики, а видовое богатство сосудистых растений (25 видов на 100 кв.м) самое высокое для дренированных экотопов.

В эколого-ценотической структуре (см. рис. 8.14, А) сообществ меньше доля боровых видов, больше – бореального мелкотравья и неморальных видов. Вместе с тем эколого-ценотические спектры сообществ в трех

типах экотопов (см. рис. 8.14, А – *1, 2, 3*) не различаются существенно. Можно думать, что различия в экологических режимах современных экотопов определяются не столько положением участка на склоне, сколько степенью преобразования экотопов под влиянием пожаров разной периодичности. При условии длительного отсутствия пожаров растительный покров гряд от вершины до подножия склонов был бы представлен одной ассоциацией.

Урочища межгрядовых понижений с проточным увлажнением повреждались пожарами в наименьшей степени. В понижениях с проточным увлажнением растут сфагновые ельники ассоциации *Carici loliacae-Piceetum* (Морозова, Коротков, 1999), отличающейся высоким флористическим разнообразием. В синузии трав доминируют *Rubus chamaemorus, Gymnocarpium dryopteris, Calamagrostis canescens, Equisetum sylvaticum* и несколько видов осок. Здесь встречаются дерен шведский и пальчатокоренник пятнистый. В моховом покрове (общее покрытие 60–90%) преобладают *Sphagnum girgensohni, Sph. magellanicum*, содоминантами являются *Hylocomium splendens, Polytrichum commune*. В эколого-ценотическом спектре преобладают травяно-болотные виды (см. рис. 8.14, Б – *4*), а видовая насыщенность максимальна – 29 видов на 100 кв.м.

На межгрядовых понижениях с застойным увлажнением (см. рис. 8.14, А, Б – *5*) растут сфагновые сосняки ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. Синузия деревьев сформирована разновозрастными популяциями сосны болотной формы. В синузии кустарничков доминируют *Betula nana* и *Andromeda polifolia*. В синузию трав входят *Carex pauciflora, Eriophorum vaginatum, Eleocharis palustris, Drosera rotundifolia* и некоторые другие виды (видовая насыщенность – 21 вид на 100 кв.м). Мохово-лишайниковый ярус имеет высокое покрытие (80–90%), содоминанты – *Polytrichum commune, Sphagnum magellanicum, Sph. girgensohnii, Sph. capillifolium*. В эколого-ценотическом спектре наряду с травяно-болотными видами – виды олиготрофные, свидетельствующие о высокой кислотности субстратов.

Таким образом, в данной катене по природным причинам (условиям дренажа и степени увлажнения) хорошо дифференцированы только три варианта экотопов: вершины и склоны гряд, межгрядовые понижения с проточным и застойным увлажнением. Варианты грядовых экотопов формируются под влиянием пожаров.

Исследования стационарной площади в районе озера Каливо показали, что положение в рельефе и гидрологический режим оказывают существенное влияние на динамику пожарных нарушений. Сообщества верхних частей склонов наиболее пожароопасны и могут повреждаться пожарами 2–3 раза за столетие. Сообщества на нижних частях склонов и межгрядовые понижения пересыхают лишь в самые засушливые годы; вероятность возникновения пожаров очень низка (не чаще одного 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 уменьшаются плотность и разнообразие населения птиц и беспозвоночных животных (Кулешова и др., 1996; Потапова, 1989).

* * *

Пожарные нарушения, повторяющиеся с разной частотой, накладывают сильный отпечаток на современное распределение растительности по катенам.

При отсутствии пожарных нарушений на большей части катены потенциально возможно формирование ельников-черничников субклимаксового типа. Восстановление квазиклимаксовых лесов, описанных в разделе 8.2, маловероятно в связи с сильной трасформацией экотопов пожарами, обеднением почв и плохой сохранностью потенциальной флоры.

8.4. Сукцессионные процессы в растительном покрове бореальных лесов и их связь с особенностями природопользования

8.4.1. Общая характеристика сукцессионных процессов

В бореальных лесах обычны частые пожарные нарушения растительного покрова (Корчагин, 1954; Мелехов, 1966; Вакуров, 1975; Кулешова и др., 1996; Леса..., 1999; Лесное..., 2000; Ярошенко, и др., 2001; Волков и др., 2002; Громцев, 2002; Зайцева и др., 2002). Лесные сообщества, находящиеся на разных стадиях послепожарной сукцессии, очень широко распространены. Формирование мозаики пожарных нарушений в лесных ландшафтах было связано не только с пожарами от молний, но и с деятельностью человека, с давних пор выжигавшего леса для формирования охотничьих и пастбищных угодий, а также при подсечно-огневом земледелии (История..., 1986; История..., 1987; Аграрная..., 1971, 1989; Власова, 1998; Паутов, 2000). По сравнению с территориями, расположенными южнее, быстрое истощение почв на подсеках и медленные темпы восстановления почвенного плодородия приводили к необходимости вовлекать в сельскохозяйственный оборот все новые и новые территории. Такая система земледелия была сопряжена с большой опасностью для лесов, поскольку огонь часто распространялся на прилегающие к подсеке территории. Таким образом, пожары уничтожали и повреждали таежные леса на огромных площадях, они же оказывали большое влияние на возобновление и формирование лесных экосистем, особенно на протяжении последнего тысячелетия. Важность пирогенного фактора, во многом определяющего состав и структуру современной тайги, подчеркивается практически во всех публикациях по лесам таежной зоны (Корчагин, 1954; Мелехов, 1966; Вакуров, 1975; Лесное..., 2000; Громцев, 1993, 2002; Волков и др., 2002; Haapanen, 1965; Haapanen, Siitonen, 1978; Syrjänen et al., 1994 и др.). В настоящее время сформировалось представление о пожарах как естественном факторе динамики таежных лесов (Громцев, 2002; Волков и др., 2002), однако при этом не всегда учитывается, что большая часть пожаров возникает по вине человека (Горшков, 1998; Кулешова, Коротков, 1998; Лесное..., 2000). В настоящем разделе пирогенные сукцессии описаны на примере Костомукшского заповедника.

Помимо пожаров восточноевропейские бореальные леса в течение нескольких столетий активно эксплуатировались. Здесь было распространено

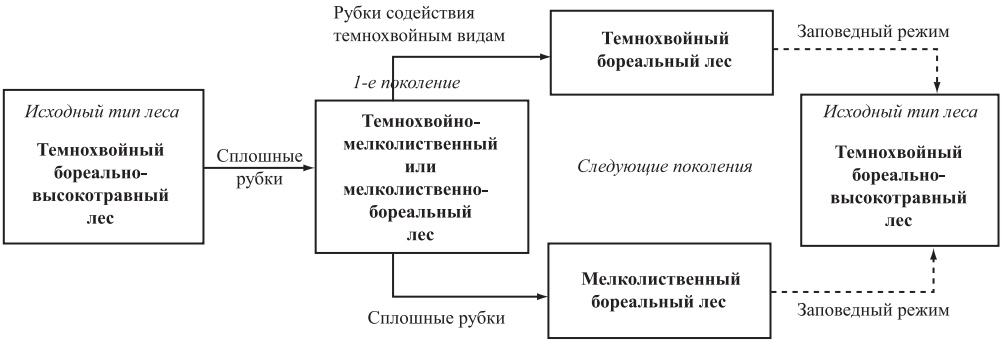


Рис. 8.15. Схема сукцессий в бореальных лесах после сплошных рубок с сохранением напочвенного покрова.

Сплошные стрелки соединяют последовательные этапы сукцессии, штриховые стрелки означают возможность формирования разных этапов между очередным и конечным этапами.

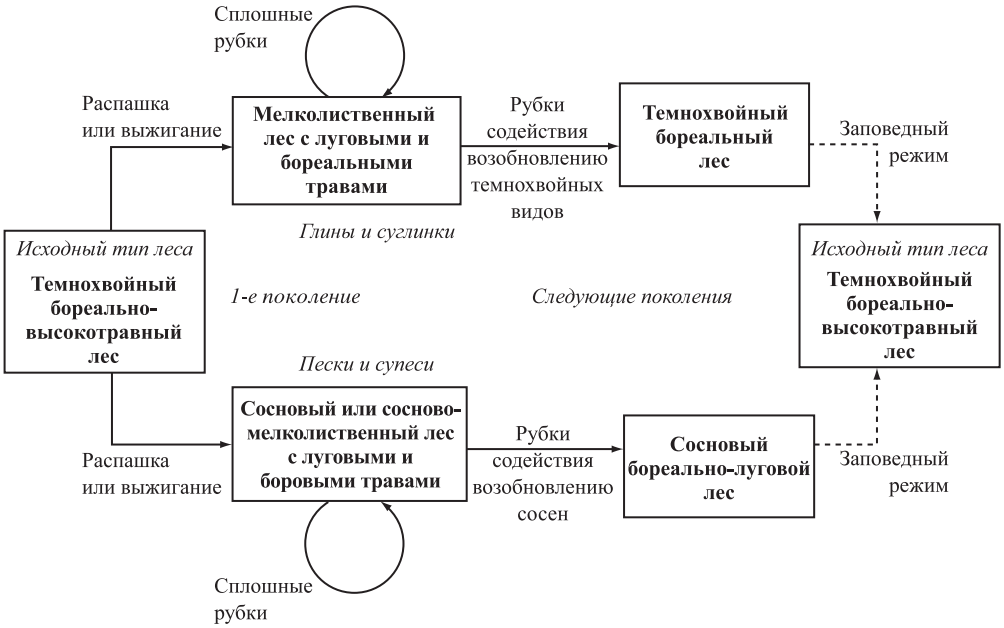


Рис. 8.16. Схема сукцессий в бореальных лесах после распашек и/или выжиганий. Пояснения даны в подписи к рис. 8.15.

углежжение, смолокурение, лесозаготовки и другие промыслы (Мелехов, 1966; История..., 1986; Паутов, 2002). Следует отметить, что леса эксплуатировались неравномерно, более всего пострадали лесные массивы вблизи сплавных путей и поселений.

В целом, бореальные леса Европейской России, как и леса других полос, преобразованы в результате сложного сочетания рубок разных типов и интенсивности, выжиганий, распашек и пр. (см. раздел 2.3). Наиболее распространенные варианты преобразования этих лесов Центра Русской Равнины

в производные древостои обобщены на рис. 8.15 и рис. 8.16. Леса, сформированные в процессе развития первого поколения деревьев после прекращения воздействий, существенно различаются в зависимости от способа воздействий и типа субстрата (глины и суглинки, с одной стороны, и пески и супеси, с другой). Дальнейшее спонтанное развитие, при условии свободного заноса семян основных ценозообразователей, через несколько поколений приходит к варианту, приближающемуся к исходному. В конкретных условиях разные способы преобразования лесов могут осуществляться совместно (сплошные рубки в сочетании с огневой очисткой лесосек подобны верховым пожарам и пр.), интенсивность их может сильно варьировать, и в результате возникает огромное количество частных вариантов.

В совокупности доля вторичных лесов, сформировавшихся после сильных антропогенных нарушений, оценивается не менее чем в 3/4 всей площади покрытых лесом земель таежной зоны европейской части России (Ярошенко и др., 2001). Значительная доля вторичных лесов сформировалась на концентрированных вырубках второй половины XX века. Так в Карелии площадь таких вырубок оценивается не менее чем в 2/3 всей лесной площади (Громцев, 2000), а в Коми – около 1/5 лесопокрытой площади (Леса Республики Коми, 1999). Трансформация лесного покрова под влиянием вырубок рассмотрена на примере заповедника "Басеги". Наличие малонарушенных лесов позволяет сопоставить их с лесами, в разной степени преобразованными рубками. Это дает большое методическое преимущество по сравнению с другими исследованиями вырубок.

8.4.2. Послепожарные сукцессии в долинных зандрах Костомукшского заповедника

Лесные ландшафты Костомукшского заповедника – удобный модельный объект для изучения послепожарных сукцессий. Здесь всюду видны следы многократных пожаров: обожженные стволы и пожарные подсушины на соснах, обилие обугленных сухостойных деревьев и валежника, а также слой угля под подстилкой (Кулешова и др., 1996; Сукцессионные процессы..., 1999). Большинство пожаров, по-видимому, спровоцировано человеком. Об этом свидетельствует приуроченность очагов пожаров к дорогам, рекам и озерам, которые привлекали местных охотников и рыболовов.

Сукцессии лесных сообществ, испытавших нарушения пожарами разной давности (от 20 до 250 лет), удалось проследить на примере четырех пробных площадей, заложенных в пределах долинного зандра на расстоянии 100–900 м от реки Каменной.

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.

Первый вариант развития послепожарных смен происходит после многократных и частых пожаров, охватывавших большие площади (порядка 10^2 –10^3 га). Частые пожары лишают восстанавливающиеся здесь сообщества

собственных источников семян ели и других позднесукцессионных 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) формируются сильно разреженные парковые сосняки вересковые зеленомошно-лишайниковые, относящиеся к ассоциации *Cladonio arbusculae-Pinetum boreale typicum* (Морозова, Коротков, 1999), 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 с начала XVII века. Незначительную долю составляют ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие старовозрастные деревья с диаметром стволов 32–48 см. Небольшая доля приходится на сухостойные и ветровальные деревья сосны среднего и большого диаметра (16–40 см), погибшие в результате пожара 1968 г. Деревья сосны с диаметром стволов менее 8–16 см практически полностью сгорели.

После пожаров происходит активное возобновление сосны, численность подроста которой достигает 50 тысяч экземпляров на 1 га. В условиях свежей гари возобновление ели, березы, осины происходит слабо (численность подроста составляет 100–200 экз./га). В синузии кустарничков господствующие позиции занимает вереск (*Calluna vulgaris*), к которому примешивается в небольших количествах брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). Отдельными пятнами встречается черника (*Vaccinium myrtillus*), водяника (*Empetrum hermaphroditum*) и толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*). Синузия трав слабо выражена и представлена только единичными экземплярами *Solidago virgaurea, Antennaria dioica, Chamaenerion angustifolium, Diphasiastrum complanatum, Avenella flexuosa*. Видовое разнообразие сосудистых растений на этой стадии сукцессии возрастает за счет увеличения доли видов, относящихся к боровой и опушечной эколого-ценотическим группам (рис. 8.17).

Самой разнообразной оказывается синузия лишайников (9–12 видов). Наиболее характерными видами лишайников являются *Cladonia phyllophora, C. deformis, C. pleurota, Cladina rangiferin*а и др. (Сукцессионные процессы..., 1999) В синузии мхов, занимающей подчиненное положение, заметное участие принимают *Polytrichum juniperinum, P. piliferum, Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium*.

На первом этапе послепожарной сукцессии бедный песчаный субстрат определяет доминирование в сообществе наиболее олиготрофных видов: сосны – в древесной синузии, 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), представленных стволами, вывальными ямами и буграми. Несмотря на то, что на первом этапе сукцессии вывалов мало (всего 40–50 на 1 га), в сообществе они создают дополнительную мозаику, которая дифференцировано используется растениями для приживания. Так, встречаемость возобновления сосны в западинах составляет 60%, на не затронутых вывалами субстратах – 36%, на комлях – всего 29%. Незначительное возобновление бе-

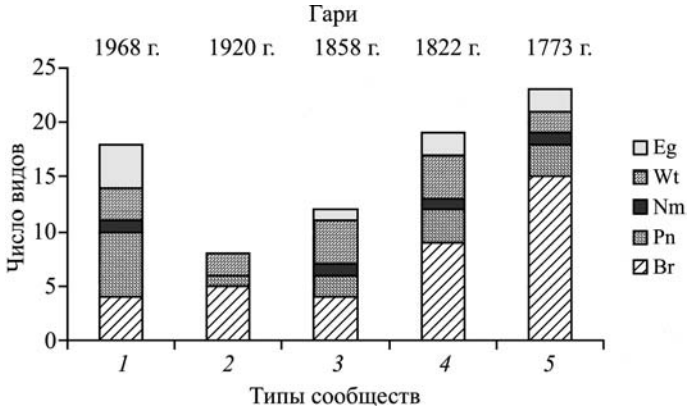


Рис. 8.17. Видовое богатство и соотношение эколого-ценотических групп сосудистых растений в разных типах послепожарных сообществ:

1 – сосняк вересковый лишайниковый по гари 1968 г., *2* – сосняк брусничный зеленомошно-лишайниковый по гари 1920 г., *3* – сосняк брусничный зеленомошно-лишайниковый по гари 1858 г., *4* – сосняк с елью черничный зеленомошный по гари 1822 г., *5* – ельник черничный зеленомошный по гари 1773 г.

Эколого-ценотические группы: Br – бореальная, Pn – боровая, Nm – неморальная, Wt – водно-болотная, Eg – опушечная.

резы и ели встречается только в западинах. Видимо, на первых этапах сукцессии, условия в западине характеризуются повышенной влажностью. В кустарничковой синузии 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.

На втором этапе (гарь 1920 г., пробная площадь № 1) формируется ступенчато-разновозрастный сосняк, который также относится к ассоциации *Cladonio arbusculae-Pinetum boreale typicum* (Морозова, Коротков, 1999). Максимальную численность (400–500 экз./га) имеют тонкомерные виргинильные и молодые генеративные деревья сосны с диаметром стволов 8–12 см, появившиеся после пожара 1920 г. (рис. 8.18). Снижение жизненного состояния и постепенное отмирание старых генеративных деревьев среднего и большого диаметра приводит к сильному уменьшению их численности. В сообществе формируется сомкнутый ярус подроста, 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;

2) синузия трав почти полностью выпадает из состава сообществ;

3) сильно снижается видовое разнообразие и сокращается набор эколого-ценотических групп сосудистых растений, начинают преобладать бореальные виды (см. рис. 8.17);

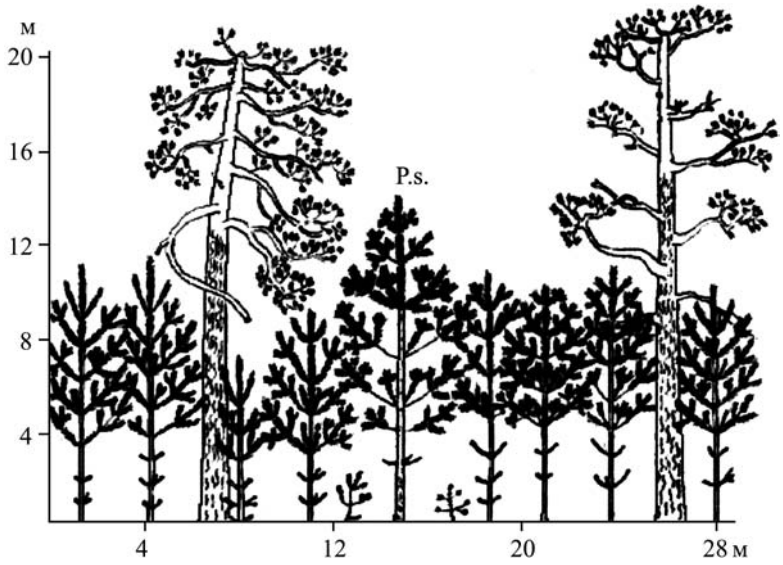


Рис. 8.18. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гари 1920 г. Костомукшский заповедник, квартал 151.

4) в ярусе D возрастает относительная доля мхов и уменьшается доля лишайников.

На третьем этапе сукцессии (134-й год развития сообществ после пожара, пробная площадь № 2) в древостое преобладают молодые и средневозрастные генеративные деревья сосны диаметром 16–24 см, имеющие возраст 130–140 лет (гарь 1858 г.). Верхний полог, формируемый генеративными деревьями, имеет разреженную структуру (рис. 8.19). Картирование этих сообществ показало, что сгущения древостоя приурочены к ВПК (рис. 8.20). На участках со сгущениями древостоя доминирующее положение принадлежит зеленым мхам и кустарничкам (бруснике, чернике и водянике), в прогалинах леса господствуют лишайники (*Cladina rangiferina, Cladina arbuscula, Cladina stellaris, Cladonia uncialis*). Видовое разнообразие сосудистых растений здесь невелико, преобладают виды бореальной и водно-болотной эколого-ценотических групп (см. рис. 8.17). Описанные здесь сосновые сообщества относятся к субассоциации *Cladonio-Pinetum vaccinietosum myrtilli* (Морозова, Коротков, 1999).

Таким образом, в настоящее время на части территории заповедника, подвергавшейся частым и крупным пожарам в прошлом, формируются монодоминантные сосновые леса субклимаксного типа с разновозрастной структурой популяций сосны и пространственной разобщенностью ее возрастных локусов.

Основным механизмом сукцессии является постоянное преобразование экотопа, выражающееся в увеличении мощности подстилки (горизонта A_0) и в накоплении разлагающейся древесины. Так, если на гари 1968 г. толщина подстилки составляла 0,3–0,8 см, на гари 1920 г. – 1,0–1,8 см, то в сосняках по гари середины XIX века мощность подстилки достигает 4,5–5,0 см. Важным элементом преобразования экотопа является постоянное образо-

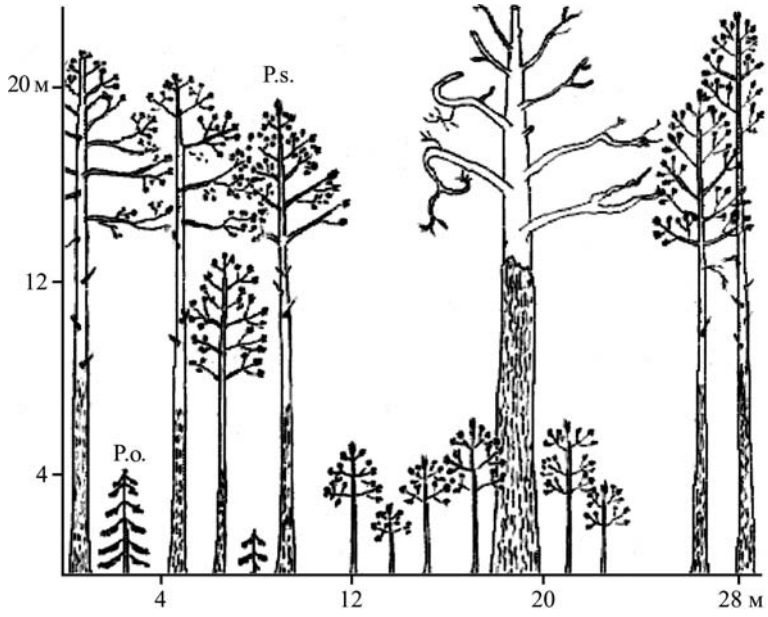


Рис. 8.19. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гари 1858 года. Костомукшский заповедник, квартал 153.

вание 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 единичный подрост этого вида, причем плотность подроста тесно связана с расстоянием от источника семян. Так, плотность подроста ели в сосняке лишайниково-зеленомошном, сформировавшимся после пожара 1858 г., на расстоянии 20 метров от приручьевого ельника (источника семян) составляет 4,1 тыс. штук/га и далее уменьшается при удалении на расстояние 60, 100, 150 и 200 м в ряду 2,5–1,5–0,7–0,3 тыс. шт./га, соответственно.

Второй вариант развития послепожарных смен характерен для сообществ, которые в прошлом испытывали пожары не чаще одного раза в 100–200 лет, а размеры пожарных нарушений сопоставимы с радиусом репродуктивной активности ели (пробные площади № 3 – 151–152 кварталы, № 4 – 145 квартал). При низкой частоте пожаров в сообществах успевает сформироваться генеративное поколение популяций ели и других позднесукцессионных видов, диаспоры которых заносятся с близлежащих неповрежденных пожаром окружающих территорий.

Наиболее часто второй вариант сукцессии отмечался рядом с долинами рек и ручьев, которые во время пожаров являются рефугиумами позднесукцессионных видов. Начальные этапы смен протекают сходным образом. К 170-летнему возрасту (гарь 1822 г.) в первом ярусе появляются генеративные деревья ели, ивы козьей и берез (табл. 8.8). 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 напочвенном покрове начинает формироваться си-

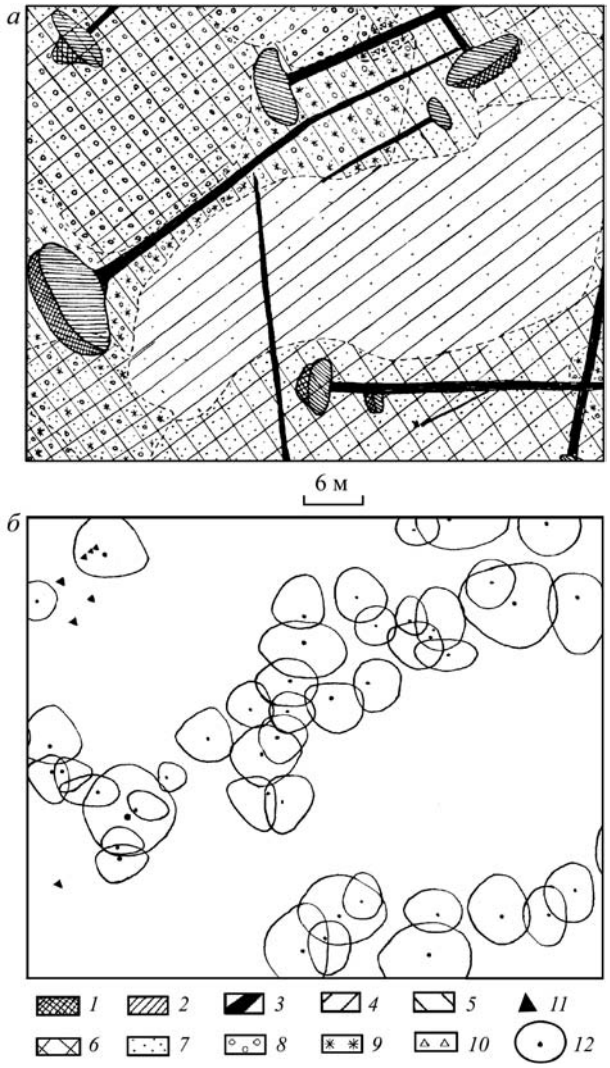


Рис. 8.20. Горизонтальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гари 1858 г. (квартал 153):

а – горизонтальная структура напочвенного покрова; *б* – 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*.

нузия трав. Видовое разнообразие сосудистых растений здесь выше, чем в послепожарных сосняках, а по числу видов преобладает бореальная группа (см. рис. 8.17). В синузии мхов доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens* и видам рода *Dicranum*. В это время в составе сообществ появляются сфагновые мхи. Сообщества на этом этапе смены можно отнести к ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale* (Морозова, Коротков, 1999).

Таблица 8.8

Онтогенетическая структура популяций древесных растений в послепожарных сообществах на разных этапах сукцессионной смены. Костомукшский заповедник

Вид	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 гари 1968 года							
Pinus sylvestris	18875	40000	186	–	22	39	59122
Picea obovata	–	85	–	–	–	–	85
Betula pubescens	–	50	–	–	–	–	50
Populus tremula	–	150	–	–	–	–	150
Сосняк по гари 1920 года							
Pinus sylvestris	–	2440	4094	2352	11	16	8913
Picea obovata	–	128	29	5	–	–	162
Betula pubescens	–	130	133	6	2	4	275
Populus tremula	–	190	–	–	–	–	190
Сосняк по гари 1858 года							
Pinus sylvestris	–	92	156	1016	272	8	1544
Picea obovata	–	12	3	8	1	–	24
Betula pubescens	–	88	25	9	5	3	130
Populus tremula	–	8	–	–	–	–	8
Второй вариант послепожарной сукцессии							
Ельник по гари 1822 года							
Pinus sylvestris	–	–	–	–	5	32	37
Picea obovata	49	231	266	334	171	9	1060
Betula pubescens	–	543	77	90	133	122	965
Populus tremula	20	–	–	–	–	–	20
Salix caprea	37	–	–	–	–	22	59
Sorbus glabrata	80	1300	20	–	–	–	1400
Ельник по гари 1773 года							
Pinus sylvestris	–	–	–	–	12	22	34
Picea obovata	101	428	1024	296	252	72	2173
Betula pubescens	–	4	16	8	104	108	240
Populus tremula	–	24	–	20	36	84	164
Salix caprea	–	–	–	–	–	24	24
Sorbus glabrata	3	1044	5	–	–	–	1052

К 200–220 годам в послепожарных сообществах (гарь 1773 г., пробная площадь № 4) происходят существенные преобразования.

Во-первых, в результате отмирания старых деревьев в почвенном покрове образуется бугрово-западинный микрорельеф. Он сформирован вывалами разного времени. На 100 кв.м поверхности леса можно насчитать более 50 вывалов разных размеров и разной степени разложения. В этих сообществах мощность гумусового горизонта достигает 5 см и более. 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.

В синузии трав появляются и увеличивают свое участие бореальные виды, утраченные во время пожаров – *Listera cordata, Goodyera repens, Gymnocarpium dryopteris, Luzula pilosa, Oxalis acetosella, Lycopodium annotinum*. Число видов сосудистых растений увеличивается, в основном, за счет видов бореальной эколого-ценотической группы (см. рис. 8.17). В синузии мхов появляются виды рода *Sphagnum*, приуроченные, в основном, к влажным понижениям микрорельефа – вывальным ямам. Увеличивается встречаемость *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune*. Появляются новые виды – *Aulacomnium palustre, Barbilophozia barbata, Brachythecium reflexum, Calypogeia neesiana, Dicranum congestum* и др. Проективное покрытие синузии лишайников резко уменьшается. Сохранившиеся лишайники чаще всего приурочены к перегнивающий древесине ВПК.

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 восстанавливается нормальный оборот поколений основного эдификатора северотаежных лесов – ели сибирской. Об этом свидетельствует существенное увеличение численности ее популяции и преобразование инвазионного онтогенетического спектра в полночленный (см. табл. 8.8). 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 подроста ели в 20 раз и более в разновозрастных ельниках по сравнению с сообществами на начальных этапах сукцессии. Таким образом, сосновые леса заповедника, расположенные рядом с долинами рек и ручьев, имеют постоянный приток семян позднесукцессионных видов, которые способны к 200–300-летнему возрасту сформировать сообщества субклимаксового типа, относящиеся к ассоциации *Eu-Piccetum myrtilletosum* (Морозова, Коротков, 1999).

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 XX 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 определял структуру и динамику лесных экосистем, способствовал формированию специфических фауно- и орнитокомплексов (Кулешова и др., 1996). Проведенные исследования приводят к выводу о том, что пожары играют ведущую роль в поддержании популяций сосны обыкновенной (согласно циклической эрозионно-пирогенной теории естественного возобновления сосны С.Н. Санникова, 1983) и комплекса связанных с ней видов светлохвойных лесов. Именно пожары определили абсо-

лютное преобладание сосновых лесов в лесном покрове заповедника и прилегающих к заповеднику территорий. При полном отсутствии пожаров в прошлом могло бы произойти значительное уменьшение доли сосновых лесов на территории заповедника.

Скорость и направление послепожарных сукцессий определяются возможностями заноса и приживания диаспор ели и других позднесукцессионных видов. Для первого варианта смен характерно отсутствие или недостаточный занос семян ели, обусловленные частыми повреждениями лесов пожарами и элиминацией ели на обширных площадях. В этом случае восстановление еловых лесов может либо 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 черничных зеленомошных субклимаксового типа. В сообществах верхних и средних частей гряд восстановление полноценной генеративной фракции ели при условии заноса семян происходит через 170–200 лет после пожара. На заключительных этапах сукцессионного развития сообществ изменяются световые 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.

8.4.3. Сукцессии на вырубках (на примере заповедника “Басеги”)

В настоящем разделе проведен анализ современного состояния вырубок разных типов и долгосрочных изменений в растительном покрове, связанных с рубками леса и формированием вторичных лесов. В результате удалось выявить принципиальные отличия в структурно-динамической организации вторичных хвойно-мелколиственных лесах, формирующихся на вырубках, от малонарушенных темнохвойных лесов.

В качестве исходного материала использовались описания растительности, сделанные на 369 временных пробных площадях 20×20 м. Все использованные пробные площади расположены в интервале высот от 350 до 500 м над уровнем моря, имеют уклон не более 1,5°, тип условий местопроизрастания С3, соответствуют исходному типу леса ельник 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.

Анализ истории природопользования (Ярошенко и др., 1998) показал, что, несмотря на все изменения применявшихся технологий и интенсивности лесозаготовок, здесь до начала 80-х годов лишь в очень небольшом объеме применялись рубки, приводившие к полному оголению вырубленных площадей и к 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. 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 с полным уничтожением как древостоя, так и нижних ярусов леса.

Можно выделить несколько основных типов рубок по их влиянию на состав вновь формирующегося (или остающегося) древостоя и нижних ярусов леса.

1. Приисковые рубки проводились в окрестностях заповедника "Басеги" с самого начала лесохозяйственной деятельности на этой территории и до организации заповедника. Интенсивность приисковых рубок невелика (около 20% общего запаса, как правило, это выборка не более нескольких десятков деревьев на 1 га) 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. Единственным видом, численность которого резко сократилась в результате приисковых рубок, является сосна сибирская или кедр. В связи с тем, что доля кедра в составе древостоя достаточно мала (вне речных долин и окраин болот – до нескольких деревьев на 1 га), даже низкоинтенсивные приисковые рубки кедра были способны существенно снизить его численность и воспрепятствовать его дальнейшему возобновлению.

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, а 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% запаса и довольно незначительно отличается от естественного отпада за период в несколько десятилетий. Благодаря этому, через 60–70 лет результаты этих рубок слабо сказываются на структуре древостоя (Шергольд и др., 1970). В разных частях территории заповедника "Басеги" нами найдены довольно большие участки леса, пройденные данным типом рубок в 40-е–50-е годы; современная структура древостоев в пределах пройденных этими рубками массивов достаточно близка к естественной и заметно различается лишь отсутствием крупномерных деревьев старших поколений.

Одно из важнейших следствий интенсивных выборочных рубок – отсутствие в насаждении, по крайней мере, в течение 30–50 лет после такой рубки, крупного валежа, что приводит к потере необходимого субстрата для развития жизнеспособного подроста ели (Ярошенко и др., 1998) и, следовательно, к разрыву потоков поколений этого вида.

3. Условно-сплошные и, принципиально сходные с ними, сплошные рубки. Широкое распространение условно-сплошных рубок было связано с необходимостью заготовки значительных количеств деловой древесины при низкой потребности в дровяной древесине.

Таблица 8.9

Встречаемость проростков ели, пихты и березы на 1,5-метровых участках валежа Усьвенского лесничества заповедника "Басеги"

Сообщества	Встречаемость проростков, %		
	ель	пихта	береза
Малонарушенный елово-пихтовый лес (кв. 18)	28,7	2,8	Нет
Вырубка 15-летнего возраста (кв. 43н)	1,7	Нет	0,8

Примечание. Учет всходов на вырубке проводился в пределах 50-метровой полосы от стены леса, наблюдаемые различия не могут быть объяснены разницей в количестве выпадающих семян. Оба учета выполнены в августе 1997 г.

При условно-сплошных рубках обязательно происходит частичная или полная смена темнохвойных видов деревьев мелколиственными. Доля мелколиственных деревьев в первом после рубки поколении зависит от многих причин. При отсутствии механизированных способов разработки лесосек на валке и трелевке древесины и интенсивности выборки 85–90% запаса сохранялось значительное число подроста и тонкомера хвойных (не менее 250–300 шт. тонкомера и 3–5 тыс. шт. подроста на 1 га – Жебряков, Никонов, 1982). Это обеспечивало достаточно высокую возобновляемость лесосек хвойными и формирование на месте вырубки смешанных хвойно-лиственных насаждений, реже – лиственных с примесью хвойных. Формирование хвойной части нового древостоя происходило на 32–78% за счет подроста, на 22–68% – за счет тонкомера (Шергольд и др., 1970). Доля ели, по нашим наблюдениям, в составе формирующихся древостоев повсеместно сильно возрастала в результате интенсивного отпада пихты, поврежденной в процессе рубки.

Сохранившийся после рубки и вновь сформировавшийся подрост хвойных до 70–80-летнего возраста находится под пологом мелколиственного насаждения. 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 (Шавнин, 1962).

Сплошные рубки леса существенно изменяют характер лесовозобновительного процесса. Так, на участках сплошных и условно-сплошных вырубок валеж, подвергающийся воздействию прямых солнечных лучей и высыхающий иногда до воздушно-сухого состояния, перестает служить хорошим субстратом для возобновления хвойных пород. В частности, на 15-летней вырубке отмечены значительные особенности как по численности проростков основных древесных видов так и по наличию их особей в возрасте старше одного года (табл. 8.9, см. рис. 8.6). Вместе с тем, благоприятные световые условия и наличие техногенно-нарушенной почвы обусловливают значительно более высокую численность подроста ели непосредственно на почве (на той же 15-летней вырубке – около 350 шт/га; плотность послерубочного возобновления ели и пихты всех возрастов под пологом 64-летнего березняка достигает 3 тыс. шт/га).

В процессе развития формирующихся на вырубках вторичных лесов происходят сложные процессы изменения структуры древесного яруса, свя-

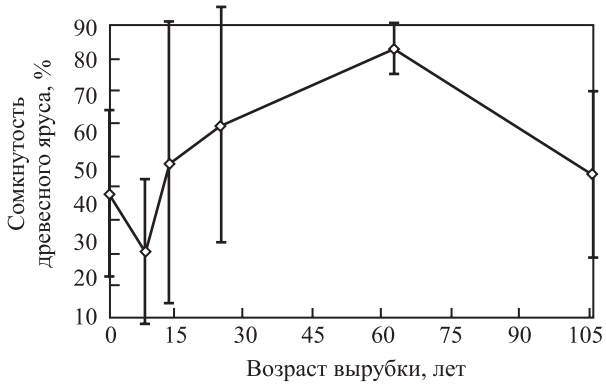


Рис. 8.21. Изменение сомкнутости древесного яруса в зависимости от возраста рубки (0 – малонарушенный лес)

занные как с развитием молодой части древостоя, так и с постепенным выпадением тонкомерных и фаутных деревьев, оставленных в процессе рубки. Результатом этого является резкое снижение суммарной сомкнутости древостоя после рубки, затем постепенный ее рост по мере роста мелколиственного древостоя, и уже после 60–70-летнего возраста – снова снижение, связанное как с гибелью значительной части оставленного при рубке тонкомера, так и с началом распада мелколиственного полога (рис. 8.21). Одновременно с этим происходит резкое изменение количества валежа, особенно в первые годы после рубки (что связано с сильным разрушением имевшегося под пологом валежа под воздействием лесозаготовительной техники). Восстановление исходного проективного покрытия валежа не происходит даже к 105-летнему возрасту (рис. 8.22).

Детальная оценка долгосрочных изменений флористического разнообразия на вырубках проводилась нами для наиболее распространенного в прошлом на территории окрестностей хребта Басеги типа вырубок – условно-сплошных и аналогичных им по технологии сплошных с нерегулярным расположением волоков и пасек, 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 вырубки 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., а также происходит выпадение или резкое сокращение численности ряда видов, обычных для малонарушенных лесов (тайника сердцелистного, гудайеры 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 на отдельных участках вырубки

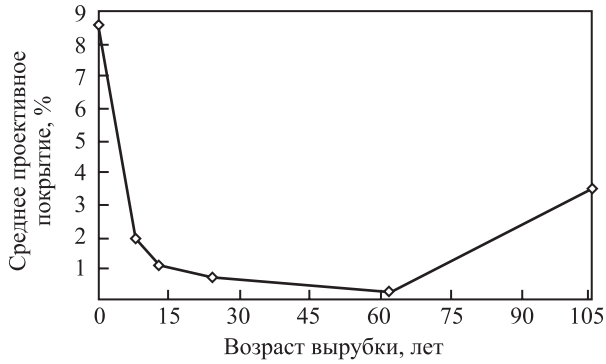


Рис. 8.22. Изменение среднего проективного покрытия валежа в зависимости от возраста вырубки (0 – малонарушенный лес).

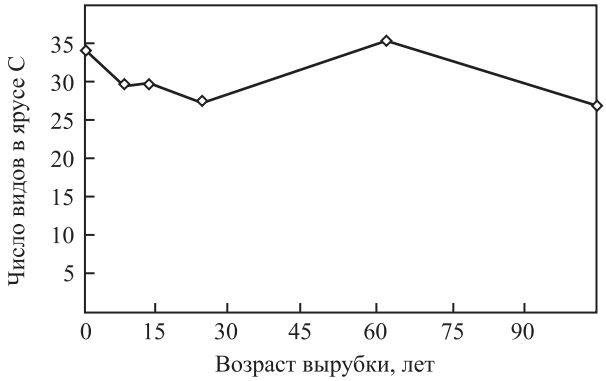


Рис. 8.23. Изменение общего числа видов сосудистых растений в составе яруса С на пробной площади размером 400 кв.м в зависимости от возраста вырубки.

условия, приемлемые 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 флористического разнообразия, происходящие после сплошной рубки леса в течение последующих десятилетий, сложны и многообразны. Такие интегральные показатели, как общее число видов на пробную площадь, не дают сколько-нибудь достоверной оценки происходящих изменений. Так, уменьшение обилия и встречаемости видов ненарушенных лесов (например, таежного 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 число видов на единицу площади изменяется немонотонно (рис. 8.23); характер наблюдаемой зависимости определяется, в частности, размером учетной площади.

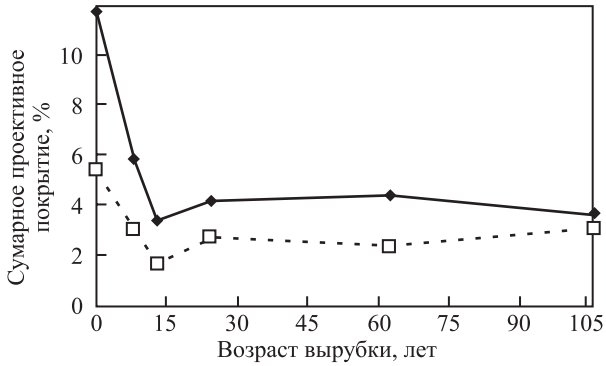


Рис. 8.24. Изменение суммарного проективного покрытия видов таежного крупнотравья (полученное суммированием баллов по шкале Браун–Бланке для отдельных видов) в зависимости от возраста вырубки (сплошная линия) и то же – для трех фоновых видов – *Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray, Athyrium filix-femina (L.) Roth и Aconitum septentrionale Koelle* (штриховая линия).

Более определенные закономерности, объясняющие и изменение суммарных показателей, проявляются при рассмотрении отдельных экологических групп или видов растений.

При рассмотрении отдельно видов из группы таежного крупнотравья, типичных для малонарушенных лесов заповедника "Басеги" (*Aconitum septentrionale, Athyrium filix-femina, Cacalia hastata, Cardamine macrophylla, Cicerbita uralensis, Cirsium heterophyllum, Cirsium oleraceum, Crepis paludosa, Crepis sibirica, Diplazium sibiricum, Dryopteris carthusiana, Dryopteris expansa, Dryopteris filix-mas, Filipendula ulmaria, Geum rivale, Impatiens noli-tangere, Lathyrus gmelinii, Matteuccia struthiopteris, Senecio nemorensis, Stachys sylvatica, Urtica dioica, Valeriana wolgensis, Veratrum lobelianum*) проявляется четкая и однозначная закономерность как в изменении суммарного обилия, так и в изменении встречаемости отдельных видов (рис. 8.24, табл. 8.10). В 100-летнем лесу, сформировавшемся на месте вырубки, число видов таежного крупнотравья на пробную площадь составляет лишь около 30% по сравнению с малонарушенным лесом, при существенно меньшем суммарном обилии (около 35% исходного). Существует еще целый ряд видов, не входящих в группу таежного крупнотравья, аналогичным образом реагирующих на рубку леса. Список этих видов приводится в табл. 8.10 в разделе "малонарушенные 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 вырубок 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 вырубок амплитуда суточных колебаний влажности и температуры приземного слоя воздуха может быть в 2,0–2,5 раза выше, чем под пологом леса, и даже достигать летом температуры 15–20° и влажности 50–60% (Зубарева, 1967; Ельшин,

Таблица 8.10

Встречаемость видов в разных вариантах лесов заповедника "Басеги"

Виды растений	Встречаемость, %			Относительное уменьшение встречаемости, %	
	в малонарушенных лесах	на молодых вырубках	на старых вырубках	на молодых вырубках	на старых вырубках
Группа 1. Виды, характерные для малонарушенных лесов					
Phegopteris connectilis	95	82	40	13	58
Athyrium filix–femina	86	62	30	28	65
Veratrum lobelianum	84	9	0	89	100
Equisetum sylvaticum	84	23	6	73	93
Crepis paludosa	70	3	0	96	100
Aconitum septentrionale	68	22	38	67	44
Geranium sylvaticum	65	4	28	93	57
Cirsium heterophyllum	51	22	22	58	57
Polygonum bistorta	43	0	0	100	100
Calamagrostis langsdorffii	43	25	4	42	91
Valeriana volgensis	43	18	40	59	08
Saxifraga punctata	38	2	6	95	84
Circaea alpina	38	5	4	87	89
Diplazium sibiricum	38	44	18	16	52
Impatiens noli–tangere	35	0	0	100	100
Rubus arcticus	35	3	12	90	66
Filipendula ulmaria	32	11	2	65	94
Geum rivale	32	7	4	78	88
Ranunculus repens	27	5	2	80	93
Cacalia hastata	27	13	6	52	78
Chrysosplenium alternifolium	27	10	22	62	19
Lathyrus gmelinii	24	0	2	100	92
Myosotis palustris	24	3	0	87	100
Dryopteris carthusiana	22	0	4	100	82
Carex globularis	22	4	12	80	45
Lathyrus vernus	19	0	0	100	100
Stachys sylvatica	19	6	0	66	100
Dryopteris filix–mas	19	4	4	80	79
Listera cordata	16	0	0	100	100
Matteuccia struthiopteris	16	2	0	86	100
Senecio nemorensis	16	4	4	74	75
Cardamine macrophylla	14	2	0	86	100
Urtica dioica	14	3	0	78	100
Viola epipsila	14	3	6	74	56
Cicerbita uralensis	14	8	6	39	56
Epilobium montanum	11	0	0	100	100
Caltha palustris	11	1	0	92	100
Группа 2. Виды, характерные для молодых вырубок					
Chamaenerion angustifolium	68	92	20	–	–
Luzula pilosa	35	89	68	–	–
Agrostis tenuis	0	39	20	–	–
Geranium pratense	5	33	10	–	–
Salix caprea	0	28	4	–	–
Gnaphalium sylvaticum	0	20	0	–	–
Deschampsia caespitosa	0	17	0	–	–
Pulmonaria obscura	8	14	0	–	–
Calamagrostis canescens	0	11	2	–	–

Таблица 8.10 (окончание)

Виды растений	Встречаемость, %			Относительное уменьшение встречаемости, %	
	в малонарушенных лесах	на молодых вырубках	на старых вырубках	на молодых вырубках	на старых вырубках
Группа 3. Виды, характерные для старых вырубок					
Lonicera altaica	35	38	92	–	–
Rubus saxatilis	27	27	90	–	–
Melica nutans	3	49	84	–	–
Fragaria vesca	0	8	70	–	–
Ajuga reptans	11	35	56	–	–
Solidago virgaurea	14	28	56	–	–
Padus avium	3	36	52	–	–
Asarum europaeum	0	17	44	–	–
Pulmonaria molissima	16	20	34	–	–
Carex digitata	0	20	34	–	–
Pyrola rotundifolia	0	0	26	–	–
Atragene sibirica	11	9	24	–	–
Daphne mezereum	0	1	22	–	–
Poa pratensis	0	6	18	–	–
Huperzia selago	0	1	16	–	–
Thalyctrum minus	5	12	16	–	–
Equisetum pratense	5	3	12	–	–
Carex canescens	0	5	10	–	–
Pleurospermum uralense	0	6	10	–	–
Vaccinium vitis–idaea	0	0	10	–	–

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 обусловливает 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 поздневесенних заморозках. Открытые вырубки 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.

Достаточно важным фактором, приводящим к изменениям экологических условий на сплошных вырубках в течение 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 влия-

ния, 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 дренирующее воздействие на территорию, чем система водотоков, существовавшая под пологом малонарушенного леса.

На молодых вырубках фоновыми видами являются малина, иван-чай и вейник лесной, встречающиеся и в малонарушенных лесах (преимущественно по окнам вывалов). Минимум численности этих видов приходится на средневозрастные мелколиственные леса, где отсутствуют как техногенные открытые участки и сбитая почва, так и ветровальная мозаика. Столь же характерными видами для молодых вырубок являются некоторые другие пионерные виды (см. табл. 8.10, группа 2).

Значительную индикаторную ценность (в плане определения степени антропогенной нарушенности лесов) представляет собой комплекс видов, имеющих высокую встречаемость на вырубках старших возрастов (60–100 лет) и низкую – в естественных малонарушенных лесах. Эти виды перечислены в составе группы 3 таблицы 8.10.

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 неудобным 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 Подмосковья и других центральных областей Европейской 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 которых 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 естественных малонарушенных лесов одновременно с введением на значительных площадях (ныне занятых “старовозрастными”, как малонарушенными, так и прошедшими через доиндустриальные рубки,

лесами) систем рубок, позволяющих в максимальной степени сохранить структурные и средообразующие особенности исходного леса и таким образом обеспечить условия для максимального сохранения его биологического разнообразия.

8.4.4. Основные варианты позднесукцессионных разновозрастных бореальных лесов

В литературе широко распространены представления о том, что ненарушенными (коренными, климаксовыми) бореальными лесами Европейской России являются разновозрастные сосновые и еловые (елово-пихтовые) леса (Федорчук и др., 1998; Волков и др., 2002; Громцев, 2002; Зайцева и др., 2002; Пахучий, 2002 и др.). В качестве основного признака таких лесов рассматривается разновозрастность древостоя. Как было показано в главах 1, 6, 7, разновозрастность – это один из необходимых, но недостаточный признак климаксовых лесов, вторым существенным признаком является полнота представленности потенциальной флоры и фауны. Как было показано в предыдущих главах, устойчивое существование в климаксовых лесах экологически разнообразной флоры и фауны связано с двумя основными элементами мозаики (окна и ВПК).

Исследования старовозрастных малонарушенных еловых и пихтово-еловых лесов проводились в республиках Коми и Карелии (см. рис. 8.3). В Республике Коми обследовались труднодоступные лесные массивы на территории пяти административных районов (см. рис. 8.1, точки *1–7*). В Ухтинском районе места исследований располагались в верховьях реки Ухта (*1*) и реки Воль (*2*), в Усть-Куломском районе – в верховьях реки Нем (*3*) и в бассейне реки Воль (*4*), в Удорском районе – в долине реки Кула (*5*) и в верховья реки Вашка (*6*), в Прилузском и Койгородском районах – в верховьях рек Седка и Суран (*7*). Все места исследований в Республике Коми были расположены в пределах 60–64° с.ш. и 47–54° в.д. на высоте 180–250 м над уровнем моря. Все точки относятся к зоне средней тайги (Растительность..., 1980). Геология, гидрология, климат и ландшафты подробно описаны в Атласе Коми АССР (1964).

В Республике Карелия места проведения работ были расположены в Костомукшском и Пяозерском районах (см. рис. 8.3, точки *8–9*): в окрестностях и внутри заповедника "Костомукшский" (*8*) и в труднодоступной части Пяозерского лесхоза вблизи горы Сиэппитунтури (*9*). Географические координаты территории 64–66.5° с.ш. и 30–31° в.д., высота над уровнем моря 200–350 м. Территория относится к зоне северной тайги (Растительность..., 1980). Детальные описания геологии, климата, почв и ландшафтов опубликованы (Экосистемы..., 1995).

Растительность, помимо еловых и пихтово-еловых лесов в Коми и еловых лесов в Карелии, представлена послепожарными сосновыми лесами, послерубочными или послепожарными мелколиственными (береза, осина) лесами и болотами различных типов.

При выборе участков для геоботанических описаний мы учли полученные ранее данные о ведущей роли пирогенного фактора в дигрессивных преобразованиях лесов бореальной зоны (Корчагин, 1954; Мелехов, 1966;

Таблица 8.11

Основные элементы структуры малонарушенных темнохвойных бореальных лесов разных типов

Признак	Типы лесов				
		Водораздельные			
	Долинные неморально-бореально-высокотравные	неморально-бореально-высокотравные	неморально-бореальные	бореально-зеленомошные	зеленомошные
	1	2	3	4	5
Доминирование темнохвойных видов C, ST – стратегии (*Picea, Abies, Pinus sibirica*)					
A ярус	+	+	+	+	+
B ярус	+	+	–	–	–
C ярус	+	+	+	–	–
Присутствие лиственных видов R – стратегии (*Betula, Populus, Salix, Alnus*)					
A ярус	+	+	+	+	+
B ярус	+	+	–	–	–
C ярус	+	+	+	–	–
Наличие валежа разных стадий разложения					
1 стадия	+	+	+	+	+
2 стадия	+	+	+	–	–
3 стадия	+	+	–	–	–
Наличие вывалов с педотурбациями	+	+	–	–	–
Наличие углей в подстилке и в почве	–	+	+	+	+
Мощность подстилки	1–2 см	1–2 см	3–5 см	>10 см	10 см

Вальтер, 1974; Вакуров, 1975; Кулешова и др., 1996; Сукцессионные процессы..., 1999; Волков и др., 2002; Громцев, 2002) и, в связи с этим, особое внимание уделили старовозрастным лесам с доминированием ели и пихты, которые длительное время не повреждались пожарами (200–300 лет и более). Были выделены следующие типы бореальных лесов Карелии и Коми:

- долинные (приручьевые) неморально-бореально-высокотравные ельники,
- неморально-бореально-высокотравные ельники на водоразделах,
- ельники неморально-бореальные,
- ельники бореально-зеленомошные (черничники), ельники зеленомошные.

Последние три типа могут занимать различные позиции на водоразделах. В перечисленных типах еловых лесов в разной степени представлены признаки квазиклимаксовых лесов (табл. 8.11). Характеристика этих типов выполнена на основе описаний 240 пробных площадей в Коми и 156 пробных площадей в Карелии.

По возрасту деревья в еловых лесах Карелии были в среднем на 100 лет старше деревьев в соответствующих биотопах Коми. Максимальный опре-

Таблица 8.12

Некоторые показатели древостоя темнохвойных лесов республик Коми (пихто-ельники) и Карелии (ельники)

Тип сообщества	Возраст, лет		Высота деревьев верхнего яруса, м		Диаметр ели на высоте 1,3 м, см		Класс бонитета	Сомкнутость крон, %
	средн.	макс.	средн.	макс.	средн.	макс.		
Пихто-ельники								
1	182	274	25	32	38	56	2–3	30
2	141	216	22	28	36	52	2–4	25
3	152	290	24	27	42	62	2–4	45
4	124	252	24	29	34	43	2–4	40
5	103	202	21	24	27	45	3–5	35
Ельники								
1	236	375	20	28	39	60	2–4	40
2	207	351	15	27	28	55	2–5	40
3	202	361	12	28	32	61	3–5	50
4	121	327	12	28	25	40	3–5	50
5	171	354	13	18	22	32	4–6	30

Примечание. 1 – приручьевые высокотравные, *2* – водораздельные высокотравные, *3* – неморально-бореальные, *4* – черничные, *5* – зеленомошные.

Таблица 8.13

Оценки видового разнообразия сосудистых растений в темнохвойных лесах республик Коми (пихто-ельники) и Карелии (ельники)

Тип сообщества	Все виды	Деревья	Кустарники	Травы
Пихто-ельники:		**Видовое богатство**		
1	196	13	13	170
2	167	10	13	144
3	135	11	13	111
4	115	12	11	92
5	36	8	2	26
Ельники:		**Видовое богатство**		
1	98	8	8	82
2	75	7	5	63
3	83	8	9	66
4	54	9	5	40
5	32	7	3	22
Пихто-ельники:		**Видовая насыщенность**		
1	39,6	4,2	2,8	32,7
2	42,3	3,5	3,4	35,4
3	32,3	4,6	2,1	25,6
4	20,2	4,0	1,2	14,6
5	10,3	2,8	0,4	7,1
Ельники:		**Видовая насыщенность**		
1	30,1	3,1	1,7	25,3
2	41,7	4,1	1,6	36,0
3	27,1	4,4	1,2	21,5
4	17,1	4,2	0,9	12,1
5	10,6	3,6	0,5	6,5

Примечание. Тип сообществ: *1* – приручьевые высокотравные, *2* – водораздельные высокотравные, *3* – неморально-бореальные, *4* – черничные, *5* – зеленомошные. Видовое богатство – число видов во всех описаниях, видовая насыщенность – среднее число видов на пробную площадь 100 кв. м.

деленный возраст ели в Карелии был 375 лет, в Коми – 290 лет. При этом распределение среднего возраста ели по биотопам оказалось одинаковым в изученных лесах Карелии и Коми: максимальный средний возраст был зарегистрирован в приручьевых лесах, близок к нему средний возраст ели в высокотравных ельниках на водоразделах и в неморально-бореальных сообществах; минимальный возраст отмечен в ельнике-черничнике и в ельнике зеленомошном (табл. 8.12).

Высокотравные и приручьевые леса встречаются очень редко, они характеризуются наиболее сложной структурой древесного яруса и травяного покрова, максимальным видовым разнообразием (табл. 8.13). Более подробно они рассмотрены в разделе 8.2.

Неморально-бореальные ельники и пихто-ельники распространены более широко. В Карелии эти леса, по сравнению с высокотравными и приручьевыми лесами, имеют более низкий бонитет и представлены деревьями меньшего размера (табл. 8.12) участие видов неморальной эколого-ценотической группы незначительно (рис. 8.25). В лесах Коми размеры деревьев и бонитет насаждений неморально-бореальных ельников и пихто-ельников сильно варьируют, в отдельных случаях эти показатели близки к таковым в высокотравных лесах (см. табл. 8.12). Неморально-бореальные ельники и пихто-ельники более темные по сравнению с высокотравными и приручьевыми лесами (вследствие более высокой сомкнутости крон, меньшего размера окон в пологе). Здесь встречаются только единичные крупные поваленные деревья. Травы среднего и мелкого размера с небольшими пятнами высокотравья определяют облик травяного яруса, где выделяется лишь несколько доминирующих видов. Следы пожаров отсутствуют в растительности, следы выборочных рубок (в основном, сосны) встречаются часто. В этом биотопе мы встретили почвы как с подзолистым, так и без подзолистого горизонта. Мощность модер или мулль гумусовых горизонтов достигала 30 см. Мощность подзолистого горизонта в этом биотопе в Карелии доходила до 10 см, а в Коми – до 25 см. Во многих почвенных разрезах встречались угли.

Черничные и зеленомошные ельники и пихто-ельники сильно отличаются от других типов изученных темнохвойных лесов по облику напочвенного покрова – здесь доминирует один или несколько видов, относящихся к бореальной эколого-ценотической группе (см. рис. 8.25). Размерные характеристики деревьев в ельнике-черничнике сильно варьируют (в некоторых насаждениях они совпадали с размерами деревьев в описанных выше лесах, наиболее часто – с характеристиками деревьев неморально-бореальных и реже – в высокотравных и приручьевых сообществах). Вместе с тем ельники-черничники и ельники зеленомошные отличаются друг от друга по бонитету насаждений, который выше в ельнике-черничнике (см. табл. 8.12). Как следствие этого, в ельнике-зеленомошнике чаще можно было встретить сломанные старые деревья, которые падали без образования вывалов, тогда как в ельнике-черничнике были как сломанные, так и вывальные деревья.

В ельнике-черничнике крупных упавших деревьев больше, чем в ельнике-зеленомошнике, хотя сомкнутость крон в ельнике-черничнике выше. Низкая сомкнутость крон в ельнике-зеленомошнике определялась низкой полнотой насаждений, а не хорошо развитой оконной мозаикой, как в приручьевых и высокотравных лесах. В этих сообществах часто встречались следы выборочных рубок сосны в виде старых крошащихся пней и следы по-

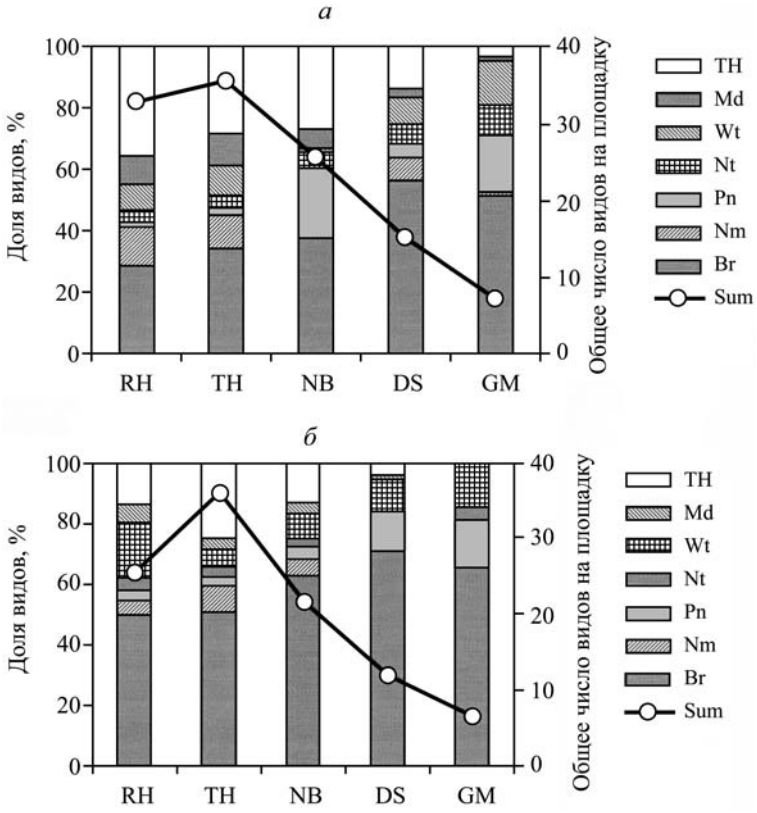


Рис. 8.25. Соотношение видов разных эколого-ценотических групп и общее число видов сосудистых растений на площадку в разных типах старовозрастных еловых лесов Коми (*а*) и Карелии (*б*):

RH – долинные неморально-бореально-высокотравные ельники, TH – водораздельные неморально-бореально-высокотравные ельники, NB – ельники неморально-бореальные, DS – ельники бореально-зеленомошные, GM – ельники зеленомошные.

Эколого-ценотические группы: Br – бореальная, Nm – неморальная, Pn – боровая, Nt – нитрофильная, Wt – водно-болотная, Md – луговая, TH – высокотравная опушечная. Sum – общее число видов сосудистых растений на площадку.

жаров в виде пожарных подпалин на старых одиночных соснах. В ельнике-черничнике доминировали подзолистые почвы с мор-горизонтом. Мощность подзола достигала 15 см в биотопах Карелии и 25 см в биотопах Коми. Во всех почвенных разрезах и прикопках в ельниках-черничниках встречались как одиночные угли, так и угольные слои. В зеленомошных ельниках были встречены подзолистые почвы различных типов. Глубина подзола здесь достигала 10–15 см в насаждениях Карелии и 8–20 см в насаждениях Коми. Слои углей в почве типичны для ельников-зеленомошников.

Наши исследования показали, что среди старовозрастных темнохвойных лесов, расположенных в республиках Коми и Карелия, в пределах каждого региона можно выделить хорошо различающиеся растительные сообщества разных типов; при этом набор выделяемых сообществ для этих регионов практически совпадает. Существуют различные типы сообществ в одном

типе ландшафта, и существуют одни и те же типы сообществ в разных ландшафтах. Таким образом, наши результаты подтвердили гипотезу, высказываемую ранее, что тип ландшафта не определяет однозначно тип леса (например, Исаченко, Резников, 1996; Исаченко, 1998). Можно предположить, что определяющими факторами являются факторы, экзогенные по отношению к биогеоценозу – прежде всего, пожары и рубки. Анализ влияния различных факторов на формирование лесов не был осуществлен. Тем не менее, базируясь на результатах данного и предыдущих исследований (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000), мы можем предположить, что разница в структуре и составе темнохвойных лесов определяется в большой степени различной историей формирования лесов – различным соотношением тех или иных экзогенных воздействий и периодов спонтанного развития растительности.

Ельники и пихто-ельники черничники и зеленомошники формируются после многочисленных интенсивных нарушений (как правило, на больших территориях), связанных с верховыми и низовыми пожарами. Присутствие углей во всех почвенных профилях и прикопках подтверждает это предположение. Наличие угольных пластов свидетельствует об отсутствии перемешивания почвы вывалами деревьев (Пономаренко, 1999). Эта ситуация возможна либо при интенсивных рубках послепожарного поколения сосны, предшествовавшего современному поколению ели (Ярошенко, 1999), либо при падении деревьев без выворачивания корневой системы (сломе дерева).

Развитие **неморально-бореальных темнохвойных** лесов происходило иначе. В этих лесах также были верховые пожары, но после них лес развивался какое-то время в спонтанном режиме, который сопровождался падением деревьев с вывалами. Такое предположение следует из факта присутствия скоплений углей в толще почвы, поскольку скопления углей образуются в результате перемешивания почвы с угольным пластом в процессе вывалов (выворачивания корневых систем деревьев). Кроме того, во многих почвенных разрезах, выполненных в неморально-бореальных пихто-ельниках Коми, мы наблюдали наличие старопахотного горизонта (в смысле Пономаренко, 1999). Это говорит о существовании распашек в прошлом в лесах этого типа. Пожары и распашки сокращали флористическое разнообразие этого типа леса. Дополнительно, выборочные рубки затормаживали сукцессионные восстановительные процессы, уменьшали число разлагающихся бревен, выравнивали структуру напочвенного покрова.

Приручьевые и высокотравные ельники и пихтоельники являются наиболее хорошо сохранившимися рефугиумами региональных видов в зоне тайги. Главной особенностью истории формирования этих лесов является большое время спонтанного развития растительности без катострофических внешних воздействий, прежде всего без пожаров (см. раздел 8.2). Таким образом, в бореальных лесах с хорошо развитой мозаикой нарушений мелкого масштаба можно наблюдать высокое видовое разнообразие (см. также Kuuluvainen, 1994; Kuuluvainen et al., 1998). Многократные пожары в сочетании с рубками ведут к сокращению разнообразия микросайтов и, как следствие, к уменьшению флористического разнообразия.

Необходимо отметить, что существуют леса, длительное время находящиеся в спонтанном развитии, с вывалами деревьев, с валежом на разных стадиях разложения, но с низким уровнем видового разнообразия. Это ситу-

ации диаспорического субклимакса (в смысле Разумовского, 1981), когда растительное сообщество является динамически равновесным, но обедненным по видовому составу. Диаспорический субклимакс возникает в случае, когда диаспоры видов из регионального пула, которые могли бы по своим экологическим потребностям произрастать в некотором сообществе, не достигают этого сообщества. Большие протяженные пространства, пройденные верховыми пожарами и вырубками, вместе с низкой скоростью распространения диаспор большинства травяных видов (Смирнова, 1987; Бобров и др., 1999, Коротков, 2000) являются главными причинами формирования диаспорического субклимакса в бореальной зоне. Типичным, наиболее широко распространенным вариантом бореального диаспорического субклимакса является ельник-черничник (Сукцессионные процессы..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001).

Варианты разновозрастных темнохвойных лесов, относящихся к ельникам и пихто-ельникам черничникам и зеленомошникам, можно рассматривать и как экотопические субклимаксы, возникшие вследствие существенного преобразования почвенного покрова, который в условиях бореальной полосы может не восстанавливаться на протяжении многих столетий (см. Книга 1, глава 5.5).

Таким образом, изученные сообщества темнохвойных лесов в республиках Коми и Карелия, существующие в сходных экотонах, оказались ранжированными по видовому разнообразию от наиболее богатых приручьевых и высокотравных ельников и пихтоельников до самых бедных ельников-зеленомошников. Уменьшение видового разнообразия в этом ряду связано с уменьшением числа микросайтов, с упрощением структуры сообществ. При этом, несмотря на близкую к двойной разницу в видовом богатстве сообществ (по общему числу видов) в изученных лесах республик Коми и Карелия, средняя видовая насыщенность сообществ одного типа (среднее число видов на площадку) была одинакова в этих регионах. Это свидетельствует о схожей структуре лесов одного типа в разных географических регионах.

Ельники и пихто-ельники черничники и зеленомошники характеризуются минимальными значениями видового богатства и видовой насыщенности (см. табл. 8.13). Низкое видовое разнообразие этих сообществ, отмечаемое многими исследователями (Сукцессионные процессы..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001; Волков и др., 2002), связано с отсутствием полночленных ВПК (преобладание обломов над вывалами с педотурбациями), а также с бедными почвами. С этим же связаны низкий бонитет, бедность наземной и почвенной фауны (Кулешова и др., 1996; Сукцессионные процессы..., 1999; Волков и др., 2002). Вместе с тем, среди всех изученных сообществ, именно эти сообщества являются наиболее близкими по большинству проанализированных параметров видовой насыщенности и экологическим характеристикам. То есть леса экстремальных типов, расположенные в разных географических, макроклиматических условиях, совпадают, в основном, по структуре, составу и локальным экологическим условиям. Следовательно, существуют некоторые экзо- или эндогенные воздействия на сообщества, одинаково сильные, перекрывающие географические, климатические и ландшафтные особенности регионов.

Схожесть структуры и экологических условий наиболее богатого типа леса – высокотравных пихто-ельников и ельников в Коми и Карелии – свиде-

тельствует, что эдификаторные воздействия деревьев, производящих мелкомасштабные нарушения полога леса, могут быть велики. Схожесть структуры и экологических условий самого бедного типа темнохвойных лесов в Коми и в Карелии – зеленомошного, расположенного на местах многократных интенсивных пожаров, – свидетельствует, что огонь является наиболее сильным внешним фактором, который может принципиально упрощать структуру растительности в бореальной зоне. Таким образом, пожары и популяционная жизнь деревьев в течение нескольких поколений являются наиболее мощными воздействиями экзо- и эндогенного характера, сравнимыми друг с другом и с климатическими и ландшафтными эффектами.

* * *

Изучение сукцессионных вариантов лесных сообществ в бореальной полосе выявило те же тенденции в развитии лесного покрова при прекращении антропогенных воздействий, что и в неморально-бореальной и неморальной лесных полосах. Здесь также в условиях спонтанного развития возможно формирование субквазиклимаксовых сообществ, в которых не будет сосны или она будет играть роль ассектатора, а среди подчиненных видов будут преобладать представители бореальной и олиготрофно-болотной эколого-ценотических групп. Возможность развития бореальных и нитрофильных опушечных видов трав в таких сообществах ограничена не только из-за практически полного отсутствия рефигиумов с потенциальной флорой, но и в связи с сильной антропогенно обусловленной деградацией экотопов, восстановление которых до исходного состояния невозможно из-за отсутствия почвенной мезофауны.

Формирование квазиклимаксовых сообществ возможно лишь на весьма ограниченной территории в непосредственной близости с единичными рефугиумами.

В целом, современное состояние лесного покрова этой полосы таково, что необходимы активные меры по восстановлению видового разнообразия, в первую очередь, деревьев и кустарников, а также инвентаризация и введение строгих мер охраны рефигиумов биоразнообразия даже самых малых размеров.

Глава 9

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ПОЙМАХ РЕК ЛЕСНОГО ПОЯСА

9.1. Растительный покров в поймах рек лесного пояса

9.1.1. Специфика природных процессов в поймах

Поймы отличаются от других территорий суши сильно выраженной неоднородностью и повышенной динамичностью двух компонентов ландшафта – литологической основы и водной оболочки. В силу этих особенностей в поймах несколько иначе, чем на внепойменных территориях, функционирует биогеоценотический покров (и растительность как его составная часть). Поэтому роль пойм в поддержании таксономического и ценотического разнообразия растительности суши своеобразна и очень важна, хотя поймы занимают, по имеющимся оценкам (Еленевский, 1936; Носов и др., 1984), всего около 2–3% общей площади суши. Наиболее широко известен такой специфичный для пойм экологический фактор как регулярные затопления одновременно многих участков суши во время речных паводков (на внепойменных территориях растительность испытывает влияние затоплений либо редко, либо локально). Этот экологический фактор, получивший название "поемность" (Еленевский, 1936; Шенников, 1941), очень сильно влияет на видовой состав биогеоценотического покрова, на пространственное размещение и динамику его элементов (Максимов, 1974; Миркин, 1974). Вместе с тем, на биогеоценотический покров в поймах оказывает сильное влияние также значительная геоморфологическая нестабильность субстрата. Многие геоботаники придавали значение только одному аспекту этой нестабильности – аккумуляции на поверхности поймы аллювия (материала, который образуется при размыве дна и берегов русла потоком воды). Этот фактор получил название "аллювиальность" (Еленевский, 1936; Шенников, 1941). Но реально геоморфологическую динамику поймы определяет не одна только аккумуляция, а единый процесс – эрозионно-аккумулятивная деятельность речного русла (Ламакин, 1948; Шанцер, 1951). Как удачно выразился по этому поводу И.Б. Петров (1979), пойма представляет собой форму транспортировки твердого стока (продуктов эрозии) с суши в океан, то есть литологическая основа поймы как бы и сама постепенно "течет" под влиянием течения воды. Качественные оценки многих процессов, происходящих в пойменном ландшафте, на начальном этапе исследований можно получить, ориентируясь на такой важный количественный показатель, как водность реки. Водность – это среднемноголетний объем стока реки за целый

год или какой-либо его сезон. Различия рек по водности отражены в гидрографических классификациях, в которых реки обычно подразделяются на малые, средние и крупные. По практическим соображениям в качестве диагностических признаков реки в классификациях используется не сама величина водности (которую технически довольно сложно определить непосредственно), а другие параметры, тесно связанные с ней: длина русла или площадь речного бассейна.

Далее в этой главе будет использована классификация рек по длине русла, согласно которой крупными считаются реки длиной более 500 км, средними – реки длиной 201–500 км, малыми – реки длиной не более 200 км, "самыми малыми" – водотоки оврагов и ручьи длиной не более 25 км (Малые реки, 1981; Коронкевич и др., 1996). Основное внимание будет уделено поймам крупных и средних рек, поскольку специфика пойменных ландшафтов выражена в них в наибольшей степени.

В некоторых случаях будут рассмотрены примеры, касающиеся малых и самых малых рек. Это обусловлено тем, что в настоящее время в поймах многих крупных и средних рек лесного пояса собственно лесная растительность – почти целиком вторична, тогда как в поймах малых рек она иногда меньше затронута природопользованием. Поэтому при характеристике лесной пойменной растительности какого-либо региона данные о лесах в поймах малых рек приходится использовать как своеобразный "контроль" в отношении антропогенной нарушенности. Разумеется, при этом необходимо учитывать, что они меньше, чем на крупных и средних реках, подвержены влиянию специфических пойменных геоморфологических и гидрологических процессов и могут отражать не все характерные особенности пойменной растительности.

9.1.2. Геоморфологические процессы и их влияние на пойменную растительность

Под влиянием эрозионно-аккумулятивной деятельности реки из аккумулирующегося на дне речной долины аллювия формируется пойменная суша, рельеф которой получил название флювиального. Влияние этой деятельности на строение и развитие пойм подробно описано (Шанцер, 1951; Маккавеев, 1955; Чалов, 1979; Чернов, 1983).

Закономерности аккумуляции аллювия

Скорость течения воды в равнинных реках обычно составляет от одного до нескольких метров в секунду или даже менее 1 м/с. Аллювий этих рек состоит из частиц песчаной и глинистой фракций, которые вода способна перемещать даже при таком медленном течении. Такой аллювий перемещается в руслах как во взвешенном состоянии, в толще воды, так и путем "волочения" по дну. На дне русла при этом возникают первичные аккумулятивные формы флювиального рельефа – русловые гряды, которые смещаются вниз по течению под напором воды.

Имеющиеся данные о размерах и перемещении этих гряд представлены в таблицах 9.1 и 9.2. На крупных реках о них собрана наиболее подробная

Таблица 9.1

Характеристики русловых гряд на реках разного масштаба

Параметры гряд	Крупные реки	Средние реки	Малые реки
Длина, м	10^1–10^3	Нет данных	10^1–10^2
Высота, м	10^{-1}–10^0	Нет данных	10^{-1}–10^0
Скорость перемещения	10^1–10^2 м /год	10^{-1} м/сутки	10^{-2}–10^{-1} м/сутки

Таблица 9.2

Сравнительная характеристика эрозионно-аккумулятивной деятельности свободно меандрирующих русел рек разного масштаба

Процесс	Примерная скорость изменения линейных размеров пойменного рельефа на разных реках		
	крупные реки	средние реки	малые реки
Боковая эрозия, м/год	10^0–10^1	10^{-1}–10^0	10^{-1}–10^0
Глубинная эрозия (врезание), м/год	10^{-4}–10^{-3}	10^{-4}–10^{-3}	Нет данных
Аккумуляция аллювия на пойме, м/год	10^{-2}–10^0	10^{-2}–10^{-1}	10^{-5}–10^{-4}

информация. Там они могут иметь длину от 30–50 м до нескольких километров и высоту от десятков сантиметров до нескольких метров, а смещаться могут со скоростью от десятков метров до 200–300 м/год. На средних реках описано смещение русловых гряд во время межени со скоростью несколько десятков сантиметров в сутки (Шанцер, 1951; Чалов, 1979). Некоторые данные имеются и о грядах на малых реках: они могут быть небольшими – высотой до 60–70 см (Джуха, Чалов, 1985), но найдены также гряды длиной 200–300 м и высотой 1,2–1,8 м (Строение и история..., 1996). Описания движения гряд в руслах малых рек в литературе до сих пор немногочисленны. Наблюдениями на реке Протва (Московская обл.) установлено, что в ее русле есть гряды длиной 10–12 м и высотой 15–30 см, смещающиеся со скоростью несколько десятков сантиметров в сутки, есть и более крупные гряды (длиной 50–70 м и высотой 40–70 см), которые смещаются на порядок медленнее; а у самых крупных гряд этой реки (длиной 200–300 м) смещения не отмечено (Строение и история..., 1996).

Прибрежные концы движущихся русловых гряд (побочни) могут “застревать” возле выпуклых берегов, огибаемых речными излучинами, и становиться прибрежным мелководьем или даже частью береговой суши (рис. 9.1). Так, на крупных реках в процессе смещения русловых гряд формируется зона прибрежного мелководья шириной около 100 м (Чалов, 1979). Взвешенный в воде аллювий выпадает на дно русла в мелководных участках (над русловыми грядами или возле выпуклых берегов) и аккумулируется в течение длительного времени. Это приводит к постепенному увеличению высоты гряды, в результате чего и возникает пойменная суша. Оседание взвешенного аллювия на грядах и побочнях способствует их “застреванию” на месте, так как увеличивает их массу и снижает скорость передвижения. Большое влияние на аккумуляцию оказывает поселение гидрофильной рас-

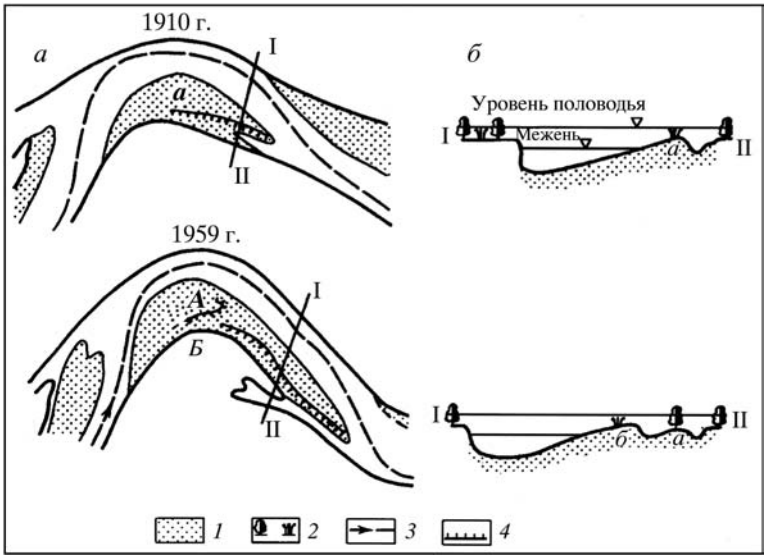


Рис. 9.1. Схема формирования прирусловой отмели у выпуклого берега излучины при причленении к нему побочней (Чалов, 1979): *а* – планы русла за разные годы (Вычегда); *б* – поперечные профили отмели на разных этапах ее развития.

Условные обозначения: А, Б – последовательно причленившиеся побочни; *1* – прирусловые отмели; *2* – почвенно-растительный покров на пойме; *3* – положение динамической оси потока; *4* – подвалья крупных гряд (крутые склоны со стороны, где нет намыва).

тительности на мелководных участках: она создает препятствия для течения воды и усиливает осаждение аллювия (Шенников, 1914; Шингарева-Попова, 1935; Чалов, 1979; Джуха, Чалов, 1985; Шаталов, 1997).

Высота русловых форм рельефа регулируется уровнем покрывающей их воды, поэтому в формировании пойменной суши очень большую роль играет периодическое возникновение паводков на реках. При паводке не только значительно повышается уровень воды, но и увеличивается концентрация взвешенного в ней аллювия. Поэтому в период паводка аккумуляция на русловых грядах и прибрежных отмелях усиливается настолько, что в межень, после понижения уровня воды, их поверхность может на некоторое время выйти из-под затопления. На крупных реках описано увеличение высоты русловой гряды в области переката за один паводок на 3,0–3,5 м (Дон), и даже на 5 м (Волга), хотя в межень некоторая часть этих наносов смывается (Шанцер, 1951). По-видимому, аккумуляция на русловых грядах средних и малых рек должна иметь гораздо меньшие значения.

Таким образом, русловые гряды и прибрежные мелководья после неоднократного повторения паводков превращаются в длительно свободные от воды участки пойменной суши (несмотря на частичный размыв и во время паводка, и в межень). Если это происходит с грядами, задержавшимися на середине русла, то речной поток обтекает эту сушу, дробясь на рукава, и пойма представляет собой совокупность островов (рис. 9.2). К каждому острову могут продолжать причленяться русловые гряды. Такой характер русловые процессы часто приобретают на крупных многоводных реках: на Русской равнине островные поймы описаны на Волге, Днепре, Северной

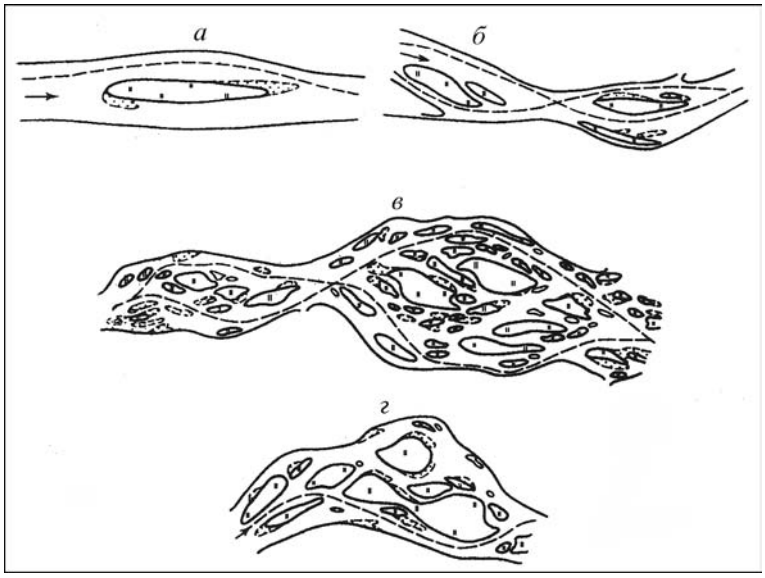


Рис. 9.2. Основные разновидности русел рек, разветвленных на рукава:

а – одиночное разветвление (верхняя Лена); *б* – простое сопряженное разветвление (средняя Обь); *в* – сложное сопряженное разветвление (нижняя Лена); *г* – разбросанное многорукавное русло (Киренга), (Чалов, 1979).

Штриховой линией показаны положения главного течения реки.

Двине, Печоре (Еленевский, 1936). Если пойменная суша наращивается возле выпуклых берегов, то излучины русла реки приобретают все более и более крутой изгиб, а пойма состоит из сегментообразных в плане участков суши, причленяющихся к бортам речной долины и друг к другу (рис. 9.3, рис. 9.4). Русловый процесс такого типа называется меандрированием; он распространен на многих крупных и на большинстве средних и малых рек Русской равнины. При том и другом типе руслового процесса и на островах, и на сегментах пойменной суши формируется мезо- и микрорельеф из чередующихся грив и межгривных понижений. Часто в деятельности рек, особенно крупных, эти типы русловых процессов сочетаются, вследствие чего геоморфологическое строение их пойм усложняется (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Чалов, 1979; Чернов, 1983).

В дальнейшем развитии поймы аккумуляция аллювия участвует двояко. Во-первых, продолжают формироваться новые участки суши, в результате чего русло “отодвигается” от участков, возникших ранее (см. рис. 9.3). Во-вторых, в период паводка вода, растекшаяся по пойменной суше, откладывает аллювий и на ней, увеличивая ее высоту. В наибольшей степени этому способствуют катастрофические паводки, случающиеся на реках с периодичностью не более 1 раза в 10 лет. Во время такого паводка высота пойменной суши может увеличиться очень резко, особенно на крупных реках. Например, в 1963 г. в среднем течении реки Дон на прирусловой гриве (в дубово-ясеневом лесу с полнотой древостоя 0,7–0,8 и почти без подлеска) во время максимального весеннего половодья отложился слой аллювия мощностью 50–100 см, тогда как в последующие годы со средним половодьем

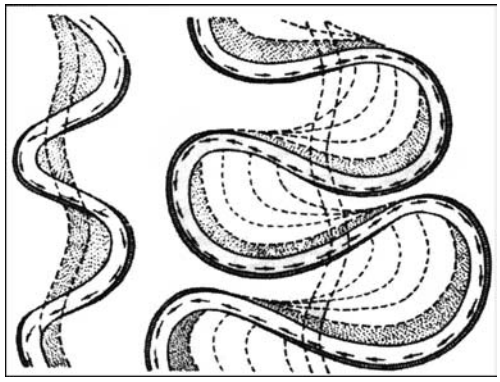


Рис. 9.3. Схема последовательного смещения речных меандров по мере их роста. (Шанцер, 1951.)

Штриховой линией обозначены старые положения берегов русла, точечным заполнением – прирусловые отмели, стрелками – направление течения.

мощность отложений составляла там всего несколько сантиметров. Во время того же паводка 1963 г. на соседней прирусловой отмели, где плотность размещения стволиков кустарниковых ив составляла 35–40 шт./кв. м, отложился слой наносов мощностью 100–150 см, то есть еще больше, чем в лесу на гриве (Шаталов, 1997). После подобных скачков суша в течение многих лет повышается гораздо медленнее, зато затапливается на меньший срок, чем прежде, так как подвергается действию паводков средней интенсивности.

Во многих случаях даже на крупных реках и во время максимальных паводков аккумуляция на пойме гораздо менее интенсивна. Прежде всего, это объясняется различием значений мутности речных вод на разных реках, что обусловлено особенностями литологического состава дна и берегов русла. Также нередко закономерно уменьшается мощность ежегодных наносов по направлению от прирусловой зоны поймы к притеррасной зоне, так как по мере растекания воды по пойме снижается ее скорость и транспортирующая способность. Этими обстоятельствами объясняется следующий факт: в нижнем течении Северной Двины (при мощном паводке, периодичность которо-

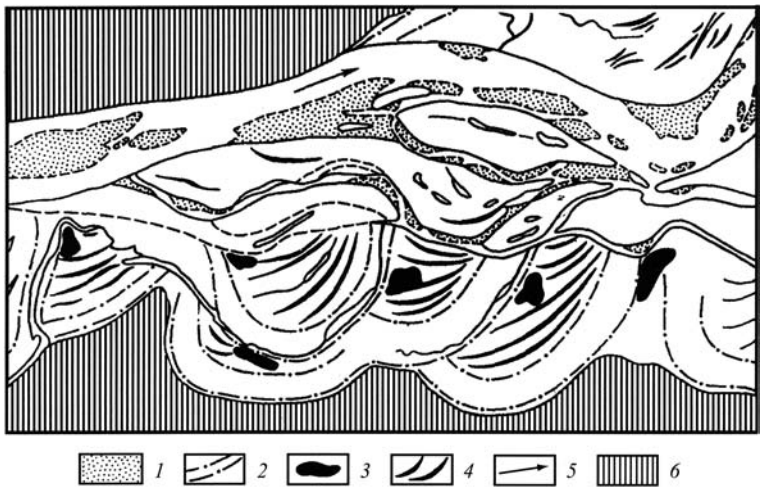


Рис. 9.4. Схема рельефа на участке гривистой поймы Вычегды (Чалов, 1979).

Условные обозначения: *1* – прирусловые отмели; *2* – древние положения русла (широкие ложбины); *3* – незатопляемые в паводки участки поймы; *4* – основные гривы на пойме; *5* – направление течения реки; *6* – надпойменные террасы.

го 1 раз в 100 лет) в прирусловой части отложилось всего 1,5 см наилка, в центральной – 0,25 см, в тыловой (притеррасной) – 0,03 см, а в верхнем течении Оби (при таком же паводке) в прирусловой пойме части отложилось 15 см наилка, в центральной – 2–3 см, в тыловой – 0,05 см (мутность вод Северной Двины в 16 раз меньше, чем мутность вод Оби) (Чернов, 1983). Интенсивность аккумуляции в выпуклой прирусловой части сегмента пойменной суши на ранних этапах его формирования мала, затем возрастает, а на поздних этапах снова снижается, поскольку также закономерно меняется скорость течения воды по мере увеличения кривизны русловой излучины (Шанцер, 1951).

В поймах средних рек иногда отмечается довольно интенсивная аккумуляция. Например, для поймы реки Луга приводятся данные, что ежегодно на ней откладывается (к сожалению, не уточнено, насколько близко к руслу) слой наносов мощностью несколько сантиметров, а в отдельные годы – около 15 см (Ипатов, Кирикова, 1999). В поймах малых рек аккумуляция в естественных условиях обычно незначительна. Так, на река Протве наблюдали аккумуляцию наносов от 0,05 мм/год на высоких уровнях поймы до 1,5 мм/год на низких уровнях (Строение и история..., 1996). Сейчас в поймах многих малых рек интенсивно аккумулируются наносы, имеющие не аллювиальное происхождение – они смыты с водораздела и со склонов речной долины в процессе эрозии почвы, вызванной регулярной вспашкой (Беркович и др., 1999).

Сказанное показывает, что горизонтальные смещения русла сильно влияют на интенсивность аккумуляции аллювия на пойме. Можно заключить, что по мере удаления участка поймы от русла, скорость его “роста” в высоту уменьшается. Кроме того, от близости русла зависит и литологический состав наносов: на контакте суши с руслом, где скорость затекающей на пойму воды еще достаточно велика, аккумулируется песчаная фракция аллювия, а в удаленные от русла участки поймы, где вода течет намного медленнее, поступают уже только глинистая и илистая фракции. Основу грив, вошедших в состав пойменной суши, составляет аллювий русловой фации (песчаный), но на гривах, оказавшихся вдали от русла, поверх него постепенно накапливается слой суглинистого аллювия пойменной фации. Мощность этого слоя особенно велика на невысоких гривах и на нижних частях склонов высоких грив (рис. 9.5).

Наоборот, в старичных озерах или в других бессточных понижениях, где воды паводков задерживаются и застаиваются, изначально накапливается илистый аллювий старичной фации. Он откладывается по всей поверхности дна равномерно, а скорость его накопления определяется мутностью воды, задержавшейся в понижении: в старицах прирусловой области поймы она больше, а в притеррасной области – меньше. Поверх аллювия старичной фации иногда может откладываться песчаный аллювий: это происходит на дне и берегах тех пойменных ложбин, которые во время паводка работают как протоки (Шанцер, 1951). Вследствие этих закономерностей осаждения аллювия из текущей воды и большого разнообразия возможных направлений ее течения, на территории поймы складывается очень сложное мозаичное распределение почвообразующих пород.

В результате отложения аллювия, у растущих в пойме растений ухудшается аэрация корней и, отчасти, побегов. Некоторые виды деревьев и кус-

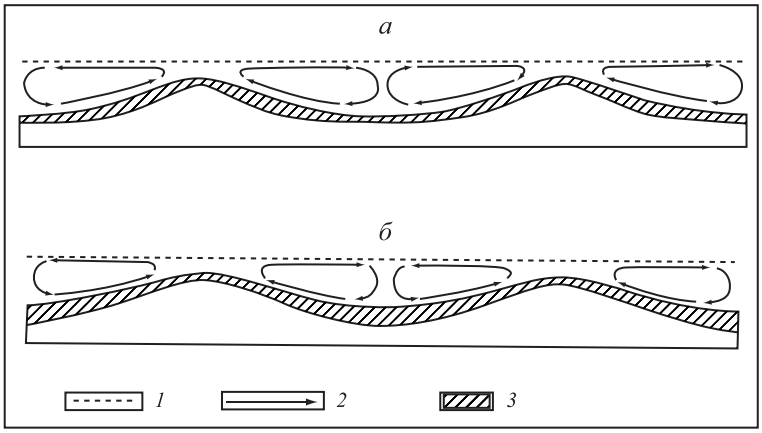


Рис. 9.5. Схема накопления наилка на гривистой пойме под влиянием поперечной циркуляции полых вод (Шанцер, 1951): *а* – при умеренных скоростях течения, *б* – при очень малых скоростях течения (максимальное накопление в межгривных ложбинах).

Условные обозначения: *1* – уровень полых вод, *2* – направление циркуляции воды, *3* – слой наилка.

тарников преодолевают такие неблагоприятные условия, образуя новые придаточные корни на засыпанных основаниях стволиков. Способность к развитию придаточных корней есть у видов ив и тополей, дуба черешчатого, вяза гладкого (Денисов, 1954; Рубцов, Салмина, 1982, 1983). Виды, не проявляющие этой способности, не могут осваивать прирусловые местообитания с высокой аллювиальностью.

Для трав жизнь в этих местообитаниях дополнительно затруднена тем, что отложения аллювия могут полностью погребать их побеговую систему и лишать их возможности фотосинтеза. В результате исследований пойменной луговой растительности Л.Г. Раменский (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956) пришел к выводу, что влияние отложения наносов на травянистые растения в большой степени определяется механическим составом аллювия. Рыхлый после высыхания, слой песчаных наносов мощностью даже 5–10 см не препятствует аэрации корней и отрастанию новых побегов. Наоборот, твердеющий после высыхания слой наилка препятствует восстановлению травяного покрова. Однако отложение слоя мощностью не более 1–2 см не оказывает существенного воздействия на травяной покров при любом механическом составе аллювия, особенно в условиях влажной погоды. Многолетние наблюдения за травяной растительностью в прирусловых участках поймы (Титов, Нескрябина, 1982; Титов, Печенюк, 1990) показали, что периодически повторяющееся (примерно 1 раз в десятилетие) катастрофическое отложение песчаного аллювия, полностью погребающего почву и травяной покров на ней, создает свободный от конкурентов субстрат. На этом субстрате инициируются восстановительные сукцессии, продолжающиеся до следующего катастрофического отложения наносов. На начальных этапах этих сукцессий преобладают малолетние, на последующих – многолетние виды растений.

В геоботанике долгое время господствовало представление о том, что в результате усиленной аккумуляции аллювия прирусловая часть берега стано-

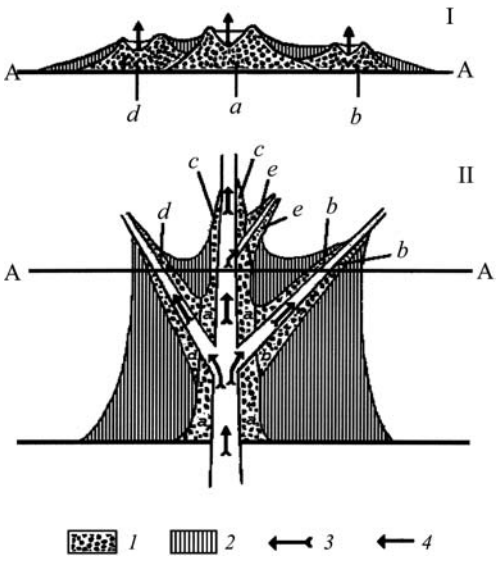


Рис. 9.6. Схема формирования лопастной дельты и ее аллювия в результате ветвления потока и его русла (Лютцау, 1992): I – вид в вертикальном разрезе, II – вид в плане.

Условные обозначения: *1* – аллювий русловой и прирусловой фаций, *2* – аллювий фации плавней, *3* – направление течений, *4* – направление вертикальных перемещений речного русла, А–А – поперечный профиль через дельту; *a, b, c, d, e* – генерации руслового аллювия.

вится выше внутренних участков поймы и представляет собой протяженный береговой вал. Внутренние участки поймы, согласно этим представлениям, характеризуются выровненной поверхностью и плохой дренированностью, поскольку после окончания паводка с них затруднен сток воды, перелившейся через береговой вал в пойму. В отечественной литературе такое описание поймы дал А.М. Дмитриев (1904), работавший в начале XX века в поймах крупных рек севера Европейской России. Сходные представления существовали и за рубежом в конце XIX века (Hicks, 1893; цит. по Шанцер, 1951).

Однако, как было установлено геоморфологами позже, такая закономерность проявляется в аккумуляции аллювия и строении поймы далеко не всегда, а в двух ситуациях. Первая из них складывается на крупных реках – преимущественно в их дельтовых областях, в условиях преобладания аккумуляции аллювия над эрозией и его выносом. Рукава, на которые русло крупной реки дробится в дельтовой области, действительно окаймлены береговыми валами. Но при этом валы присутствуют по всей ширине поймы, поскольку течение часто вырабатывает новые рукава и забрасывает при этом старые, а валы на берегах стариц остаются (рис. 9.6). В такой ситуации дренаж промежутков между валами обычно бывает затруднен, из-за чего эти пространства заболачиваются и весь ландшафт поймы приобретает облик плавней (Ламакин, 1948; Шанцер, 1951; Лютцау, 1992). Вторая ситуация, когда действительно формируется непрерывный прирусловой вал, создается на реках, у которых берега сложены трудноразмываемыми породами и поэтому русло почти прямое (Шанцер, 1951; Любушкина и др., 1973).

Закономерности эрозионной деятельности русла

Влияние эрозионной деятельности речного потока на развитие поймы также имеет два аспекта. Прежде всего, часть пойменной суши размывается и уничтожается в ходе горизонтальных перемещений речного русла – этот процесс называется боковой эрозией. Между расположением на пойме участков аккумуляции и участков бокового размыва есть определенная связь. На многорукавных реках русловые гряды могут присоединяться к

пойменным островам либо сверху, либо снизу по течению; а с противоположного конца острова при этом размываются. В результате они медленно смещаются по дну речной долины в продольном направлении, вверх или вниз по течению (Лютцау, 1992).

На меандрирующих реках, наиболее активно размываются вогнутые участки берега, которые находятся напротив выпуклых участков, но с небольшим сдвигом относительно них вниз по течению (Чалов, 1979). Поэтому излучины русла смещаются по дну долины, во-первых, продольно, причем всегда вниз по течению, а во-вторых, поперечно, увеличивая свою кривизну. Положение сегментов пойменной суши, формируемых излучинами русла, при этом изменяется (см. рис. 9.4). На крупных реках в условиях свободного меандрирования, т. е. при сложении берегов рыхлыми осадочными породами, скорость горизонтального перемещения русел варьирует от нескольких метров до десятков метров в год. Например, меандры Оки ниже Рязани с 1879 по 1927 г. смещались вниз по течению со скоростью 1,6–4,2 м/год на разных участках (Шанцер, 1951). На Вычегде была отмечена скорость бокового смещения излучин русла в сужениях долины 8–10 м/год, при этом меандры смещаются вниз по течению быстрее – со скоростью 15–20 м/год. В расширениях долины Вычегды отмечено иное соотношение: скорость бокового смещения излучин достигает 25–40 м/год, а скорость продольного смещения остается прежней – 10–20 м/год (Чалов, 1979). Высказывается мнение, что скорости размыва вогнутых берегов более 4–5 м/год характерны только для многоводных рек (с расходом воды в период половодья более 1000 куб. м/с) и только в тот момент, когда к противоположному выпуклому берегу причленяется побочень (Камалова, 1988).

О меандрирующих малых и средних реках известно, что скорости смещения их русел варьируют от 0,1 до 4 м/год, достигая 3–4 м/год только на участках с большими продольными уклонами (Камалова, 1988). В условиях ограниченного меандрирования, т.е. когда берега сложены трудноразмываемыми породами, у средней реки скорость смещения русла может составлять всего 0,05 м/год, как у Оби в районе Барнаула (Демин, 1974; цит. по Лютцау, 1992).

Поперечное смещение речных излучин способствует расширению дна речных долин. Однако при постоянной водности реки кривизна излучин даже в условиях свободного меандрирования увеличивается до определенного предела: на круто изогнутых отрезках русла ослабляются и эрозия, и аккумуляция, а при критическом значении кривизны излучины оба процесса почти полностью затухают, и излучина не растет (Маккавеев, 1955; Чалов, 1979). В связи с этим интересно, что долины многих малых, средних и крупных рек Русской равнины имеют очень широкое дно. Реки современной водности не могут развить настолько большие активно смещающиеся излучины, чтобы их амплитуда охватывала всю ширину дна таких долин. Это несоответствие между шириной долин и интенсивностью эрозионной деятельности современных рек часто рассматривается как одно из свидетельств того, что в предшествующие периоды геологической истории водность рек бывала выше (Чалов, 1979).

Так как возможности боковой эрозии ограничены даже на свободно меандрирующих реках, то в широких долинах некоторая часть дна не подвергается разрушению длительное время. Это та территория, которая находит-

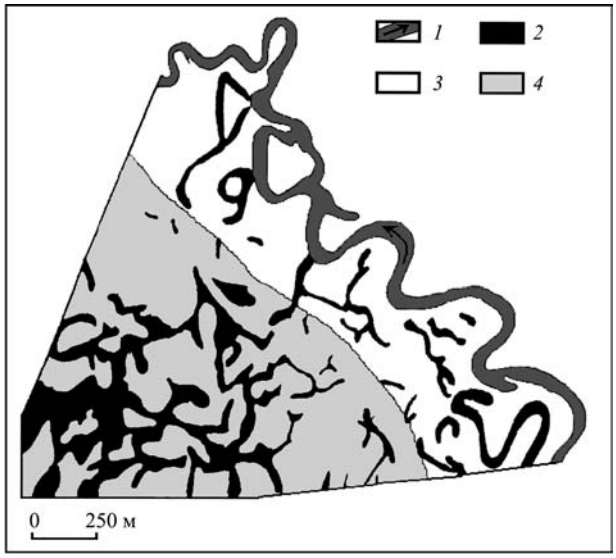


Рис. 9.7. Меандрирование русла и выделение зон на поперечном профиле поймы Неруссы.

Условные обозначения: *1* – русло и направление течения в нем, *2* – межгривные и старичные ложбины, *3* – зона переработанной поймы, *4* – зона унаследованной поймы.

ся за пределами пояса меандрирования современного русла (зоны, ограниченной вершинами дуг реальных или теоретически возможных для него меандров). Как указывал И.В. Попов (1968), она лишь формально считается поймой в силу того, что продолжает заливаться во время паводков. Он предложил поймы меандрирующих рек, включающих такую территорию, называть "унаследованными". Е.Е. Белоусова (1997) дополнила его терминологию. Она назвала "переработанной поймой" участки в пределах современного пояса меандрирования (испытывающие влияние боковой эрозии и аккумуляции), а остальную часть дна широкой речной долины – "унаследованной поймой" (рис. 9.7). Применительно к исследованиям долговременной динамики пойменной растительности такой способ членения пойменного ландшафта очень полезен, так как он позволяет на основании анализа пространственного расположения участков растительности в пойме хотя бы ориентировочно прогнозировать, как в дальнейшем повлияют геоморфологические процессы на ход сукцессий. Если исследуемый участок находится на территории переработанной поймы, то велика вероятность его постепенного разрушения и прерывания сукцессионных процессов. Если же он находится на территории унаследованной поймы, то с некоторой вероятностью может вообще избежать разрушения боковой эрозией и впоследствии войти в надпойменную террасу.

Этот подход к анализу структуры пойменного ландшафта, видимо, не универсален. Например, в поймах, формируемых многорукавными реками, "законсервированная" унаследованная часть может совсем отсутствовать, потому что меандрировать может каждый рукав и, кроме того, во многих случаях быстро образуются новые рукава, расчленяющие сушу (см. рис. 9.6).

Тем не менее, учитывая, что большинство малых и средних рек Русской равнины меандрируют и многорукавность для них не характерна, этот подход представляется содержательным и полезным.

Когда излучина достигнет критической кривизны, происходит либо спрямление русла между ее концами (так называемый прорыв шейки меандра), либо ее стабилизация, которая выражается в том, что излучина в дальнейшем слабо изменяет свою форму и может смещаться только вниз по течению. Стабилизация возникает, когда берега реки плохо подвержены размыву: сложены монолитными скальными или плотными глинистыми породами (Чалов, 1979; Чернов, 1983), или рыхлыми, но промерзшими породами (Матвеев, Сидорчук, 1992), или же сложены рыхлыми породами, но закреплены растительностью (Лесовская, 1970; Джуха, Чалов, 1985). Также возможность спрямления речного русла в основании излучины зависит от характеристик самой реки: если период паводка длится на ней недолго, а водность в период межени мала, то энергии воды часто бывает недостаточно для размыва шейки меандра, и процесс спрямления занимает десятилетия (Чалов, 1979). Поэтому нередко стабилизация излучин регистрируется у русел малых рек в лесном поясе, особенно в северной тайге.

Необходимо отметить, что все описанные геоморфологические процессы (связанные с боковой эрозией и аккумулятивные) ярко выражены только у рек достаточно высокой водности, транспортирующих много аллювия. Только при этом условии формируются развитые поймы, характеризующиеся ложбинно-гривистым флювиальным рельефом и наличием сегментов или островов. Неоднократно отмечалось, что у начальных звеньев равнинной гидрографической сети – самых малых рек или верхних отрезков течения крупных рек – русла почти не меандрируют, а поймы бывают неразвитые (узкие, без гривистого флювиального рельефа или только с невысоким прирусловым валом) (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Миркин, 1974) и почти не подвергаются переформированиям планового строения.

Другой аспект эрозионной деятельности русла – это глубинная эрозия, или так называемое врезание, в ходе которого уровень его дна постепенно понижается. При выраженном врезании реки пойма приобретает ступенчатое строение. Различные ее сегменты или острова имеют неодинаковую высоту, поскольку поверхность вновь формируемой поймы не может "догнать" по высоте уцелевшие от боковой эрозии пойменные участки, сформированные намного раньше, когда дно русла располагалось выше.

В геоботанических исследованиях это явление отмечено уже давно, и самые высокие и старые участки поймы получали у геоботаников особые названия, например, "надпойма" (Самбук, 1930), или "луговая терраса поймы" (Марков, Фирсова, 1955), или "высокая пойма" и "вторая ступень центральной поймы (старая центральная пойма)" (Миркин, 1974). По отношению к остальным (более низким) участкам при этом применялось традиционное название "пойма" или же дополнительно уточнялись характеристики их высотных отметок и давности происхождения (например, давалось название "первая ступень центральной поймы (молодая центральная пойма)" (Миркин, 1974)). Для геоморфологов более традиционны названия "молодая пойма" и "старая пойма" (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Чернов, 1983), причем при их практическом применении часто подразумевается, что высотные

отметки положительных форм рельефа в молодой пойме меньше, чем в старой (см. раздел 9.1.4).

Формы флювиального рельефа в переработанной пойме меандрирующих рек имеют меньшие размеры в плане и меньшие высотные отметки, чем в унаследованной пойме, что объясняют не только более высокой водностью и транспортирующей способностью потока в прошлом, но и врезанием реки (Попов, 1968; Белоусова, 1997).

Большинство рек Русской равнины охарактеризованы геоморфологами как врезающиеся*; только в отдельных случаях в речных долинах по естественным причинам преобладает аккумуляция и повышается уровень дна русла и поверхность поймы (Ламакин, 1948; Шанцер, 1951; Обедиентова, 1985). Важно, что природная скорость врезания у равнинных рек, даже наиболее крупных, измеряется величинами порядка десятых долей миллиметра или нескольких миллиметров в год (Воскресенский, 1975). Есть указания, что в стабилизированных излучинах скорость врезания русла из-за ослабления боковой эрозии несколько больше, чем в излучинах, активно смещающихся вбок, но в публикациях не приводятся количественные характеристики скорости врезания в этом случае (Лесовская, 1970; Джуха, Чалов, 1985).

Врезание приводит к формированию территорий, совершенно не подвергающихся затоплению независимо от интенсивности паводков, – речных террас (возле бортов долины) и псевдоостанцов (со всех сторон окруженных более молодыми участками поймы) (Шанцер, 1951; Маккавеев, 1955; Чалов, 1979). Вероятно, на малых и многих средних равнинных реках на это требуются промежутки времени геологического масштаба, тогда как на крупных реках существенное для живого покрова изменение поемности достигается уже в промежутки исторического масштаба – порядка 1000 лет.

В течение XX века накоплены данные о том, что врезание на отдельных участках крупных и средних рек значительно ускоряется – до нескольких сантиметров в год – под влиянием некоторых хозяйственных мероприятий. Это наблюдается ниже плотин водохранилищ, ниже мест проведения дноуглубительных работ и добычи из русла песка и щебня. При этом большая часть продуктов глубинной эрозии вновь аккумулируется в русле ниже по течению. Если вмешательство в деятельность реки охватывает относительно короткий промежуток времени (при углублении русла или добыче стройматериалов), то развившееся в связи с этим врезание затухает в течение нескольких десятилетий. Если же вмешательство регулярно (ежегодные спуски больших объемов воды из водохранилищ), то режим быстрого врезания и одновременной аккумуляции продуктов эрозии ниже по течению поддерживается длительное время (Беркович и др., 1999). Интересно, что сходное влияние на русловые процессы малых рек (локальное ускорение врезания в течение некоторого времени) в слабо нарушенных ландашфтах оказывает жизнедеятельность бобров, сооружающих и поддерживающих системы плотин (Синицын, Русанов, 1990).

Врезание русел малых рек может ускоряться после мелиорации их пойм в результате частичного спрямления русел (улучшения их гидравлических

---

* Имеются в виду условия, когда в бассейне реки сохранена естественная растительность и в русло не поступает грунт, смытый с водоразделов и террас в ходе эрозии почвы.

характеристик) и/или увеличения объема речного стока в первые годы после осушения. К сожалению, скорость глубинной эрозии в такой ситуации пока не охарактеризована количественно. Через несколько лет после проведения мелиорации – после частичного израсходования (так называемой сработки) многолетнего запаса подземных вод – сток реки понижается примерно до прежней величины и врезание ослабляется. При этом часто развивается противоположный процесс: в результате широко распространяющегося обрушения незадернованных берегов мелиоративных каналов в деятельности русла начинает преобладать аккумуляция, и оно постепенно заиливается (Чалов, Чернов, 1994).

Аккумуляция и эрозия как факторы гологенетических сукцессий пойменной растительности

В ранних исследованиях пойм преобладала точка зрения, что основная тенденция преобразования пойменного ландшафта заключается в постепенном выходе суши из-под влияния затоплений в результате накопления на ней толщи аллювия и врезания реки (Дмитриев, 1904; Крашенинников, 1922; Шенников, 1941). Влияние боковой эрозии упоминалось в ряде работ как один из факторов, "усложняющих" эту основную тенденцию (Крашенинников, 1922; Шингарева-Попова, 1935; Матвеева, 1963). Б.М. Миркин (1974), обобщив данные отечественных и зарубежных исследователей, уточнил эти представления: начальный этап развития пойменной суши в зонах прирусловой аккумуляции характеризуется быстрым повышением ее высотных отметок и постепенным ослаблением на ней режима поемности. Этот гологенетический механизм регулирует ранние стадии сукцессии наземной растительности пойм. На более поздних этапах развития пойменной суши аккумуляция ослабляется, режим поемности суши стабилизируется, и сукцессию наземной растительности начинают регулировать сингенетические и эндоэкогенетические механизмы. Существенная роль боковой эрозии русла как регулятора сукцессий пойменной растительности описана в отечественной литературе только геоботаниками, работавшими в Средней Азии, где этот фактор проявляется чрезвычайно мощно (Сагитов, 1968).

Основываясь на приведенных выше данных, можно охарактеризовать вклад геоморфологических процессов в гологенетические сукцессии пойменной растительности следующим образом. Тенденция постепенного уменьшения поемности суши действительно проявляется в развитии пойм врезающихся рек. Но скорость врезания равнинной реки в условиях незарегулированного стока обычно так мала (см. табл. 9.2), что существенные изменения поемности под его влиянием могут произойти только за длительное время, равное жизни многих поколений лесообразователей. Особенно это касается малых и средних рек, которых в любом бассейне больше, чем крупных.

Аллювий накапливается на поверхности молодых прирусловых участков поймы со скоростью, как минимум на порядок большей, чем врезание, а на очень крупных реках – иногда и более (см. табл. 9.2). Но такие участки в пойме локальны, а высокая скорость аккумуляции поддерживается на них относительно недолго – пока русло не "отодвинется". Продолжительность этого времени сопоставима с длительностью жизни одного поколения лесообразователей. После этого высота участков поймы долгое время регулиру-

ется только медленным врезанием реки, поэтому ее изменения очень слабо влияют на режим поемности. Это не означает, что он остается совершенно неизменным: его регулируют флюктуации и долговременные изменения речного стока. Эти явления, в принципе, оказывают влияние и на интенсивность эрозионно-аккумулятивной деятельности реки, но последствия их "вмешательства" в геоморфологическое развитие поймы пока еще трудно прогнозировать с достаточной точностью.

Боковые и продольные смещения русел равнинных рек обычно происходят на 2–3 порядка быстрее, чем вертикальные (см. табл. 9.2). Поэтому в окрестностях русла разрушение многих участков поймы или изменение их конфигурации и взаимного расположения происходит быстрее, чем их выход из-под влияния затоплений, и это отражается на динамике отдельно взятых сообществ и всей пойменной растительности самым непосредственным образом. В то же время многие старые участки поймы, удаленные от русла, не затрагиваются боковой эрозией из-за ограниченной амплитуды меандрирования. Они в течение жизни одного-нескольких поколений лесообразователей остаются как бы "законсервированными": на их режим поемности и на ход сукцессий практически не оказывают влияния ни глубинная эрозия, ни боковая эрозия, ни аккумуляция.

Вместе с тем в настоящее время сток многих рек зарегулирован, а в их бассейнах распространена эрозия почв из-за уничтожения многолетней растительности и регулярной вспашки. Эти явления часто усиливают геоморфологические процессы, ведущие к сокращению поемности суши. Поэтому в современной ситуации такой гологенетический механизм сукцессий может приобретать вполне практическое значение, а результаты этих сукцессий могут поддаваться относительно краткосрочному прогнозу.

9.1.3. Влияние гидрологического режима на пойменную растительность

Степень влияния затопления на пойменную растительность и животный мир в большой степени зависит от его продолжительности. Собственно, по своему физическому смыслу поемность как экологический фактор – это и есть продолжительность затопления, и ее градации количественно характеризуют числом дней (Еленевский, 1936; Раменский, 1938; Шенников, 1941). Например, Л.Г. Раменский (1938) выделял классы луговой растительности по поемности: краткопоемные луга – затапливаемые не каждый год и не более чем на 10–15 дней, средне- и долгопоемные луга – ежегодно затапливаемые на срок от 15 до 40 дней, особо долгопоемные луга – ежегодно затапливаемые на более продолжительный срок. Предлагались и другие классификации режимов поемности (Шраг, 1954), похожие по количественным характеристикам (табл. 9.3).

Кроме того, состояние наземной растительности пойм в результате паводков определяется не только продолжительностью затопления, но и соотношением его календарных сроков со сроками периода вегетации, а также проточностью и температурой воды (Бяллович, 1957; Белькевич, 1960). Роль гидрологического режима пойм в функциональной организации растительности надо анализировать с учетом этих обстоятельств.

Таблица 9.3

Классификации режимов поемности, используемые в отечественных исследованиях

Автор классификации	Градация поемности			
	краткая	средняя	долгая	особо долгая
Раменский (1938)	Не более 10–15 дн., не ежегодно	15–40 дн.	15–40 дн.	Более 40 дн.
Шраг (1954)	Менее 7 дн.	7–15 дн.	16–30 дн.	Более 30 дн.

При среднемноголетней стабильности гидрологического режима поемность определяет общий характер распределения растительности по территории поймы и ее относительно кратковременную флюктуационную динамику (разногодичную или занимающую не более одного-двух десятилетий). Фактором долговременной сукцессионной динамики растительности поемность становится при необратимых изменениях среднемноголетнего гидрологического режима. В природе они обычно происходят постепенно и выявляются как тренды на вековых промежутках времени. Под влиянием антропогенного вмешательства такие изменения могут возникнуть за несколько лет, а залогом их необратимости в долговременной перспективе являются в этом случае постоянные искусственные меры по поддержанию измененного режима.

Компоненты естественного гидрологического режима и их влияние на растительность

Периодическое затопление пойм связано с неравномерным распределением во времени речного стока, который на территории Русской равнины формируется из стекающих по поверхности суши дождевых и талых снеговых вод, а также из вод, перешедших из поверхностного стока в подземный.

В большинстве бассейнов Русской равнины около 50% объема годового речного стока приходится на долю весеннего стока, который формируется, главным образом, из поверхностных талых вод (далее в этом разделе в качестве источника данных используют материалы Львовича (1971), если не указан какой-либо иной). Так как обычно русла рек не могут вместить все поступающие в них весной талые воды, то именно весенние паводки происходят на реках наиболее регулярно. Продолжительность и сроки весеннего затопления поймы зависят от среднемноголетних значений различных климатических факторов и от местных особенностей каждой реки с ее поймой и всей водосборной площадью.

К климатически обусловленным факторам относятся:

- количество снега, выпадающего в бассейне;
- продолжительность периода снеготаяния;
- скорость оттаивания почвы (влияет на интенсивность просачивания талых вод в грунт);
- количество осадков, выпадающих весной;
- величины инсоляции и интенсивности испарения в период снеготаяния.

К местным особенностям относятся:

• водность реки;

• ширина и глубина ее русла (влияют на пропускную способность);

• общая площадь ее бассейна;

• число ее притоков всех порядков;

• характер грунта на водоразделах и в поймах притоков (влияет на интенсивность просачивания талых вод);

• рельеф поймы и ее ширина (влияют на пропускную способность);

• общий уклон дна речной долины;

• наличие подпора для стекающей воды в устье реки;

• доля безлесной площади в бассейне (влияет на продолжительность периода снеготаяния).

Очевидно, что при таком большом числе влияющих факторов режим затопления будет в каждой пойме своеобразен, но все же установлены и некоторые общие, в том числе климатически обусловленные, закономерности хода весенних паводков во времени. Так, на малых реках весенние паводки обычно кратковременны. В лесостепи, в степи и в полупустыне это обусловлено тем, что большая часть снега лежит на безлесной территории, снеготаяние происходит очень быстро, а сток осуществляется преимущественно по поверхности и тоже быстро. В лесном поясе на водосборах малых рек, если только там не уничтожена лесная растительность, талые воды большей частью переходят в подземный сток и подтапливают пойму, но поверхностное затопление длится недолго. На малых реках центра Русской равнины весенний паводок продолжается от 20 до 60 дней, но следует иметь в виду, что продолжительность затопления положительных форм рельефа поймы обычно в несколько раз короче продолжительности паводка, определяемой гидропостами по уровням воды в реке (Чернов, 1983). Таким образом, в поймах малых рек большая часть территории характеризуется краткой или средней поемностью, и часто ее затопление оканчивается еще до начала вегетации древесной растительности.

На средних реках, собирающих большее количество воды, невысокие положительные формы рельефа в поймах затапливаются на несколько недель, и сроки их затопления могут частично совпадать со сроками вегетации древесной растительности. На крупных реках, особенно в их нижнем течении, при естественном режиме речного стока поймы подвергаются затоплению на 1–3 месяца, долгопоемными могут быть даже гривы, а углубления мезорельефа характеризуются очень долгой поемностью. По срокам (в конце весны–первой половине лета) длительное затопление грив в поймах крупных рек частично совпадает с вегетационным периодом. В бассейнах Днепра, Дона, Волги это связано с тем, что верховья крупной реки расположены севернее, чем низовья, поэтому до низовьев поздно доходят воды, образовавшиеся в верховьях при снеготаянии. В целом же долгая и особо долгая поемность, обычная в поймах крупных рек, обусловлена очень большим объемом воды, собирающейся в такой пойме со всей огромной территории бассейна. Можно добавить к этому, что характеристики стока талых вод могут зависеть на Русской равнине не только от широтных (зонально обусловленных) особенностей климата, но и от долготных, то есть обусловленных степенью его континентальности. Например, на западе Русской равнины (в Прибалтике, Предкарпатье) зимой часто бывают оттепели и зимние павод-

ки, поэтому внутригодовой режим стока более выровнен, и затопление пойм весной выражено менее резко.

Выпадение дождевых осадков летом и осенью также вызывает речные паводки, причем они могут сильнее влиять на растительность пойм, чем весенние, потому что происходят уже во время вегетационного периода. На западе Русской равнины (например, в бассейнах Западной Двины, верхнего Днепра), дождевой компонент питания рек обеспечивает до 15–20% их годового стока, поэтому растягивается весеннее затопление и часто случаются паводки летом. Также часты летние паводки в бассейнах рек Печора и Северная Двина, а осенние паводки происходят там столь же регулярно, что и весенние. На востоке Русской равнины (в бассейнах средней Волги и Камы) влияние дождевых вод слабее, но все же летние и осенние паводки – явление частое, особенно на малых реках. В степях и полупустынях дождевой компонент стока практически не выражен, потому что дождевых осадков выпадает мало и они интенсивно испаряются. Поэтому летом многие малые степные реки в бассейнах среднего Днепра, среднего и нижнего Дона, средней и нижней Волги вообще пересыхают.

Продолжительность затопления поймы сильно зависит от условий дренажа, а не только от сроков паводка. Бессточные углубления пойменного рельефа освобождаются от затопления позже, чем соседние повышенные участки. Кроме того, к пониженным элементам рельефа в поймах часто бывают приурочены почвы тяжелого механического состава, затрудняющие просачивание воды. Л.Г. Раменский (1938) предложил называть долгую поемность в понижениях “остаточной”. Вследствие остаточной поемности многие понижения не успевают полностью освободиться от воды в межень и заняты старичными озерами или болотами, а на повышениях рядом развита более мезофильная или даже ксерофильная растительность (Еленевский, 1936; Раменский, 1938; Шанцер, 1951). Режим поемности отчасти может быть обусловлен и климатически. Так, в поймах рек северной тайги и тундры почва оттаивает поздно, поэтому во время весенних паводков вода просачивается в почву еще медленнее, чем в поймах на юге. Вследствие этого в поймах на севере Русской равнины нередко затопление продолжается дольше и заболоченные территории распространены шире.

Подземное питание рек в разных речных бассейнах Русской равнины создается всего из 1–5% вод, поступающих с осадками. В формировании паводков роль этих вод незначительна. Однако в общем объеме стока в бассейнах Русской равнины доля вод подземного стока составляет от 15 до 40%. Собравшись с большой площади бассейна, эти подземные воды скапливаются в пойме и подтапливают ее, в том числе и после окончания паводка, что является очень важным компонентом гидрологического режима. Особенно сильно подтопление проявляется на участках с небольшими высотными отметками. Многие из этих участков в поймах заболочены и покрыты гигрофильной растительностью, даже если в меженный период они успевают освободиться от поверхностного затопления. Регулярные весенние паводки и выпадение дождей летом пополняют многолетний запас подземных вод в пойме и поддерживают их высокий уровень в углублениях пойменного рельефа. Благодаря наличию многолетнего запаса пойменная растительность в степях и полупустынях менее

ксерофильна, чем на водоразделах. Основной вклад в многолетний запас в субаридных и аридных областях Русской равнины (в Северном Причерноморье и Северном Прикаспии) вносят весенние паводки, поскольку летние дождевые воды, просочившиеся в почву, впоследствии почти полностью испаряются с водосборов.

Разногодичные флюктуации речного стока влекут за собой флюктуации всей пойменной растительности, в том числе и наземной. Отмечено, что во многих экотопах поймы травяной покров включает виды с самым разным отношением к увлажнению, причем активность жизнедеятельности трав (проективное покрытие, биомасса, цветение и т.д.) флюктуирует в зависимости от их реакции на гидрологическую обстановку текущего года. В маловодные годы, из-за летнего снижения уровня подземных вод в старичных водоемах, болотах или заболоченностях (термин А.А. Ниценко, 1967), отмирают или переходят в покоящееся состояние особи гидрофильных видов и в то же время активно вегетируют гигрофильные виды. В многоводные годы в пойменных понижениях усиленно разрастаются гидрофильные виды, а участие гигрофильных видов в растительном покрове резко снижается. Одновременно в многоводные годы испытывают угнетение от длительного затопления и/или высокого стояния подземных вод мезофильные виды, произрастающие на среднепоемных и даже на краткопоемных гривах, а гигрофильные виды в тех же местообитаниях активизируются (Шенников, 1941; Максимов, 1974; Работнов, 1984).

Помимо регулярных разногодичных флюктуаций под влиянием гидрологического режима (в ходе которых популяции тех или иных видов растений не исчезают совсем из пойменных экотопов, а только меняют свое проективное покрытие и/или численность), в отдельные экстремальные по водности годы растительный покров локально может подвергаться полному уничтожению. Например, в лесах, расположенных в дренированных понижениях или на невысоких гривах, в годы наиболее сильных и длительных паводков массово происходят усыхание деревьев и ветровалы (Белькевич, 1960; Шульга, Семенихина, 1983). Описано, что такие явления инициируют в этих экотопах восстановительные сукцессии на освобожденном от конкурентов субстрате (Hupp, 1986; Duncan, 1993; Bendix, 1999). Поэтому периодические нарушения растительности поймы во время паводков благоприятствуют обитанию в ней пионерных видов растений с коротким онтогенезом, которые успевают использовать промежуток времени между нарушениями для осуществления оборота поколений.

Вместе с тем, мозаичное распределение по пойме экотопов с различным гидрологическим режимом иногда может препятствовать уничтожению растительности. Так, затопленные или подтопленные участки поймы ограничивают распространение пожаров по ее территории. Поэтому в поймах средних и малых рек могут сохраниться фрагменты малонарушенной растительности, включающей виды, уже уничтоженные пожарами на более освоенных внепойменных территориях. Вообще, наличие в пойме многочисленных переувлажненных экотопов сложной конфигурации важно для растительности (и для других компонентов биогеоценотического покрова) тем, что ограничивает доступ человека во многие участки поймы и масштабы его хозяйственной деятельности там.

Последствия антропогенных и природных изменений среднемноголетнего гидрологического режима

Неравномерность речного стока создает множество помех для хозяйственной деятельности человека, поэтому уже давно предпринимаются попытки понижать ее путем строительства водохранилищ. На Русской равнине в настоящее время регулируется сток многих крупных и средних рек. Те последствия, которые возникают от этого в гидрологическом режиме пойм, наиболее ярко демонстрирует Волжская система. На самой Волге первое водохранилище было создано еще в XVIII веке, а во второй половине XX века в Волжской системе крупных водохранилищ стало 10, Наблюдения за стоком Волги в Ярославле показали, что после строительства Рыбинского водохранилища доля весеннего стока в общем годовом стоке понизилась в два раза (с 61 до 30%), доля осеннего стока, наоборот, возросла в 1,5 раза (с 18 до 27%), а доля зимнего стока возросла почти в 3 раза (с 10 до 28%), доля же летнего стока возросла незначительно (с 11 до 15%). В связи с такими изменениями режима стока весеннее половодье на Волге реально проявляется сейчас только после впадения в нее нерегулируемой Оки, а в Ярославском Поволжье пойма затапливается незначительно (Давыдов, 1955; цит. по: Львович, 1971).

На поддержание сходного режима стока направлены регулирующие мероприятия и на других водохранилищах Волжской системы. В результате сроки весеннего затопления Волго-Ахтубинской поймы сократились вдвое (до строительства водохранилищ продолжительность весеннего половодья могла составлять 3 месяца, а в понижениях и более), пойменные почвы слабо промачиваются весной, поэтому летом быстрее теряют влагу при испарении. После многолетнего воздействия такого гидрологического режима в Волго-Ахтубинской пойме отмечена общая ксерофитизация растительности (Брылев, 1976; Шульга, 1986; Невидомов, 1994). В пойме нижнего Дона установлено, что лимитировать приживание семенного подроста пионерных древесных видов ив и тополей может высыхание почвы в период от окончания затопления поймы до наступления обсеменения (Белькевич, 1960). Поэтому в субаридных регионах Русской равнины (низовьях Дона, Волги, Днепра), где тополь черный и ива белая относятся к числу основных лесообразователей, регулирование речного стока, изменяющее интенсивность и сроки окончания паводков, может неблагоприятно отражаться на самоподдержании пойменных лесов.

Другой хорошо известный антропогенный фактор изменения гидрологического режима пойм – осушительная мелиорация. Она переводит воды подземного стока в поверхностный сток, приводит к частичному расходованию (сработке) их многолетнего запаса и уменьшает подтопление суши, а также способствует ускорению поверхностного стока и сокращению сроков ежегодного затопления (Булавко, 1961). Все эти события тоже влекут за собой мезофитизацию или ксерофитизацию растительности.

Кроме того, известно о существовании природных колебаний водности рек. Они неоднократно происходили на протяжении всей геологической истории речных долин, в том числе и в голоцене (Чалов, 1996), когда формировались современные поймы (Шанцер, 1951; Воскресенский, 1975). Они различны по своей интенсивности и периодичности. Описаны два типа флю-

ктуаций водности, имеющих период 10–25 лет и 90–110 лет и относительно небольшую амплитуду, и два типа долговременных колебаний с большой амплитудой, период которых составляет 1800–2000 лет и около 40 000 лет (Шерстобитова, 1999). Основной причиной природных изменений водности рек принято считать изменение климата (Чалов, 1979; Шерстобитова, 1999) и, таким образом, закономерности этих процессов в настоящее время изучены слабо, по очевидным причинам. Как уже говорилось, величина водности существенно влияет и на продолжительность затопления пойм, и на их геоморфологическое развитие. Поэтому точность прогнозирования (реконструкции) хода сукцессий в поймах всегда ограничена рамками того времени, в течение которого водность рек можно считать более-менее постоянной (в пределах амплитуды флюктуаций), а эти рамки часто довольно неопределенны.

9.1.4. Структура пойменного ландшафта

Классификация участков какого-либо размера в соответствии со сходством/различием свойственных им режимов экологических факторов, то есть классификация экотопов (местообитаний биоты), является одним из основных методов анализа при геоботанических исследованиях. Часто в ходе такого анализа оказывается, что исследователь может поразному провести границы между выделяемыми и анализируемыми им территориальными подразделениями, в зависимости от того, на каком экологическом факторе он сосредоточивает свое внимание. В то же время необходимость синтезировать данные об отдельных экологических факторах, полученные специалистами разных дисциплин, побуждает выработать некоторое универсальное подразделение территории по признакам комплексного экологического режима, представляющего собой сочетание сразу нескольких (многих) влияющих на эту территорию факторов. Такая задача решается ландшафтоведами. При ее решении учитывается, что интенсивность и режим каждого фактора различны на участках разной площади, в связи с чем подразделения исследуемой территории связаны иерархически: их можно подразделять на еще более мелкие части, нередко отличающиеся и друг от друга, и от вмещающего их более крупного участка деталями своего экологического режима (ролью в нем тех или иных экологических факторов).

Большинство исследователей считает, что подразделять пойму на территориальные единицы надо по признаку строения мезорельефа, так как этот фактор играет организующую роль для всех остальных природных процессов (Роднянская, 1960; Миркин, 1970; Любушкина и др., 1973; Аветов, Балабко, 1994). Это согласуется и с обычной практикой ландшафтных исследований, когда одним из основных диагностических признаков для выделения низших единиц территориальной иерархии (фаций и урочищ) служит положение участков в мезорельефе, хотя считается обязательным дополнительно описать и другие признаки, в первую очередь – почвы и растительный покров (Видина, 1970).

Особенности иерархической системы ландшафтных подразделений в пойме

В отечественных ландшафтных исследованиях территориальное подразделение самого низкого ранга, внутренне однородное в отношении всех своих географических компонентов (рельефа, литологической основы, климата, гидрологического режима, почвенного покрова и биоты), называется *фацией* (Солнцев, 1949; Наливкин, 1955; Полынов, 1956; Исаченко, 1965). Обычно исследователи-ландшафтоведы со ссылкой на В.Н. Сукачева (1949)* принимают, что фация соотвествует биогеоценозу или фитоценозу (Исаченко, 1965). Категории территориальных подразделений более высоких рангов могут быть основными или дополнительными, так как варианты пространственных сочетаний фаций друг с другом разнообразны, что усложняет их классификацию. Основная категория следующего после фации ранга в иерархии называется *урочищем*, а промежуточные между фацией и урочищем дополнительные категории получили названия *подурочищ* и *звеньев*. Установившаяся в ландшафтоведении точка зрения определяет, что элементарные выпуклые или вогнутые формы мезорельефа можно считать урочищами, а элементы этих форм мезорельефа (такие как склон, верхушка и т. п.) – фациями (Исаченко, 1965; Видина, 1970). Основная категория более высокого ранга, чем урочище, – это собственно *ландшафт*. Классическое определение ландшафта подразумевает такие важные диагностические признаки, как приуроченность к одной климатической зоне и к одной крупной геологической структуре (Исаченко, 1965). Между урочищем и ландшафтом исследователям также часто приходится выделять дополнительные категории – *сложное урочище* и *местность* (тип местности) (Исаченко, 1965; Видина, 1970).

Формальному применению описанных выше диагностических признаков при разработке системы территориального членения пойменного ландшафта ничто не мешает. Но анализируя результаты такого формального подхода – опубликованные описания ландшафтов различных пойм, – приходится отмечать в них ряд существенных недостатков. Прежде всего, эти описания довольно трудно сопоставимы друг с другом, то есть представляют собой большой и слабо систематизированный набор "частных случаев". Можно проиллюстрировать это на примере ряда публикаций.

В поймах крупных рек нередко описывают в ранге урочищ самостоятельные формы рельефа – гривы и понижения, в соответствии с исходным определением. Например, в пойме средней Оби Э.Е. Роднянская (1960) назвала урочищами гривы шириной 200–600 м и длиной в несколь-

---

* В действительности в цитируемой работе В.Н. Сукачев высказывает мнение, что фация в понимании Н.А. Солнцева (1949) – это типологическое понятие, которое соответствует не конкретному участку территории с конкретным биогеоценозом, а целому типу биогеоценозов. При этом он развивает мысль, что в физическом смысле фация представляет собой как бы сумму однотипных биогеоценозов, входящих в состав некоторого ландшафта (эти биогеоценозы могут быть в нем территориально разобщены и, несмотря на свою однотипность, могут отличаться друг от друга мелкими деталями). Это очень похоже на типологический подход к описанию ландшафта, который развивал впоследствии Ф.Н. Мильков (1970).

ко километров. На них сочетались растительные сообщества, различия которых были обусловлены не только положением на гриве (на верхушке или на склоне), но и антропогенными нарушениями растительности (сенокошением, рубками леса). Более крупные участки территории, вмещавшие по несколько подобных больших грив и понижений, исследовательница назвала *комплексами урочищ* (введенная ею дополнительная категория).

Однако даже на крупных реках, по-видимому, такие гривы и понижения свойственны только территории унаследованной поймы. Например, М.И. Позднеева (1963) при обследовании поймы Оки описала в ранге урочища "бугристо-мелкогривистую прирусловую зону", имеющую в среднем ширину не более 50 м, и не стала выделять в качестве урочищ отдельные формы рельефа в этой зоне. Вместе с тем, при описании центральной зоны поймы она придала ранг урочища каждой гриве, хотя ширина этих грив составляла там, по ее наблюдениям, не более 20–30 м. Такое решение было принято ею на основании того, что среди древесной или кустарниковой растительности на гривах центральной поймы были небольшие поляны, то есть формально растительный покров грив следовало рассматривать как совокупность фаций. Сходные наблюдения относительно резких различий размеров грив в центральной и прирусловой зонах поймы были сделаны и В.Е. Тимофеевым (1971) на средней Волге.

Пойму небольшой реки в ландшафтных исследованиях часто рассматривают целиком как одно урочище, так же как балку или овраг (Исаченко, 1965). Из описаний подобных урочищ, приводимых исследователями (например, "мелководнистые со сложным микрорельефом", "пологоволнистые" – Видина, 1973; Любушкина и др., 1973), видно, что речь идет именно о гривистых поймах рек, а не о слабо выраженных поймах ручьев. Но в этих поймах гривы имеют такие малые высоты и размеры, что классифицируются уже как формы микрорельефа. Вместе с тем, в некоторых ландшафтных исследованиях урочищами названы не только подобные поймы целиком, но и отдельно взятые отмели или крупные ложбины в составе других таких же пойм малых рек (Видина, 1973).

Встречается и другой подход, когда пойма небольшой реки повышается в ранге и рассматривается как *мозаика урочищ* (Мамай, 1973). Но все равно оказывается достаточно трудно формализовать процедуру их разграничения в этой мозаике. Так, в цитируемой работе ранг урочищ получили: 1) комбинации небольших форм рельефа в прирусловой зоне (пример названия урочища: "мелкобугристые прирусловые поймы среднего уровня со слаборазвитыми почвами"), 2) самостоятельные крупные формы рельефа (гривы, старицы, "выровненные залуженные межгривные поверхности", а также, наряду с ними, внутрипойменные останцы, которые были в 1,5–2,0 раза длиннее и в 4–5 раз шире грив-урочищ).

Очевидно, что такое разнообразие полевых наблюдений и отсутствие однозначности в классификационных ландшафтных построениях связаны с особенностями геоморфологии и гидрологии пойм, обсуждавшимися в разделах 9.1.2. и 9.1.3: размеры форм флювиального рельефа зависят от водности русла, а она претерпевает изменения в геологическом мас-

штабе времени. Поэтому на разных стадиях формирования одной и той же поймы русло может создавать в флювиальном рельефе то мезоформы, то микроформы.

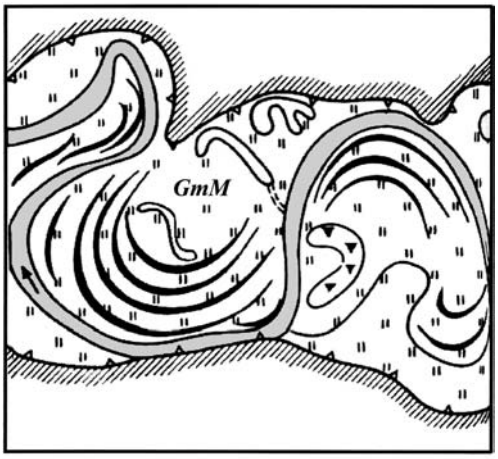
Можно в дополнение к этому заметить, что нередко в поймах исследователи сталкиваются и с другой сложностью: формы пойменного рельефа могут иметь небольшую амплитуду перепада высотных отметок (не более 1 м), соответствующую критериям диагностики микрорельефа, но очень большие размеры в плане (от нескольких десятков до нескольких сотен метров). При описании ландшафта с таким строением многие исследователи интуитивно отступают от формальных диагностических критериев и относят эти невысокие формы к мезорельефу*, особенно если на них явственно развита система грив и межгривных понижений с еще меньшими перепадами относительных высотных отметок.

Другой недостаток традиционной системы членения ландшафта в исследованиях пойм, более важный, чем несопоставимость описаний, – недостаточное внимание к динамическим процессам. По принципу простого разграничивания форм рельефа можно подразделять внепойменную равнинную территорию, так как в большинстве случаев ее рельеф более стабилен во времени, чем остальные компоненты ландшафта. И поэтому можно дать удовлетворительные прогнозы ландшафтных изменений внепойменной территории, основываясь на информации о динамике этих остальных компонентов (например, вод, климата, растительности), без учета динамики высотных отметок и размеров разных участков. В пойме же многие формы рельефа не менее динамичны, чем другие компоненты ландшафта. Поэтому удовлетворительный прогноз динамики ландшафта в целом или его частей возможен только при условии, что в процедуре членения учтены перспективы изменений контуров и рельефа суши, обусловленные эрозионно-аккумулятивной деятельностью реки. Закономерности ее довольно хорошо известны (см. раздел 9.1.2), и на их основе для пойм предложена оригинальная система ландшафтных подразделений, адекватно отражающая динамичность территории.

Первые шаги в создании такой системы предпринял Р.А. Еленевский (1936), впоследствии она была дополнена И.В. Поповым (1968) и затем получила широкое признание у геоморфологов и гидрологов, а также у ряда геоботаников, почвоведов и ландшафтоведов, специализирующихся на исследовании пойм. В основе ее лежит подразделение территории поймы

---

* В специальной литературе делались попытки уточнить методику диагностики микро- и мезоуровня строения рельефа. Так, в 4-м томе руководства "Полевая геоботаника" (Грибова, Исаченко, 1972) диагностические критерии описаны следующим образом: формы микрорельефа характеризуются амплитудой перепада высотных отметок не более 1 м и занимаемой площадью не более нескольких десятков квадратных метров, а формы мезорельефа – амплитудой высотных отметок от одного до нескольких десятков метров и протяженностью в поперечнике от нескольких десятков до нескольких сотен метров. (Здесь авторами руководства допущено небольшое формальное несоответствие диагностических критериев – в одном случае используется площадь, в другом – линейные размеры, но на практике оно не вносит путаницы, так как одну величину легко пересчитать в другую.) Правда, эти критерии так и не дают возможности однозначно решить вопрос о том, к какому уровню отнести "промежуточные" формы пойменного рельефа, описанные выше.



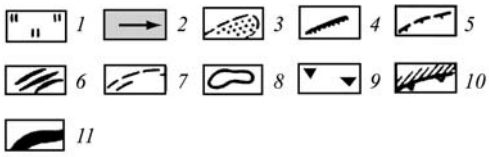


Рис. 9.8. Гомогенный массив с сильно изогнутыми гривами в сегментно-гривистой пойме Иртыша (Чернов, 1983, с изменениями).

Условные обозначения: *1* – пойма; *2* – русло и направление течения в нем; *3* – побочни перекатов; *4* – надводные в межень подвалья (крутые ненамываемые склоны) перекатов; *5* – уступы на пойме, ограничивающие гряды (бывшие яры); *6* – пойменные гривы; *7* – пересыхающие протоки; *8* – старичные озера; *9* – заболоченная старица; *10* – уступ надпойменной террасы; *11* – размываемый берег. ***GmM*** – гомогенный массив.

на обособленные целостные участки – *пойменные массивы* (массив – это совокупность грив и межгривных понижений). От остальной территории поймы пойменный массив отграничен либо отрицательными формами рельефа (руслом, протоками, старицами), либо швами причленения (к бровке террасы, к участку более высокой пойменной ступени) (см. рис. 9.4). Рельеф массива чаще всего неоднороден; неоднородны внутри массива и другие компоненты ландшафта, подчиненные рельефу. Тем не менее, массиву свойственна целостность, обусловленная не только морфологически, но и функционально: все его участки, имеющие одинаковые высотные отметки и условия свободного поверхностного стока, затапливаются и освобождаются от затопления одновременно, тогда как в соседних массивах на участках с такими же высотными отметками режим поемности может быть другим (Еленевский, 1936; Попов, 1968; Петров, 1979; Чернов, 1983).

Пойменный массив может соответствовать одному пойменному сегменту или осередку, то есть одному этапу горизонтальных перемещений русла, и тогда он называется *простым*, или *гомогенным*. Гомогенность массива можно установить по плановой ориентации грив и понижений в нем, по отсутствию резких различий между размерами соседних форм рельефа (рис. 9.8, см. рис. 9.4), по деталям литологического состава различных фаций аллювия. Если в составе массива можно, используя эти методы, выявить несколько сегментов, он называется *сложным,* или *гетерогенным* (Петров, 1979; Чернов, 1983), рис. 9.9. Таким образом, фактически классификация пойменных массивов по этому критерию позволяет охарактеризовать их прошлую и современную геоморфологическую динамику, несмотря на то, что для диагностики используются не прямые наблюдения за ней, а морфологические признаки. Другие приемы, позволяющие учесть геоморфологическую динамику пойменного ландшафта в процедуре его членения, описаны ниже.

В поймах малых рек понятие “пойменный массив” предложено относить только к группе соседствующих сегментов (Рязанов, 1980), независимо от

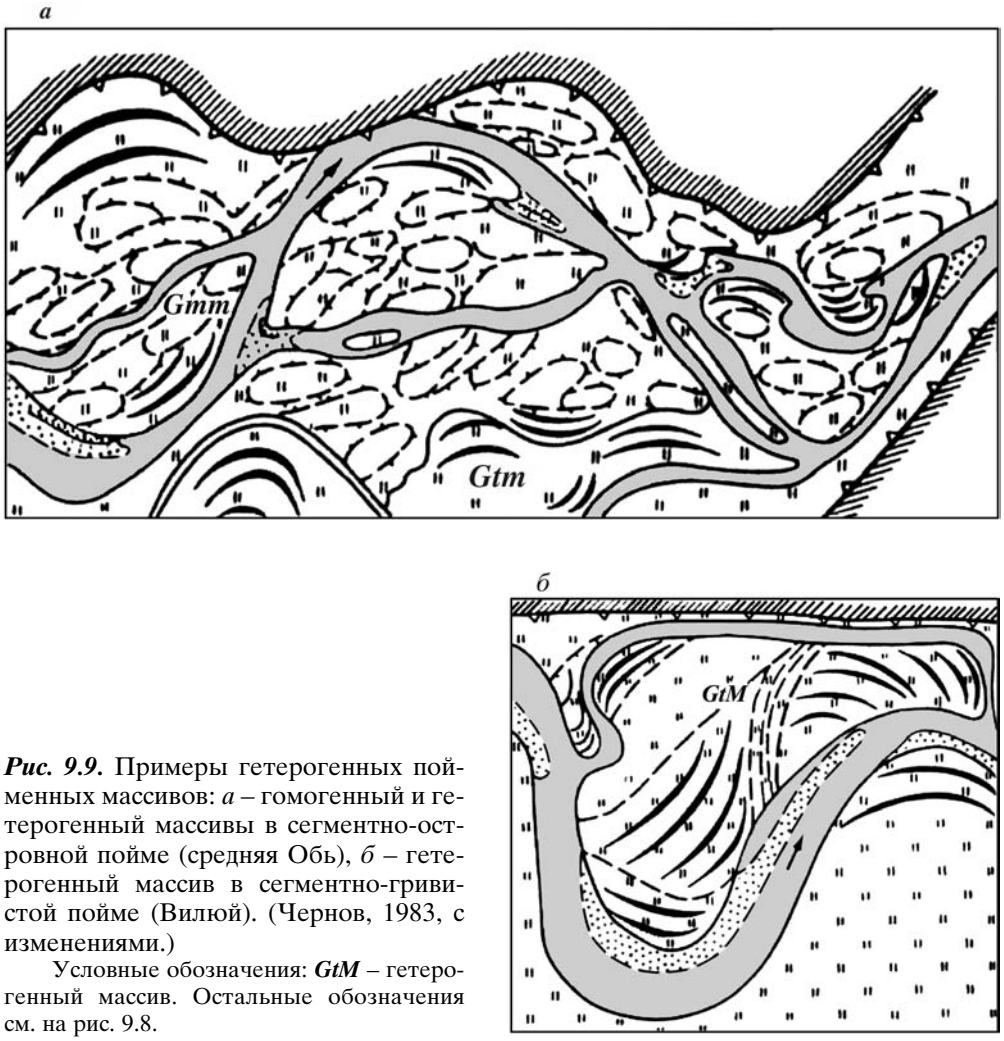


Рис. 9.9. Примеры гетерогенных пойменных массивов: *а* – гомогенный и гетерогенный массивы в сегментно-островной пойме (средняя Обь), *б* – гетерогенный массив в сегментно-гривистой пойме (Вилюй). (Чернов, 1983, с изменениями.)

Условные обозначения: ***GtM*** – гетерогенный массив. Остальные обозначения см. на рис. 9.8.

того, хорошо ли сегменты пространственно обособлены друг от друга. Это связано с тем, что самостоятельные сегменты в таких поймах малы по размерам, и обычно гидрологический режим можно считать однотипным сразу у нескольких соседних сегментов.

Ландшафтное подразделение более высокого ранга, чем пойменный массив, должно состоять из нескольких (многих) массивов. По традиции, идущей от Р.А. Еленевского, многие исследователи-геоморфологи называли такой участок (обычно, крупный по размерам) *типом поймы*[*] (Шанцер, 1951; Попов, 1968; Петров, 1979; Чалов, 1979; Чернов, 1983). Территория "типа поймы" включает не только массивы, но и разделяющие их участки русла, пойменные протоки или старицы. Отличия типов пойм друг от друга

[*] Разумеется, нельзя признать удачным применение термина "тип" к конкретному участку территории, но в данном тексте проще следовать глубоко укоренившейся традиции, чем предлагать еще одно изменение терминологии.

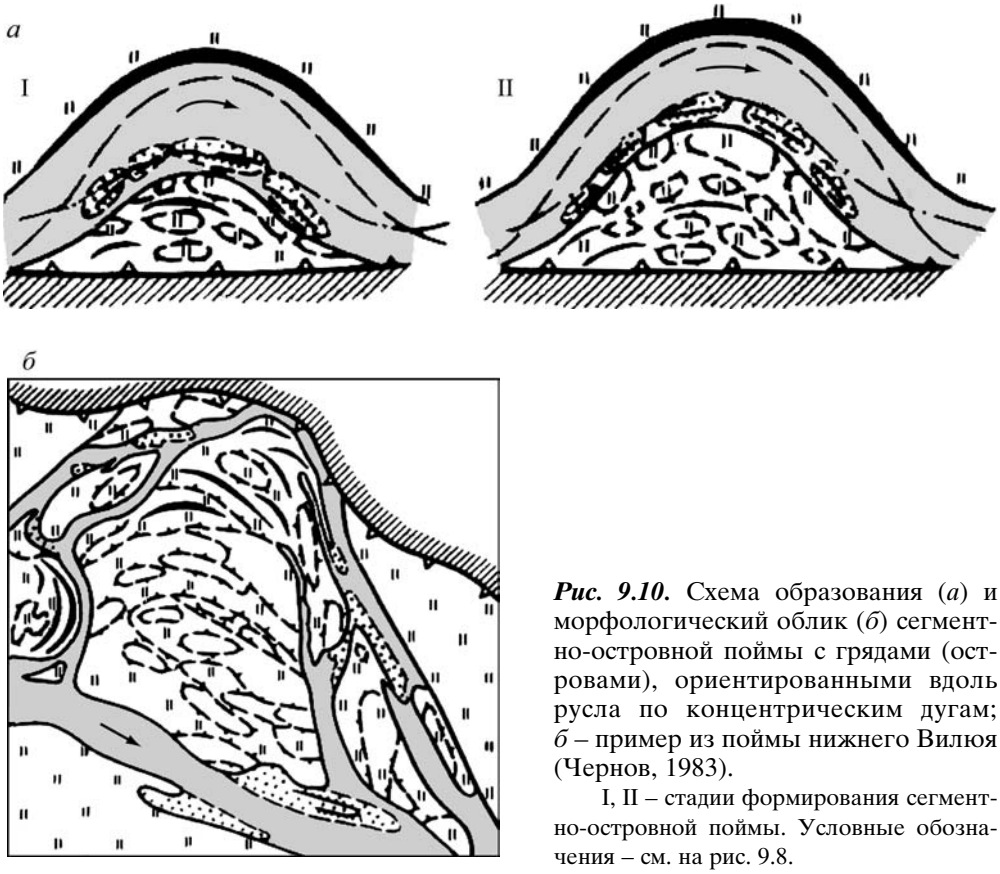


Рис. 9.10. Схема образования (*а*) и морфологический облик (*б*) сегментно-островной поймы с грядами (островами), ориентированными вдоль русла по концентрическим дугам; *б* – пример из поймы нижнего Вилюя (Чернов, 1983).

I, II – стадии формирования сегментно-островной поймы. Условные обозначения – см. на рис. 9.8.

могут заключаться в размерах всех этих составных частей и/или рисунке их взаимного расположения, что обусловлено местными особенностями русловых процессов, формирующих пойму в каждом случае (рисунки 9.10 и 9.11). Поскольку на русловые процессы влияет множество факторов, то было описано очень большое число типов пойм и даже высказывалась точка зрения, что для поймы каждой реки (по крайней мере, крупной) должна быть разработана их самостоятельная классификация (Шепелев, 1995).

Ландшафтным подразделением более высокого ранга, чем тип поймы, считается *пойменный район*, охватывающий достаточно протяженный отрезок течения реки (Миркин, 1970; Рязанов, 1980).

Если выделять пойменные массивы и типы пойм по описанным выше геоморфологическим и гидрологическим признакам, то оказывается, что не обязательно, в принципе, определять их ранг в терминах "стандартной" системы ландшафтных подразделений*. Достаточно опреде-

* Для справки: в поймах крупных и средних рек ранг урочищ получают формы мезорельефа, а гомогенные и гетерогенные массивы – ранг сложных урочищ или комплексов урочищ (Роднянская, 1960; Петров, 1979). В поймах малых рек массив соотносят с урочищем, а отдельный сегмент обозначается "безранговым" термином "геокомплекс" (Рязанов, 1980). Под типом поймы разные исследователи подразумевают территориальные единицы разных рангов – от урочища до местности (Любушкина и др., 1973; Ландшафты Белоруссии, 1989).

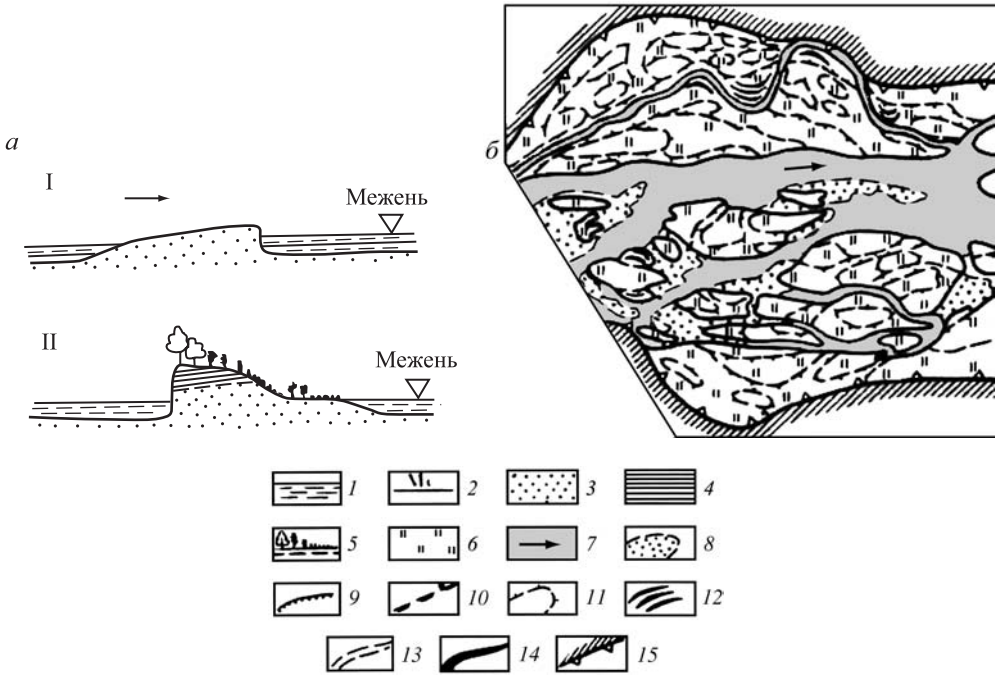


Рис. 9.11. Схема образования (*а*) и морфологический облик (*б*) ложбинно-островной поймы с крупными сложнопостроенными грядами (островами); *б* – пример из поймы средней Лены (Чернов, 1983).

Условные обозначения: I, II – стадии формирования поймы; *1* – вода, *2* – уровень межени, *3* – русловая фация аллювия, *4* – пойменная фация аллювия, *5* – заросшая поверхность поймы, *6* – пойма, *7* – русло и направление течения в нем, *8* – побочни перекатов, *9* – надводные в межень подвалья (ненамываемые склоны) перекатов, *10* – подводные в межень подвалья перекатов, *11* – уступы на пойме, ограничивающие гряды (бывшие яры), *12* – пойменные гривы, *13* – пересыхающие протоки, *14* – размываемый берег, *15* – уступ надпойменной террасы.

лить ранг всей пойменной территории в составе ландшафта бассейна (например, решить, что она будет рассматриваться как местность или как урочище), а к ее частям применять гидрологические и/или геоморфологические термины (пойменный район, массив, осередок, псевдоостанец, грива, понижение, отмель и т. д.).

Отражение динамики пойменного ландшафта в его структуре

Различия принципов выделения в пойме территориальных подразделений крупнее одиночного массива в большой степени связаны с разными представлениями исследователей о геоморфологической динамике поймы. Например, в геоботанических и почвенных исследованиях была широко распространена ранее и нередко применяется до сих пор концепция, согласно которой поперечный профиль поймы включает три зоны – прирусловую, центральную и притеррасную, – отличающиеся по геоморфологическому генезису, строению современного рельефа и экологическому режиму (Дмитриев, 1904; Бронзов,

1927; Вильямс, 1951). Многие геоботаники основывали свои системы членения пойменного ландшафта на этой концепции, то есть тоже подразделяли пойму на три зоны. В отличие от этого подход Р. А. Еленевского (1936), описанный выше, состоит в том, что в территорию, обозначаемую термином "тип поймы", включаются массивы по всей ширине дна долины в каком-либо отрезке течения, без различения зон на поперечном профиле.

Ранее обсуждалось, что схема поймы "прирусловой вал, ровная центральная пойма и притеррасное понижение", описанная А.М. Дмитриевым (1904) и положившая начало концепции трех зон, широко популяризованная В.Р. Вильямсом (1951), отражает только один из многочисленных вариантов геоморфологического строения. Сложившуюся среди геоботаников практику слишком часто применять эту схему неоднократно критиковали (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Чернов, 1983). Причиной для критики служит то, что предполагаемый генезис пойменных зон, положенный в основу этой схемы (Вильямс, 1951), не учитывает горизонтальных смещений русла, тогда как их роль в формировании поймы в действительности очень велика, поэтому данная схема игнорирует многие реальные особенности строения рельефа поймы, обусловленные ими (Шанцер, 1951; Маккавеев, 1955).

Например, как показал Е.В. Шанцер (1951), притеррасная и центральная зоны поймы формируются под действием одного и того же механизма и, соответственно, в них обеих мезорельеф имеет гривистый характер. При этом притеррасная пойма зачастую хуже дренируется, но это связано с тем, что она расположена далеко от водоприемника (русла), а не с тем, что вся она представляет собой понижение. Наличие в притеррасной пойме грив, а в прирусловой пойме пониженных заболоченных участков отмечали не только геоморфологи, но и геоботаники и ландшафтоведы (Ганешин, 1927; Еленевский, 1936; Стулов, 1939; Шенников, 1941; Роднянская, 1960; Титов, Печенюк, 1990).

Р.А. Еленевский (там же) указывал, что названным трем пойменным зонам следует придавать не столько топографический смысл, сколько чисто экологический, то есть вести речь о "прирусловом экологическом режиме" (повышенной аллювиальности, отсутствии застойного переувлажнения), "притеррасном режиме" (аллювиальность почти не выражена, присутствует постоянное застойное переувлажнение) и "среднем режиме" (аллювиальность ослабленная, переувлажнение создается на относительно короткое время). Он подчеркивал, что каждый массив поймы (микроландшафтный участок, согласно его терминологии) включает в себя участки с разными типами экологических режимов.

В этом с ним был полностью согласен А.П. Шенников (1941), который также отмечал большое влияние горизонтальных смещений русла на строение поймы и проводил различие между топографическими частями поймы (прирусловой, центральной и притеррасной) и эколого-генетическими зонами по Вильямсу (прирусловой, средней и притеррасной). К сожалению, это излишне усложняло и запутывало методику членения ландшафта, описанную в его учебнике. Большинство луговедов и геоботаников не обращали внимания на все эти методические тонкости и формально применяли в характеристиках пойм первоначальный вариант трехзонной схемы строения, иногда даже допуская очевидные противоречия между описанием своих реальных полевых наблюдений и их интерпретацией, подогнанной под схему.

Как уже говорилось, разнообразие русловых процессов велико, и обусловленных ими вариантов сочетаний пойменных массивов очень много, поэтому не может быть одной универсальной методики выделения в поймах крупных территориальных подразделений; подходы к этой задаче должны быть разными в зависимости от специфики района исследования. Видимо, при описании ландшафта в поймах рек, дробящихся на рукава, более адекватно выделение типов поймы, охватывающих всю ширину дна речной долины, без различения зон поперечного профиля. В то же время для пойм меандрирующих рек различение зон поперечного профиля (каждая из которых включает много массивов) в ряде случаев бывает оправданным. Современные исследователи нередко интерпретируют такой подход как выявление в поймах участков, возникших на разных стадиях геоморфологической динамики пойменного ландшафта. Под этими стадиями подразумеваются разные положения русла в ходе его горизонтальных и вертикальных смещений.

Интересный пример такого подхода демонстрирует работа Н.А. Аветова и П.Н. Балабко (1992). Авторы группируют массивы в соответствии с их принадлежностью к поясам меандрирования разного геоморфологического возраста (молодого, зрелого и старого), а эти пояса соотносят с разными зонами поперечного профиля поймы*. Такое соотнесение возможно, поскольку поперечное смещение могут испытывать в пойме не только отдельные меандры, но и целые пояса (Чернов, 1983). По Н.А. Аветову и П.Н. Балабко (1992), поперечный профиль поймы обычно включает молодой пояс (аналог прирусловой зоны поймы), зрелый (аналог центральной зоны) и старый (аналог притеррасной зоны).

Надо вообще отметить, что в обиход исследователей уже давно вошли понятия "молодая пойма" и "старая пойма", используемые в описаниях ландшафта (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Миркин, 1974). Под молодой поймой подразумевается совокупность молодых участков, испытывающих современное воздействие аккумуляции аллювия. Они расположены на выпуклых берегах пойменных сегментов или островов (рис. 9.12). Характерно, что нередко эти молодые участки сильно разобщены в пространстве и не образуют в пойме сплошной зоны, так как вдоль русла места аккумуляции чередуются с местами эрозии (см. рис. 9.12, *а*). Сами молодые участки также испытывают воздействие боковой эрозии, например, при продольных смещениях русловых излучин.

Обычно только в поймах крупных или средних рек совокупность молодых участков описывают как сплошную зону (Тимофеев, 1971; Чернов, 1983), поскольку там сегменты имеют большие размеры, и поэтому молодые участки могут занимать в них значительные площади и тянуться по берегам излучин на большие расстояния. Часто молодые участки относят к "низкой высотной ступени поймы" (Миркин, 1974), так как гривы на них обычно невысокие, характеризуются средней или длительной поемностью. Уровень дна старичных понижений между молодыми участками поймы примерно соответствует современному уровню дна русла. Если аккумулятивная деятельность реки выражена слабо, то доля суммарной площади молодых участков по отношению к площади всей поймы очень невелика, она может составлять менее 1/4 (Мир-

* В их системе территория каждого пояса меандрирования соответствует местности.

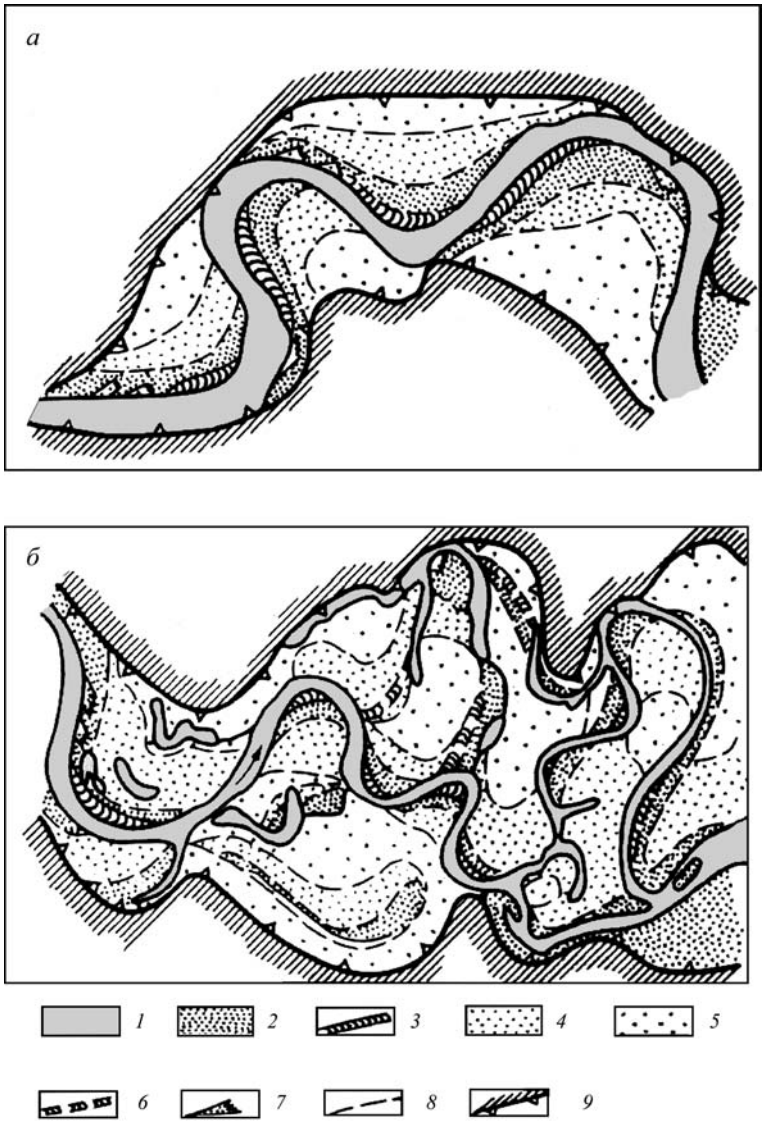


Рис. 9.12. Расположение молодых и старых участков относительно русла: *а* – неизменное, в шахматном порядке (пойма Хеты); *б* – меняющееся в ходе деформаций русла (пойма Ваха) (Чернов, 1983).

Условные обозначения: *1* – русло и направление течения; старичные озера; 2, *3* – молодые участки в прирусловой зоне (*3* – наложенные прирусловые валы); 4, *5* – старые участки в центральной и притеррасной зонах, *6* – реликтовые наложенные прирусловые валы; *7* – языковидные выбросы песка, *8* – границы зон, *9* – уступы пойменных террас.

кин, 1974). Можно отметить, что в ряде работ (Позднеева, 1963; Попова, 1971, 1973; Мамай, 1973; Моисеев, Рубцов, 1980; Егорова, 1983) намываемые молодые участки берега обозначены традиционным названием “прирусловая пойма”, но описаны при этом как “бугристо-мелкогривистые зоны” и т.д., а вовсе не как сплошные и высокие прирусловые валы.

Под старой поймой подразумевается совокупность тех участков, на которых современное русло почти или совсем не откладывает аллювия (Шанцер, 1951; Миркин, 1974). Они могут быть удалены от русла (и обычно в этом случае отделены от него молодыми участками), а могут располагаться в подмываемых участках берега. Старая пойма, как и молодая, может не образовывать сплошной зоны. Это описано в узких долинах меандрирующих рек, у которых пояс меандрирования охватывает всю ширину поймы (дна долины), так что пойменные сегменты располагаются в шахматном порядке на разных берегах (см. рис. 9.12, *а*). В поймах многорукавных рек старые участки тоже разобщены и сплошной зоны не образуют. Но в тех случаях, когда у меандрирующей реки дно долины шире амплитуды пояса меандрирования, старая пойма представляет собой на каждом берегу сплошную зону, которая включает центральную и притеррасную топографические части поймы, по Шенникову (1941).

Строение рельефа старой поймы может быть очень разнообразным, но обычно его характерными чертами являются наличие высоких незаливаемых грив и положение уровня дна многих межгривных понижений выше дна русла; то и другое связано с врезанием реки. В широких долинах линейные размеры грив и межгривных ложбин старой поймы часто значительно превышают размеры аналогичных форм рельефа, расположенных в молодой пойме (Тимофеев, 1971; Белоусова, 1997). Ранее в работах геоботаников для обозначения совокупности старых участков, то есть старой поймы, нередко применялись также названия “надпойма” (Самбук, 1930), “луговая терраса поймы” (Марков, Фирсова, 1955), “вторая ступень центральной поймы”, “старая центральная пойма” или “высокая пойма” (Миркин, 1974).

Различение молодых и старых участков в составе пойменных массивов (разделение поймы на “молодую часть” и “старую часть”) хотя и придает описанию ландшафта динамический аспект, но недостаточно характеризует перспективы этой динамики. Предлагавшееся ранее выделение в долине меандрирующей реки областей “переработанной поймы” и “унаследованной поймы” (Попов, 1968; Белоусова, 1997; см. также раздел 9.1.2 и рис. 9.7) лучше подходит для этой цели.

Переработанная пойма – область пояса меандрирования современного русла (теоретически возможная, исходя из предельной амплитуды меандрирования для потока соответствующей водности). Она включает все имеющиеся в пойме молодые участки и ряд старых, расположенных вблизи русла. Нередко в переработанной пойме встречаются гетерогенные массивы, объединяющие как молодые, так и старые участки (см. рис. 9.12, *б*). Вместе с тем массивы, которые состоят целиком из молодых или целиком из старых участков, тоже могут не быть гомогенными, если они объединяют несколько соседних сегментов или островов суши, формировавшихся примерно в одно время (см. рис. 9.9, *б*).

Последовательность возникновения различных грив или понижений в массивах переработанной поймы, особенно на молодых участках, удается достаточно правдоподобно реконструировать, исходя из последовательности их расположения относительно русла. Это дает основания интерпретировать соответствующие пространственные ряды участков растительности (один ряд – на гривах, другой ряд – в понижениях) как отражение первичной гологенетической сукцессии. При такой интерпретации должны быть сделаны оговорки относительно вероятного вмешательства в гологенетическую

динамику растительности сукцессий, вызванных гидрогенными, зоогенными или антропогенными нарушениями. Перспективы гологенетических сукцессий растительности переработанной поймы обусловлены продолжающейся эрозионно-аккумулятивной деятельностью русла: с большой вероятностью любой участок может быть постепенно размыт, и сукцессия в нем прервется, но также есть и некоторая вероятность, что русло переместится, не разрушив участок полностью, и он войдет в состав унаследованной поймы.

Унаследованная пойма включает все старые участки за пределами теоретически возможного современного пояса меандрирования. Массивы унаследованной поймы тоже могут быть гомогенными или гетерогенными. Давность и последовательность их возникновения необходимо выяснять при помощи литологического анализа и датировки толщи аллювия. Взаимное расположение разных участков растительности в унаследованной пойме невозможно прямо интерпретировать как отражение первичной гологенетической сукцессии под влиянием эрозионно-аккумулятивной деятельности, ибо там есть более мощные факторы, регулирующие ход сукцессий. В ходе геоморфологического преобразования пойменного ландшафта часть этой территории может с некоторой вероятностью (требующей особой в каждой пойме оценки) превратиться в террасу речной долины и перестать подвергаться затоплениям.

Методы выявления последовательности отдельных стадий в динамике пойменного ландшафта

Очевидно, исследователи динамики пойменного ландшафта должны ориентироваться на оценки возраста различных пойменных массивов или более мелких участков в их составе. А.В. Чернов (1983) проанализировал разнообразные методы получения таких оценок: сопоставление высотных отметок, измерение общей мощности толщи аллювия или подсчет слоев в ней, использование карт разного времени, использование деревьев-хроноиндикаторов, датировка аллювиальной толщи археологическими, палеонтологическими или изотопными методами. Он сделал вывод, что для наиболее древних массивов удовлетворительную точность определения абсолютного возраста обеспечивают только изотопные методы датировки нижних горизонтов пойменной фации аллювия. В последнее время они применялись в ряде геоморфологических исследований (Панин и др., 1997, 1999; Сидорчук и др., 1999), но в геоботанических пока не применялись. Чисто геоморфологические методы (измерение мощности толщи аллювия, подсчет числа слоев, сопоставление высотных отметок) дают, по мнению А.В. Чернова, слишком большую ошибку при определении абсолютного возраста, поскольку используемые в них признаки очень сильно варьируют или искажаются в зависимости от случайных местных факторов, которые невозможно реконструировать и учесть при датировке.

Использование старых карт и деревьев-хроноиндикаторов дает удовлетворительную точность абсолютного возраста только при изучении массивов, сформировавшихся в недавнем историческом прошлом. Однако точный крупномасштабный картографический материал прошлых лет, необходимый для применения первого метода, для большинства пойм малых рек и даже для многих средних рек отсутствует. Использование возраста деревьев ограничено тем обстоятельством, что многие пионерные виды могут давать на освоенном ими молодом участке поймы более одного поколения, следовательно,

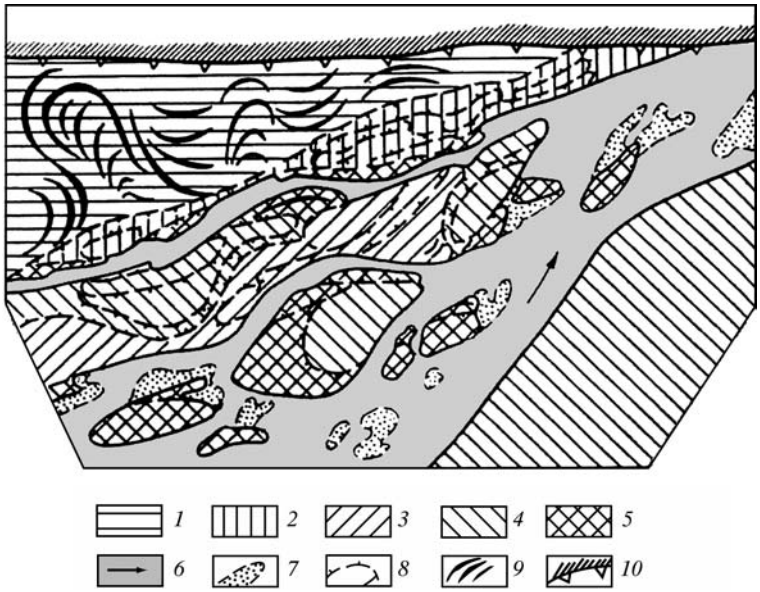


Рис. 9.13. Изменение первичного пойменного рельефа от наиболее древней к молодым пойменным ступеням псевдоостанцовой поймы средней Лены (Чернов, 1983).

Условные обозначения. Пойменные ступени: *1* – пятая (высота над уровнем воды в межень – 10–12 м); *2* – четвертая (8–10 м); *3* – третья (6–8 м); *4* – вторая (3–6 м) и нерасчлененная пойма правого берега; *5* – формирующаяся в современном русле молодая пойма (0–4 м), *6* – русло и направление течения в нем; *7* – побочни перекатов; *8* – уступы на пойме, ограничивающие ступени и более мелкие гряды внутри ступеней; *9* – пойменные гривы; *10* – уступ надпойменной террасы.

есть большая вероятность занизить возраст субстрата, на котором они растут. Занимавшиеся этим вопросом исследователи (Миркин и др., 1970; Попова, 1971) считали, что единственный надежный хроноиндикатор в поймах рек Русской равнины – тополь черный (осокорь), поскольку он поселяется на аллювиальных наносах относительно рано и дает только одно поколение, продолжительность жизни которого может достигать 80–100 лет. Но в настоящее время во многих поймах этот вид не произрастает.

М.В. Рубцов и Ю.Н. Салмина (1983) использовали для датировки аллювиальных отложений в пойме Вычегды (крупной реки) возраст кустарниковых ив – трехтычинковой, корзиночной и остролистной. Их описание этого метода наглядно показывает ограничения, о которых уже говорилось: для датировки надо выбирать только кусты семенного происхождения, у которых при раскопке найдена система главного корня и/или остатки гипокотиля; датировке поддаются только ближайшие к руслу гривы.

Вместе с тем, А.В. Чернов пришел к выводу, что последовательность возникновения массивов в каком-то отрезке поймы (относительный возраст массивов), можно во многих случаях уверенно определять чисто геоморфологическими методами. Массивы, сформированные в разные периоды развития поймы, отличаются друг от друга по литологическому составу аллювия, высотным отметкам, линейным размерам и очертаниям форм рельефа и массивов в целом (см. рис. 9.7 и рис. 9.13), что в большой степени обусловлено вод-

ностью реки в разные периоды формирования поймы (Шилов, 1969; Тимофеев, 1971; Петров, 1979; Белоусова, 1997). По этим признакам в большинстве пойм можно уверенно отличать самые молодые массивы, сформировавшиеся в историческом прошлом, от более ранних, число градаций которых может быть различно в зависимости от местных особенностей каждой поймы. Такое ранжирование массивов и форм рельефа может оказаться достаточным для ретроспективного описания динамики растительности на основе анализа пространственных экологических рядов. При этом необходимо реалистично оценивать соотношение скорости смен поколений в популяциях растений со скоростью абиотической трансформации массивов, для чего можно привлекать опубликованные данные о геоморфологических процессах в других сходных поймах (см. раздел 9.1.2) или пытаться получить аналогичные собственные данные в конкретной исследуемой пойме.

Нередко в поймах выделяют не две градации геоморфологического возраста массивов (молодые – старые), а больше. Уже упоминались три градации, предложенные Н.А. Аветовым и П.Н. Балабко (1992, 1994) для характеристики поясов меандрирования в сегментно-гривистой пойме, – молодые, зрелые и старые пояса. Градацию "зрелые пойменные массивы" – как промежуточную между молодыми и старыми массивами – описывают и другие исследователи (Петров, 1979; Титов, Печенюк, 1990). М.П. Шилов (1969) использовал для обозначения трех градаций геоморфологического возраста пойменных сегментов в Кировской области несколько другую терминологию: он описывал молодые, старые и древние сегменты.

К сожалению, нет универсальных диагностических признаков, которые позволяли бы однотипно строить подробные шкалы относительного геоморфологического возраста массивов в разных поймах: это обусловлено большим разнообразием русловых процессов и строения пойм, описанным выше. Авторы цитированных работ использовали для различения выделяемых ими градаций особые в каждой пойме признаки строения рельефа и фаций аллювия, соответствующие местной специфике и задаче исследования. Поэтому исследователю, не имеющему возможности организовать детальное и квалифицированное изучение геоморфологического строения поймы, включающее датировки разных форм рельефа, достаточно различать только самые молодые участки и более старые, как это было предложено изначально. С точки зрения изучения сукцессий растительности тоже, видимо, нет принципиальной необходимости распределять старые массивы по дополнительным градациям возраста, так как продолжительность геоморфологической трансформации массива из одной градации в другую обычно охватывает жизнь многих поколений видов-лесообразователей, динамику которых при этом регулируют иные факторы.

Методические подходы к исследованию растительности в пойменном ландшафте

Выделение в пойме массивов – целостных и обособленных друг от друга, хотя и неоднородных внутренне, – более адекватно отражает организацию ландшафта, чем выделение фаций, урочищ и местностей в соответствии с распространенной традицией. Для исследователей-геоботаников важно то, что при таком подходе во многих случаях смещается "базовый" уровень, на котором должно быть сфокусировано их внимание. Вместо расти-

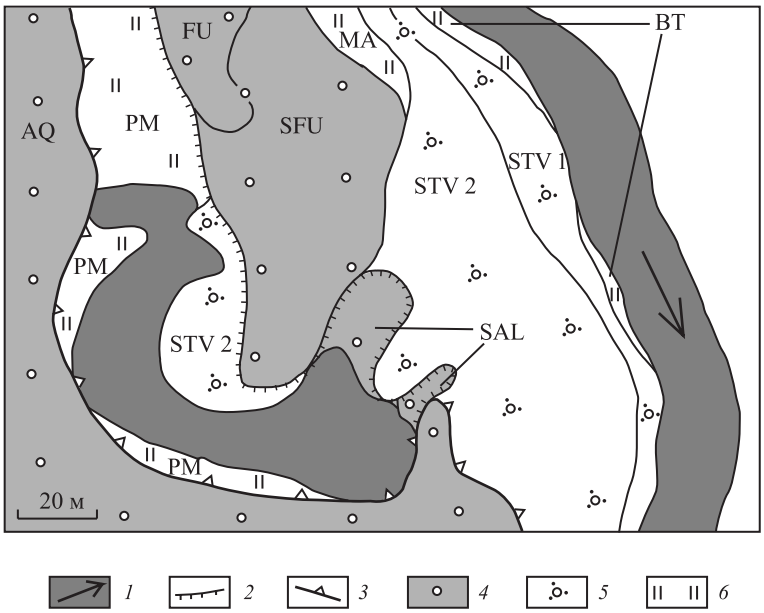


Рис. 9.14. Мозаичность растительности на молодых участках поймы малой реки (р. Нерусса).

Условные обозначения: *1* – русло и направление течения, старичное озеро; *2* – граница старичной ложбины, *3* – шов причленения молодого участка к старому. Растительность: *4* – лесная, *5* – кустарниковая, *6* – травяная; BT – группировки кл. *Bidentetea tripartiti* на долгопоемной прирусловой отмели, STV 1 – формирующийся ивняк асс. *Salicetum triandro-viminalis* на долгопоемном прирусловом склоне самой молодой гривы, STV 2 – развитый ивняк асс. *Salicetum triandro-viminalis* на долгопоемных молодых гривах, SAL – ветловый лес асс. *Salicetum albae* на долгопоемных склонах старичной ложбины, SFU – формирующийся широколиственный лес, переходный между асс. *Salicetum albae* и *Ficario-Ulmetum*, на долгопоемных и среднепоемных молодых гривах, FU – развитый широколиственный лес, переходный между асс. *Salicetum albae* и *Ficario-Ulmetum*, на среднепоемном склоне старой гривы, AQ – широколиственный лес асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris* на краткопоемной верхушке старой гривы, MA – луг кл. *Molinio-Arrhenatheretea* на среднепоемной молодой гриве, PM – травяная растительность кл. *Phragmiti-Magnocaricetea* на дне и склонах старичной ложбины.

тельного сообщества в классическом понимании, то есть более или менее однородного в физиономическом и экотопическом отношении контура растительности (в ландшафтных описаниях – фации), объектом исследования становится сочетание сразу всех контуров в пределах массива или группы массивов, то есть комплекс растительности (Ниценко, 1960 *б*).

Особенно актуален такой подход при изучении пойм малых рек. В этих поймах физиономически и экотопически однородные контуры растительности обычно имеют такие небольшие размеры (рисунки 9.14, 9.15, 9.16), что должны рассматриваться не как сообщества, а как фрагменты сообществ – по крайней мере, потому что ни один такой фрагмент не способен полностью вместить элементарную демографическую единицу (ЭДЕ) какого-либо эдификаторного древесного вида. Площадь, необходимую для размещения ЭДЕ, может иметь только объединение нескольких контуров растительности, входящих в состав пойменного массива. Такое объединение не

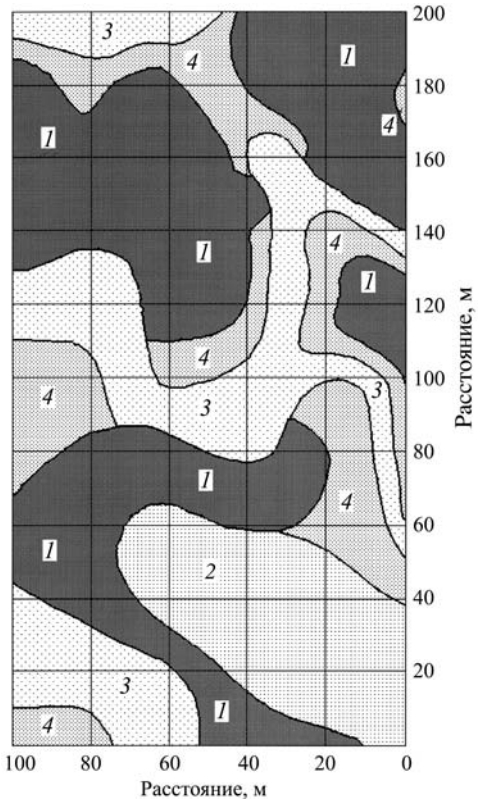


Рис. 9.15. Мозаичность растительности на старых участках поймы малой реки (р. Нерусса) (Евстигнеев, Браславская, 1999).

Условные обозначения: *1* – широколиственный лес, ассоциация *Aceri campestris-Quercetum roboris,* на краткопоемных верхних участках пойменных массивов, *2* – широколиственный лес, ассоциация *Ficario-Ulmetum*, на среднепоемных склоновых участках массивов, *3* – широколиственный лес, ассоциация *Circaeo-Alnetum,* на среднепоемных краевых участках массивов, *4* – травяная растительность, класс *Phragmiti-Magnocaricetea,* в долгопоемных ложбинах.

соответствует фитоценозу в традиционном понимании, и разместившаяся в нем ЭДЕ древесного вида не соответствует классической ценопопуляции. Если это объединение "собрано" из смежных контуров, то оно включает разные элементы или даже формы рельефа, то есть является внутренне резко неоднородным по эдафическим условиям и по видовому составу растительности (см. рис. 9.14). Причем его неоднородность создана не жизнедеятельностью биоты, в отличие от парцеллярной мозаики, но абиотическими факторами – эрозионно-аккумулятивной деятельностью русла и поемностью. Если же в такое объединение включены только однотипные по экологическому режиму и составу растительности контуры, то оно не может быть территориально целостным и компактным, так как положительные и отрицательные формы рельефа в пойменном массиве регулярно чередуются.

Ясно, что необходимо описывать в геоботанических или ландшафтных исследованиях внутреннюю неоднородность комплекса растительности, покрывающей пойменный массив, – хотя бы потому, что разные фрагменты этого комплекса располагаются на участках субстрата с неодинаковым возрастом, то есть неоднородность может иметь динамическую интерпретацию (см. рис. 9.14). Методология описания комплексов растительности была разработана в ходе исследований мозаичного растительного покрова болот (Ниценко, 1960 *б*; Мазинг, 1963). Занимавшиеся этим вопросом исследователи предложили следующий порядок действий:

1) типизировать элементарные контуры растительности по видовому составу и пространственной структуре,

2) охарактеризовать связь контуров каждого типа с особенностями местообитания (приуроченностью к определенным элементам рельефа и т.д.),

3) описать характер взаимного расположения элементарных контуров разных типов в составе комплекса (повторяемости, закономерности чередования и т.д.),

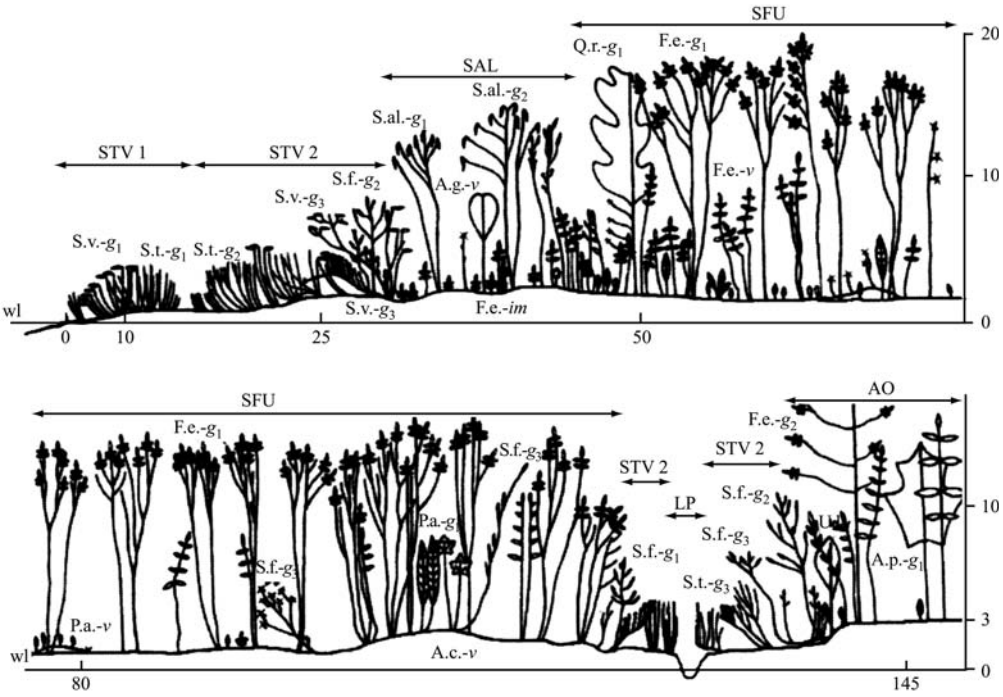


Рис. 9.16. Вертикальная структура малонарушенной лесной растительности в переработанной пойме (зона широколиственных лесов, река Нерусса). Глубина профиля 5 м. По вертикали – высота (м), по горизонтали – протяженность профиля (м).

Условные обозначения. Виды растений: S.al. – ива белая, S.f. – ива ломкая, S.t. – ива трехтычинковая, S.v. – ива корзиночная, Q.r. – дуб черешчатый, F.e. – ясень обыкновенный, U.l. – вяз гладкий, A.c. – клен полевой, A.p. – клен остролистный, A.g. – ольха клейкая, P.a. – черемуха обыкновенная. *im*, *v*, g_1, g_2, g_3 – индексы онтогенетических состояний. LP – растительность классов *Lemnetea* и *Potametea* в старице; остальные обозначения для растительности см. на рис. 9.14, wl – уровень воды в межень.

4) описать характер границ между элементарными контурами,

5) выявить возможные динамические связи между типами контуров.

Используя информацию о перечисленных признаках, комплексы растительности можно сравнивать между собой и классифицировать, подобно тому, как это традиционно делается по отношению к растительным сообществам. Видимо, эти признаки следует иерархически ранжировать по степени их информативности и учитывать это ранжирование в классификационных построениях (например, сформулировать, какой признак будет считаться более важным – рисунок взаимного расположения элементов в комплексе или их индивидуальные характеристики, такие как экологический режим и т.п.). Математические методы анализа многомерных объектов (ординационные, кластерные) могут помочь оптимизировать решение такой классификационной задачи.

Ранее геоботаниками уже предлагались некоторые варианты классификации участков комплексной растительности; обычно такая задача возникала при геоботаническом картографировании (Исаченко, 1967, 1969; Мир-

кин, 1970). Т.И. Исаченко (1969) предложила использовать для этих целей понятие "комбинация" (сочетание) и описала три уровня пространственного масштаба комбинаций (табл. 9.4). *Микрокомбинации* – это сочетания небольших сообществ или их фрагментов. Разнородность элементов микрокомбинации обусловлена микрорельефом и биологическими свойствами видов растений, причем нередко эти элементы представляют собой разные этапы одного и того же сукцессионного процесса. Б.М. Миркин (1970) дополнил это определение количественными характеристиками. Он указал, что под элементами микрокомбинации понимает фрагменты сообществ, имеющие линейные размеры не более 10 метров*.

Соотнося физиономический подход к описанию древесной растительности с популяционным, можно сказать, что один элемент микрокомбинации соответствует одной внутриценотической парцелле. Население какого-либо древесного вида, произрастающего в этом элементе микрокомбинации, и есть популяционный локус. В пределах всей микрокомбинации демографическая структура разных локусов одного и того же вида может различаться в результате влияния различных факторов, регулирующих динамику популяций растений. Один из них, специфичный для пойм, – это то, что разные участки субстрата возникают и заселяются растениями в разные моменты времени. Этот фактор влияет и на динамику мезокомбинаций растительности, но для уровня микрокомбинации он наиболее важен, так как скорость формирования микрорельефа сопоставима со скоростью онтогенеза древесных видов-эдификаторов. Другой, действующий не только в поймах, фактор динамики микрокомбинаций растительности и популяций древесных видов – это разновременные зоогенные или антропогенные нарушения растительности.

Часть популяции древесного вида, которая получается путем "суммирования" локусов из разных элементов микрокомбинации, может быть названа "микрообъединением локусов" (см. табл. 9.4). В условиях поймы общий демографический состав такого микрообъединения не обязательно должен быть полночленным, даже если растительность регулируется природными процессами и даже если учтены локусы во всех элементах микрокомбинации. Как и классическая ценопопуляция, микрообъединение локусов может быть в состоянии инвазии или регрессии – в зависимости от относительного геоморфологического возраста массива, давности нарушений растительности, устойчивости вида к поемности и затенению (или другим экологическим факторам) и наличия у него успешных конкурентов.

Столь подробное обсуждение особенностей популяционных структур на микроуровне организации мозаичной растительности предпринято, чтобы показать, что необходимо проводить демографические учеты древесных видов в пойме (или в другом резко мозаичном ландшафте) по особой методике. Учитывать особи надо раздельно по локусам в разных элементах микрокомбинации, указывая особенности экологических режимов в этих элемен-

---

* С использованием таких количественных рамок при описании лесной и кустарниковой растительности в поймах вполне можно согласиться. Но если на террасах и водоразделах при описании мозаичной лесной растительности принимать за элемент микрокомбинации одну внутриценотическую парцеллу, то верхняя граница линейных размеров этих элементов должна быть поднята до трех-четырех десятков метров.

Таблица 9.4

Соотношение функциональных структур комплексной растительности и популяций древесных видов в ее составе

Характеристика растительности	Ранг структуры в растительности					
	Микромасштаб		Мезомасштаб		Макромасштаб	
	один элемент комплекса	полный комплекс	один элемент комплекса	полный комплекс	один элемент комплекса	полный комплекс
Название контура растительности (по Т.И. Исаченко, 1969, с изменениями)	1) Фрагмент сообщества лесной или кустарниковой формации 2) Небольшое сообщество травяной формации	Микрокомбинация	1) Классическое сообщество (фитоценоз) любой формации 2) Микрокомбинация	Мезокомбинация	1) Мезокомбинация 2) Классическое сообщество (фитоценоз) любой формации 3) Микрокомбинация	Макрокомбинация
Линейный размер контура растительности (по Б.М. Миркину, 1970)	Не более 10 м	От десяти до нескольких сотен метров	От десяти до нескольких сотен метров	Несколько сотен метров, но менее 500 м	Несколько сотен метров, но менее 500 м	Не менее 500 м
Популяционное подразделение древесного вида, населяющего контур растительности	Популяционный локус	Микрообъединение локусов	1) Классическая ценопопуляция 2) Микрообъединение локусов	1) Несколько ценопопуляций 2) Мезообъединение локусов	1) Одна или несколько ценопопуляций 2) Мезообъединение локусов 3) Микрообъединение локусов	Локальная популяция

тах. При статистическом анализе результатов учета можно группировать данные о разных локусах тем или иным способом, в соответствии со сходством элементов микрокомбинации по учтенным экологическим характеристикам, и анализировать демографический состав таких групп, а не отдельных локусов. При изучении комплексов растительности на молодых участках поймы можно также ориентировочно оценивать соотношение давности возникновения субстрата разных элементов микрокомбинации. Тогда сравнение демографического состава у отдельных локусов в одном и том же массиве может помочь выявить закономерности инвазии вида в формирующуюся пойменную растительность.

Мезокомбинации растительности, согласно определению Т.И. Исаченко (1969), – это сочетания сообществ или микрокомбинаций, разнородность которых обусловлена мезорельефом. В пределах одной формы мезорельефа элементы мезокомбинации образуют экологический ряд. Б.М. Миркин (1970) под элементами мезокомбинации понимает контуры растительности протяженностью от десяти до нескольких сотен метров. В определении Т.И. Исаченко говорится, что в поддержании неоднородности мезокомбинации роль динамики сообществ и микрокомбинаций отступает на второй план по сравнению с ролью мезорельефа, но при этом не отрицается динамическая связь между этими элементами.

В составе одного элемента мезокомбинации эдификаторный древесный вид может формировать классическую ценопопуляцию (если этот элемент представляет собой классический фитоценоз) или же микрообъединение популяционных локусов (если элемент мезокомбинации – микрокомбинация). Соответственно, в составе полной мезокомбинации растительности древесный вид может присутствовать в виде нескольких ценопопуляций или в виде ряда мелких локусов, совокупность которых можно обозначить как "мезообъединение локусов" (см. табл. 9.4). Рекомендации относительно проведения демографических исследований, сформулированные выше для микроуровня мозаичности растительности, остаются в силе и при переносе внимания исследователя на мезоуровень.

Вероятно, при длительном отсутствии естественных или антропогенных нарушений растительности популяционные образования более или менее эвритопных древесных видов (например, устойчивых к поемности и теневыносливых деревьев-лесообразователей или кустарников) должны иметь в мезокомбинациях полночленный демографический состав. Неполночленность состава может рассматриваться как результат либо недавнего и сильного нарушения растительности каким-то фактором, либо единичного заноса вида в нетипичную для него обстановку, где он совсем не способен самоподдерживаться или еще не успел этого достичь. А популяционные образования стенотопных древесных видов (например, светолюбивых деревьев-лесообразователей или теневыносливых, но не устойчивых к поемности) могут быть демографически неполночленными в мезокомбинациях не только по двум названным выше причинам, но и в том случае, если суммарная площадь пригодных для их произрастания элементов мезокомбинации по случайным причинам окажется меньше минимальной площади ЭДЕ.

Макрокомбинации – это сочетания сообществ, микро- и мезокомбинаций в пределах какой-либо формы макрорельефа. Б.М. Миркин (1970) рекомендовал выделять макрокомбинации только в тех поймах, ширина кото-

рых превышает 500 м; в этом случае пойма как раз и представляет собой форму макрорельефа. Элементы макрокомбинации образуют целостный экологический ряд (макроряд) или несколько рядов на смежных формах мезорельефа (мезорядов). В определении Т.И. Исаченко (1969) не уточняется, но, видимо, подразумевается, что динамической преемственности между элементами макрокомбинации не существует или же о ней можно говорить, имея в виду только геологический масштаб времени. Сукцессионная динамика, изучаемая геоботаниками, происходит на более низком уровне пространственной структуры растительности – внутри обособленных элементов макрокомбинации.

В зависимости от характера элемента макрокомбинации древесный вид может формировать в нем локус, ценопопуляцию, микро- или мезообъединение локусов (см. табл. 9.4). Полное население древесного вида в составе макрокомбинации может рассматриваться как локальная популяция. Видимо, для внепойменной растительности можно считать критерием естественности макрокомбинаций полночленный демографический состав локальных популяций у всех нативных в данном регионе древесных видов. Если же локальные популяции какого-либо древесного вида не полночленны, это может быть связано

1) со случайностью присутствия вида в составе нетипичной для него растительности в результате заноса,

2) с тем, что различные нарушения растительности и восстановительные сукцессии после них получили неестественно широкое распространение, это исказило состав и пространственное размещение локальной популяции.

Сложнее сформулировать аналогичный демографический критерий естественного состояния для макрокомбинаций пойменной растительности. Дело в том, что нередко интенсивные русловые процессы и гидрологический режим в поймах крупных и средних рек как раз и создают регулярные широкомасштабные нарушения растительности, препятствуя формированию полночленных локальных популяций у длительноживущих конкурентных и толерантных древесных видов (см. обсуждение этого вопроса в разделе 9.1.5). Наряду с этими естественными факторами сходное влияние оказывают и антропогенные нарушения растительности в поймах крупных и средних рек уже давно и почти повсеместно (см. раздел 9.1.5). Поэтому невозможно судить о естественности или неестественности растительности в таких поймах только на основании демографических исследований локальных популяций древесных видов. Для этого требуется в гораздо большей степени, чем при изучении внепойменной растительности, учитывать историко-краеведческую информацию о природопользовании, и, по возможности, о характере русловых процессов и гидрологического режима в прошлом.

В заключение следует указать примерное соотношение охарактеризованных выше рангов комбинаций растительности с масштабом пойм рек разной водности. Видимо, на очень малых реках (см. раздел 9.1.1) и на многих малых реках можно рассматривать целиком весь растительный покров поймы как мезокомбинацию, подразделяя ее при необходимости на микрокомбинации или мезокомбинации более низкого ранга, принадлежащие к разным массивам. На средних и крупных реках растительный покров всей пойменной территории можно подразделять на макрокомбинации в соответствии с выделением пойменных районов в разных отрезках течения (см. раз-

дел 9.1.4), а уже каждую из них подразделять на мезокомбинации в соответствии с выделением массивов или других естественных ландшафтных образований. Пример такого подхода к описанию пойменной растительности на крупных и средних реках – работа Б.М. Миркина (1970), где макрокомбинация (растительность одного пойменного района) подразделена на мезокомбинации в соответствии с выделением эколого-генетических зон поймы (прирусловой, центральной или притеррасной)*, а все менее крупные обособленные участки растительности внутри одной эколого-генетической зоны рассматриваются как микрокомбинации.

9.1.5. Функциональная организация пойменной растительности

Проявления зональности в пойменной растительности Русской равнины

В геоботанической и общегеографической литературе неоднократно обсуждалось, влияют ли зональные факторы на природные явления в поймах рек и, в частности, на пойменную растительность. Сделав подробный анализ этой литературы и обобщив собственные исследования, А.А. Максимов (1974) пришел к выводу, что такое влияние существует. В.В. Липатова (1980), делая обзор исследований пойменной растительности Русской равнины, также указала, что облик и видовой состав пойменных сообществ до известной степени имеют связи с растительностью водоразделов, и подразделила поймы на несколько зонально приуроченных категорий. Так, она называет бореальными те поймы, в которых лесные сообщества по мере выхода из-под влияния затопления все больше и больше приобретают черты сходства с темнохвойными лесами средней или южной тайги. Это – поймы Печоры, Северной Двины, Вычегды, Мезени, Чепцы, Сухоны, Луги, Волхова, верхней и средней Вятки, Ветлуги, верхней и средней Камы.

Неморальными В. В. Липатова называет поймы, где по мере ослабления влияния заливаний из пионерной наземной растительности формируются широколиственные леса, которые на краткопоемной стадии уже имеют большое сходство с зональными. Это – поймы в бассейне верхнего Днепра (в том числе – поймы рек в полесьях), верхней и средней Волги (включая низовья Камы), в бассейнах верхнего Дона, Западной Двины и Немана; они расположены в подзонах южной тайги и смешанных лесов, в зоне широколиственных лесов. Поймы лесостепи (бассейны средней Волги, среднего Дона, среднего Днепра) она называет субаридными. На краткопоемных участках этих пойм формируются широколиственные леса обедненного флористического состава.

Поймы зоны степей и подзоны полупустынь (бассейны нижней Волги, Урала, нижнего Дона, Днестра, Прута, нижнего Днепра) В. В. Липатова называет аридными. На краткопоемных участках там формируются редколесья из некоторых широколиственных видов деревьев или галофитные луга (в поймах рек бассейна нижнего Дона, Урала и южной части Волго-Ахтубинской поймы). В то же время на среднепоемных и долгопоемных участках, занимающих в поймах крупных рек большие площади, там произраста-

* Подход к выделению в пойме эколого-генетических зон поперечного профиля обсуждался в разделе 9.1.4.

ют и леса. В настоящее время практически все они являются вторичными и испытывают постоянный антропогенный пресс. Хотя к современному лесному поясу леса и редколесья аридных пойм не относятся, их характеристика приводится ниже, поскольку для южной части Русской равнины они представляют собой важный компонент ландшафта.

Можно отметить еще несколько существенных особенностей обзора В.В. Липатовой. Во-первых, показано, что, при всех различиях растительности на краткопоемных старых участках, обусловленных зонально, растительность молодых пойменных участков достаточно сходна по своему видовому составу и облику в разных географических регионах (см. ниже). Растительность наиболее молодых участков не является лесной, но исследователи явственно прослеживают пути формирования из нее пойменных лесов (поэтому описание сукцессий, проведенное ниже, необходимо для понимания общей функциональной организации растительности в поймах лесного пояса).

Во-вторых, и В.В. Липатова специально это подчеркивает, в большинстве геоботанических исследований сукцессионная динамика пойменной растительности описана на основе анализа экологических рядов сообществ вдоль градиента высотных отметок рельефа и/или градиента механического состава почвы (как говорилось выше, градиенты этих двух факторов нередко бывают в поймах сопряжены). Такие ряды принято называть эколого-генетическими или эколого-динамическими. Описание сукцессий растительности на молодых участках поймы обычно проводилось в результате исследований микро- и мезорядов в понимании Т.И. Исаченко (см. раздел 9.1.4), а сукцессий на старых участках – по наблюдениям макрорядов, динамическая интерпретация которых требовала большой взвешенности, что удавалось исследователям не всегда.

В-третьих, в тот период, за который обобщила данные В.В. Липатова, и до настоящего времени исследования охватывали преимущественно давно освоенные человеком поймы крупных и средних рек, растительность которых трансформирована природопользованием, но не все исследователи достаточно полно учитывали это в ее характеристике и классификации.

Типология растительности в поймах лесного пояса Русской равнины

До недавнего времени в отечественной литературе типология пойменных лесов разрабатывалась на основе доминантного подхода и фактически включала два уровня классификации: принадлежность лесов к формациям, выделяемым по составу доминирующих видов деревьев-лесообразователей, и принадлежность к ассоциациям, выделяемым внутри формаций по составу доминирующих видов травяного покрова и подлеска. Такой подход был удобен при сборе и обработке материала, но был мало полезен для географического анализа и построения содержательной типологии пойменных лесов всей Русской равнины. Эта цель лучше достигается при использовании эколого-флористического подхода к классификации растительности. Характерно, например, что В.В. Липатова (1980) в обзоре пойменной растительности Русской равнины использовала, по сути, именно этот подход, так как в описаниях эколого-динамических рядов приводила подробные списки видов, наиболее типичных для сообществ каждой динамической стадии, хотя и не называла эти сообщества по правилам школы Браун-Бланке.

Таблица 9.5

Типология древесной растительности в поймах Русской равнины

Расположение экотопа в пойме	Стадия геоморфологического развития участка	Режим поемности	Зональное положение пойм		
			Бореальные поймы	Неморальные поймы	Субаридные и аридные поймы
Переработанная пойма	Молодые участки	Долгопоемные	*Salicetea purpureae*	*Salicetea purpureae*	*Salicetea purpureae*
		Среднепоемные	*Salicetea purpureae*	*Salicetea purpureae*	*Salicetea purpureae*
	Старые участки	Долгопоемные	*	*Alnetea glutinosae*	*
		Среднепоемные	*Vaccinio-Piceetea, Vaccinio-Piceetalia, Vaccinio-Piceion, Sphagno-Piceenion*	Переходное положение между *Salicetea purpureae* и *Querco-Fagetea, Alno-Padion*	*Querco-Fagetea, Poo-Ulmion*
		Кратковременно поемные	*Vaccinio-Piceetea, Vaccinio-Piceetalia, Vaccinio-Piceion*	*Querco-Fagetea, Fagetalia sylvaticae, Carpinion betuli*	*Querco-Fagetea, Poo-Ulmion*
Унаследованная пойма	Старые участки	Долгопоемные	*	*Alnetea glutinosae*	*Salicetea purpureae*
		Среднепоемные	*Vaccinio-Piceetea, Vaccinio-Piceetalia, Vaccinio-Piceion, Sphagno-Piceenion*	*Querco-Fagetea, Fagetalia sylvaticae, Alno-Padion*	*Querco-Fagetea, Poo-Ulmion*
		Кратковременно поемные	*Vaccinio-Piceetea, Vaccinio-Piceetalia, Vaccinio-Piceion*	*Querco-Fagetea, Fagetalia sylvaticae, Carpinion betuli*	*Querco-Fagetea, Poo-Ulmion*
		Незаливаемые	*Vaccinio-Piceetea, Vaccinio-Piceetalia, Vaccinio-Piceion*	*Querco-Fagetea, Fagetalia sylvaticae, Carpinion betuli*	*

Примечание. * Для определения синтаксонов данных недостаточно.

В настоящее время типология пойменных лесов Русской равнины на основе эколого-флористической классификации разработана только в самых общих чертах. До известной степени это обусловлено тем, что в публикациях о лесоведческих исследованиях пойменных лесов (которых в накопившейся литературе гораздо больше, чем геоботанических исследований) приведено слишком мало конкретных геоботанических описаний или они явно слишком неполны. Таким образом, по многим регионам Русской равнины в настоящее время просто нет достаточной информации, позволяющей разрабатывать эколого-флористическую классификацию пойменных лесов и выделять валидные синтаксоны. Вместе с тем, многие лесоведы и геоботаники до сих пор и не ставили перед собой такой задачи в отношении пойменных лесов, хотя в исследованиях пойменных лугов и внепойменных лесов такая задача давно поставлена и решается.

По этим причинам сейчас типологию пойменных лесов Русской равнины на основе эколого-флористической классификации можно охарактеризовать, как правило, только на уровне классов, да и то не для всех зон и не для всех вариантов пойменных местообитаний (табл. 9.5). Несколько детальнее разработана классификация кратко- и среднепоемных лесов неморальных

пойм, так как много материала об этих лесах собрано в Восточной и Центральной Европе (Korotkov et al., 1991). На основании этого материала пойменные широколиственные и хвойно-широколиственные леса выделены в специальный союз *Alno-Padion* в составе класса *Querco-Fagetea* и порядка *Fagetalia sylvaticae*. К этому союзу можно относить также соответствующие пойменные леса Русской равнины. Однако они заметно отличаются по флористическому составу от ассоциаций этого союза, описанных в Европе, и необходим систематический сбор отечественного материала и его сопоставление с европейским для разработки удовлетворительной классификации до уровня ассоциаций. Работы в этом направлении начались только недавно (Булохов, Соломещ, 1991 а,б; Полозов, Соломещ, 1999) и, к сожалению, пока проводились преимущественно в антропогенно нарушенных лесах.

Классификация кратко- и среднепоемных лесов в бореальных, субаридных и аридных поймах Русской равнины в настоящее время очень приблизительна. Практически, принадлежность этих лесов к классам лесной растительности определена по аналогии с внепойменными лесами в тех же зонах, так как почти нет опубликованного первичного материала, который позволил бы сделать что-то другое. Для бореальных и субаридных пойм классификация этих лесов не доведена даже до уровней порядков и союзов, не описаны и ассоциации. В последние годы предприняты шаги по разработке классификации разреженных краткопоемных лесов в аридных поймах: выделен союз *Poo-Ulmion* в классе *Querco-Fagetea* (но без указания принадлежности к порядку) и несколько ассоциаций в нем (Golub, Kuzmina, 1997).

Классификация долгопоемных лесов на старых участках пойм и лесов на молодых участках тоже разработана недостаточно детально, но она, видимо, и не обещает быть особенно сложной и резко отличаться от той, что сделана для этих лесов в Европе. Занимаемые этими лесами местообитания достаточно экстремальны для большинства растений, поэтому флористический состав растительности в них должен быть относительно однообразным в разных регионах. Для растительности на молодых участках поймы В.В. Липатова (1980) уже подмечала эту закономерность. Возможно, правомерно относить лесную и кустарниковую растительность класса *Salicetea purpureae* на Русской равнине, особенно в ее западной и центральной частях, к тем же синтаксонам этого класса, что и в Европе, вплоть до уровня ассоциаций. Хотя флористические особенности этой растительности в бореальных поймах и в Предуралье могут заслуживать и особых синтаксономических решений.

Также вполне возможно, что большинство долгопоемных лесов Русской равнины не должны иметь существенных флористических отличий от европейских ассоциаций и союзов класса *Alnetea glutinosae*. Так, в отечественных сводках по синтаксономии (Korotkov et al., 1991) долгопоемные леса неморальных пойм в таких пространственно разобщенных регионах как Литва и Башкирия отнесены к одним и тем же ассоциациям порядка *Alnetalia glutinosae* и союза *Alnion glutinosa*e (это асс. *Carici elongatae – Alnetum* и некоторые другие). Вместе с тем долгопоемные леса бореальных пойм, судя по немногочисленной опубликованной информации, могут не относиться к этому порядку и союзу, а может быть даже и классу, но в настоящее время утверждать это с уверенностью трудно.

Довольно неясна ситуация и с долгопоемными лесами субаридных и аридных пойм: в имеющихся публикациях нет сообщений о наличии в них

черноольховых лесов, которые можно было бы отнести к классу *Alnetea glutinosae*. В долгопоемных местообитаниях субаридных и аридных пойм отмечены только леса класса *Salicetea purpureae*, но исследователи не пытались ответить на вопрос, насколько естественно происхождение этих лесов. Без современных специальных обследований трудно судить об этом, а также о том, есть ли все-таки в этих поймах леса класса *Alnetea glutinosae* или они совершенно точно отсутствуют (в таком случае – с какими причинами это связано).

Хотя в этом разделе уделено довольно много внимания травяной растительности на молодых участках поймы (это необходимо для лучшего понимания общих закономерностей сукцессий), ее типология не отражена в табл. 9.5, так как основная цель составления таблицы – характеристика лесной растительности. По тем же причинам в табл. 9.5 не отражена типология очень хорошо изученных в настоящее время пойменных лугов, травяных заболоченных или обводненных сообществ. Далее в разделе 9.1.5 для лесной и кустарниковой растительности указываются названия ассоциаций эколого-флористической классификации (в тех случаях, когда они известны), но могут также употребляться названия лесов по доминантной классификации – либо когда это необходимо при цитировании старых отечественных публикаций, либо просто в качестве понятных бытовых выражений, облегчающих чтение текста.

Растительность переработанной поймы

Состав, структура и динамика пионерной растительности на молодых участках. Молодые участки наиболее динамичны в пойменном ландшафте. Формирующаяся там пионерная растительность часто претерпевает нарушения от естественных геоморфологических и гидрологических процессов и восстанавливается после них. Антропогенные нарушения влияют на нее сходным образом, поэтому в ней часто трудно разграничить результаты вторичных сукцессий и первичных сукцессий в традиционном понимании. В связи с этим в данном разделе описание динамики растительности молодых участков поймы не подразделяется по признаку наличия/отсутствия антропогенных нарушений (как это сделано ниже для растительности старых участков). Если в геоботанических исследованиях какой-либо поймы было выявлено, что именно антропогенный фактор влияет на растительность молодых участков наиболее существенно (обычно результатом становится сильное искажение ее эколого-ценотической структуры), то при обсуждении это специально подчеркивается.

Кроме того, не выделено в самостоятельный раздел описание растительности межгривных понижений, поскольку в составе микрокомбинаций на молодых участках ее обычно относят к тем же синтаксонам, что и растительность грив: фрагменты той и другой нередко очень мелкоконтурны и довольно схожи по общему флористическому составу, хотя и различаются по составу доминантов. Для инвазии и дальнейшей динамики популяций многих пионерных древесных видов фрагменты растительности на низких молодых гривах и в понижениях равноценны.

На самых ранних стадиях формирования на пойменной суше обычно нет собственно лесной растительности, ибо для многих древесных видов не бла-

гоприятен ее режим поемности. По наблюдениям разных авторов, начальные стадии развития наземной пойменной растительности – это группировки травянистых многолетников и малолетников на прирусловых отмелях и гребнях русловых грив, принадлежащие к классам *Bidentetia tripartiti* и *Isoëto-Nanojuncetea*, а также кл. *Galio-Urticetea* (союз *Nardosmion laevigatae*).

Многолетники в составе этих группировок обычно гидрофильны (*Carex acuta*, *Rorippa amphibia, Phragmites australis*), или гигрофильны (*Agrostis stolonifera, Petasites spurius*). Малолетники в этих группировках гигрофильны (*Bidens tripartita, Filaginella uliginosa, Juncus bufonius*) или более-менее мезофильны (*Chenopodium album, Echinochloa crus-galli, Digitaria ischaemum* и др.). Такой экологический состав объясняется очень длительным затоплением молодых участков поймы в период весенне-летнего паводка (соответственно – коротким периодом, пригодным для вегетации мезофильных видов) и регулярным погребением травяного покрова под речными наносами.

В поймах крупных и средних рек отмели, где формируются участки травяной прирусловой растительности, могут быть довольно большими по размерам – до 1 га. Они, как правило, внутренне неоднородны в связи с наличием флювиального микрорельефа и различиями разных его элементов по продолжительности затопления. Соответственно, в составе комплексной растительности эти участки могут иметь ранг микрокомбинаций, а обособленные в их составе группировки, принадлежащие к разным классам растительности, – ранг элементов микрокомбинаций. В поймах малых рек лесного пояса, особенно в условиях, когда пойма сохранила высокую облесенность, эрозия и аккумуляция выражены в деятельности русла слабо, поэтому прирусловые отмели нередко имеют площади менее 0,01 га (см. рис. 9.14 и рис. 9.17). Если при этом их травяная растительность синтаксономически однородна, то она имеет ранг элемента микрокомбинации (фрагмента сообщества); если же она включает хотя бы две группировки, относящиеся к разным классам, то может рассматриваться как микрокомбинация.

На возникших раньше (и уже более закрепленных и высоких) молодых формах флювиального рельефа могут приживаться устойчивые к затоплению пионерные виды кустарников и деревьев – ива белая, или ветла (*Salix alba*), ломкая (*S. fragilis*), корзиночная (*S. viminalis*), трехтычинковая (*S. triandra*), остролистная (*S. acutifolia*), а в поймах ряда крупных рек также и тополь черный, или осокорь (*Populus nigra*). Их инвазия на высокие части отмелей и верхушки русловых гряд возможна благодаря различным адаптациям к затоплению. К таким адаптациям относятся:

• сохранение всхожести у семян, погруженных в воду, в течение 1,5–2,0 месяцев;

• способность тканей переходить к анаэробному дыханию; исключительно быстрый рост побегов ювенильных особей (при достаточной освещенности они способны давать годичные приросты длиной 1 м и даже больше) и их способность продолжать расти даже в период затопления;

• отмирание верхушек корней в период затопления и их быстрая регенерация после его окончания;

• образование в период паводка эфемерных придаточных корней на стволе выше уровня почвы (Шингарева-Попова, 1935; Лобанова, 1955; Матвеева, 1963; Веретенников, 1989).

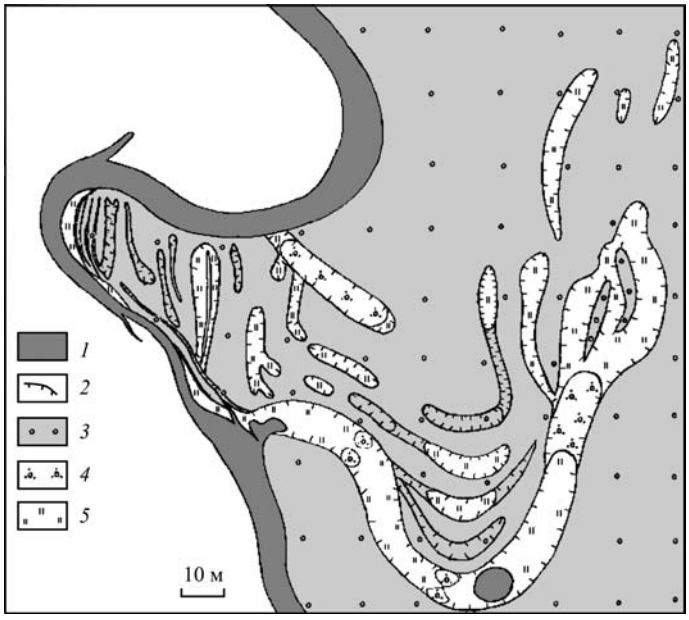


Рис. 9.17. Мозаичность растительности в переработанной пойме средней реки (южная тайга, река Большая Кокшага).

Условные обозначения: *1* – русло и направление течения, старичные водоемы; *2* – границы межгривных понижений и старичных ложбин, *3* – леса (кл. *Querco-Fagetea,* с. *Alno-Padion*), *4* – заросли кустарников (кл. *Alnetea glutinosae*), *5* – травяная растительность (кл. *Phragmiti-Magnocaricetea*).

Значение большинства этих адаптаций заключается в том, что они позволяют компенсировать недостаток кислорода, возникающий в тканях растения при затоплении. Регулярное отложение новых порций аллювия на поверхности молодых участков поймы ухудшает аэрацию почвы и тоже приводит к кислородному голоданию, особенно в корневой системе. В ответ на это у пионерных кустарников и деревьев периодически развиваются новые генерации придаточных корней в верхней части толщи наносов, поблизости от ее поверхности (Денисов, 1954; Рубцов, Салмина, 1982). Несмотря на перечисленные адаптации, приживание семенного возобновления ив и осокоря на молодых участках пойменной суши очень затруднено. Например, Н.С. Шингарева-Попова (1935) приводит данные, что плотность всходов достигает нескольких сотен тысяч особей на гектар, плотность семенных особей 4-летнего возраста – в 3–5 раз меньше (причем 30–40% из них угнетены), а плотность особей 10–15 лет – в 125 раз меньше.

Кустарниковые виды ив, по-видимому, обеспечивают себе успешность приживания в этих местообитаниях в большой степени за счет активного вегетативного разрастания и образования полицентрических особей. У взрослых кустов, занимающих уже достаточно высокие среднепоемные прирусловые гривы, образуются отбеги (специализированные или неспециализированные корневища), укореняющиеся на более молодых долгопоемных участках отмелей, на склонах грив и на берегах межгривных понижений. Из этих отбегов формируются новые парциальные кусты (раметы), которые быстрее, чем семенной подрост, растут в высоту и взрослеют. Пионерные

деревья – ветла и осокорь – не способны формировать сомкнутый покров так же быстро, как кустарники, поскольку у их особей виргинильное состояние длится дольше, а способность к образованию поросли проявляется только при механических повреждениях ствола.

Вследствие такого соотношения биологических свойств пионерных деревьев и кустарников, на молодых участках поймы после стадии травяных группировок сначала формируются кустарниковые ивняки асс. *Salicetum triandro-viminalis* (кл. *Salicetea purpureae*, пор. *Salicetalia purpureae*, союз *Salicion albae*). Сомкнутость их полога может быть различной – от 0,5 до 0,9. В травяном покрове кустарниковых ивняков участвуют названные выше малолетники и гигрофильные многолетники, а также мезофильные и гигромезофильные многолетники. Среди последних обычно отмечают *Bromopsis inermis, Elytrigia repens, Equisetum arvense, Tanacetum vulgare, Angelica archangelica, Artemisia vulgaris, Agrostis alba, Filipendula ulmaria, Veronica longifolia* и другие виды (Шенников, 1914; Игошина, 1927; Самбук, 1930; Фурсаев, Хвалина, 1946; Марков, Фирсова, 1955; Матвеева, 1963; Шилов, 1971; Моисеев, Рубцов, 1980; Шушпанникова, 1996). Почвы под этими ивняками относятся к типу пойменных дерновых и имеют слоистое строение вследствие регулярного повторного отложения песка поверх наилка и растительного опада, накопившихся за предыдущий меженный период. Биогенное почвообразование выражено в молодой пойме слабо (Добровольский, 1968; Миркин, 1974).

Некоторые географические различия в видовом составе кустарниковых ивняков можно увидеть, хотя они и менее резки, чем зонально обусловленные различия растительности на старых участках пойм. Например, в неморальных и субаридных поймах в травяном покрове прирусловых кустарниковых ивняков часто присутствуют *Rubus caesius* и *Calystegia sepium* (Игошина, 1927; Марков, Фирсова, 1955; Матвеева, 1963; Шилов, 1971). В бореальных поймах Северной Двины, Вычегды, Печоры (северная тайга) эти виды отсутствуют, в то же время очень часто доминирует *Calamagrostis langsdorfii*, отсутствующий в более южных поймах. Также для ивняков в бореальных поймах характерны некоторые виды ив, отсутствующие в центральных и южных регионах Европейской России, – ива Смита (*Salix smithii*), шерстистопобеговая (*S. dasyclados*), грушанколистная (*S. pyrolifolia*) и русская (*S. rossica*). Кроме того, в ивняках бореальных пойм встречаются некоторые тяготеющие к Уралу травы – например, *Pleurospermum uralense*, *Cacalia hastata* (Шенников, 1914; Самбук, 1930; Моисеев, Рубцов, 1980; Шушпанникова, 1996).

Сукцессионная стадия кустарниковых ивняков длится на молодых участках поймы в течение нескольких десятилетий. Кустарниковые пионерные ивы светолюбивы, поэтому они начинают стареть и отмирать тогда, когда особи ветлы и осокоря обгоняют их по высоте и формируют над ними кроны. Отмирание бывает массовым, если формируется сомкнутый полог деревьев. В этом случае заросли пионерных кустарников на молодом участке поймы сменяются пионерными лесами асс. *Salici-Populetum* или асс. *Salicetum albae* (кл. *Salicetea purpureae*, пор. *Salicetalia purpureaea*, союз *Salicion albae*) с доминированием ветлы и осокоря в древостое и с участием в травяной синузии практически тех же видов, которые характерны для кустарниковых ивняков (Шингарева-Попова, 1935; Марков, Фирсова, 1955; Матвеева, 1963; Миркин, 1974). В другом случае на месте кустарникового ивняка может

сформироваться редколесье из немногих выживших под пологом кустарниковой синузии экземпляров ветлы и осокоря и тогда между деревьями сохраняются фрагменты кустарниковых зарослей.

Таким образом, комплекс растительности молодого приуслового участка поймы включает разнообразные по ярусной структуре и синтаксономической принадлежности элементы. Их различия обусловлены не только сукцессионной динамикой и разной давностью их возникновения, но и экотопическими различиями в соответствии с положением в микро- и мезорельефе. Растительность ближайших к руслу молодых форм рельефа находится в стадии формирования, то есть включает травяные и кустарниковые группировки разного возраста (см. рис. 9.14, рис. 9.16). Она, в соответствии с определением Т.И. Исаченко (1969), рассматривается как микрокомбинация. Самостоятельные кустарниковые или формирующиеся лесные контуры в ее составе представляют собой фрагменты сообществ.

В поймах крупных и средних рек с большими формами флювиального рельефа на более удаленных от русла молодых гривах и в понижениях между ними располагаются мезокомбинации, элементы которых различаются по положению в мезорельефе и могут быть сгруппированы в экологические ряды растительности, отражающие закономерное изменение состава доминирующих видов и ассектаторов. Этими элементами мезокомбинаций могут быть либо "полноценные" по площади и стабилизировавшиеся по очертаниям сообщества развитой кустарниковой и лесной растительности, либо динамичные микрокомбинации из продолжающих расширяться редколесий и кустарниковых зарослей и еще не заросших древесными растениями лугов и травяных болот. При этом как сообщества, так и микрокомбинации вовлечены в сукцессии, связанные с внедрением новых видов, произрастающих на соседних старых участках (см. ниже). Важно отметить, что эти сукцессии развиваются на разных элементах мезорельефа (например, на верхушках грив, на склонах и на дне понижений) относительно независимо, и нельзя интерпретировать экологический ряд растительности в пределах одной формы мезорельефа как отражение хода одной и той же сукцессии. Полный растительный покров молодого сегмента поймы представляет собой мезокомбинацию, элементы которой (мезокомбинации более низкого ранга на гривах и в понижениях) относительно стабильны по очертаниям в плане, за исключением ближайших к руслу.

В поймах малых рек растительность молодого сегмента часто представляет собой микрокомбинацию, поскольку практически все однородные контуры в ее составе малы по размерам и могут рассматриваться только как фрагменты сообществ. Невелики размеры и у обособленных форм рельефа, вмещающих сочетание нескольких таких фрагментов.

Не исключено, что при формировании на молодом участке поймы редколесья, перемежающегося кустарниковыми зарослями, пионерные кустарниковые ивы могут сохраняться в составе растительности неопределенно долго. Этому может способствовать:

1) разреженность полога древостоя, долго сохраняющаяся из-за того, что светолюбивый подрост ветлы и осокоря не может прижиться под сомкнутым пологом кустарников и материнских деревьев, а внедрение других видов деревьев на эти участки задерживается длительной поемностью и/или удаленностью источников диаспор;

2) самоподдержание кустарниковых ив за счет активного вегетативного размножения.

Продолжительность жизни кустарниковых пионерных ив была оценена М.В. Рубцовым и Н.Ю. Салминой (1983) в 40–50 лет, но, видимо, они получили эту оценку для отдельно взятого парциального куста (раметы), тогда как продолжительность онтогенеза генеты у кустарниковых ив, вероятно, бывает в описанных условиях и больше.

Возможно, формирование лесов из пионерных древесных видов – ветлы и осокоря – характерно только для сукцессий растительности в поймах крупных рек, где молодые участки суши велики по размерам. В поймах малых рек лесного пояса (и многих средних тоже) площади молодых участков суши очень невелики. Исследователи облесенных пойм южнотаежных и лесостепных малых рек упоминают, что пионерная растительность занимает там только очень узкие полоски на выпуклых берегах, в самых вершинах излучин, и представлена кустарниковыми ивняками, а на остальных участках берега к руслу примыкают такие же леса, что и в центральной части поймы (Денисов, 1954; Шилов, 1971; Евстигнеев, Браславская, 1999), (см. рис. 9.17). По-видимому, сукцессии пионерной растительности в таких поймах чаще приводят к возникновению неопределенно долго существующих возле уреза воды кустарниковых ивняков с отдельными взрослыми деревьями ветлы и/или осокоря.

Кроме того, следует отметить, что в северной и средней тайге лесов из осокоря и ветлы нет даже в поймах крупных и средних рек (Самбук, 1930; Моисеев, Рубцов, 1980; Шушпанникова, 1996). Возможно, эти лесообразователи недостаточно устойчивы к холодным зимам или позднему началу вегетации. В таком случае и в облесенных поймах малых среднетаежных и северотаежных рек отсутствие или незначительная встречаемость ветлы и осокоря могут быть связаны не только со слишком малой для их особей площадью молодых участков, но и с климатическими причинами.

Если на молодых участках все же формируются леса из пионерных видов деревьев, то в естественных условиях после завершения жизни первого поколения особей ветлы и осокоря в этих лесах происходит смена лесообразователей (Миркин, 1974). Например, получены оценки, что при отсутствии рубок осокорь полностью выпадает из древостоя первичных пойменных лесов не позже чем через 100 лет после начала их формирования (Миркин и др., 1970). Причины заключаются в светолюбии подроста ветлы и осокоря и требовательности к увлажнению почвы. Первая особенность не позволяет этим видам возобновляться под пологом леса, в том числе сформированного их же собственными особями. Вторая – приводит к гибели семенного возобновления на краткопоемных участках, где во второй половине лета уровень грунтовых вод может понижаться слишком сильно. Нередко именно этот фактор лимитирует самоподдержание ветлы и осокоря в поймах крупных рек, поскольку оккупированные ими молодые участки очень быстро повышаются под влиянием интенсивной аккумуляции аллювия и становятся краткопоемными к моменту вступления первого поколения в генеративный период (Белькевич, 1960).

В ряде пойм исследователи отмечали, что на возобновление ветлы и осокоря в первичных лесах неблагоприятно влияет также и неумеренный выпас скота (Матвеева, 1963; Невидомов, 1994). Но вместе с тем выпадение этих видов из древостоя первичных пойменных лесов может на некоторое время

быть отдалено проведением рубок и образованием пневой поросли; подробнее об этом будет сказано ниже. Длительность существования пионерных кустарниковых ивняков тоже может существенно увеличиться в результате проведения рубок, благодаря активному порослеобразованию кустов.

На молодых участках пойм описана не только динамика популяций пионерных видов-лесообразователей, но и инвазия тех видов деревьев и кустарников, взрослые особи которых произрастают на старых участках поймы или на речных террасах. Подрост этих видов приживается там, где позволяют режимы поемности, аллювиальности и освещенности. В пионерных кустарниковых ивняках и ветлово-тополевых лесах неморальных и субаридных пойм отмечен имматурный и виргинильный подрост вяза гладкого (*Ulmus laevis*) (Марков, Фирсова, 1955; Матвеева, 1963), устойчивого к затоплению и достаточно теневыносливого вида (Бяллович, 1957; Евстигнеев, 1991). В бореальных поймах Печоры и Вычегды в прирусловых кустарниковых ивняках присутствовал подрост березы бородавчатой (*Betula pendula*) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestirs*), но отсутствовали довольно широко распространенные на более старых участках ель европейская (*Picea abies*) и пихта сибирская (*Abies sibirica*) (Самбук, 1930; Моисеев, Рубцов, 1980). Последние два вида характеризуются низкой устойчивостью к затоплениям (Бяллович, 1957).

До известной степени состав древесных видов, осуществляющих инвазию в пионерную растительность пойм, зависит также от хозяйственного использования молодых участков и от степени общей сохранности дендрофлоры в регионе. Это подтверждает, например, сравнение двух неморальных пойм в Припятско-Деснинском полесье (бассейн верхнего и среднего Днепра). В сохранившей высокую облесенность пойме малой реки Нерусса в прирусловых пионерных ивняках присутствует довольно многочисленный подрост ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) (Евстигнеев, Браславская, 1999) – вида, проявляющего устойчивость к затоплению и теневыносливость на начальных этапах онтогенеза (Бяллович, 1957; Юркевич, Адерихо, 1973; Евстигнеев, 1991). Но в пойме средней реки Ипуть инвазия ясеня в прирусловые ивняки отмечена не была, поскольку от лесной растительности там остались фрагменты среди сельскохозяйственных угодий и, в частности, леса с участием ясеня в древостое распространены крайне незначительно и только в удалении от молодых участков (Сапегин, 1972).

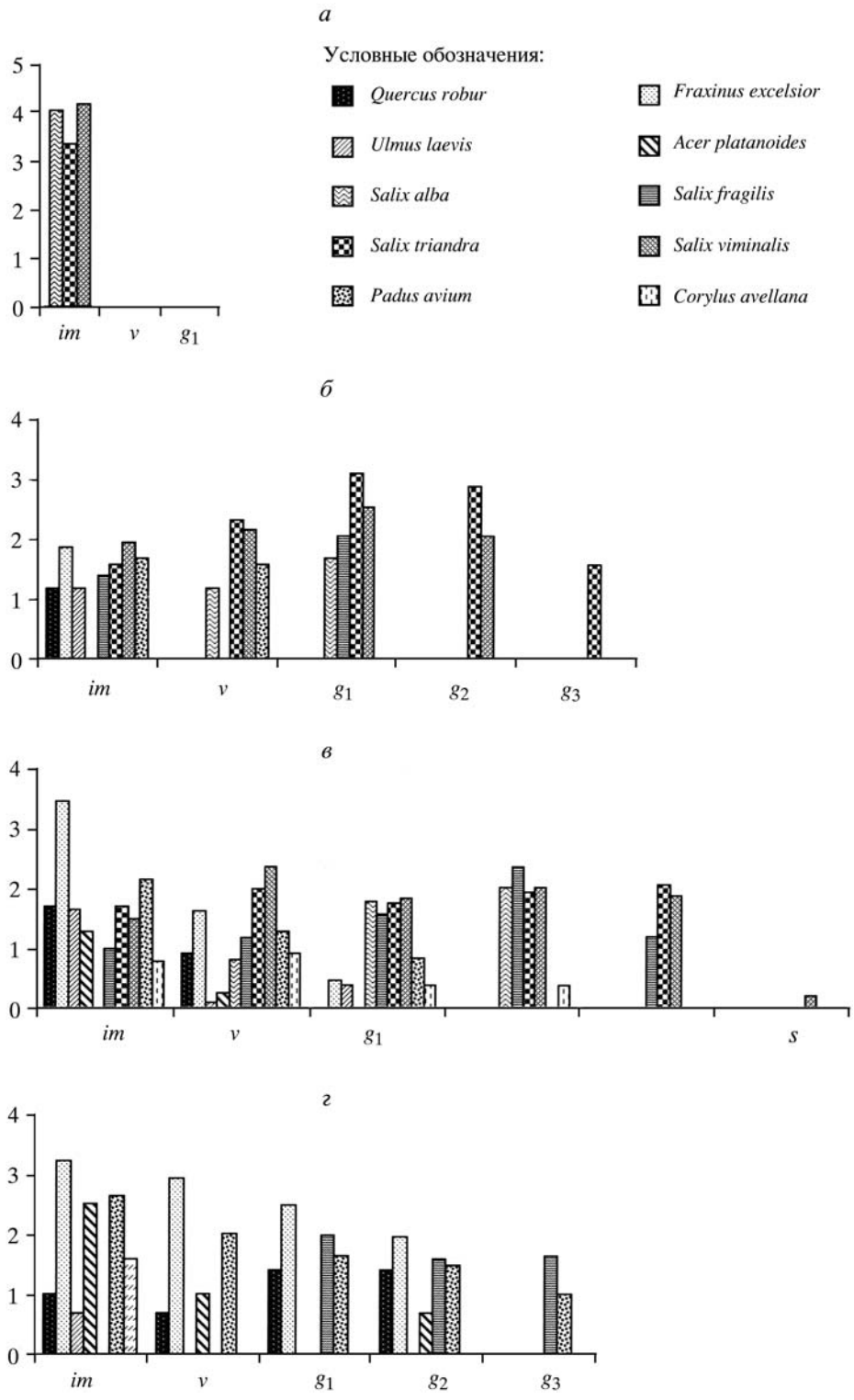
Вообще, исследования в пойме Неруссы показали, что состав древесных видов, осуществляющих инвазию непосредственно в прирусловые ивняки, может быть довольно разнообразным (рис. 9.18): там были отмечены ясень обыкновенный, дуб черешчатый (*Quercus robur*), ольха черная (*Alnus gluti-*

→

Рис. 9.18. Демографическая структура популяций древесных видов в составе малонарушенной растительности на молодых гривах переработанной поймы (зона широколиственных лесов, река Нерусса):

а – в травяной растительности на долгопоемных прирусловых отмелях (кл. *Bidentetea tripartiti*), *б* – в формирующихся ивняках на долгопоемных прирусловых гривах (асс. *Salicetum triandro-viminalis*), *в* – в старых ивняках на долгопоемных прирусловых гривах (асс. *Salicetum triandro-viminalis*), *г* – в лесах на отстоящих от русла среднепоемных гривах (переход от асс. *Salicetum albae* к асс. *Ficario-Ulmetum*).

На диаграммах по оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – плотность особей (шт./га) в логарифмическом масштабе.


а
Условные обозначения:
Quercus robur
Fraxinus excelsior
Ulmus laevis
Acer platanoides
Salix alba
Salix fragilis
Salix triandra
Salix viminalis
Padus avium
Corylus avellana
im
v
g1
б
g2
g3
в
s
г

nosa), вяз гладкий, клен остролистный (*Acer platanoides*), крушина ломкая (*Frangula alnus*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), бересклет европейский (*Euonymus europaea*), лещина (*Corylus avellana*) (Евстигнеев, Браславская, 1999; Браславская, 2001а,б). Эти наблюдения заметно контрастируют с опубликованными данными о сукцессиях древесной растительности в других поймах. Например, в неморальных поймах средней Волги и нижней Камы в прирусловых кустарниковых ивняках и ветлово-осокоревых лесах был отмечен подрост только трех не-пионерных видов – вяза гладкого, крушины ломкой и розы коричной (*Rosa cinnamomea*) (Марков, Фирсова, 1955). В субаридных поймах (Белая, средний Дон) в прирусловых тополевых лесах был отмечен подрост только вяза гладкого (Арсенов, Свиридова, 1968; Миркин и др., 1970).

Подобные различия состава внедряющихся в пионерную растительность видов могут быть связаны с тем, что в пойме малой реки относительно непродолжителен период затопления даже молодых прирусловых участков, тогда как в поймах остальных названных рек (средних и крупных) молодые участки затоплены дольше. Но очень вероятно, что причина таких различий заключается в обсуждавшихся выше различиях хозяйственного использования поймы и сохранности древесной растительности и дендрофлоры. Можно в связи с этим упомянуть и данные А.А. Матвеевой (1963), которая отмечала в субаридной пойме Хопра полное отсутствие подроста древесных видов в кустарниковых ивняках и ветлово-тополевых лесах и связывала это с повсеместным выпасом скота. Из своих наблюдений она сделала вывод, что пионерные леса, подвергающиеся выпасу, после старения и распада их древостоя трансформируются в луга (расположенные уже на старых участках центральной поймы), и только потом в эти луговые сообщества внедряется подрост вяза гладкого и начинают формироваться широколиственные леса.

В бореальных поймах Печоры и Вычегды отмечен довольно широкий набор древесных видов, внедряющихся в кустарниковые ивняки: из деревьев – только подрост сосны и березы бородавчатой, но из кустарников – смородина черная (*Ribes nigrum*), смородина кистистая (*Ribes spicatum*), ольховник (*Dushekia fruticosa*), жимолость Палласа (*Lonicera pallasii*), рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), роза коричная (Самбук, 1930; Моисеев, Рубцов, 1980). В опубликованных материалах нет прямых свидетельств о том, что антропогенная нагрузка на такие поймы была ниже, чем на описанные выше неморальные и субаридные поймы крупных и средних рек. Более того, Ф.В. Самбук указывал, например, что выкашиваемые луга широко распространены по берегам Печоры. Но все же можно предположить, что в названных бореальных поймах было ослаблено хотя бы влияние выпаса на прирусловую растительность – из-за более низкой, чем в южных регионах, плотности населенных пунктов.

Сильное влияние на инвазию древесных видов в пионерную растительность оказывает и затенение. Это можно проиллюстрировать наблюдениями в переработанной пойме Неруссы, в тех молодых массивах, рядом с которыми на старых участках сохранились широколиственные леса с генеративными деревьями дуба и ясеня (см. рис. 9.16). В долгопоемных и среднепоемных экотопах молодых массивов под пологом кустарниковых ивняков нередко отмечаются всходы этих видов. Но подрост дуба (светолюбивого вида) достигает имматурного состояния только на полянах, возникших среди

ивняков под влиянием заготовительной деятельности бобров или антропогенной рекреации. Имматурный подрост ясеня (вида, теневыносливого в ювенильном и имматурном состоянии) в этих ситуациях встречается под пологом ивняков постоянно (Браславская, 2001а). Ю.П. Бяллович (1957) и А.К. Денисов (1954) отмечали, что дуб устойчив к затоплению в той же степени, что и ясень, а аллювиальность успешно преодолевает благодаря отрастанию новых генераций придаточных корней на погребенной наносами части ствола. Можно сделать вывод, что низкая приживаемость подроста дуба в молодых участках обусловлена именно неблагоприятным световым режимом в ивняках.

В травяном покрове сформировавшихся и начавших стареть кустарниковых ивняков растут большей частью те же виды, что и в формирующихся ивняках. Но туда могут внедриться – при подходящих условиях поемности – некоторые виды, характерные для лесов на старых пойменных гривах. Например, в облесенных отрезках течения Неруссы в старых прирусловых ивняках отмечены травы широколиственных лесов: *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Polygonatum multiflorum*, *Festuca gigantea*, *Lamium maculatum*, *Glechoma hederacea*, *Scrophularia nodosa* (Евстигнеев, Браславская, 1999). Для сравнения можно указать, что в аналогичных ивняках более освоенной и залуженной поймы Клязьмы (тоже относящейся к неморальному типу, согласно В.В. Липатовой), по данным М.П. Шилова (1971), отмечены только последние два из перечисленных видов.

Прижившийся подрост древесных видов постепенно формирует на молодых участках поймы ценопопуляции или объединения популяционных локусов, численность и демографическая структура которых варьируют в зависимости от толерантности, темпов онтогенетического развития и активности инвазии. В упоминавшихся субаридных поймах Белой и среднего Дона описана смена тополевых лесов вязовниками, формирующимися из прижившегося подроста вяза гладкого (Арсенов, Свиридова, 1968; Миркин и др., 1970).

В неморальной пойме Неруссы ясень и вяз гладкий (виды, теневыносливые в ювенильном и имматурном состояниях) формируют среди стареющих кустарниковых ивняков микрообъединения локусов с нормальной демографической структурой (см. рис. 9.18, *г*). Их взрослые особи входят в состав самого верхнего яруса растительности. При этом у ясеня плотность локусов больше, чем у вяза. Видимо, это различие связано с тем, что ясень может осуществлять инвазию более активно: в широколиственных лесах по соседству с молодыми участками поймы повсеместно распространены его генеративные особи с многочисленными анемохорными плодами. Генеративных же особей вяза крайне мало, поэтому основной способ самоподдержания его популяции – образование корневых отпрысков. Однако инвазия корнеотпрыскового потомства вяза в молодые участки затруднена, поскольку он не может преодолеть длинные и широкие старицы, обычно отделяющие старые пойменные массивы от молодых.

Также в стареющих прирусловых ивняках поймы Неруссы формируют микрообъединения локусов светолюбивые виды – дуб, береза бородавчатая, ольха черная. Эти микрообъединения фрагментарны по демографической структуре: взрослые особи единичны, подрост очень малочисленный или отсутствует. Приживание подроста улучшается и плотность локусов повыша-

ется только при наличии факторов, обеспечивающих изреживание ивняка и появление окон в его пологе (выпас, рекреация, деятельность бобров). Кроме того, в этих ивняках присутствуют малочисленные и фрагментарные по демографической структуре объединения локусов некоторых видов, плохо переносящих затопление, – например, клена остролистного.

Параллельно с формированием древостоя из внедряющихся видов постепенно отмирают на молодых участках пионерные виды кустарников, а затем и деревьев (Евстигнеев, Браславская, 1999; Браславская, 2001а) (см. рис. 9.18, *в, г*). Это улучшает условия приживания подроста новых лесообразователей, устойчивых к затоплениям, способствует формированию в их популяционных образованиях нормальной демографической структуры. Естественно, возможности разных видов использовать эти благоприятные обстоятельства различны, что определяется темпами онтогенеза, потенциальным генеративным усилием, конкурентоспособностью при использовании света и других ресурсов.

В наиболее долгопоемных молодых межгривных понижениях сукцессия растительности развивается иначе. Из новых древесных видов туда могут внедриться только ива пепельная (*Salix cinerea*) и ольха черная (*Alnus glutinosa*), выдерживающие затопление на протяжении нескольких месяцев (Бяллович, 1957). Но эти виды светолюбивы и для приживания нуждаются в окнах полога древесной растительности. Такие окна могут возникать в долгопоемных понижениях при отсутствии условий для оборота поколений прирусловых ив и тополей – если создается застойное затопление более чем на 3 месяца, отсутствуют большие незадернованные участки почвы. Тогда, по мере естественного изреживания полога этих пионерных видов, в долгопоемных понижениях формируются локусы ольхи и ивы пепельной с фрагментарной демографической структурой. Если же глубокие понижения молодой поймы обводнены постоянно, то древесной растительности в них нет, а травяная представлена только водными видами или гелофитами (Фурсаев, Хвалина, 1946; Марков, Фирсова, 1955; Евстигнеев, Браславская, 1999).

Особенности растительности на старых участках. Смена лесообразователей в ходе первичной сукцессии пойменной растительности происходит одновременно с отодвиганием речного русла от молодых участков суши. На стадии, когда участок переработанной поймы окажется в основании намываемого сегмента поймы, на нем обычно уже окончательно сформированы леса (сообщества или фрагменты сообществ) более поздних стадий сукцессии. Они схожи по ряду флористических и структурных признаков с лесами унаследованной поймы, но, видимо, только со среднепоемными. Имеющиеся оценки скоростей наращивания высотных отметок поймы (см. раздел 9.1.2) заставляют предполагать, что даже в поймах многих крупных рек верхушки самых старых грив в намываемых пойменных сегментах еще не успевают стать краткопоемными за время жизни двух поколений лесообразователей (одного поколения пионерных видов и одного поколения видов, внедрившихся позже). Может быть, только в поймах Днепра, Дона и Волги в нижнем течении возможна такая быстрая трансформация молодых грив, но этот вопрос еще нуждается в специальных исследованиях.

В неморальных и субаридных поймах крупных и средних рек отмечено, что леса в относительно удаленных от русла участках переработанной поймы имеют особенности флористического состава, обусловленные предше-

ствующим ходом сукцессии: в них растут единичные старые особи осокоря и/или ветлы, сохранившиеся от пионерной растительности (Марков, Фирсова, 1955; Миркин и др., 1970; Браславская, 2001а). В синтаксономическом отношении такие леса должны, видимо, занимать промежуточное положение между классами *Salicetea purpureae* и *Querco-Fagetea* (или относиться к особому союзу в составе второго класса).

В старых межгривных понижениях и старичных ложбинах переработанной поймы режим поемности обычно остается экстремальным, и микросайты, пригодные для приживания даже таких видов как ольха черная и ива пепельная, возникают достаточно медленно. Поэтому на старых участках переработанной поймы даже малонарушенный растительный покров в целом сохраняет комплексный характер и включает не только сформировавшуюся лесную растительность, находящуюся на поздних стадиях первичной сукцессии, но и травяную растительность классов *Lemnetea*, *Potametea*, *Phragmiti-Magnocaricetea* – сообщества или фрагменты сообществ в водоемах, травяных болотах и заболоченностях. Основу травяной растительности составляют различные гидрофильные и гигрофильные многолетники, упоминавшиеся ранее.

Старые участки в составе переработанной поймы могут иметь и другую предысторию: они могут "попасть" в переработанную пойму из области унаследованной поймы в ходе меандрирования русла. Нередко такие участки включают гривы с краткопоемными верхушками, которые могут быть приняты исследователями за молодые прирусловые валы. Отличительным признаком может служить то, что участки переработанной поймы с этими высокими гривами находятся на подмываемых (вогнутых) берегах русла и постепенно разрушаются. Комплекс малонарушенной растительности подобных старых участков переработанной поймы включает леса (сообщества или фрагменты сообществ) с такими же признаками общего флористического состава и демографической структуры лесообразователей, как в унаследованной пойме при соответствующем режиме поемности. Виды, характерные для лесов унаследованной поймы и произрастающие в этих старых участках переработанной поймы, имеют возможность оттуда регулярно осуществлять инвазию на молодые участки и тем самым постепенно "продвигать" ход первичной сукцессии.

В качестве примеров можно указать, что в неморальной пойме р. Нерусса на таких старых участках переработанной поймы встречаются леса кл. *Querco-Fagetea* с древостоем 150–180 лет: краткопоемные дубово-ясеневые с участием липы и кленов остролистного и полевого (асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris*) и среднепоемные дубово-ясеневые (асс. *Ficario-Ulmetum campestris*) (Браславская, 2001а).

В бореальных среднетаежных поймах на подобных старых прирусловых участках описаны леса кл. *Vaccinio-Piceetea* (пор. *Vaccinio-Piceetalia*). В среднепоемных экотопах это – березово-еловые (*Picea abies*) леса с примесью в древостое лиственницы (*Larix sibirica*). Они характеризуются неравномерной сомкнутостью полога древостоя, наличием частых окон. Подлесок в них густой, состоит из ивы корзиночной, жимолости Палласа (*Lonicera pallasii*), черемухи, смородины черной и красной (*Ribes nigrum* и *R. rubrum*), различных видов шиповника (*Rosa* sp.) и спиреи (*Spiraea media* и др.), кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus*). В травяно-кустарничковом по-

крове сочетаются виды крупнотравья (*Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus*, *Trollius europaeus, Geranium sylvaticum, Paeonia anomala, Ligularia sibirica, Cacalia hastata*), больше тяготеющие к просветам полога, и виды таежного мелкотравья (*Gymnocarpium dryopteris, Trientalis europaea, Maianthemum bifolia, Adoxa moschatellina, Oxalis acetosella, Hedysarum alpinum*), сосредоточенные под пологом. В травяно-кустарничковом покрове более или менее значительно участие гигрофильных видов *Filipendula ulmaria*, *Thelypteris palustris*. Еще одна особенность этих лесов по сравнению с пойменными лесами других зон – более заметное развитие напочвенного мохового покрова (проективное покрытие 10–20%), включающего преимущественно зеленые, но также и сфагновые мхи. В южных районах бассейна Пинеги (Соткинский и Келдинско-Полтинский ландшафты) в среднепоемных лесах отмечены как характерные, некоторые виды широколиственных лесов (*Aegopodium podgraria*, *Viola mirabilis, Pulmonaria obscura*), и указано произрастание редких видов *Cortusa matthioli, Gymnocarpium robertianum, Cystopteris fragilis* (Сабуров, 1972).

Представляется полезным упомянуть в обзоре отечественных исследований пойменных лесов недавно опубликованное подробное описание краткопоемных разреженных широколиственных лесов класса *Querco-Fagetea* на старых участках островов в аридной Волго-Ахтубинской пойме (Golub, Kuzmina, 1997). Несмотря на то, что Волго-Ахтубинская пойма относится к типу островных пойм, сформированных многорукавными реками, и выделить область переработанной поймы в ней невозможно (см. раздел 9.1.2), уместно привести характеристику этих лесов здесь, поскольку они в традиционном понимании относятся к прирусловой зоне поймы, с которой область переработанной поймы меандрирующих рек топографически совпадает.

В широколиственных лесах, о которых идет речь, древостой сформирован дубом, вязом гладким, осокорем, с примесью яблони лесной (*Malus sylvestris*), ветлы, лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolius*), груши лесной (*Pyrus pyraster*), ясеня пенсильванского (*Fraxinus pensylvanica*), шелковиц белой и черной (*Morus alba* и *M. nigra*), вяза малого (*Ulmus minor*). Доминировать могут дуб и вяз гладкий; осокорь участвует в древостое, в лучшем случае, как субдоминант. Современный древостой во всех лесах имеет порослевое происхождение – послерубочное; часто сомкнутость его крон составляет не более 0,5. Из деревьев второй величины там иногда встречается клен татарский (*Acer tataricum*), в подлеске – жестер слабительный (*Rhamnus cathartica*), боярышник сомнительный (*Crataegus ambiguus*), терн обыкновенный (*Prunus spinosa*), аморфа кустарниковая (*Amorpha fruticosa*), различные виды шиповника, жимолость татарская (*Lonicera tatarica*). Травяной покров часто разреженный (покрытие не более 25–30%) и очень разнороден: виды сухих лугов и степей (*Poa angustifolia, Calamagrostis epigeios, Lactuca tatarica, Elytrigia repens, Carex praecox, Lactuca tatarica, Aristolochia clematitis, Asparagus officinalis*), некоторые галофильные виды (*Glycyrrhiza glabra*), сорные виды (*Taraxacum officinale, Cirsium incanum, Lactuca serriola, Cannabis ruderalis, Artemisia pontica, Convolvulus arvensis, Medicago caerulea*), гигрофильные и гидрофильные светолюбивые виды (*Rubus caesius*, *Euphorbia palustris, Carex melanostachia, C. riparia*).

Видимо, разнородный эколого-ценотический состав всех синузий у этих лесов является следствием не только постоянного переноса по пойме раз-

личных семян, но и разреженности полога древесной синузии из-за регулярных антропогенных нарушений, что позволяет приживаться светолюбивым травянистым видам и одичавшим древесным интродуцентам и плодовым культурам.

Леса с таким флористическим составом предложено выделить в союз *Poo-Ulmion* в составе класса *Querco-Fagetea*. Внутри союза описаны две ассоциации – *Poo angustifoliae-Quercetum roburi* и *Poo angustifoliae-Ulmetum*, различающиеся, прежде всего, по доминантам древостоя. В асс. *Poo angustifoliae-Ulmetum* по тому же принципу выделена субасс. *Poo angustifoliae-Ulmetum populetosum nigrae*, где содоминантом вяза в древостое является осокорь (Golub, Kuzmina, 1997). В характеристике ассоциаций указано, что леса асс. *Poo angustifoliae-Ulmetum* приурочены к "чуть более пониженным" участкам, чем леса асс. *Poo angustifoliae-Quercetum roburi*, но, видимо, они все-таки относятся к категории краткопоемных. Обсуждая вопрос о засоленности почв, на которых произрастают эти леса, авторы публикации сообщают, что они брали пробы на химический анализ только в дубовых лесах и сильного засоления не обнаружили, хотя другие исследователи, работавшие в том же регионе, указывали для пойменных почв содержание солей более 2%.

В отношении старых участков переработанной поймы у меандрирующих рек интересно отметить, что размыв их берегов отчасти влияет на флористический состав малонарушенных лесов, ибо при этом создаются опушки со стороны русла. На опушках не только освещенность выше, чем под пологом леса, но и регулярно нарушается напочвенный покров при паводках и одновременно заносятся семена различных видов, в том числе светолюбивых – пионерных древесных и луговых травянистых. Эти виды имеют, таким образом, возможность локально внедряться не только в молодые участки переработанной поймы, но и в старые. Например, в пойме Неруссы было отмечено произрастание в такой обстановке единичных молодых генеративных особей ветлы, ивы ломкой, березы бородавчатой, ольхи черной, а из трав – *Achillea millefolium, Bromopsis inermis, Tanacetum vulgare, Artemisia vulgaris, Agrostis gigantea* (Браславская, 2001а).

Такие же случаи были описаны и в других геоботанических исследованиях. Например, А.А. Матвеева (1963) попыталась следующим образом отразить влияние меандрирования русла на сукцессии растительности в пойме Хопра: она описала ассоциацию "дубрава злаковая", формирующуюся из ландышевых или звездчатковых дубрав центральной поймы в результате того, что при блуждании русла они оказываются в прирусловой зоне. По ее мнению, интенсивная аккумуляция песчаного аллювия создает в таких дубравах условия для поселения злаков, типичных для прирусловых ивняков, и вытеснения ими других травянистых видов. И.А. Солоневич (1976) при анализе той же геоморфологической ситуации в пойме Припяти сделал вывод, что леса с преобладанием злаков во "вторичной прирусловой пойме" (его термин) формируются под влиянием не столько аллювиальности, сколько выпаса, а при его отсутствии в травяном покрове подобных прирусловых лесов доминируют *Convallaria majalis*, *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica*, *Lysimachia nummularia*, *Lycopus europaeus*, *Galium palustre*. Сопоставляя эти примеры, можно заключить, что русловые процессы все-таки способствуют внедрению светолюбивых видов в лесную растительность на подмываемых

старых участках переработанной поймы, но стать доминантами эти виды могут только при сильных нарушениях синузий деревьев и кустарников, причиной чего сейчас является обычно хозяйственная деятельность.

Общая характеристика природной динамики ландшафта и растительности в переработанной пойме. Как уже обсуждалось, площадь молодых участков в пойме сильно зависит от интенсивности эрозионно-аккумулятивной деятельности русла. В поймах крупных рек молодые формы мезорельефа суши довольно велики по размерам и характеризуются экстремальным экологическим режимом, а скорость их новообразования превышает скорость инвазии на них многих конкурентных и толерантных древесных видов. В этих поймах пионерная растительность занимает в окрестностях русла достаточно большие территории. Хотя пионерные виды могут также сохраниться в составе растительности в результате антропогенных нарушений. Наоборот, в поймах малых и многих средних рек молодые формы мезорельефа суши невелики, условия их экологического режима менее экстремальны, а скорость их новообразования сопоставима со скоростью инвазии на них конкурентных и толерантных древесных видов. Поэтому при отсутствии широкомасштабной хозяйственной деятельности пионерная растительность в таких поймах распространена менее широко и может занимать всего 1–2% территории.

Поскольку прибрежные участки не только формируются в процессе аккумуляции, но и подвергаются разрушению под действием боковой эрозии, причем скорость последней нередко бывает выше, то сукцессии растительности в переработанной пойме могут быть прерваны – на завершающем этапе или даже на одном из ранних. Иногда исследователи-геоботаники рассматривают этот фактор как основную причину отсутствия в пойме растительности поздних стадий первичной сукцессии, особенно если речь идет о крупной реке. Так, Н.С. Шингарева-Попова (1935) высказывала мнение, что отсутствие дубовых лесов на островах волжской поймы (север Саратовской области) связано с тем, что разрушение этих островов происходит гораздо быстрее, чем такие леса успевают на них сформироваться в ходе первичной сукцессии. Вследствие этого на островах произрастают только ветловые и осокоревые леса.

Вместе с тем размыв какого-либо участка переработанной поймы и прерывание сукцессий растительности на нем сопровождается началом или ускорением намывания другого участка, так как высвободившийся аллювий начинает аккумулироваться в новом месте. Нередко такой намываемый участок расположен непосредственно по соседству с разрушаемым участком, где этот аллювий образуется (см. раздел 9.1.2). Таким образом, в ландшафте переработанной поймы происходит постепенное территориальное перераспределение контуров растительности, находящихся на разных стадиях первичной сукцессии. Общее же ценотическое и флористическое разнообразие растительности в переработанной пойме остается в ходе этого процесса относительно стабильным и при этом высоким. Возможны некоторые флюктуации уровня разнообразия растительности переработанной поймы в естественных условиях – в связи с вековыми колебаниями водности реки и сопровождающими их изменениями суммарной площади молодых и старых участков. Достоверно подтвердить, что подобные изменения структуры ландшафта и уровня разнообразия растительности происходят по естествен-

ным причинам, можно только многолетними документированными наблюдениями за гидрологическими процессами.

Если же рассматривать в переработанной пойме долговременную сукцессионную динамику растительности какого-либо конкретного, фиксированного в пространстве участка, то можно сделать вывод, что она имеет черты цикличности: по мере горизонтальных смещений речного русла на этом участке могут повторяться инициальная и все последующие стадии формирования растительности. Регулярность таких повторений и возможная продолжительность сукцессии до момента прерывания зависят от масштаба (водности) реки, так как чем крупнее река, тем быстрее смещается ее русло. Но в любом случае, в условиях Русской равнины такой сукцессионный цикл, инициированный русловыми процессами, относится к явлениям вековой динамики растительности.

Описанный характер сукцессионной динамики – циклический, если рассматривать его по отношению к какому-либо фиксированному участку на территории поймы, – может быть нарушен в том случае, когда в результате спрямлений русла или его переходов в другие протоки пояс меандрирования переместится в другую часть поймы. Тогда рассматриваемый фиксированный участок окажется в составе унаследованной поймы, структура и динамика ландшафта которой обсуждаются далее.

Растительность унаследованной поймы

Как уже говорилось в разделах 9.1.2 и 9.1.4, из-за постепенного врезания речного русла многие формы рельефа унаследованной поймы (и положительные, и отрицательные) имеют бóльшие высотные отметки, чем аналогичные формы на молодых участках переработанной поймы. Обычно в унаследованной пойме многочисленны гривы и псевдоостанцы с краткопоемными верхними частями и среднепоемными склонами. В лесном поясе Русской равнины при слабой антропогенной нарушенности растительности такие экотопы заняты лесами (в зависимости от размеров форм рельефа – фрагментами сообществ или сообществами). Эти леса включают многие виды, произрастающие на водоразделах, поэтому могут иметь сходство с плакорной лесной растительностью – как в отношении ее зонально обусловленных признаков, так и в отношении тех черт, которые она приобрела в результате частичной антропогенной трансформации. В то же время пойменные леса имеют ряд специфических особенностей видового состава, связанных и с предшествующим ходом сукцессии и с режимом поемности (см. ниже).

В условиях гривистого мезорельефа долго-, средне- и краткопоемные участки регулярно чередуются на территории унаследованной поймы. Поэтому в целом ее растительность представляет собой комплекс разнородных контуров (см. рис. 9.15 и рисунки 9.19 и 9.20). Даже при малой антропогенной нарушенности этот комплекс включает и леса (на гривах и в понижениях), и травяную растительность (в необлесенных заболоченных или обводненных понижениях), а также растительность опушек (экотонов между указанными травяными и лесными контурами). Дополнительную мозаичность вносит в этот комплекс хозяйственная деятельность в поймах, часто направленная на залужение грив под сенокосы и пастбища. Следует отметить, что и для многих пойменных понижений, освобождающихся от воды в межень,

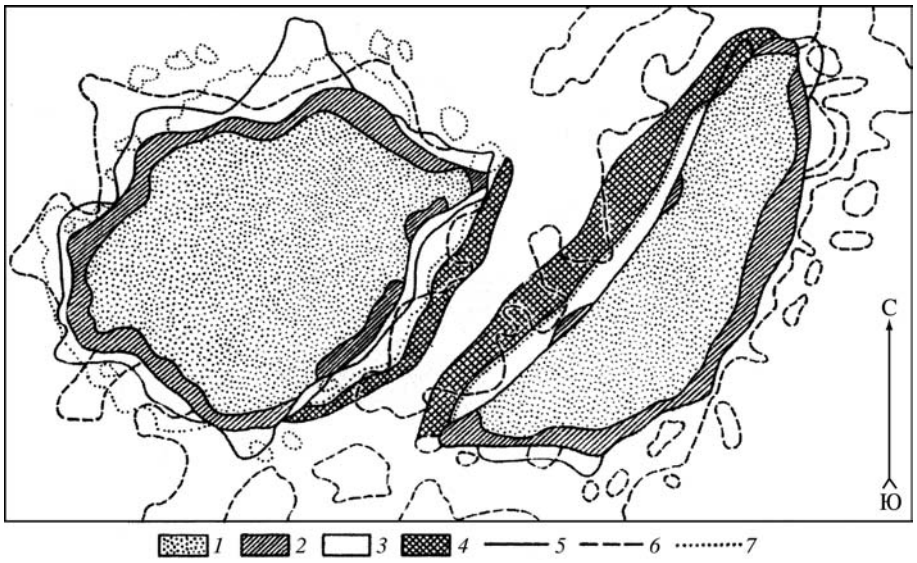


Рис. 9.19. Схема лесо-лугового комплекса в пойме Клязьмы. (Шилов, Клопова, 1970).

Условные обозначения (сохранена авторская терминология): *1* – дубрава ландышевая, *2* – кустарниковый пояс, *3* – мелкозлаковый луг, *4* – лесо-луговой пояс, *5* – границы распространения *Convallaria majalis* – луго-лесной пояс, *6* – граница распространения *Galium boreale*, *7* – граница распространения *Genista tinctoria* – луго-лесной пояс.

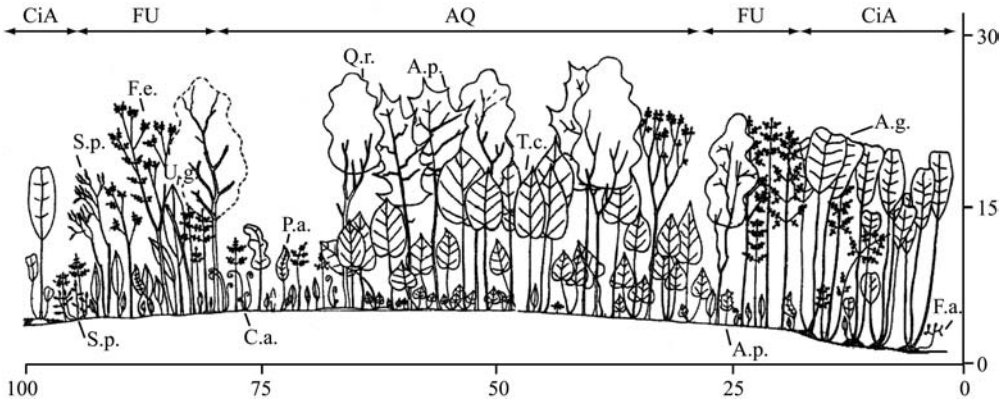


Рис. 9.20. Вертикальная структура малонарушенной лесной растительности в унаследованной пойме (зона широколиственных лесов, река Нерусса). Глубина профиля 5 м. По вертикали – высота (м), по горизонтали – протяженность профиля (м).

Условные обозначения. Виды растений: Q.r. – дуб черешчатый, F.e. – ясень обыкновенный, A.p. – клен остролистный, A.g. – ольха клейкая, S.p. – ива пятитычинковая, P.a. – черемуха обыкновенная, C.a. – лещина обыкновенная, F.a. – крушина ломкая, T.c. – липа сердцевидная. Пунктиром обозначены мертвые деревья. AQ – широколиственный лес асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris* на краткопоемных верхних участках пойменных массивов, FU – широколиственный лес асс. *Ficario-Ulmetum* на среднепоемных склоновых участках массивов, CiA – широколиственный лес асс. *Circaeo-Alnetum* на среднепоемных краевых участках массивов, PhM – травяная растительность кл. *Phragmiti-Magnocaricetea* в долгопоемных ложбинах.

причиной необлесенности является не только режим поемности, но и ежегодное сенокошение, и что в тех случаях, когда оно прекращается, травяная растительность в них начинает постепенно сменяться кустарниковой или лесной. Комплексная растительность унаследованной поймы на крупных и некоторых средних реках может иметь ранг макрокомбинации. Обычно же на средних и малых реках она представляет собой мезокомбинацию, составленную из мезокомбинаций более низкого ранга, соответствующих отдельным массивам.

Растительный покров переработанной поймы и растительный покров унаследованной поймы – это разные мезо- или даже макрокомбинации растительности в пойменном ландшафте. Согласно исходным определениям уровней организации комплексной растительности (Исаченко, 1969; см. раздел 9.1.4), разнородные части мезо- или макрокомбинаций (и соответствующих пространственных экологических рядов) не следует рассматривать как стадии одного и того же динамического процесса.

Однако, исследование комплексной растительности пойм – особый случай. Основываясь на обсуждавшихся (раздел 9.1.2) закономерностях геоморфологического развития пойменного ландшафта, можно утверждать, что формы рельефа современной унаследованной поймы не могли сформироваться иначе, чем под действием эрозионно-аккумулятивной деятельности русла в переработанной пойме в геологическом прошлом. Анализ закономерностей хода первичной сукцессии на молодых участках поймы позволяет заключить также, что в период своего формирования молодые гривы, межгривные понижения и старичные ложбины должны были даже в геологическом прошлом (то есть в раннем голоцене, когда началось формирование современных речных пойм) зарастать пионерной растительностью примерно такого же облика, как сейчас.

Таким образом, мезо- или макрокомбинации современной растительности в унаследованных поймах наверняка сформировались на месте покрывавших те же самые формы рельефа мезо- или макрокомбинаций пионерной растительности, похожей на современную. Тем не менее, исследователю трудно обоснованно описать в деталях ход этой вековой смены. Время, в течение которого она произошла, можно при необходимости установить путем датировки абсолютного возраста разных форм рельефа (см. раздел 9.1.4); для рельефа старых участков пойм этот возраст сейчас составляет не менее нескольких тысячелетий (Панин и др., 1997, 1999; Сидорчук и др., 1999). То есть интересующая исследователя динамическая смена растительности на этом рельефе произошла за такой промежуток времени, что включила оборот многих поколений даже в популяциях лесообразующих древесных видов, не говоря уже о травянистых.

Поэтому и возникают трудности при попытках детальной реконструкции такой динамики. Во-первых, сложно получить количественные оценки изменения численности разных видов в составе растительности при каждой смене поколений, тем более когда таких смен происходит много, когда параллельно с ними постепенно изменяются условия произрастания (например, сокращается поемность) и когда в ход этих смен неоднократно вмешиваются различные нарушения. Во-вторых, сложно реконструировать направление и скорость изменений экологического режима. Например, возможны две причины изменений поемности (см. разделы 9.1.2 и 9.1.3) – врезание

русла (сокращает поемность) и колебания его водности (сопровождаются сходными по направленности колебаниями поемности). У каждого конкретного русла характер сочетания этих процессов и их скорости индивидуальны, так что даже при более или менее успешной реконструкции динамики ландшафта в долине одной реки распространять полученные выводы на долины других рек проблематично. В-третьих, сложно в каждом конкретном случае точно реконструировать историю упоминавшихся нарушений растительности.

Приведенными рассуждениями приходится заполнять пробел в описании той части динамики пойменной растительности, которая касается продолжения первичной сукцессии после попадания пойменного массива из переработанной поймы в унаследованную. Возможно, когда-нибудь появятся более точные методы оценки всех перечисленных факторов, влияющих на динамику пойменного ландшафта, и тогда надежность реконструкций этого отрезка первичной сукцессии тоже повысится. Пока же приходится сосредоточиваться на анализе состава микрокомбинаций и мезокомбинаций внутри каждой обособленной пойменной зоны и выявлять таким путем более кратковременные динамические процессы.

Состав, структура и динамика малонарушенных средне- и краткопоемных лесов. Наиболее подробно эти леса изучены в неморальных поймах бассейнов Дона, Днепра и Волги, где произрастают широколиственные лесообразователи, в том числе дуб черешчатый (см. рис. 9.20). Доля дуба в составе древостоя пойменных широколиственных лесов может быть значительной (Сидорович, 1965; Юркевич, 1960). Помимо дуба там произрастают ясень, липа сердцелистная (*Tilia cordat*а), вяз гладкий и вяз шершавый (*Ulmus glabra*), клен остролистный; нередка также примесь мелколиственных видов – берез пушистой и бородавчатой (*Betula pubescens* и *B. pendula*), граба обыкновенного (*Carpinus betulus*), осины (*Populus tremula*), ольхи черной. В поймах средних рек бассейна Волги (подзоны смешанных лесов и южной тайги) в древостое этих лесов отмечают еще ель (разные виды в разных регионах) и пихту сибирскую (Денисов, 1954; Шилов, 1971).

Из деревьев второй величины в лесах неморальных пойм растут клены полевой и татарский (*Acer campestre* и *A. tataricum*), яблоня лесная, вяз малый; в подлеске – лещина, черемуха, бересклеты бородавчатый и европейский (*Euonymus verrucosa* и *E. europaea*), свидины кроваво-красная и белая (*Swida sanguinea* и *S. alba*), калина (*Viburnum opulus*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), крушина ломкая, виды шиповников, жимолость лесная (*Lonicera xylosteum*). Особенностью травяного покрова пойменных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, по сравнению с водораздельными лесами, является более высокая константность различных гигрофильных и гигромезофильных видов (*Filipendula ulmaria*, *Rubus caesius*, *Impatiens noli-tangere, Lysimachia vulgaris* и др.) наряду с присутствием неморальных мезофильных (таких как *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Convallaria majalis*, *Glechoma hederacea*, *Asarum europaeum, Pulmonaria obscura* и др.) (Стулов, 1939; Яковлев, 1946; Денисов, 1954; Марков, Фирсова, 1955; Сидорович, 1965; Кухальская, 1964; Шилов, 1971; Юркевич, 1960; Полуяхтов, Давидюк, 1973; Булохов, Соломещ, 1991а,б; Евстигнеев, Браславская, 1999).

Все эти особенности флористического состава позволяют отнести средне- и краткопоемные леса неморальных пойм к союзу *Alno-Padion* (пор.

Fagetalia sylvaticae, кл. *Querco-Fagetea*). Более глубокий синтаксономический анализ этих лесов для Русской равнины проводился пока что недостаточно; обработаны описания только из некоторых регионов. В пойменных лесах Литвы выявлены многие ранее описанные ассоциации этого союза (Baleviciene, 1990; цит. по: Korotkov et al., 1991). Некоторые из ассоциаций этого союза (*Alnetum incanae*, *Circaeo-Alnetum*, *Ficario-Ulmetum campestris*) выявлены при обследовании среднепоемных лесов в поймах малых рек и ручьев Брянской области (Морозова, 1999), приручьевых лесов Удмуртии (Полозов, Соломещ, 1999).

Однако, по-видимому, многие леса неморальных пойм из восточной части Русской равнины невозможно будет относить к ранее выделенным ассоциациям этого союза, так как в них отсутствуют ряд диагностических видов с западноевропейским ареалом. По этой причине уже предложена новая ассоциация союза *Alno-Padion* для краткопоемных широколиственных лесов Удмуртии – *Filipendulo ulmari-Quercetum roboris* (Полозов, Соломещ, 1999). Новая ассоциация *Fraxino-Quercetum roboris* предложена и для краткопоемных лесов запада Русской равнины (Булохов, Соломещ, 1991 а,б), причем она отнесена авторами к союзу плакорных широколиственных лесов *Carpinion betuli*. Накопление и обработка материала по пойменным лесам Русской равнины должны быть продолжены. Возможно, синтаксономия среднепоемных лесов будет в результате этого модифицирована меньше, так как может оказаться, что их флористический состав однообразен в разных регионах из-за более экстремальной, чем в краткопоемных лесах, экотопической обстановки.

Средне- и краткопоемные леса унаследованной поймы произрастают на развитых супесчаных или суглинистых почвах с глубиной стояния грунтовых вод летом не менее 100–150 см. Эти почвы уже не испытывают влияния аллювиальности и в строении их профиля не выражена слоистость*. Эти почвы характеризуются обилием мезофауны, высоким содержанием подвижных форм азота, значительной мощностью гумусового горизонта, высоким содержанием в нем копролитов дождевых червей, нередко (особенно в случае суглинистых почв) – оглеением нижних горизонтов (Добровольский, 1968).

Перечисленные виды деревьев и кустарников, произрастающие в лесах неморальных пойм, неодинаково устойчивы к затоплению и подтоплению подземными водами. Так, часто отмечается, что липа, клен остролистный, ель европейская и пихта сибирская растут только в краткопоемных экотопах – на верхних частях достаточно высоких грив (Бяллович, 1957; Денисов, 1954; Евстигнеев и др., 1993), тогда как остальные мезофильные и гигромезофильные древесные виды более устойчивы к переувлажнению и нередко растут не только на склонах грив, но и в неглубоких и дренируемых через поверхностный сток понижениях со среднепоемным режимом. Такими различиями видов по экологической амплитуде обусловлена особенность, описанная многими исследователями: краткопоемные широколиственные и хвойно-широколиственные леса наиболее близки к водораздельным по

* В литературе (Добровольский, 1968; Миркин, 1974) приводится объяснение, что формирование слоев прекращается по мере трансформации молодых участков поймы в старые, но не описаны и не обсуждаются возможные причины исчезновения из профиля почвы слоев, появившихся в нем ранее, пока участок был молодым.

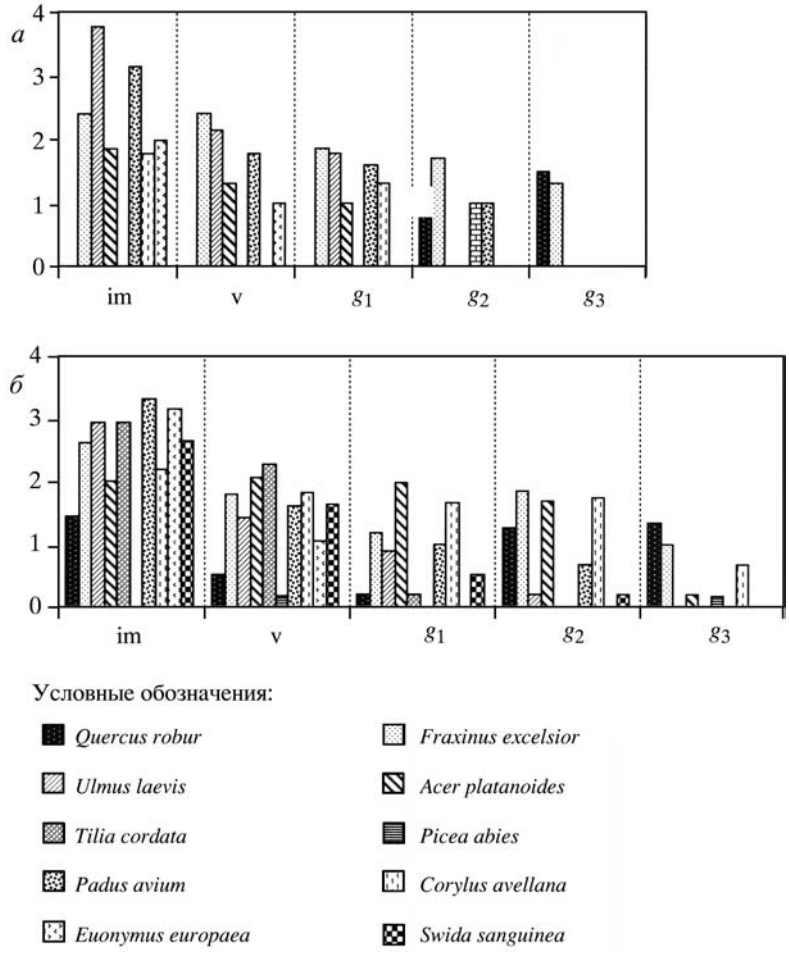


Рис. 9.21. Демографическая структура популяций древесных видов в малонарушенных лесах унаследованной поймы (зона широколиственных лесов, река Нерусса):

а – на среднепоемных гривах (асс. *Ficario-Ulmetum*), *б* – на краткопоемных гривах (асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris*).

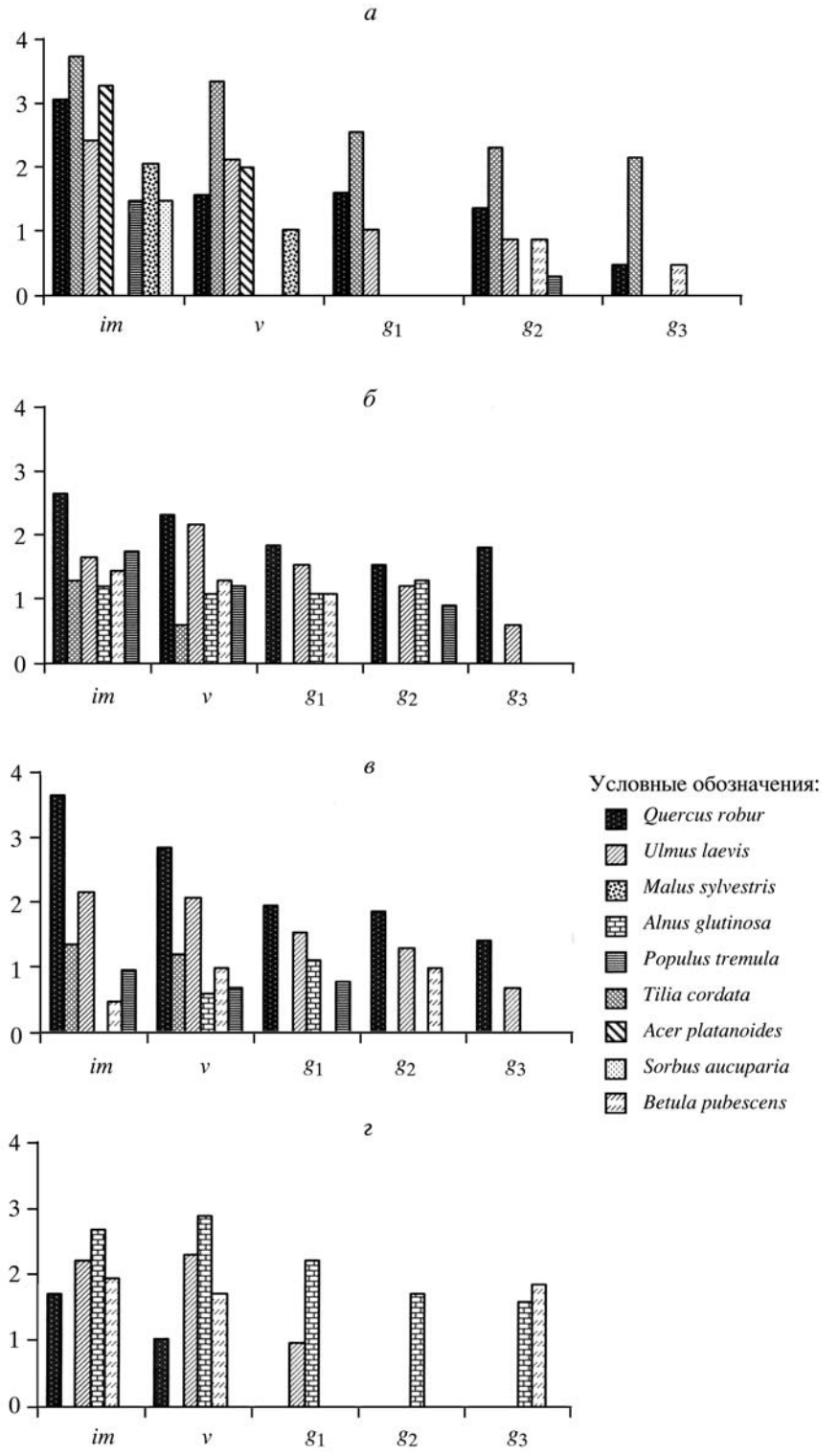
На диаграммах по оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – плотность особей (шт./га) в логарифмическом масштабе.

→

Рис. 9.22. Демографическая структура популяций древесных видов в малонарушенных лесах унаследованной поймы (южная тайга, река Большая Кокшага) (Евстигнеев и др., 1993; сохранены авторские названия ассоциаций):

а – на редко заливаемом участке (асс. *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*), *б* – на краткопоемном участке (асс. *Quercetum roboris magnoherbosum*), *в* – на среднепоемном участке (асс. *Quercetum roboris rosetosum*), *г* – на долгопоемном заболоченном участке (асс. *Alnetum glutinosae filipenduletosum*).

На диаграммах по оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – плотность особей (шт./га) в логарифмическом масштабе.


а
б
в
г
4
3
2
1
0
im
v
g1
g2
g3
Условные обозначения:
Quercus robur
Ulmus laevis
Malus sylvestris
Alnus glutinosa
Populus tremula
Tilia cordata
Acer platanoides
Sorbus aucuparia
Betula pubescens

флористическому составу, и в них наиболее полно представлены во всех синузиях свойственные соответствующему региону неморальные виды.

Таким образом, на склонах грив и в среднепоемных межгривных понижениях видовой состав древостоя лесов обеднен в связи с неустойчивостью ряда видов деревьев к затоплениям. Среднепоемные леса неморальных пойм характеризуют как олигодоминантные: вязовые (Марков, Фирсова, 1955; Шилов, 1971), дубово-ольховые (Сидорович, 1965) или ольхово-дубово-ясеневые (Евстигнеев, Браславская, 1999) (см. рис. 9.21, *а*, рис. 9.22, *в*).

В.Н. Сукачев высказывал точку зрения, что ясень обыкновенный плохо переносит поемность и переувлажнение почвы, однако другие исследователи сообщают, что у этого вида имеются две экологические формы – суходольная и болотная (подробный обзор литературы на эту тему см. в: Юркевич, Адерихо, 1974). Ю.П. Бяллович (1957) считает, что по устойчивости к поемности ясень обыкновенный сопоставим с дубом и видами вяза. К настоящему времени опубликованы геоботанические исследования неморальных пойм на западе Русской равнины, где описаны среднепоемные леса с доминированием или постоянным присутствием ясеня в древостое (Юркевич, Адерихо, 1974; Булохов, Соломещ, 1991 а,б; Евстигнеев, Браславская, 1999). Данные о поймах рек в бассейне среднего Днепра и в бассейне Оки, где ясень произрастает только на наиболее возвышенных гривах и псевдоостанцах (Сидорович, 1965; Сапегин, 1972) или отсутствует вовсе (Шилов, 1971), следует, видимо, отнести на счет сильной антропогенной нарушенности растительности в исследованных этими авторами районах. Отсутствие же ясеня в неморальных поймах Заволжья, на востоке Русской равнины (Марков, Фирсова, 1955; Полозов, Соломещ, 1999), связано с местоположением восточной границы ареала этого вида и, в частности, с такой серьезной преградой для его распространения как русло средней Волги.

Обеднение синузии кустарников в среднепоемных лесах почти не выражено: практически все кустарники и деревья-кусты, обычные в подлеске краткопоемных лесов, достаточно устойчивы к затоплениям (Бяллович, 1957). Что касается травяного покрова среднепоемных лесов, то набор мезофильных неморальных и других лесных видов в нем сужен, а набор гигромезофильных светолюбивых, наоборот, шире: он включает *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Mentha arvensis*, *Stachys palustris*, *Symphytum officinale* и др. Из мезофильных лесных травянистых видов здесь отмечены *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petilolata*, *Convallaria majalis*, *Festuca gigantea*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Lathyrus vernus, Paris quadrifolia, Rubus saxatilis* (Стулов, 1939; Сидорович, 1965; Полуяхтов, Давидюк, 1973; Булохов, Соломещ, 1991 а,б; Евстигнеев, Браславская, 1999). Почвы среднепоемных экотопов по механическому составу тяжелее, чем почвы краткопоемных, и часто оглеены в нижней части профиля (Добровольский, 1968).

Иногда на невысоких старых гривах с такими же высотными отметками, как у среднепоемных экотопов, могут произрастать и дубово-липовые леса с преобладанием в травяном покрове неморальных видов (Шилов, 1971). Это свидетельствует, с одной стороны, о достаточно сложном распределении режима поемности по территории поймы и о неоднозначности его связей с высотными отметками, с другой – об экологической пластичности даже тех видов, которые не считаются устойчивыми к затоплению.

В экотонах (переходных зонах) между среднепоемными и долгопоемными экотопами располагаются относительно узкие полосы опушечной растительности (как правило, они должны рассматриваться как фрагменты сообществ), включающей наиболее устойчивые к затоплениям древесные виды (их возможный состав – см. ниже). В травяном покрове такой растительности доминируют гигрофильные и гигромезофильные виды из примыкающих заболоченных местообитаний и/или некоторые реактивные мезофильные виды из примыкающих лесов – например, *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Alliaria petiolata* (Евстигнеев, Браславская, 1999). Разрастанию реактивных видов в таких экотонах может благоприятствовать полное или частичное уничтожение травяного покрова во время периодически случающихся летних затоплений.

Имеются данные о видовом составе подроста деревьев в лесах неморальных пойм (при отсутствии выпаса), то есть о возможности лесообразователей осуществлять там оборот поколений. Так, описано, что в среднепоемных и краткопоемных лесах может достигать высокой численности подрост вязов гладкого и малого, а также ясеня. Подрост ольхи черной и осины отмечен преимущественно в среднепоемных лесах, а подрост липы, клена остролистного, ели и пихты – только в краткопоемных. Исследователи отмечают, что при подходящих условиях поемности те виды, прегенеративный подрост которых более или менее теневынослив, – например, ясень, липа, клен остролистный, вяз гладкий, ель, пихта – способны выходить в первый ярус древостоя в лесах унаследованной поймы (Денисов, 1954; Марков, Фирсова, 1955; Юркевич, 1960; Евстигнеев и др., 1993; Евстигнеев, Браславская, 1999) (см. рис. 9.21, *б*, 9,22, *а, б*).

Подрост светолюбивых видов – осины и ольхи черной – под пологом древостоя большей частью гибнет, но на описанных выше склоновых опушках может развиваться до генеративного состояния. Оттуда эти виды могут впоследствии регулярно осуществлять инвазию на верхушки грив под полог леса: ольха – благодаря анемохории и высокой семенной продуктивности, осина – благодаря активной корнеотпрысковости (Браславская, 2001а). Видимо, такое сочетание свойств (устойчивость к затоплениям и активность инвазии) может позволить популяциям этих светолюбивых реактивных видов длительно самоподдерживаться в пойменных лесах, даже если на верхушках грив окна в древостое будут формироваться относительно редко. Однако численность этих популяций будет очень небольшой.

Многочисленный подрост дуба отмечен в среднепоемных и краткопоемных условиях в пойме Днепра, в поймах рек Белоруссии и юга Волго-Вятского региона (Денисов, 1954; Юркевич, 1960; Сидорович, 1965; Евстигнеев и др., 1993). По мнению И.Д. Юркевича и Е.А. Сидоровича, изучавших в Белоруссии сомкнутые средневозрастные леса, подрост дуба большей частью отмирает, не дожив до 10 лет. По мнению А.К. Денисова, изучавшего на юге Волго-Вятского региона разреженные старые леса, массовый подрост дуба, появляющийся незадолго до распада материнского дубового древостоя, способен дожить до этого события и сформировать новый древостой.

По мнению О.И. Евстигнеева (Евстигнеев и др., 1993), изучавшего в том же регионе разреженные старые дубравы, подрост дуба способен взрослеть и переходить к плодоношению, даже не дожидаясь распада материнского древостоя. Этому благоприятствует наличие в ландшафте унаследованной

поймы многочисленных среднепоемных понижений, где не могут расти липа, клен остролистный, ель и пихта, взрослые особи которых затеняют дубовый подрост в краткопоемных местообитаниях (см. рис. 9.22, *в*). Однако наблюдения в пойме Неруссы (Брянская обл.) показывают, что при произрастании в среднепоемных экотопах других достаточно устойчивых к затоплению видов – ясеня и осины – подрост дуба оказывается неконкурентоспособным в отсутствие дополнительных изреживаний синузий деревьев и кустарников (Браславская, 2001а) (см. рис. 9.21, *а*).

В бореальных поймах южной тайги (Луга, Волхов, Вятка, средняя Кама) на гривах унаследованной поймы отмечены хвойные (еловые, сосновые) и смешанные леса кл. *Vaccinio-Piceetea* пор. *Vaccinio-Piceetalia*, а также хвойно-широколиственные и широколиственные леса кл. *Querco-Fagetea*. Широколиственные леса в этих регионах сейчас не встречаются нигде, кроме пойм, а в поймах фрагментарны и разрозненны, что считается прямым следствием рубок (Овчинников, 1926; Ганешин, 1927; Бобровский, 1957).

В широколиственных и смешанных лесах южнотаежных бореальных пойм обычно во всех синузиях бывает меньше набор неморальных видов по сравнению с аналогичными лесами неморальных пойм. Например, в древостое редко присутствуют липа, ясень и клен остролистный, а клены полевой и татарский отсутствуют; в подлеске редко встречаются бересклеты, лещина. Для травяного покрова широколиственных и смешанных лесов в южнотаежных бореальных поймах характерно присутствие видов влажных лугов (*Achillea cartilaginea*, *Calamagrostis canescens*, *Galium boreale*) наряду с упоминавшимися выше гигромезофильными и неморальными мезофильными видами. В травяном покрове смешанных лесов к видам перечисленных эколого-ценотических групп добавляется ряд бореальных видов (*Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*) (Овчинников, 1926; Ганешин, 1927; Игошина, 1927; Бобровский, 1957).

Хвойные леса на гривах в южнотаежных бореальных поймах близки по видовому составу к водораздельным лесам кл. *Vaccinio-Piceetea* пор. *Vaccinio-Piceetalia* – это ельники и сосняки с примесью березы в древостое, с кустарничками и зелеными мхами в напочвенном покрове. В хвойных пойменных лесах на низких гривах и на их склонах часто присутствуют в моховой синузии виды сфагнума, а в травяном покрове – мезотрофные гидрофильные виды (Овчинников, 1926; Ганешин, 1927; Игошина, 1927; Бобровский, 1957); видимо, особенности флористического состава позволят при детальном синтаксономическом анализе отнести эти леса к подсоюзу *Sphagno-Piceenion* (с. *Vaccinio-Piceion*, пор. *Vaccinio-Piceetalia*).

В бореальных поймах средней и северной тайги гривы тоже заняты ельниками класса *Vaccinio-Piceetea* (пор. *Vaccinio-Piceetalia*, с. *Vaccinio-Piceion*). Обычно в их древостое есть примесь березы пушистой, также может быть пихта сибирская. На низких среднепоемных гривах эти ельники заболочены (п/с. *Sphagno-Piceenion*). В них выражен бугристый микрорельеф вывального происхождения, благодаря чему обеспечивается высокое эколого-ценотическое разнообразие видов трав. В вывальных ямах растут мезотрофные гидрофильные и гигрофильные виды (*Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Athyrium filix-femina, Calamagrostis langsdorfii, Crepis paludosa*), на буграх и приствольных повышениях – мезофильные виды крупнотравья (*Aconitum septentrionale*, *Trollius europaeus, Cacalia hastata, Mulgedium*

*sibiricum, Rubus idaeu*s), таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*) и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). В подлеске этих лесов также сочетаются мезофильные и гигромезофильные виды: ольховник, рябины обыкновенная и сибирская, калина, черемуха, виды шиповников, волчеягодник (*Daphne mezereum*), смородины черная и щетинистая, жимолости лесная и Палласа. Соотношение этих групп в подлеске и травяно-кустарничковом покрове варьирует в зависимости от режима поемности. Характерно наличие в этих лесах напочвенного покрова из зеленых и сфагновых мхов, соотношение которых также варьирует (Самбук, 1930; Бобровский, 1957; Сабуров, 1972; Моисеев, Рубцов, 1980).

В субаридных и аридных поймах (бассейны средней и нижней Волги, среднего и нижнего Дона) на краткопоемных гривах описаны леса кл. *Quercо-Fagetea*: дубовые, дубово-вязовые или липово-дубовые (на самых высоких гривах), с подростом дуба (по опушкам) и видов вяза. В современных условиях они имеют островной характер и окружены пастбищами или сенокосами. Иногда в древостое отмечают примесь ясеня зеленого (*Fraxinus viridis*, интродуцент). В подлеске растут бересклеты европейский и бородавчатый, жестер слабительный, калина, крушина, жимолость татарская, клен татарский, роза коричная, боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*), терн, дрок красильный (*Genista tinctoria*). В травяном покрове обычны *Aristolochia clematitis*, *Asparagus officinalis*, *Convallaria majalis*, *Glechoma hederacea*, *Rubus caesius*, *Agrimonia eupatoria*, *Vincetoxicum officinale, Galium rubioides, Artemisia vulgaris, Carex melanostachya, Bromopsis inermis, Calamagrostis epigeios, Melica transsylvanica* (Фурсаев, Хвалина, 1946; Яковлев, 1946; Рябова, 1960; Матвеева, 1963; Арсенов, Свиридова, 1968; Невидомов, 1996). По видовому составу травяного покрова эти широколиственные леса очень схожи с вторичными ивовыми и тополевыми лесами, распространенными в субаридных и аридных поймах в таких же местообитаниях. Возможно, эти леса принадлежат к недавно выделенному союзу *Poo-Ulmion* (Golub, Kuzmina, 1997) класса *Querco-Fagetea*. Но так как их флористический состав (в том числе – состав лесообразователей), известный по перечисленным старым публикациям, довольно заметно отличается от состава ассоциаций союза *Poo-Ulmion* (см. этот раздел), описанных В.Б. Голубом и Е.Г. Кузьминой, то они, видимо, представляют собой особые ассоциации этого союза, еще не описанные в рамках эколого-флористической классификации.

В среднепоемных экотопах субаридных пойм (на склонах, низких гривах) древостой лесов нередко состоит только из вяза. Исследователи объясняют это тем, что остальные лесообразователи менее устойчивы к затоплению, но говорят и о том, что дуб тоже может расти в таких местообитаниях, а отсутствует там сейчас – в результате рубок. В поймах среднего Дона и средней Волги на склонах грив отмечены и чисто дубовые леса. В наиболее аридных поймах бассейна нижнего Дона и Северного Прикаспия в травяном покрове среднепоемных лесов отмечено присутствие галофильных видов – *Glycyrrhiza glabra, Aster tripolium, Limonium gmelinii,* что объясняют повышенным засолением почвы под влиянием близкого стояния грунтовых вод в межень (Фурсаев, Хвалина, 1946; Яковлев, 1946; Рябова, 1960; Матвеева, 1963; Арсенов, Свиридова, 1968; Невидомов, 1996).

Состав, структура и динамика малонарушенных долгопоемных лесов. В отрицательных формах мезорельефа с долгопоемным режимом могут поселяться устойчивые к затоплению древесные виды – чаще всего ольха черная или серая и ива пепельная. В неморальных и субаридных поймах обычно формируются заболоченные леса из ольхи черной с подлеском ивы пепельной, относящиеся к асс. *Carici elongatae-Alnetum* (кл. *Alnetea glutinosae*, пор. *Alnetalia glutinosae*, с. *Alnion glutinosa*е). Видовой состав и пространственная структура этих лесов обнаруживают довольно большое сходство в самых разных регионах. Вместе с тем, в неморальных поймах южной тайги нередко встречаются елово-ольховые заболоченные леса (Денисов, 1979).

В поймах самых малых рек таежной зоны часто вместо черноольховых лесов формируются сероольховые леса асс. *Alnetum incanae* (кл. *Quercо-Fagetea*, с. *Alno-Padion*) (Василевич, 1985; Полозов, Соломещ, 1999).

В бореальных поймах крупных и средних рек, по имеющимся в литературе сведениям, отрицательные формы рельефа заняты заболоченными сфагновыми ельниками (кл. *Vaccinio-Piceetea* пор. *Vaccinio-Piceetalia*, с. *Vaccinio-Piceion*, п/с. *Sphagno-Piceion* или же промежуточное положение между этим классом и кл. *Vaccinetea uliginosi*) и смешанными лесами с участием ольхи черной или ольхи серой (Бобровский, 1957; Сабуров, 1972). Произрастают ли в этих поймах черноольховые леса асс. *Carici elongatae–Alnetum*, еще требуется уточнять в ходе дополнительных исследований. Нет такой информации и об аридных поймах (Фурсаев, Хвалина, 1946; Арсенов, Свиридова, 1968), для которых такое уточнение тоже требуется.

Формирование черноольшаников в обводненных местообитаниях начинается, видимо, с поселения ивы пепельной и ольхи черной по берегам понижений. Продвижение ольхи к центру становится возможным по мере того, как с берега в воду начинают падать стволы старых деревьев, на которых приживается ее семенной подрост. В отечественной литературе до сих пор нет описаний такого зарастания (хотя в черноольшаниках многих регионов можно наблюдать приживание подроста ольхи на валеже), а в зарубежной литературе относительно недавно был подробно описан аналогичный процесс на экотоне между травяным болотом и переувлажненным лесом (Agnew et al., 1993). Зарастание таким способом происходит медленно, поэтому заболоченные леса в понижениях старой поймы долго остаются разреженными и не препятствуют произрастанию в воде светолюбивых гидрофитов, гидатофитов и гелофитов (виды *Lemna, Spirodela polyrrhiza, Hydrocharis morsus-ranae, Carex vesicaria, C. pseudocyperus, C. cespitosa, C. riparia, Phragmites australis, Alisma plantago-aquatica, Sparganium erectum, Lythrum salicaria* и др.). (Марков, Фирсова, 1955; Сидорович, 1965; Шилов, 1971; Бойко и др., 1976; Сарычева, 1998; Евстигнеев, Браславская, 1999). В этих лесах обычно развиты глеевые болотные пойменные почвы: торфянисто-перегнойные или иловато-торфянистые, часто оглеенные (Добровольский, 1968).

Ива пепельная, возможно, способна непосредственно заселять обводненные местообитания без возвышающихся микросайтов, благодаря своей вегетативной подвижности. Нередко она формирует сомкнутые заросли, где видовой состав травянистых растений резко сокращается – вследствие сильного затенения. Если эти заросли располагаются вне черноольхового леса, то их описывают как самостоятельную асс. *Salicetum pentandro-cinereae* в кл. *Alnetea glutinosae* (пор. *Salicetalia auritae*, с. *Salicion cinereae*).

Кроме ивы пепельной в подлеске черноольшаников иногда встречаются ивы трехтычинковая и пятитычинковая (*Salix pentandra*; этот вид единично встречается и в древостое).

Ольха возобновляется в долгопоемных лесах порослью или семенами, но первый способ более надежно обеспечивает непрерывность оборота поколений. После того, как в ольшаниках из порослевого возобновления ольхи сформируется древостой второго поколения, для этих лесов становится характерен кочкарный микрорельеф, образованный высокими приствольными повышениями ольхи – коблами (см. раздел 9.2.2). Наличие развитого микрорельефа и валежа создает много среднепоемных микросайтов, на которых приживаются гигрофильные травы – *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Scutellaria galericulata, Carex elongata* и др., – а также происходит возобновление ольхи семенами (Григора, 1976; Сарычева, 1998).

Кроме того, на коблах могут в небольшом количестве расти различные гигромезофильные и мезофильные виды деревьев, кустарников, кустарничков и трав. По поводу их состава в каждой пойме можно сделать то же замечание, что и про инвазию деревьев и кустарников в стареющие пионерные сообщества молодой поймы, – он в большой степени зависит от состава растительности грив или надпойменных террас. Но ряд видов отмечают на коблах в черноольшаниках во всех регионах: березу пушистую – в древостое, крушину ломкую и калину обыкновенную – в подлеске, виды *Dryopteris* – в травяном покрове.

В различных неморальных и субаридных поймах (Дона, Хопра, Волги, нижней Камы, Мокши, Клязьмы, Днепра, Припяти, Неруссы) на коблах в черноольшаниках отмечены разнообразные мезофильные виды. В подросте и/или как примесь в древостое это – дуб черешчатый, ясень обыкновенный, вяз гладкий, липа, клен остролистный, осина, тополь черный, ива белая, ива козья; в подлеске – черемуха, рябина, роза коричная, смородина черная. Из трав это – мезофильные нитрофильные виды (*Urtica dioica*, *Impatiens noli-tangere, Rubus idaeus),* неморальные виды *(Paris quadrifolia, Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis, Geum rivale, Glechoma hederacea, Asarum europaeum, Ajuga reptans, Galium odoratum*), бореальные виды (*Rubus saxatilis, Equisetum sylvatica, Calamagrostis arundinacea, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Pyrola rotundifolia*), некоторые луговые виды (*Clinopodium vulgare, Sanguisorba officinalis, Luzula pallescens*) (Яковлев, 1946; Марков, Фирсова, 1955; Рябова, 1960; Матвеева, 1963; Кухальская, 1964; Сидорович, 1965; Шилов, 1971; Бойко и др., 1976; Григора, 1976; Сарычева, 1998; Евстигнеев, Браславская, 1999).

В бореальных поймах (средняя Кама, Волхов, Луга) на ольховых коблах отмечены: в подросте – ель европейская, пихта сибирская, сосна, береза пушистая, осина, дуб, вяз гладкий; в подлеске – рябина обыкновенная, смородины черная и красная, роза коричная, свидина белая (*Swida alba*), можжевельник (*Juniperus communis*); из травянистых и кустарничковых видов – преимущественно бореальные виды (*Rubus saxatilis*, *R. chamaemorus, R. arcticus, Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Pyrola rotundifolia, Vaccinium myrtillus*), а также *Convallaria majalis* и *Stellaria nemorum* (Овчинников, 1926; Игошина, 1927; Ганешин, 1927). По крайней мере, некоторые из перечисленных здесь мезофильных видов деревьев (например, ель, вяз глад-

кий) могут доживать на ольховых коблах или валеже до виргинильного и генеративного состояния и поддерживать оборот поколений. Видимо, как раз результатом этого и является широкое распространение елово-ольховых заболоченных лесов в понижениях таежных пойм.

В отечественной литературе мало сведений о ходе гологенетических или эндоэкогенетических сукцессий пойменных черноольховых лесов. Исследователи редко высказывают свои точки зрения по этому вопросу и основывают их только на интерпретации эколого-динамических рядов сообществ, описанных в один и тот же момент времени в разных участках поймы. Так, иногда полагают, что обводненные черноольшаники в пойменных понижениях постепенно осушаются в ходе гологенетической сукцессии – по мере повышения уровня дна в результате накопления на нем илистых наносов или торфа. В процессе осушения толща торфа на дне понижений постепенно минерализуется и под черноольшаниками формируется суглинистая почва без включений торфа, а в травяном покрове и подлеске появляются мезофильные виды (Яковлев, 1946).

Эта точка зрения основана на том, что во многих неморальных и субаридных поймах действительно описаны совершенно не заболоченные черноольшаники на суглинистой почве и с мезофильным травяным покровом. Обычно в них доминируют *Urtica dioica* или *Impatiens noli-tangere*, а как характерные виды часто указывают *Aegopodium podagraria*, *Glechoma hederacea*, *Geum rivale, Mercurialis perennis, Dactylis glomerata*. В таких ольшаниках отмечают подрост и примесь в древостое мезофильных и гигромезофильных древесных видов – дуба, ясеня, вяза гладкого, осины, березы пушистой, граба обыкновенного. В подлеске отмечают крушину ломкую, черемуху, смородину черную, розу коричную, бересклет бородавчатый (Яковлев, 1946; Матвеева, 1963; Шилов, 1971; Бойко и др., 1976; Григора, 1976).

Однако, исходя из данных о скорости накопления наносов в старой пойме (см. раздел 9.1.2) представляется, что гологенетические сукцессии обводненных черноольшаников, порожденные этим фактором, должны происходить очень медленно. Поэтому в ход подобных сукцессий неизбежно должны вмешиваться неоднократные антропогенные нарушения растительности; под их влиянием обводненные черноольшаники будут трансформированы гораздо быстрее, чем успеют полностью осушиться и мезофитизироваться. Следует отметить, что во всех описаниях мезофильных пойменных черноольшаников древостой имеет возраст не старше 50–60 лет. Вероятнее всего, такие леса вторичны по происхождению. Можно обратить внимание и на то, что иногда исследователи, описавшие подобные леса, прямо указывали на их приуроченность к гривам или склонам грив (Матвеева, 1963; Браславская, 2001а).

То же самое можно сказать и о мезофильных черноольшаниках со средневозрастным древостоем, растущих в пойменных понижениях, полностью высыхающих летом. Видимо, там, в отличие от низких грив, эти леса постепенно вытесняют травяную растительность после мелиорации поймы и улучшения условий дренажа, потому что в результате такой трансформации экотопа появляется возможность для приживания на почве семенного возобновления черной ольхи (без формирования у него кобл во взрослом возрасте) и мезофильных трав. Что же касается наличия быстрого естественного процесса, улучшающего дренаж пойменных понижений и способству-

ющего мезофитизации черноольшаников, то скорее уж следует рассматривать в этом качестве размыв аллювиальных "пломб" на концах старичных и межгривных ложбин в ходе горизонтального смещения русла по пойме, а не аккумуляцию илистого аллювия и торфа. Кроме того, мезофильными могут быть черноольшаники (Григора, 1976) или сероольшаники (Василевич, 1985; Полозов, Соломещ, 1999), растущие в поймах самых малых рек. Естественным механизмом их мезофитизации является в этом случае длительное сезонное пересыхание водотоков, но эта ситуация не должна рассматриваться как пример сукцессии типичных пойменных лесов (см. раздел 9.1.1).

Таким образом, относительно долин средних, крупных и многих малых рек можно заключить, что естественная гологенетическая сукцессия, сопровождающаяся частичной мезофитизацией долгопоемных черноольшаников, иногда возможна там в переработанной пойме, если в нее попадет старое межгривное понижение с обводненным ольшаником, где уровень дна будет выше уровня дна современного русла, а перемычка, затрудняющая поверхностный сток воды, будет размыта. При этом черноольшаник сначала будет в межень подвергаться осушению и может успеть мезофитизироваться до какой-то степени, но впоследствии с большой вероятностью будет разрушен боковой эрозией. Видимо, подобные естественные мезофитные черноольшаники никогда не могут занимать в пойме значительные площади. А черноольховые леса в понижениях унаследованной поймы, скорее всего, трансформируются в ходе гологенетической сукцессии (по мере врезания русла реки) в более или менее заболоченные леса на террасах.

В некоторых работах (Барабаш и др., 1987) описано сплошное распространение заболоченных ольшаников в притеррасной топографической части поймы (по Дмитриеву, 1904; Шенникову, 1941) и высказана мысль, что из любых пойменных лесов в ходе сукцессии формируются такие ольшаники, так как эта часть поймы – геоморфологически самая старая. Следует сказать, что распространение заболоченных сообществ по всему поперечному профилю поймы характерно для пойм малых и самых малых рек с небольшим падением русла и слабой эрозионно-аккумулятивной деятельностью, где гривистый рельеф выражен слабо, а территория в целом не очень высоко поднята над уровнем грунтовых вод и заболочена. В такой обстановке на всей территории поймы затруднено поселение мезофильных видов деревьев и кустарников, поэтому ивово-черноольховые сообщества формируются в ходе первичной сукцессии изначально. Если же аккумулятивная деятельность и поперечные смещения русла достаточно выражены в речной долине, что бывает на средних реках и даже на ряде малых рек, то внимательные исследователи обязательно отмечают в поймах гривы, занятые мезофильной лесной растительностью, в том числе поблизости от террас (Ганешин, 1927; Шилов, 1971; Титов, Печенюк, 1990). Если бы леса на этих гривах не подвергались рубкам, то, вероятно, внедрение в них ольхи было бы очень незначительно.

В южнотаежных и среднетаежных бореальных поймах в пойменных понижениях часто формируются сфагновые березняки или сосняки (Овчинников, 1926; Игошина, 1927; Ганешин, 1927) класса *Vaccinetea uliginosi*. В пойме Волхова были отмечены своеобразные сфагновые ольхово-березово-еловые леса, в которых на переувлажненном пространстве между кочками помимо гидрофильных видов эвтрофных болот росли виды олиготрофных

болот (*Oxycoccus quadripetala, Ledum palustre, Lione calyculata*) и мезотрофных (*Calamagrostis canescens*, *Comarum palustre*) (Овчинников, 1926).

В средней и северной тайге древостой заболоченных лесов в пойменных понижениях также образован елью и ольхой, но доля первой гораздо выше; в травяном покрове распространены виды мезотрофных болот. Отмечено, что такие заболоченные леса занимают в поймах Северной Двины, Вычегды, Юга, Мезени очень большие площади (Бобровский, 1957; Тимофеев, 1993). В бассейне Пинеги в заболоченных понижениях пойм более подробно описаны разреженные ельники (*Picea abies*) бонитета V–Va с примесью березы пушистой и сосны в древостое, относящиеся к кл. *Vaccinetea uliginosi*. В них имеется очень угнетенный подрост березы и ели, в подлеске растут карликовая береза (*Betula nana*), можжевельник, ивы лапландская (*Salix lapponum*) и черничная (*S. myrtilloides*). Развит кустарничковый ярус, в котором доминируют *Vaccinium uliginosum* и *Chamaedaphne calyculata*. Очень мощно развит моховой покров из сфагновых мхов верховых болот и зеленых мхов; микрорельеф кочкарный. Эти леса произрастают на торфянистых почвах, подстилаемых супесями или суглинками (Сабуров, 1972).

Вторичная растительность унаследованной поймы. Многие исследователи пойменных лесов уделяли внимание их вторичным сукцессиям, инициированным рубками и другими антропогенными нарушениями. Эти вторичные сукцессии протекают быстрее, чем гологенетические первичные сукцессии, регулируемые геоморфологическими процессами. Часто отмечается, что пойменные леса, формирующиеся в ходе вторичной сукцесии, могут существенно отличаться от зональных плакорных лесов. Например, в неморальных и субаридных поймах средних и крупных рек в низовьях Волги и Дона широко распространены порослевые леса из пионерных видов – ветлы и осокоря, занимающие не только молодые участки, но и старые тоже (Шингарева-Попова, 1935; Марков, Фирсова, 1955; Белькевич, 1960; Матвеева, 1963; Невидомов, 1994). Как и пионерные леса, описанные ранее, они относятся к асс. *Salici-Populetum* или асс. *Salicetum albae* класса *Salicetea purpureae*. Они сформировались в результате неоднократных сплошных рубок. Ветла и осокорь способны давать несколько поколений порослевого потомства и оставаться доминантами в составе древостоя даже тогда, когда соответствующий участок уже войдет в состав унаследованной поймы и окажется значительно удаленным от русла, а его высокие гривы станут краткопоемными. Это возможно потому, что порослевое потомство наследует от срубленных взрослых деревьев мощную корневую систему, позволяющую расти даже в краткопоемных условиях.

В ходе повторных послерубочных демутаций в порослевые ветлово-осокоревые леса внедряются липа, дуб, вяз гладкий; дуб и вяз могут достигать генеративного состояния и как примесь входить в состав древостоя (Марков, Фирсова, 1955; Матвеева, 1963; Белькевич, 1960). В подлеске таких вторичных лесов отмечают крушину ломкую, жостер слабительный, розу коричную, дрок красильный, а в травяном покрове – светолюбивые виды: *Aristolochia clematitis*, *Asparagus officinalis*, *Galium verum, Vicia cracc*а, виды *Artemisia*, а также ряд относительно теневыносливых: *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica*, *Convallaria majalis* (Шингарева-Попова, 1935; Марков, Фирсо-

ва, 1955; Матвеева, 1963; Арсенов, Свиридова, 1968). Синтаксономическое положение этих лесов требует уточнения.

Кроме того, в унаследованной пойме может появляться довольно многочисленное семенное возобновление осокоря и пионерных ив, благодаря тому, что их анемохорные плоды долетают туда из молодой поймы. Это возобновление имеет возможность приживаться по берегам стариц и в дренированных среднепоемных понижениях (Белькевич, 1960; Матвеева, 1963; Невидомов, 1994), поскольку другие древесные виды, которые могли бы затенять его, либо не приживаются там из-за недостаточной устойчивости к поемности, либо не формируют популяционных локусов высокой численности из-за вытаптывания скотом и невысокой семенной продуктивности.

Поэтому в таких экотопах унаследованной поймы тоже могут формироваться участки лесов или кустарниковых сообществ из пионерных видов*. Их травяной покров включает гидрофильные, гигромезофильные и мезофильные виды, характерные для лугов или травяных болот (большинство этих видов перечислено выше – в характеристике кустарниковых ивняков переработанной поймы). Другой, явно антропогенный по происхождению, долгопоемный экотоп в унаследованной пойме, где массово приживаются пионерные ивы, особенно кустарниковые, – это откосы берегов мелиоративных канав.

В пойменных лесах из осокоря длительное время велись заготовки его коры, обладающей свойствами пробки. Запасы деревьев 70–80-летнего возраста, пригодных для этих заготовок, к началу XX века сильно сократились. Одновременно велись и заготовки древесины осокоря и ветлы, которые можно было проводить и при более молодом возрасте древостоя. В связи с этим в поймах низовьев Волги и Дона большинство ивовых и тополевых лесов, обследованных в начале XX века, уже были порослевыми. На вырубках часто проводился выпас скота, из-за чего повреждался не только подрост внедряющихся новых древесных видов, но и поросль ивы и тополя (Шингарева-Попова, 1935). Возможно, именно изреживание лесов и выпас обусловливают до известной степени "луговой" характер травяного покрова таких лесов, то есть присутствие в нем светолюбивых мезофильных и гигрофильных видов.

В последнее десятилетие тополевые и ивовые леса в пойме нижней Волги были широко обследованы повторно; была отмечена прогрессирующая деградация многих из них. Порослеобразование во многих тополевых лесах сейчас неактивно, поскольку возраст деревьев уже превысил тот, при котором оно достигает максимума. Семенное возобновление по берегам приживается неудовлетворительно из-за выпаса и измененного гидрологического режима поймы во время вегетационного периода (Невидомов, 1994). Таким образом, без специальных восстановительных и охранных мероприятий такая своеобразная черта растительности пойм как осокоревые леса может быть совсем утрачена.

---

* В соответствии со сказанным выше, участки пионерной древесной растительности в понижениях унаследованной поймы можно даже рассматривать как малонарушенные, если во флоре региона отсутствуют другие столь же устойчивые к затоплению древесные виды и если доказано отсутствие выпаса в этих участках и в их окрестностях и его неблагоприятное влияние на приживание подроста других древесных видов.

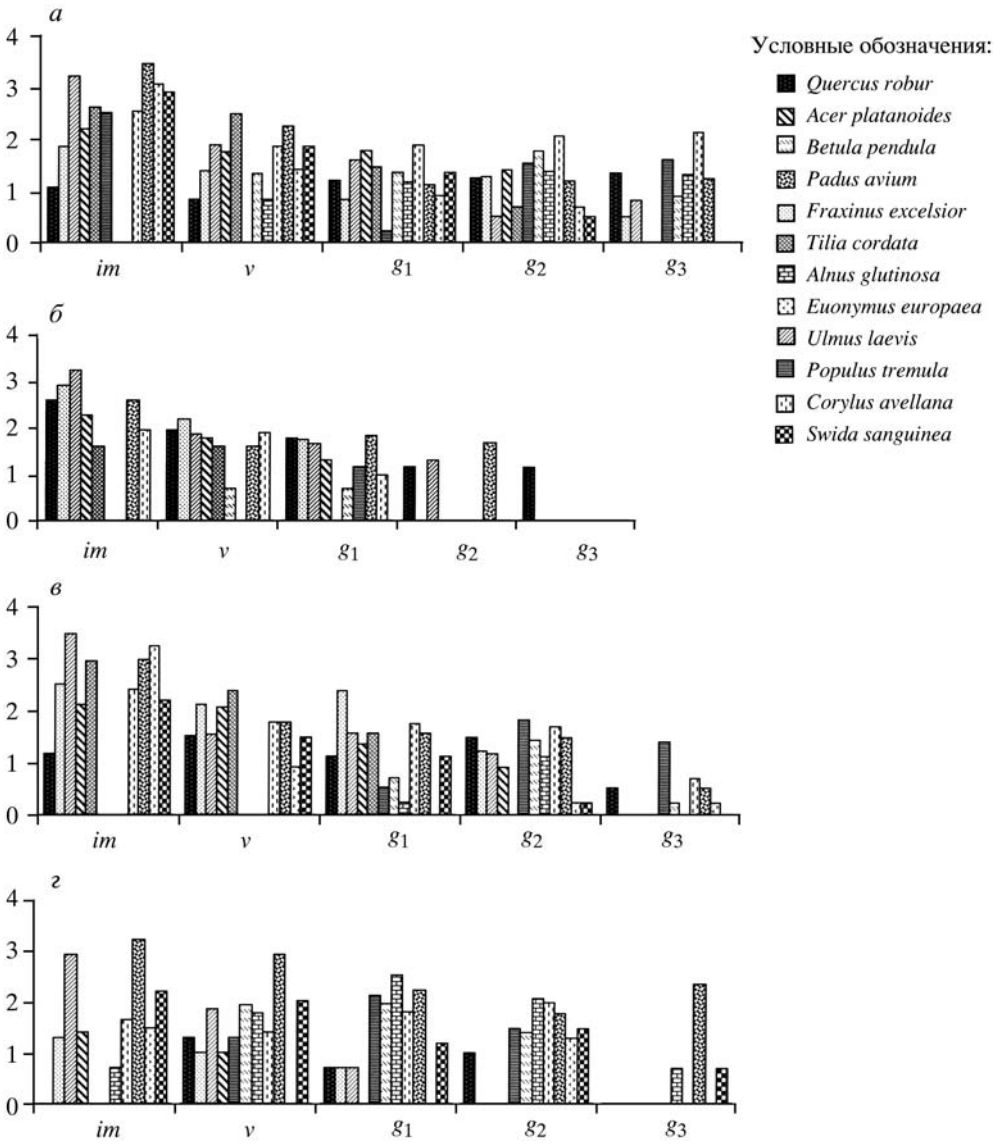


Рис. 9.23. Демографическая структура популяций древесных видов во вторичных лесах унаследованной поймы (зона широколиственных лесов, река Нерусса):

а – в результате зарастания вырубок на краткопоемных гривах (асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris*), *б* – в результате зарастания сенокосов на краткопоемных гривах (асс. *Aceri campestris-Quercetum roboris*), *в* – в результате зарастания вырубок на среднепоемных гривах (асс. *Ficario-Ulmetum*), *г* – в результате зарастания вырубок на долгопоемных гривах (асс. *Circaeo-Alnetum*). На диаграммах по оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – плотность особей (шт./га) в логарифмическом масштабе.

В других бассейнах Русской равнины, в неморальных и бореальных поймах, в результате восстановления после сплошных рубок на краткопоемных верхушках грив формируются мелколиственные леса из березы или осины, часто – с примесью ольхи черной (Самбук, 1930; Бобровский, 1957; Сидорович, 1965; Моисеев, Рубцов, 1980; Браславская, 2001а) (рис. 9.23, *а*). В неморальных поймах это – леса кл. *Querco-Fagetea*, а в бореальных – кл. *Vaccinio-Piceetea*; внутри классов эти вторичные леса нередко рассматривают как особые варианты тех же ассоциаций, к которым отнесены срубленные леса (Булохов, Соломещ, 1991 а,б). В среднепоемных местообитаниях неморальных пойм после сплошных рубок формируются леса союза *Alno-Padion* с преобладанием в древостое осины, ольхи или ясеня, а в травяном покрове – гигромезофильных видов (Стулов, 1939; Денисов, 1954; Добровольский, 1968; Сидорович, 1965; Браславская, 2001а). Нередко мезофильные черноольшаники союза *Alno-Padion*, сформировавшиеся на гривах в результате проведения сплошных рубок, становятся в поймах преобладающим типом лесной растительности. Сходный результат восстановительных сукцессий описан и для водораздельных лесов (Тихонов, 1997).

Можно отметить, что после сплошных рубок и возникновения подходящей световой обстановки на гривы унаследованной поймы может внедряться также, благодаря анемохории, семенное возобновление осокоря или пионерных ив. Они приживаются на микронарушениях напочвенного покрова, возникших при проведении рубки, и успешно развиваются до генеративного состояния параллельно с аналогичным развитием особей других видов, формирующих древостой вторичных лесов. Однако на гривах семенное возобновление пионерных ив и тополя не имеет того конкурентного преимущества перед остальными древесными видами, которое использует в понижениях (см. выше), и подвергается сильной конкуренции за свет. Поэтому в древостое послерубочных лесов на гривах унаследованной поймы участие семенных по происхождению особей пионерных аллювиальных видов незначительно.

Возможные варианты протекания сукцессий вторичных лесов после стадии доминирования мелколиственных видов исследованы преимущественно в неморальных поймах. В древостое на этом этапе сукцессии постепенно восстанавливают участие широколиственные деревья, но их видовой состав и долевое соотношение могут сильно измениться по сравнению с малонарушенными лесами. Часто эти изменения касаются дуба: если в момент проведения сплошной рубки его популяции состоят преимущественно из старых генеративных особей, не способных давать порослевое возобновление (Невидомов, 1996), то при формировании послерубочных лесов он вытесняется оттуда более теневыносливыми видами – липой, кленом остролистным, ясенем, вязом гладким, – которые активно размножаются семенами или вегетативно. В то же время практически все исследователи отмечают, что распространенная практика производить выпас в пойменных лесах может приводить к отсутствию подроста всех видов в любых экотопах. В этом случае после отмирания первого поколения мелколиственных видов лесная растительность может смениться редколесьем со случайным составом древесных видов и преобладанием луговых видов в напочвенном покрове.

Лесные синузии кустарников и трав в краткопоемных и среднепоемных экотопах неморальных пойм часто успевают восстановить свой прежний видовой состав после рубок (если только последние не сопровождаются выпасом или посадкой культур) уже к моменту наступления сукцессионной стадии мелколиственных лесов. Синузия кустарников в период формирования древостоя мелколиственных лесов развивается очень мощно. Особи многих видов кустарников (черемухи, калины, бересклета европейского, жимолости лесной, смородин, свидин, шиповников) на зарастающих вырубках быстро переходят в генеративное состояние, а наиболее конкурентный вид – лещина – формирует сомкнутый полог, сохраняющийся после восстановления древостоя лесов десятилетиями.

При проведении выпаса на зарастающих вырубках и во вторичных лесах унаследованной поймы травяная синузия утрачивает многие лесные виды, а внедряющиеся луговые могут занять в ней господствующие позиции, так же как это было описано для лесов на старых участках переработанной поймы. Например, характерно, что в поймах Днепра, Волги и их притоков (то есть в староосвоенных и довольно густо населенных регионах Русской равнины) отмечено широкое распространение центральнопойменных дубрав, березняков и осинников с доминированием или значительным участием светолюбивых злаков (*Bromopsis inermis, Calamagrostis epigeios, Poa pratensis, P. trivialis, Festuca pratensis*) и лугового разнотравья (*Plantago major, Potentilla erecta, Ranunculus repens, Prunella vulgaris, Taraxacum officinale, Lysimachia nummularia, L. vulgaris, Filipendula ulmaria, Galium boreale, G. tinctorium, Veronica chamaedrys, V. longifolia, Hypericum perforatum, Adenophora liliifolia, Ptarmica cartilaginea, Heracleum sibiricum, Angelica sylvestris, Fragaria vesca*) (Стулов, 1939; Яковлев, 1946; Марков, Фирсова, 1955; Жудова, 1962; Альбицкая, Маймур, 1969; Полуяхтов, Давидюк, 1973; Экспериментальные исследования..., 1976).

В связи с этими наблюдениями можно упомянуть, что произрастание многих из перечисленных луговых видов отмечено в пойменных ландышевых дубравах или производных от них ландышевых березняках, осинниках, липняках. Подобные леса “ландышевого цикла”, или “ландышевого типа”, часто встречаются в бассейнах Дона, средней и нижней Волги, в неморальных, субаридных и аридных поймах (Яковлев, 1946; Пугачев, 1964; Полуяхтов, Давидюк, 1973). Наряду с присутствием в описаниях набора луговых видов (обычно довольно большого), для этих лесов характерно сильное обеднение набора лесных трав. Все это наводит на мысль, что леса такого типа тоже формируются под влиянием постоянного выпаса и что именно этот фактор является причиной доминирования в них ландыша (*Convallaria majalis*).

Ранее высказывалась точка зрения, что доминирование ландыша в травяном покрове пойменных лесов обусловлено малой устойчивостью остальных лесных травянистых видов к затоплению (Пугачев, 1964). Но в составе малонарушенной пойменной лесной растительности, особенно в неморальных поймах, многие из этих видов присутствуют наряду с ландышем (который не доминирует в этом случае). Возможно, точка зрения о большей устойчивости ландыша к поемности правомерна по отношению к субаридным и аридным поймам крупных рек, где экологический режим действительно экстремален для большинства мезофильных неморальных видов (сроки за-

топления значительны и засуха в конце лета – тоже). Но в отношении неморальных пойм средних и малых рек все же представляется, что такая структура травяного покрова связана, в первую очередь, с выпасом. Хорошую устойчивость *Convallaria majalis* к выпасу могут обеспечивать его активное зоохорное расселение и высокая вегетативная подвижность (Смирнова, 1987), то есть быстрое восстановление зарослей после повреждения. Также, может быть, этот вид вообще повреждается при выпасе меньше, чем лесные виды с более мезоморфной анатомической структурой органов.

Иногда в неморальных поймах на незаливаемых и краткопоемных участках (на наиболее высоких старых гривах и на псевдоостанцах) после сплошных рубок сажают культуры хвойных видов. В сосновых или еловых лесах с примесью березы, сформированных таким путем, присутствуют кустарнички (брусника, черника, вереск) и различные не свойственные широколиственным лесам травянистые виды (*Molinia coerulea*, *Calamagrostis epigeios*, *Koeleria glauca*, *Fragaria vesca*), а также часто бывает развита синузия зеленых мхов или лишайников (Шилов, 1971; Браславская, 2001а). В пойме Неруссы можно наблюдать, что если поблизости от этих сосняков и ельников антропогенного происхождения сохранились участки широколиственных лесов, то оттуда (при наличии плодоносящих или вегетативно разрастающихся особей) в хвойные леса активно осуществляют инвазию дуб, клен остролистный, ясень, липа, все виды подлеска и многие неморальные травы. Преобладание боровых и бореальных видов в искусственных хвойных лесах неморальных пойм поддерживается в течение длительного времени только за счет периодических пожаров, уничтожающих неморальные древесные и травянистые виды.

Для аридных и субаридных пойм характерно, что в лесах, восстановившихся после вырубки, доминантами древостоя часто становятся не мелколиственные виды (береза и осина), а порослевые по происхождению особи видов, живших в данном экотопе раньше (обычно – дуба и вяза гладкого). Если же их поросль образуется менее активно, чем поросль кустарников подлеска, то лесные сообщества сменяются кустарниковыми, состоящими из боярышника, клена татарского, розы коричной, терна. Иногда такая смена отмечается и в неморальных поймах (Марков, Фирсова, 1955).

Сейчас практически во всех поймах распространены краткопоемные и среднепоемные луга кл. *Molinio-Arrhenatheretea*. Вопрос о причинах их появления в поймах лесного пояса и механизмах поддержания неоднократно обсуждался в геоботанической литературе (Шенников, 1941; Говорухин, 1955; Липатова, 1980; Работнов, 1984). Многие исследователи непосредственно наблюдали или могли проследить по имеющимся документам процесс сведения пойменных лесов в результате хозяйственной деятельности, поэтому в настоящее время общепризнано, что в лесном поясе пойменные луга имеют антропогенное происхождение и безлесными остаются только при постоянном сенокошении и выпасе.

Сторонники противоположной точки зрения приводили примеры наличия пойменных лугов в малонаселенных районах (на Русской равнине – в северных), где, по их мнению, большинство участков поймы не подвергались сенокошению. Причиной отсутствия древостоя на выровненных участках центральной поймы в этом случае они считали режим поемности, не подходящий для свойственных региону лесообразующих видов (Самбук, 1930; Го-

ворухин, 1955). Характерно, что эту аргументацию, приведенную в работах начала и середины XX века, высказывали исследователи, обследовавшие поймы только маршрутными методами и не имевшие возможности провести многолетние стационарные наблюдения в какой-либо местности или уточнить историю природопользования хотя бы путем опросов местного населения.

Оценивая эти аргументы сейчас, можно отметить, что в них не учтены некоторые другие факторы, которые влияют на приживание древесных видов и могут быть обусловлены антропогенными причинами. Это, например, большая удаленность источников диаспор от пригодных для приживания подроста участков (которые обычно все же имеются в пойме) или необходимость специфических микросайтов (валежа, зоогенных нарушений дернины) в качестве субстрата. Кроме того, в отношении пойм, описанных сторонниками естественного происхождения лугов в качестве примера, неясен вопрос о том, какие факторы – естественный экологический режим или антропогенные нарушения – стали причиной того, что при отсутствии лесной растительности в центральной части там в то же время отсутствовала и кустарниковая пионерная растительность, повсеместно развитая на прирусловых участках, хорошо переносящая длительную и среднюю поемность и способная к вегетативному разрастанию. Очевидно, что в этом вопросе аргументация при помощи только одного фактора (режима поемности), причем основанная на беглых наблюдениях, уже не может считаться убедительной с современных биогеоценологических позиций.

Вместе с тем надо заметить, что луговеды, отвергавшие возможность естественного происхождения пойменных лугов (Шенников, 1941; Работнов, 1984), тоже учитывали не все природные процессы, свойственные поймам. Они совершенно не рассматривали влияние бобров на растительность: видимо, из-за того, что работали на крупных и средних реках, где поймы были освоены давно и популяции бобров в них были практически уничтожены. С учетом тех данных о роли бобров в динамике пойменной и долинной растительности, которые известны сегодня (см. разделы 1.2, 9.2), видимо, нельзя категорически отрицать принципиальную возможность возникновения и поддержания пойменных лугов без участия человека. Конечно, современные луга в большинстве пойм – это чисто антропогенные образования в растительном покрове, и их обсуждение в данном разделе вполне уместно. Вместе с тем при попытке реконструировать функциональную организацию пойменной растительности в доагрикультурный период, следует признать присутствие в ней луговых (травянистых светолюбивых) видов закономерным явлением и перенести акцент на то, какие ценотические позиции для них были возможны, а какие – не были.

В условиях современной комплексной растительности пойм, в которой луга созданы хозяйственной деятельностью человека, многие светолюбивые травянистые виды (*Veronica chamaedrys, V. longifolia, Vicia cracca, Achillea millefolium, Eupathorium cannabinum, Galium boreale, Coccyganthe flos-cuculi, Poa pratensis, Bromopsis inermis* и др.) растут не только на этих лугах, но и в примыкающих к ним опушечных зонах пойменных лесов (Шилов, Клопова, 1970). Также эти виды встречаются в составе пионерной травяной и кустарниковой растительности переработанной поймы. При снятии антропогенного пресса и при обычном сейчас отсутствии популяций бобров пой-

менные экотопы, где затруднено произрастание древесной растительности и имеются благоприятные для луговых видов условия освещенности, могут формироваться и поддерживаться двумя абиогенными факторами – поемностью и новообразованием участков суши в ходе русловых процессов. Таким образом, в пойме с точки зрения перспектив произрастания луговых видов представляют интерес долгопоемные и среднепоемные экотопы, в том числе на самых молодых участках.

Анализируя экологический режим в этих экотопах с такой точки зрения, надо отметить, что наиболее освещенные участки в них характеризуются обычно сильным переувлажнением почвы, так как только в этом случае туда не внедряются (или очень медленно внедряются) древесные виды. В результате в этих экотопах затруднено также формирование популяций многих светолюбивых мезофильных и ксерофильных трав, характерных для краткопоемных и суходольных лугов, и эти виды оказываются оттесненными в участки с частичным затенением. Некоторую возможность "обойти" эти трудности предоставляют возвышенные биогенные микросайты в светлых переувлажненных участках (см. раздел 9.2.2), но приживаясь исключительно на этих микросайтах, популяции мезофильных и ксерофильных луговых трав не могут достигать высокой численности.

В таких условиях луговые мезофильные и ксерофильные виды могут быть в пойменной растительности только ассектаторами, причем большинство из них – с низкой встречаемостью. Не исключено, что при этом они могут достаточно стабильно сохранять свое присутствие в растительном покрове в долговременной перспективе (этот вопрос нуждается в специальном исследовании). Но, например, геоботаническое обследование поймы Нерussы показало, что в условиях заповедного режима в составе всей вместе взятой растительности подходящих экотопов (среднепоемных опушек, долгопоемных и среднепоемных кустарниковых ивняков, долгопоемных травяных заболоченностей и прирусловых отмелей) нет около 1/3 луговых видов, свойственных соответствующей локальной флоре (Браславская, 2001б).

На основании этого можно склоняться к мнению, что если мозаичность пойменной растительности поддерживается только абиогенными факторами, то луговая флора лесного пояса не может сохраняться в ней повсеместно и в полном современном объеме. Для этого все же требуется дополнительное уничтожение синузий деревьев и кустарников на средне- и краткопоемных участках, которое сейчас чаще всего производит человек в процессе своей хозяйственной деятельности. В доагрикультурный период необходимое изреживание яруса взрослых деревьев могли не менее регулярно и эффективно осуществлять бобры (см. раздел 9.2.1), а яруса подроста и подлеска – стадные копытные. С учетом этого не следует рассматривать пойменную растительность травяной формации как совершенно искусственную и менее заслуживающую сохранения на заповедных территориях, чем растительность кустарниковой и лесной формаций.

Вместе с тем ясно, что в современных условиях спонтанный природный процесс поддержания баланса между динамикой травяной и древесной растительности совершенно прекратился из-за истребления ключевых видов-фитофагов. Видимо, даже в случае восстановления их популяций этот процесс уже не сможет восстановиться в прежнем виде, так как эти популяции вынуждены будут постоянно обитать в ограниченных по площади резерватах, где в ре-

зультате их неконтролируемого размножения начнет необратимо деградировать древесная растительность. Для поддержания естественного уровня разнообразия флоры и растительности пойм в настоящее время необходимо периодическое продуманное вмешательство человека, корректирующее как жизнедеятельность фауны, так и разрастание древесной растительности.

Локальное уничтожение древесной растительности "по переложной системе" необходимо не только для произрастания светолюбивых травянистых видов, но и для возобновления светолюбивых лесообразователей – например, дуба. Так, в пойме Неруссы наиболее многочисленный и жизнеспособный имматурный и виргинильный подрост дуба был отмечен не в составе опушечной или пионерной кустарниковой растительности, а на краткопоемных лугах, долгое время выкашивавшихся, а потом вошедших в состав территории с заповедным режимом. Этот подрост создали единичные генеративные деревья дуба, сохраненные на лугах в период хозяйственного использования (Браславская, 2001а). Характерной особенностью было то, что на этих заброшенных сенокосах отсутствовали подрост и взрослые особи других древесных видов (которые, например, при зарастании вырубок обычно составляют конкуренцию дубу). Это обусловлено тем, что при сенокошении эти виды не старались сохранять, а после его прекращения скорость их инвазии на луга оказалась меньше, чем у дуба.

Причины их медленной инвазии были, судя по всему, видоспецифичны. Так, виды с преимущественно корнеотпрысковым размножением (вяз гладкий и осина) и вегетативноподвижные кустарники внедрялись на луга с окружающих лесных опушек, тогда как источники диаспор дуба находились от опушек далеко, а разносу желудей по всему лугу, видимо, активно способствовали мышевидные грызуны или птицы. Семенное возобновление анемохорного ясеня тоже было локализовано преимущественно в приопушечных участках лугов, а не на середине, в отличие от дуба. Причиной могло быть сильное иссушение почвы на краткопоемных лугах во второй половине лета, способное препятствовать приживанию подроста ясеня на освещенных и сильно нагреваемых участках, так как этому виду свойственна высокая транспирационная активность листьев (Юркевич, Адерихо, 1974). При затенении же подроста ясеня близкой стеной леса условия для его приживания были более благоприятными. Что касается отсутствия семенного возобновления березы на обследованных заброшенных лугах, то это обстоятельство могло быть случайным (обусловленным удаленностью генеративных особей).

Так или иначе, на зарастающих сенокосах наблюдалось формирование лесной растительности, объединяющей популяционные локусы дуба разных онтогенетических состояний. Также можно было наблюдать, что в этой растительности по мере смыкания полога ее древостоя увеличивается плотность прижившегося под ним подроста ясеня разных онтогенетических состояний, вплоть до молодого генеративного (см. рис. 9.23, *б*, рис. 9.24). Это позволяло прогнозировать постепенное вытеснение дуба из таких лесов в будущем, когда особи ясеня массово перейдут в генеративное состояние и сами войдут в состав древостоя (Браславская, 2001а). Но все же начальные стадии такой вторичной сукцессии на безлесных участках площадью в тысячи квадратных метров дают возможность первому поколению дуба не только дожить до конца онтогенеза, но и дать многочисленное потомство. Вытеснение же этого потомства из растительности происходит медленно.

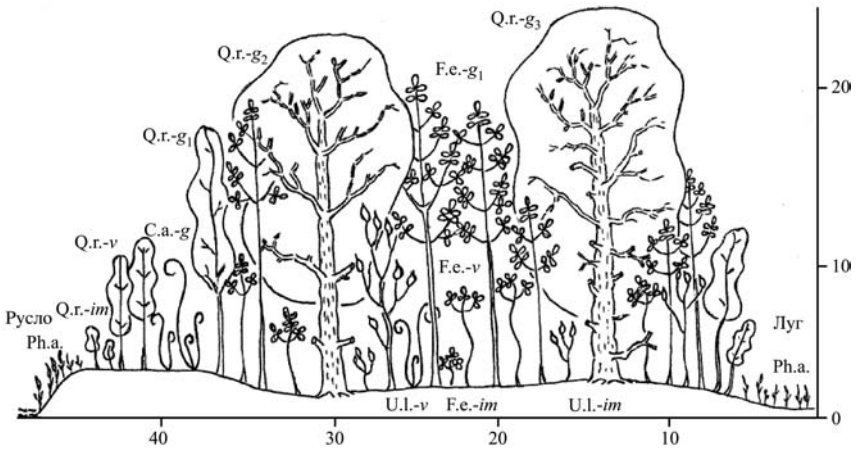


Рис. 9.24. Вертикальная структура вторичной лесной растительности, формирующейся на месте краткопоемных лугов (зона широколиственных лесов, река Нерусса).

Виды растений: Q.r. – дуб черешчатый, F.e. – ясень обыкновенный, U.l. – вяз гладкий, C.a. – лещина обыкновенная, Ph.a. – канареечник тростниковидный; *im*, v, g_1, g_2, g_3 – индексы онтогенетических состояний. Глубина профиля 5 м. По вертикали – высота (м), по горизонтали – протяженность профиля (м).

Возвращаясь к вопросу о динамике пойменных лесов в доагрикультурное время и о возможности доминирования в них дуба или других светолюбивых лесообразователей с конкурентным типом поведения, нужно обратить внимание на два условия, необходимых для этого. Первое условие – регулярное возникновение обширных участков без сомкнутого полога взрослых древесных растений, второе – постоянное избирательное уничтожение в этих участках подроста остальных древесных видов, который иначе будет успешно конкурировать с подростом светолюбивых.

По-видимому, при гидрогенных нарушениях древесной растительности, постоянно повторяющихся в поймах и даже часто сочетающихся с ветровальными нарушениями, все же либо первое, либо второе условие обычно не выполняется. Невыполнение первого условия связано с тем, что под формирующимися окнами оказывается не очень велика площадь экотопов, пригодных для дуба по условиям поемности. Второе же условие не выполняется из-за того, что нет факторов, препятствующих внедрению в эти окна, наряду с дубом, столь же устойчивых к поемности и вместе с тем более теневыносливых конкурентных видов деревьев. Видимо единственным таким фактором может быть отсутствие подобных видов в локальной флоре. Возможно, палеогеографические реконструкции ареалов лесообразователей способны помочь уточнить, в каких регионах и в какие отрезки доагрикультурного периода дуб мог именно по этой причине не испытывать острой конкуренции в составе пойменной растительности и мог ли он при этом занимать в ней господствующие позиции.

Зоогенные нарушения пойменной растительности тоже во многих случаях не создают для дуба избирательных благоприятных условий, несмотря на то, что формируемые ими (особенно бобровыми нарушениями) окна име-

ют крупные размеры и могут располагаться на участках, подходящих по условиям поемности. Но повреждение имматурного и виргинильного подроста, молодых генеративных деревьев всех видов (в том числе дуба) может принимать при этих нарушениях настолько регулярный и массовый характер, что ни одному виду не удается получить преимущество, пока пресс фитофагов не будет снят. А когда это происходит, восстановление популяций лесообразователей находится в зависимости от скорости инвазии на зарастающие поляны. Так как материнские деревья дуба в центре полян не сохранены, а ряд конкурирующих древесных видов обладают, в отличие от него, вегетативной подвижностью, то в этой ситуации, как и при зарастании вырубок, дуб, по-видимому, часто не способен захватить господствующие позиции в формирующемся древостое.

Можно рассмотреть и роль пирогенных нарушений в динамике лесной растительности и поддержании популяций светолюбивых древесных видов. Видимо, эти нарушения могут создавать для дуба некоторое преимущество перед другими лесообразователями: на обширной гари могут пережить пожар его генеративные особи, тогда как у многих других видов не только подрост, но и взрослые особи (источник плодов/семян и порослевого возобновления) менее устойчивы к воздействию огня. Но надо прежде всего отметить, что в поймах средних и малых рек площадь распространения пожара существенно ограничена: незаливаемые и краткопоемные участки, на которых возможен пожар, мелкоконтурны и сильно разобщены в пространстве, часто – просто изолированы друг от друга переувлажненными экотопами. Для возникновения в такой пойме крупных, подходящих для дуба окон в результате естественного пожара нужно относительно редкое сочетание благоприятных условий. Кроме того, представляется маловероятным, чтобы сразу же после пожара выжившие особи дуба дали многочисленное возобновление, обеспечивающее ему в будущем господство в древостое, а к моменту, когда они становятся на это способны, пространство гари уже будет хотя бы частично освоено и затенено многочисленным возобновлением реактивных видов.

Поэтому вряд ли естественные пожары могут эффективно поддерживать популяции дуба во всех поймах обширного региона – например, целого речного бассейна. Однако можно обратить внимание на то, что людьми постоянно применяется весеннее выжигание сенокосов и что как раз в этом случае огонь искусственно внедряется сразу на многие участки поймы, подрост и почки возобновления остальных древесных видов регулярно и эффективно уничтожаются и, как упоминалось выше, взрослые или взрослеющие деревья дуба иногда специально охраняются. Все это наводит на мысль, что ограниченная по интенсивности (например, проводимая по переложной системе) хозяйственная деятельность способствует усилению позиций дуба в растительности лучше, чем какие-либо естественные факторы нарушений, даже если она не направлена на это сознательно. Конечно, усиление позиций дуба достигается в этом случае за счет частичной деградации почвенной среды и биоты и за счет ослабления позиций остальных конкурентных лесообразователей и прочих лесных видов. Это необходимо учитывать, преследуя цель способствовать произрастанию дуба и пытаясь организовывать для этого специальные нарушения древесной растительности.

Общая характеристика природной динамики ландшафта и растительности в унаследованной пойме. Как обсуждалось, территория унаследованной поймы как бы "законсервирована" в отношении воздействия геоморфологических процессов: аккумуляция и глубинная эрозия в ней предельно замедлены, а боковой эрозии она не подвергается. Поэтому влияние гологенетических процессов на динамику растительности унаследованной поймы, во-первых, дает результат лишь при рассмотрении долговременного (многовекового) масштаба времени, а во-вторых, направляет динамические смены по линейному пути, не внося в них цикличности ни на отдельно взятом фиксированном участке, ни в масштабе обширной территории. Ход этих смен не может быть описан детально, так как невозможны ни прямые наблюдения за ними, ни убедительные реконструкции на основе анализа пространственных рядов растительности (предполагаемые стадии этих смен принадлежат к разным мезокомбинациям пойменной растительности).

Наряду с этим другие естественные экологические факторы – гидрологические или биотические – могут создавать в унаследованной пойме предпосылки для циклических сукцессий (соответственно – гологенетических или сингенетических) с периодами в десятки лет. Описание этих сукцессий возможно как на основе прямых наблюдений, так и на основе анализа пространственных рядов растительности в составе микро- или мезокомбинаций. Вековые линейные динамические смены, обусловленные врезанием реки и аккумуляцией аллювия, служат фоном для таких более кратковременных циклических сукцессий. Можно предполагать, что влияние долговременной линейной динамики по мере неоднократного повторения кратковременных динамических циклов проявляется в том, что видовой и эколого-ценотический состав растительности в ходе поздних циклов приобретают отличия от аналогичных стадий предшествующих циклов.

Гологенетическое развитие пойменного ландшафта может в перспективе привести к тому, что унаследованная пойма станет надпойменной террасой (если не попадет снова в область воздействия боковой эрозии). Основной тенденцией линейной динамики растительности, сопутствующей этому, будет проникновение в унаследованную пойму с террас речной долины все большего числа видов, плохо переносящих затопление. Однако циклические сукцессии, регулируемые сингенетическими и гологенетическими механизмами (в частности – периодическими гидрогенными нарушениями) могут значительно замедлить этот процесс. Они даже могут полностью воспрепятствовать внедрению таких видов в некоторые местообитания (например, ксерофильных и мезофильных видов – в бывшие старичные ложбины и межгривные понижения).

Что касается закономерностей кратковременной сукцессионной динамики растительности в унаследованной пойме под влиянием гологенетических, сингенетических и эндоэкогенетических процессов, то можно заключить, что благодаря им поддерживается довольно высокий уровень ценотического и флористического разнообразия, но все же не гарантируется стабильная представленность потенциальной флоры в полном объеме. Например, популяции ряда светолюбивых травянистых видов в поймах малочисленны и разрозненны, а в популяциях светолюбивых лесообразователей к тому же не всегда возможна нормальная смена поколений. Для произрастания таких видов в пойменном ландшафте и их сохранения в локальной флоре эти механизмы сукцессий должны быть дополнены регулярными нарушениями сину-

зий деревьев и кустарников, для чего необходима хотя бы нормальная жизнедеятельность фитофагов.

Специфика местных условий, в которых осуществляются сингенетические и эндоэкогенетические механизмы сукцессий, иногда может быть благоприятной для относительно успешной смены поколений светолюбивых лесообразователей, устойчивых к поемности. Примером такой специфики является отсутствие в составе растительности одного-нескольких теневыносливых и устойчивых к поемности видов деревьев с конкурентным типом поведения. Но и в этой ситуации светолюбивые лесообразователи нередко поставлены в положение ассектаторов, так что многие их популяции подвержены угрозе вытеснения из растительности в результате случайных изменений экологического режима и сопутствующего перераспределения конкурентных отношений.

Таким образом, для максимального сохранения региональной потенциальной флоры в пойменных ландшафтах лесного пояса Русской равнины необходимо регулярное воздействие на синузии деревьев и кустарников сразу нескольких различных нарушающих факторов (в доагрикультурный период – зоогенного, гидрогенного, пирогенного), ибо влияние каждого из них по отдельности оказывается недостаточно эффективным. В настоящее время эти естественные факторы нарушения растительности в большинстве пойм заменены разными проявлениями антропогенного фактора, однако его излишняя широкомасштабность часто приводит, наоборот, к уничтожению популяций многих древесных и травянистых видов и к обеднению флористического состава растительности.

* * *

Обзор накопившихся к настоящему времени данных о пойменных лесах показывает, что они являются важным компонентом биологического разнообразия на Русской равнине и существенно повышают его во многих регионах. Более подробное изучение механизмов их сукцессионной динамики, особенно в малоосвоенных поймах, позволит выработать биологически обоснованную стратегию сохранения этого разнообразия. При исследованиях целесообразно уделять больше внимания процессам освоения видами новых субстратов и механизмам длительного самоподдержания при режиме затоплений постоянной интенсивности. До сих пор проведено очень мало исследований динамики пойменных лесов Русской равнины в этих аспектах; особенно это замечание касается бореальных пойм. Очень важный аспект исследований, мало разработанный к настоящему времени, – выяснение относительной роли нарушений, имеющих различную природу (геоморфологическую, гидрологическую, антропогенную, зоогенную), в регуляции динамики и биологического разнообразия пойменной растительности.

Реконструкция динамики пойменной растительности на основе анализа эколого-динамических рядов (в соответствии с традиционной моделью гологенетической сукцессии как процесса убывания поемности экотопов и превращения поймы в террасу) в настоящее время сталкивается с рядом методических трудностей. Вместе с тем, подобная модель в настоящее время приобрела новое значение, ибо широко распространенные мероприятия по регулированию речного стока (гидростроительство, мелиорация и т.д.) нередко приводят к сокращению поемности за короткий срок и, следовательно, сопровождают-

ся именно такими сукцессиями. Это позволяет уточнять детали модели в ходе прямых наблюдений за динамикой растительности и применять анализ эколого-динамических рядов более корректно. Дополнительную корректировку представлений о долговременной динамике пойменной растительности необходимо делать на основе учета всех остальных факторов, регулирующих ее, и реальных биологических возможностей для миграций и самоподдержания видов растений в условиях воздействия всех этих разнообразных факторов.

9.2. Растительный покров долин самых малых рек и ручьев и факторы его функциональной организации

В этом разделе будут рассмотрены особенности структуры и динамики растительного покрова в долинах самых малых рек и ручьев, то есть водотоков, длина русла которых не превышает 25 км. Из-за малой водности их русел флювиальные процессы способны формировать в поймах только микрорельеф и не создают широкомасштабных нарушений наземной растительности. В целом долина самой малой реки или ручья представляет собой одну форму мезорельефа (по ландшафтной терминологии – урочище). В малонарушенном лесном покрове основным регулятором общей структуры и динамики растительности этих долин выступает популяционная жизнь двух ключевых видов – бобра речного (*Castor fiber*, см. раздел 1.2) и черной ольхи (*Alnus glutinosa*).

9.2.1. Речной бобр и циклические сукцессии растительности

История палеоареала речного бобра в голоцене рассмотрена в разделе 2.2. В начале XX века на территории Восточной Европы бобр находился на грани полного исчезновения. Во второй половине XX века на значительной части территории своего восточноевропейского ареала он был реинтродуцирован, что позволяет в настоящее время выявлять особенности структуры и динамики растительности долин ручьев и малых рек, обусловленные спецификой его жизнедятельности. В то же время следует учитывать, что реинтродукция этого вида еще не завершена и что происходит она в условиях глубокой трансформации сообществ под влиянием хозяйственной деятельности. В связи с этим некоторые детали в видовом составе и структуре исследуемой растительности долин могут быть обусловлены не только средопреобразующей деятельностью бобра, но и сукцессионными процессами антропогенной природы.

Сукцессионные изменения растительного покрова долин самых малых рек, связанные с восстановлением нормальной жизнедеятельности популяций бобра, были исследованы на территории заповедника “Брянский лес” в долинах ручьев Солька, Земля, Дяблик, Скутянка, Драготинец (Евстигнеев, Беляков, 1997; Евстигнеев и др., 1999). Дно этих долин покрыто черноольховыми лесами, а борта долин – хвойно-широколиственными. В сукцессиях растительности, вызванных деятельностью бобров, 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 плотины обычно повышает уровень воды в русле ручья на 1,0–1,5 м. При этом вода выходит из берегов русла, на дне долины формируется обширный бобровый пруд, зеркало воды которого достигает 2–6 га. Здесь преобладают обводненные сообщества двух ассоциаций – *Alnetum lemnoso-phragmitosum* (Ольшаник рясково-тростниковый) и *Alnetum varioherbosum* (Ольшаник разнотравный)* (рис. 9.25).

Сообщества первой ассоциации – ольшаники рясково-тростниковые – формируются в центральной части пруда с глубиной воды 1,5 м, где до затопления произрастали черноольховые леса. В результате постоянного стояния воды на таком уровне после запруживания происходит интенсивное изреживание верхнего яруса черной ольхи. Его средняя сомкнутость понижается до 0,05. В таких ольшаниках произрастают преимущественно водно-болотные и нитрофильные (черноольховые) виды растений: на их долю приходится более 80% общего флористического состава (табл. 9.6). Среди них наиболее высокой константностью (IV–V классы) характеризуются три свободно-плавающих вида – *Lemna minor, Spirodela polyrrhiza, Hydrocharis morsus ranae*, и два земноводных вида – *Phragmites australis* и *Carex riparia*. Также, несмотря на обводненность, в составе сообществ этой ассоциации присутствуют виды лугово-степной, боровой, неморальной и опушечной групп. Они характеризуются низкой константностью, поскольку их распространение на обводненной территории ограничено теми местами, куда возможна их случайная инвазия после запруживания. Такими местами в ольшаниках рясково-тростниковых могут быть только расположенные выше уровня затопления верхние части ольховых кочек** (см. раздел 9.2.2).

Состав древесных видов в сообществах асс. *Alnetum lemnoso-phragmitosum* (Ольшаник рясково-тростниковый) ограничен пятью видами: *Alnus glutinosa, Betula pubescens, Frangula alnus, Salix cinerea* и *Salix caprea*. Популяции ольхи можно назвать регрессивно-инвазионными, в них представлены в небольшом количестве *j*, *im* и g_3 особи (рис. 9.26). Старые генеративные деревья сохранились от прежних сообществ. Они еще не погибли при затоплении. Другие древесные растения отсутствуют или ненадолго внедряются на верхушки ольховых кочек, но быстро погибают из-за регулярных повышений уровня воды во время половодий и дождевых паводков.

Сообщества второй ассоциации – *Alnetum varioherbosum* (Ольшаник разнотравный) – расположены ближе к краям бобрового пруда, где до затопления произрастали хвойно-широколиственные леса, в том числе с участием ольхи. Здесь глубина воды не бывает больше 30–50 см, что отражается на характере сообществ. Во-первых, отмирание генеративных особей ольхи

---

* В системе эколого-флористической классификации эти варианты ольшаников относятся к одной и той же ассоциации – *Carici elongatae-Alnetum* (Морозова, 1999). Но эта классификация недостаточно наглядно отражает экологически и динамически обусловленные особенности структуры описываемых долинных сообществ, поэтому здесь и далее в разделе 9.2.1 используются их названия по доминантной классификации.

** Синонимы названия "ольховая кочка" – ольховый пьедестал (Сарычева, 1998) и ольховая кобла (Евстигнеев, Беляков, 1997).

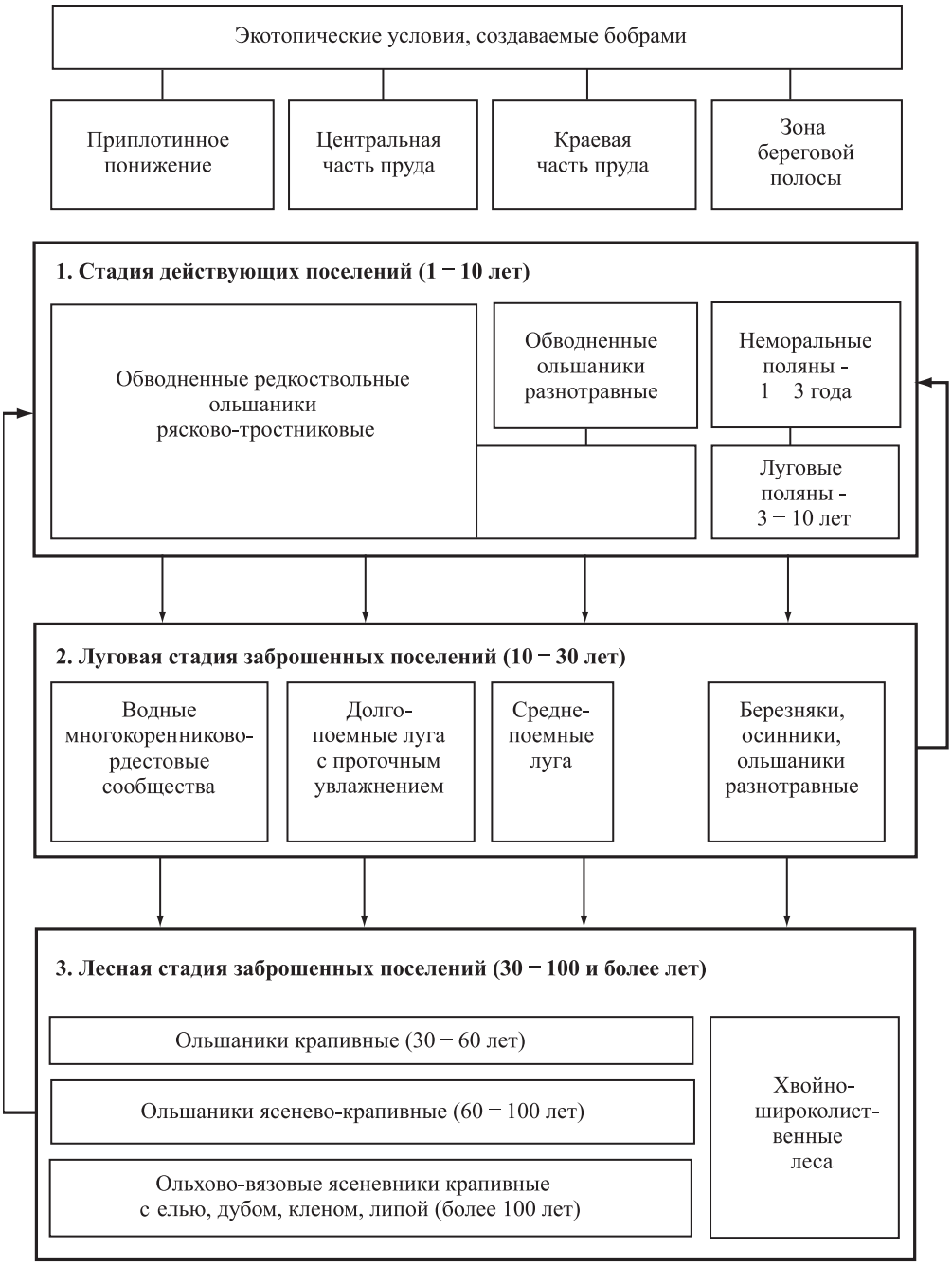


Рис. 9.25. Циклические сукцессии в растительном покрове долин ручьев.

Тонкие стрелки – сукцессионные тренды, регулируемые популяциями черной ольхи; жирные стрелки – сукцессионные тренды, регулируемые популяциями речного бобра. Годы – срок с момента образования бобрового поселения.

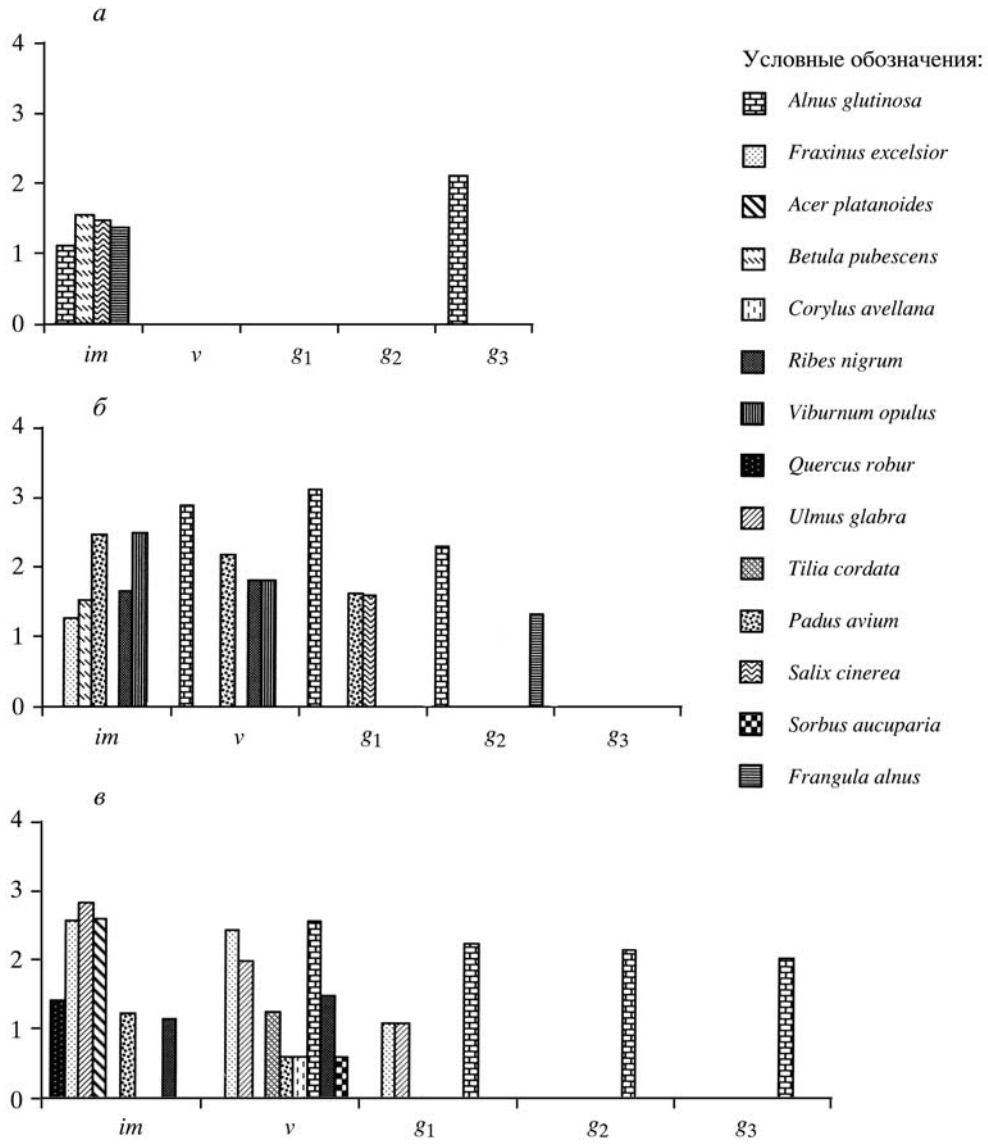


Рис. 9.26. Демографическая структура популяций древесных видов в долинах ручьев на разных стадиях развития бобровых поселений:

а – в пруду действующего поселения (асс. *Alnetum lemnoso-phragmitosum,* заповедник "Брянский лес", кв. 40, выд. 39); *б* – в спущенном пруду на лесной стадии зарастания с древостоем 30 лет (асс. *Alnetum urticosum,* заповедник "Брянский лес", кв. 22, выд. 6); *в* – в спущенном пруду на лесной стадии зарастания с древостоем 60 лет (асс. *Alnetum fraxino-urticosum*, заповедник "Брянский лес", кв. 3, выд. 12).

На диаграммах по оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – плотность особей (шт./га) в логарифмическом масштабе.

Таблица 9.6

Соотношение эколого-ценотических групп (%) в общем флористическом составе сообществ в долинах ручьев

Эколого-ценотическая группа[1]	Стадии и сообщества на бобровых поселениях								
	стадия действующих поселений				луговая стадия заброшенных поселений			лесная стадия заброшенных поселений	
№ типа сообщества	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Водно-болотная обобщенная[2]	56	48	29	35	75	42	27	30	19
Нитрофильная обобщенная (внутрилесная и опушечная)	28	24	17	16	16	19	20	24	25
Лугово-степная обобщенная[3]	8	6	16	19	9	23	34	18	8
Опушечная обобщенная[4]	2	4	3	6	–	4	5	4	5
Неморальная внутрилесная	4	11	26	17	–	7	12	18	37
Бореальная внутрилесная	–	6	6	5	–	4	2	4	6
Боровая внутрилесная	2	1	3	3	–	1	2	2	–

Примечание. [1] В некоторых случаях обобщенные группы составлены в таблице иначе, чем предложено в главе 3, поскольку показатели рассчитывались автором для эколого-ценотических групп того объема, который принят в работе (Федотов, Евстигнеев, 1997б), и не полностью совпадают с предлагаемым в главе 3.

[2] За исключением примерно 20% ее видов, отнесенных автором (Федотов, Евстигнеев, 1997б) к лугово-степной обобщенной группе.

[3] Около 10% видов, включенных в нее автором (Федотов, Евстигнеев, 1997б), относятся к водно-болотной обобщенной группе.

[4] За исключением нитрофильно-опушечных видов, отнесенных к нитрофильной обобщенной группе.

Номера типов сообществ: 1 – обводненные ольшаники ясково-тростниковые, 2 – обводненные ольшаники разнотравные, 3 – поляны с доминированием неморальных видов, 4 – поляны с доминированием лугово-степных видов, 5 – водные многокоренниково-рдестовые сообщества, 6 – долгопоемные луга, 7 – среднепоемные луга, 8 – ольшаники крапивные, 9 – ольшаники ясенево-крапивные.

происходит менее интенсивно, поэтому сомкнутость верхнего яруса выше – в среднем 0,3. Во-вторых, видовой состав древесных растений в ольшаниках разнотравных может быть довольно разнообразным: *Acer platanoides, Alnus glutinosa, Betula pubescens, Frangula alnus, Quercus robur, Padus avium, Picea abies, Ribes nigrum, R. spicatum, Salix aurita, S. cinerea, S. caprea, Sorbus aucuparia, Tilia cordata, Viburnum opulus*. В-третьих, спектр эколого-ценотических групп в этих сообществах тоже несколько разнообразнее, чем в ольшаниках ясково-тростниковых (добавляются некоторые виды бореальной группы), а доля неморальных видов в спектре больше (см. табл. 9.6).

Вместе с тем основу видового состава ольшаников разнотравных образуют виды тех же самых двух групп – водно-болотной и нитрофильной. Высокая константность характерна в этих сообществах, в основном, для земноводных растений, у которых значительная часть побеговой системы возвышается над поверхностью воды, а корни прикреплены ко дну водоема: в водно-болотной группе это – *Carex pseudocyperus, C. riparia, Galium palustre, Iris pseudacorus, Oenanthe aquatica, Phragmites australis* и *Scutellaria galericulata*. Среди видов нитрофильной группы высокой константностью характеризуются *Alnus glutinosa, Athyrium filix-femina, Carex elongata, Cicuta virosa,*

Humulus lupulus, Impatiens noli-tangere, Lycopus europaeus, Lysimachia vulgaris, Naumburgia thyrsiflora и *Solanum dulcamara.* Для представителей остальных групп высокая константность не характерна в связи с тем, что их приживание ограничено кочками ольхи и перегнивающими колодами.

Высокое разнообразие видового состава древесных растений в прибрежной части пруда – явление временное, наблюдаемое только в первый или второй годы после запруживания. Затем их набор существенно сокращается из-за постоянного затопления: остаются только малочисленные популяции черной ольхи, а другие виды представлены единичными сеянцами. В результате на всем пространстве бобрового озера формируется растительность только одной ассоциации – Ольшаника рясково-тростникового (см. рис. 9.25). Спектр эколого-ценотических групп в этой ассоциации немного варьирует от года к году из-за того, что мезофильные виды периодически заносятся на ольховые кочки, но нередко отмирают вскоре после этого.

Бобры способны в течение нескольких лет практически полностью уничтожить древесную растительность, сосредоточенную на бортах долины вдоль пруда, в 10–15 метровой полосе от края воды. Это приводит к преобразованию незатопленных долинных лесов в поляны. По характеру растительности можно различать два варианта таких полян: с господством неморальных видов и с господством лугово-степных (см. рис. 9.25).

Поляны с господством неморальных видов чаще встречаются на территории недавно образовавшихся поселений – в первые 3 года после запруживания. В этот период лесная среда береговой полосы еще не полностью уничтожена. Средняя сомкнутость древесного яруса составляет 0,2, среднее проективное покрытие яруса подроста и подлеска – 40%. Поэтому общее проективное покрытие неморальных видов не уступает покрытию водно-болотных и нитрофильных и в 2 раза выше суммы общих покрытий лугово-степной и опушечной групп видов. Среди неморальных видов высокая константность характерна для *Acer platanoides, Carex pilosa, Dryopteris carthusiana, Quercus robur, Stellaria holostea* и *Tilia cordata*, среди нитрофильных – для *Alnus glutinosa, Carex elongata, Deschampsia cespitosa, Epilobium ciliatum, Impatiens noli-tangere, Lycopus europaeus, Lysimachia vulgaris* и *Solanum dulcamara.* Проявляют высокую константность и виды некоторых других групп: водно-болотные *Galium palustre, Juncus effusus,* и *Scutellaria galericulata, темнохвойные Betula pubescens, Frangula alnus, Maianthemum bifolium, Rubus saxatilis* и *Trientalis europaea,* опушечный вид *Rubus idaeus.*

Поляны с господством лугово-степных видов чаще встречаются на территории более старых бобровых поселений, возраст которых составляет не менее 4 лет. К этому времени бобры практически полностью уничтожают ярусы деревьев, подроста и подлеска, но единичные особи большинства древесных видов здесь все-таки сохраняются, несмотря на интенсивную эксплуатацию этих полян. Сомкнутость крон древостоя снижается до 0,05, а проективное покрытие подлеска и подроста – до 10%. Одновременно меняется ценотическая значимость различных групп: сумма общих проективных покрытий лугово-степной и опушечной групп видов повышается и становится равной общему покрытию нитрофильных видов, и в то же время превышает общее покрытие неморальных видов в 7 раз. При этом и в эколого-ценотическом спектре флористического состава доля неморальных видов сокращается, за счет чего доли лугово-

степных, опушечных и водно-болотных видов несколько повышаются (табл. 9.6). Для неморальных и бореальных видов высокая константность на этих полянах практически не характерна. Среди нитрофильных видов константны *Lysimachia vulgaris, Scirpus sylvaticus и Solanum dulcamara, среди водно-болотных – Carex pseudocyperus, Iris pseudacorus, Galium palustre, Juncus effusus, Phalaroides arundinacea, Phragmites australis* и *Scutellaria galericulata*, а среди лугово-степных – *Salix cinerea*.

Семья бобров обычно обитает в пруду и на прилегающей к нему территории 5–10 лет. В течение этого времени бобры создают условия для формирования водно-болотных сообществ, держат под контролем популяции древесных растений, препятствуют их приживанию на береговой полосе и поддерживают в ней режим поляны, благоприятный для развития лугово-степных и опушечных растений.

Луговая стадия заброшенных поселений

В условиях заповедного режима к 5–10 годам на территории поселения бобров полностью уничтожается древесная растительность. После этого бобры забрасывают пруд и уходят в другие места, а плотина разрушается весенними паводками. Тогда создаются условия для формирования лугов на большей части спущенного пруда – спад воды, ежегодное сезонное пересыхание водотока после окончания весеннего половодья и полное отсутствие древесного яруса. Но на территории спущенного пруда есть и участки с неблагоприятным для лугов гидрологическим режимом.

В приплотинных понижениях, которые были сформированы бобрами при выгребании грунта для строительства плотин, остаются неглубокие и хорошо прогреваемые заводи с площадью зеркала воды 200–600 кв.м. Здесь развивается водно-болотная растительность, относящаяся, в основном, к ассоциации *Spirodelo-Potamogetosum* (Многокоренниково-рдестовые водные сообщества)*. Эта растительность образована преимущественно водно-болотными видами, гораздо меньше в ней нитрофильных и влажнолуговых видов; виды остальных групп полностью отсутствуют (см. табл. 9.6). Константны 20 видов, из которых 14 относятся к водно-болотной группе (*Alopecurus aequalis, Bidens cernua, Calla palustris, Carex pseudocyperus, Equisetum fluviatile, Galium palustre, Hottonia palustris, Hydrocharis morsus-ranae, Lemna minor, L. trisulca, Oenanthe aquatica, Potamogeton gramineus, P. trichoides, Spirodela polyrrhiza*), 6 видов – к нитрофильной (*Alnus glutinosa, Cardamine amara, Cicuta virosa, Lycopus europaeus, Naumburgia thyrsiflora*) и 1 вид – к влажнолуговой (*Agrostis stolonifera*).

На остальной территории заброшенных бобровых прудов формируются луговые сообщества: 1) непосредственно у русла ручья – долгопоемные луга с проточным режимом увлажнения; 2) ближе к берегу – среднепоемные луга (см. рис. 9.26).

Растительный покров долгопоемных лугов чаще представлен ассоциацией *Phalaroidoso-Phragmitosum* (Луг канареечниково-тростниковый)**. В его

---

* В эколого-флористической классификации – асс. *Lemno-Spirodeletum polyrrhizae*.

** Принадлежность луговых сообществ Неруссо-Деснянского полесья к ассоциациям эколого-флористической классификации в настоящее время не выяснена.

флористическом составе преобладают водно-болотные виды, к ним примешиваются нитрофильные и влажнолуговые. Присутствуют на этих лугах и виды других групп (см. табл. 9.6), но они представлены единичными растениями, поскольку их произрастание возможно только на старых ольховых кочках. Высокой константностью на этих лугах характеризуются 11 видов: 8 принадлежат к водно-болотной группе (*Alisma plantago-aquatica, Alopecurus aequalis, Carex pseudocyperus, Galium palustre, Lythrum salicaria, Phalaroides arundinacea, Phragmites australis, Scutellaria galericulata*), 3 вида – к нитрофильной (*Alnus glutinosa, Lysimachia vulgaris, Solanum dulcamara*).

Растительный покров среднепоемных лугов представлен, в основном, ассоциацией *Scirposo-Urticoso-Phragmitosum* (Луг камышово-крапивно-тростниковый). Для спектра эколого-ценотических групп характерна большая доля лугово-степных видов, хотя высокой константности ни один из них не проявляет. К лугово-степным в значительном количестве примешиваются водно-болотные, нитрофильные и неморальные виды (см. табл. 9.6). При этом константны 7 водно-болотных видов (*Galium palustre, Iris pseudacorus, Juncus effusus, Lythrum salicaria, Scutellaria galericulata, Phalaroides arundinacea, Phragmites australis*) и 6 нитрофильных (*Filipendula ulmaria, Lycopus europaeus, Lysimachia vulgaris, Ranunculus repens, Scirpus sylvaticus, Urtica dioica*). Среди обширного списка лугово-степных видов во флоре этих лугов можно отметить *Achillea millefolium, Agrimonia eupatoria, Alchemilla vulgaris, Anthoxanthum odoratum, Briza media, Bromopsis inermis, Campanula patula, C. rotundifolia, Carex lachenalii, Centaurea jacea, Coccyganthe flos-cuculi, Dactylorhiza malulata, Dianthus deltoides, Festuca rubra, Galium mollugo, Geranium pratense, Knautia arvensis, Lathyrus pratensis, Leucanthemum vulgare, Lotus corniculatus, Poa angustifolia, Phleum pratense, Polygonum convolvulus, Prunella vulgaris, Ranunculus acris, R. auricomus, Rumex acetosella, Sonchus arvensis, Stellaria graminea, Taraxacum officinale, Thalictrum lucidum, Trifolium hybridum, T. medium, Tussilago farfara, Vicia cracca.*

На этой стадии динамики растительности в заброшенном бобровом поселении происходят существенные изменения в синузиях кустарников и деревьев. Во-первых, видовой состав синузии кустарников расширяется до 14 видов, из которых 8 относятся к роду *Salix* (*S. alba, S. aurita, S. caprea, S. cinerea, S. fragilis, S. phylicifolia, S. triandra, S. viminalis, S. vinogradovii*). Однако во всех исследованных заброшенных поселениях этой стадии популяции кустарников малочисленны и фрагментарны. Это связано с высоким проективным покрытием травяного покрова, которое на спущенных прудах достигает 95–100%. Во-вторых, появляются первые признаки восстановления лесной растительности. После ухода бобров и спада воды активизируется возобновление ольхи черной. На всей осушенной территории спущенного пруда формируются ее инвазионные популяции, плотность которых достигает 700–1500 экз./га. Происхождение особей ольхи в этих популяциях – семенное. Сеянцы приживаются на полуразрушенных ольховых кочках и на валеже. Численность популяций других деревьев чрезвычайно мала.

На склонах долины во время этой стадии начинают формироваться на месте бобровых полян разнотравные мелколиственные леса – березняки, осинники, черноольшаники (см. рис. 9.25).

Таким образом, уход бобров, с одной стороны, определяет преобразование водных сообществ в луговые, а с другой стороны, снимает контроль над

популяциями деревьев, которые со временем осуществляют смену луговой формации растительности на лесную. Длительность существования лугов определяется временем, необходимым древесным растениям для формирования сомкнутого полога. В условиях заповедного режима длительность луговой стадии обычно составляет 30–40 лет.

Лесная стадия заброшенных поселений

После окончательного формирования лесной растительности на спущенных бобровых прудах произрастают черноольховые сообщества двух ассоциаций – *Alnetum urticosum* и *Alnetum fraxineto-urticosum*[*]. Причины их различий – в сроках, прошедших со времени забрасывания бобрового поселения (см. рис. 9.25).

Сообщества ассоциации Ольшаник крапивный (*Alnetum urticosum*) формируются на месте спущенных бобровых прудов через 30–40 лет. Они характеризуются выровненным по высоте и равномерно сомкнутым до 0,8–0,9 ярусом древостоя. Сильное затенение со стороны деревьев-эдификаторов отражается на общем флористическом составе сообщества и на состоянии популяций в подчиненных синузиях.

Так, в спектре эколого-ценотических групп доля лугово-степных видов (наиболее светолюбивых) сокращается почти в 2 раза, а доля теневыносливых неморальных увеличивается в 1,5 раза. Несколько возрастает и доля нитрофильных видов – до 24%. Доли остальных групп остаются приблизительно на прежнем уровне (см. табл. 9.6). Вместе с тем среди 20 константных видов 11 относятся к нитрофильной группе (*Alnus glutinosa, Athyrium filix-femina, Carex elongata, Chrysosplenium alternifolium, Filipendula ulmaria, Humulus lupulus, Impatiens noli-tangere, Lycopus europaeus, Ranunculus repens, Scirpus sylvaticus, Solanum dulcamara, Urtica dioica*), 5 видов – к водно-болотной (*Caltha palustris, Galium palustre, Lysimachia vulgaris, Persicaria hydropiper, Phragmites australis, Scutellaria galericulata*), по 1 виду – к неморальной (*Dryopteris carthusiana*) и опушечной (*Angelica sylvestris*).

В синузии деревьев абсолютное господство принадлежит популяциям ольхи, плотность которых превышает 2000 экз./га. В них преобладают по численности *v* и g_1 особи, а также уже имеются (к 30–40 годам после забрасывания бобрового поселения) особи в состоянии g_2 (см. рис. 9.26). Несмотря на регулярное плодоношение ольхи и способность к порослеобразованию, под ее сомкнутым пологом практически полностью отсутствует подрост: отмечены только *j* особи крайне низкой жизненности, плотность которых составляет всего 42 экз./га. Видимо, приживанию сеянцев препятствует, помимо низкой освещенности, отсутствие колод. Популяции других деревьев отсутствуют в этих условиях практически полностью.

Полог ольхи также препятствует нормальной жизни популяций кустарников. Наиболее светолюбивые виды рода *Salix* (*S. viminalis, S. vinogradovii, S. aurita, S. fragilis*) исчезают из состава этих сообществ. Некоторые из сохранившихся видов кустарников представлены популяциями инвазионного типа

---

[*] В системе эколого-флористической классификации эти леса относятся к одной ассоциации – *Circaeo-Alnetum* (Морозова, 1999). Это тоже является примером того, что в исследованиях динамики растительности иногда удобнее проводить анализ, используя доминантную классификацию.

(*Padus avium, Viburnum opulus*), другие – фрагментарными популяциями (*Salix cinerea, Frangula alnus, Ribes nigrum*).

Таким образом, по прошествии 30–40 лет ведущая роль в организации растительности на месте спущенных прудов переходит к дереву-эдификатору – ольхе черной. В это время эдификаторная роль ольхи проявляется в формировании однородной структуры верхнего полога и в создании светового режима, который неблагоприятен для развития популяций других древесных растений, луговых и опушечных трав.

Через 60–70 лет после забрасывания бобрового поселения сообщество ассоциации Ольшаник крапивный (*Alnetum urticosum*) сменяется сообществом ассоциации Ольшаник ясенево-крапивный (*Alnetum fraxineto-urticosum*). В этот период начинается образование окон в пологе верхнего яруса, от чего его сомкнутость в некоторых участках снижается до 0,4. Формирование *gap*-мозаики связано с появлением в популяциях ольхи старых генеративных деревьев, которые, достигая предельного возраста (60–110 лет), постепенно вываливаются из древостоя. Вываливание их приводит также к появлению перегнивающих стволов деревьев на поверхности почвы, а впоследствии – к увеличению мощности перегнойно-аккумулятивного горизонта. Синузия кустарников в это время, несмотря на сформированную мозаично-ярусную структуру сообщества, еще не достигает стабильного состояния, когда популяции полночленны и многочисленны. В изученном сообществе этой стадии были отмечены только 5 видов кустарников (*Corylus avellana, Padus avium, Ribes nigrum, Salix cinerea, Sorbus aucuparia*), представленных единичными особями (см. рис. 9.26).

На этом этапе развития лесных сообществ в долинах самых малых рек ценотическая значимость видов неморальной группы возрастает в 5 раз по сравнению с предыдущим этапом, а видов нитрофильной группы – в 3 раза, судя по общему проективному покрытию. Одновременно доля видов неморальной группы в общем эколого-ценотическом спектре возрастает до 37% (увеличивается в 2 раза). Это происходит за счет сокращения долей таких групп как лугово-степная (более чем в 2 раза) и водно-болотная (почти в 2 раза). Доли остальных групп в спектре изменяются незначительно, хотя можно отметить, что доля бореальной группы возрастает в 1,5 раза (с 4 до 6%) (см. табл. 9.6). Константны 15 видов: 8 нитрофильных (*Alnus glutinosa, Athyrium filix-femina, Chrysosplenium alternifolium, Cirsium oleraceum, Geum rivale, Impatiens noli-tangere, Stellaria nemorum, Urtica dioica*), 3 неморальных (*Dryopteris carthusiana, Fraxinus excelsior, Ulmus glabra*) и по 2 вида из опушечных (*Angelica sylvestris, Rubus idaeus*) и водно-болотных (*Caltha palustris, Phalaroides arundinacea*).

Срок существования лесных сообществ определяет существенные преобразования в синузии деревьев. К этому времени в старых ольшаниках появится выраженный ярус подроста, в котором доминируют ясень обыкновенный, ольха черная и вяз шершавый. Детальный анализ возраста этого подроста в модельном сообществе позволил понять процесс его внедрения. Сначала стало приживаться семенное возобновление ясеня и ольхи, это началось через 40–50 лет после забрасывания бобрового поселения (за 20–26 лет до проведения исследований). При этом видовая специфичность экологии ясеня и ольхи отразилась на характере размещения их всходов в сообществах. Всходы ольхи приживались большей частью в окнах непосред-

Таблица 9.7

Распределение подроста деревьев (%) по элементам почвенного покрова на лесной стадии заброшенных поселений. Ассоциация – *Ольшаник ясенево-крапивный* (*Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*). Заповедник "Брянский лес". Кв. 3, выд. 12

Виды растений	Элементы почвенного покрова		
	торфяно-перегнойный субстрат	старые кочки ольхи	перегнивающие колоды
Alnus glutinosa	13	35	52
Fraxinus excelsior	72	21	7
Ulmus glabra	58	15	27
Acer platanoides	–	100	–

ственно на торфяно-перегнойном субстрате, а всходы ясеня – под пологом верхнего яруса на колодах старых деревьев (табл. 9.7).

Ко времени исследования все особи ольхи и ясеня достигли *v* состояния, а некоторые стали генеративными (см. рис. 9.26). Различное отношение ясеня и ольхи к свету отразилось на демографической структуре их популяций, наблюдаемой в момент исследования. У ольхи, из-за слабой теневыносливости, *j* и *im* фракции подроста полностью отсутствовали и, соответственно, ее популяция была потенциально нестабильна. У ясеня демографическая структура популяции была иной, поскольку он отличается высокой теневыносливостью на ранних этапах онтогенеза (Евстигнеев, 1991) и способностью длительное время (10–15 лет) ожидать улучшения световой обстановки, накапливаясь среди высокотравья ольшаников в большом числе экземпляров. Плотность его *j* и *im* подроста составляла в момент исследования около 3 тыс. экз./га, что было залогом нормального существования ясеня в долине ручья в будущем.

Несколько позже ольхи и ясеня (через 41–45 лет после забрасывания бобрового поселения и за 16–19 лет до проведения исследований) в модельном сообществе появился вяз. Его семена чаще прорастали на торфяно-перегнойном субстрате (см. табл. 9.7). Первые прижившиеся особи вяза, обладая высокой эффективностью использования света и значительной скоростью роста (Евстигнеев, 1991), к моменту исследования в этом сообществе также достигли *v* состояния. Благодаря высокой теневыносливости вяза, в его популяции также накопился многочисленный *j* и *im* подрост, способный обеспечить ему в будущем устойчивый оборот поколений. Кроме того, в момент проведения исследований в синузии деревьев были отмечены клен, ель, дуб и липа. Их инвазионные популяции характеризовались фрагментарной структурой (см. рис. 9.26), так как внедрение этих видов в сообщество было ограничено, в основном, старыми ольховыми кочками и носило гораздо менее регулярный характер.

Результат сукцессии растительности на месте заброшенного поселения

В 70–80-летних ольшаниках ведущая роль эдификатора (ольхи черной) проявляется в создании оконной структуры и в мозаичном преобразовании почвенного покрова. Эти изменения черноольховых лесов способствуют активному внедрению в сообщества ясеня, вяза и других неморальных видов. Дальнейшее развитие может привести к формированию на месте спущенно-

го пруда ассоциации Ясенника ольхово-вязово-крапивного (*Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum*)* с небольшим участием ели, дуба, клена и липы. Популяции ясеня, вяза, ольхи смогут сформировать в таком мозаичном сообществе полночленную демографическую структуру, обеспечивающую непрерывный оборот поколений, и достичь высокой численности.

Однако использование бобрами территории по "переложной" системе может прервать однонаправленное развитие лесных сообществ на месте бывшего поселения и вернуть растительность на начальную стадию сукцессии – к обводненным разреженным черноольховым лесам в восстановленном пруду и к полянам на берегах пруда. Циклы в динамике долинной растительности, обусловленные периодическим возвращением бобров, могут быть укороченными или же удлиненными (см. рис. 9.25).

В ходе укороченного цикла выпадает лесная стадия развития растительности, поскольку бобры возвращаются на эту же территорию еще во время луговой стадии. В ходе удлиненного цикла сообщества успевают, поступательно развиваясь по мере взросления сеянцев черной ольхи, достичь лесной стадии и преобразоваться в асс. Ольшаник крапивный (*Alnetum urticosum*) или в Ольшаник ясенево-крапивный (*Alnetum fraxineto-urticosum*) и затем в Ясенник ольхово-вязово-крапивный (*Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum*). Однако сообщества последней ассоциации очень редки в долинах самых малых рек, освоенных бобрами. Такие сообщества могут сформироваться только в исключительных случаях, например, при существенном изменении конфигурации русел.

9.2.2. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников

В долинах ручьев, а также в других переувлажненных евтрофных местообитаниях пойм и водоразделов (например, в эрозионных лощинах стока и в пойменных межгривных понижениях) встречаются и особые обводненные лесные сообщества, не населенные бобрами, – "кочкарные" черноольшаники. В этих ценозах ольха способна осуществлять непрерывный оборот поколений, поэтому они представляют собой заключительный этап динамики растительности в переувлажненных отрицательных формах мезорельефа.

Эти обводненные лесные сообщества отличаются от наземных лесов долин и водоразделов высоким видовым разнообразием и сложной эколого-ценотической структурой флоры. Например, для них характерно присутствие в одном и том же сообществе чрезвычайно контрастных по экологии видов – от гидрофитов (например, *Lemna minor, Sparganium minimum*) и гелофитов (*Carex elongata*) до мезофитов (*Maianthemum bifolium*) и даже ксерофитов (*Calamagrostis epigeios*, *Vaccinium vitis-idaea*). Среднее число видов на учетной площадке 100 кв.м в "кочкарных" черноольшаниках составляет 37, тогда как в наземных пойменных широколиственных лесах (краткопоемных и среднепоемных) – 17. Специальные исследования в "кочкарных" черноольшаниках Неруссо-Деснянского полесья показали, что эти особенности

* В системе эколого-флористической классификации – асс. *Ficario-Ulmetum* (Морозова, 1999).

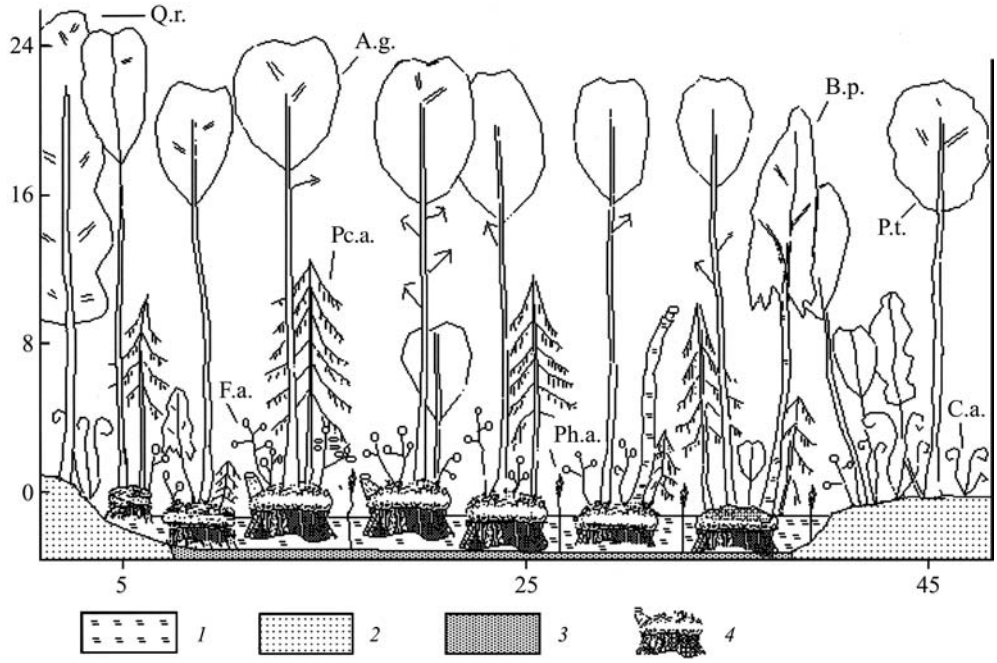


Рис. 9.27. Вертикальная структура "кочкарного" черноольшаника (заповедник "Брянский лес", кв. 4, выд. 28).

Условные обозначения: *1* – вода, *2* – торфяно-глеевые почвы на суглинках, *3* – торфяно-перегнойные почвы, *4* – пьедестал черноольховой кочки.

Виды растений: A.g. – ольха черная, B.p. – береза пушистая, Pc.a. – ель европейская, Q.r. – дуб черешчатый, C.a. – лещина обыкновенная, F.a. – крушина ломкая, Ph.a – тростник. Глубина профиля 5 м. По вертикали – высота (м), по горизонтали – протяженность профиля (м).

связаны со свойственной им особой пространственной структурой (Сарычева, 1998).

Маршрутное изучение растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья выявило большое сходство подавляющего большинства "кочкарных" черноольшаников между собой по пространственной структуре и общему флористическому составу. В системе эколого-флористической классификации все подобные черноольшаники относятся к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*, хотя в доминантной классификации могут относиться к разным ассоциациям черноольховых лесов (*Alnetum magnocaricosum* – Ольшаник крупноосоковый, *Alnetum phragmitoso-varioherbosum* – Ольшаник тростниково-разнотравный и т.д.), в зависимости от случайных вариаций в доминировании константных видов. В качестве модельного объекта был описан "кочкарный" ольшаник в эрозионной лощине с озеровидным расширением (заповедник "Брянский лес", кв. 4, выдел 28).

Древесный ярус "кочкарных" черноольшаников сформирован *Alnus glutinosa* с небольшой примесью *Betula pubescens*. Сомкнутость крон – 0,4. Ярус подроста и подлеска структурно почти не выражен (проективное покрытие 20%). Подрост представлен, в основном, *Picea abies*, подлесок состоит преимущественно из *Padus avium* и *Frangula alnus* (рис. 9.27). Травяной покров резко мозаичен. Напочвенных мхов мало, в основном это – гигро- и

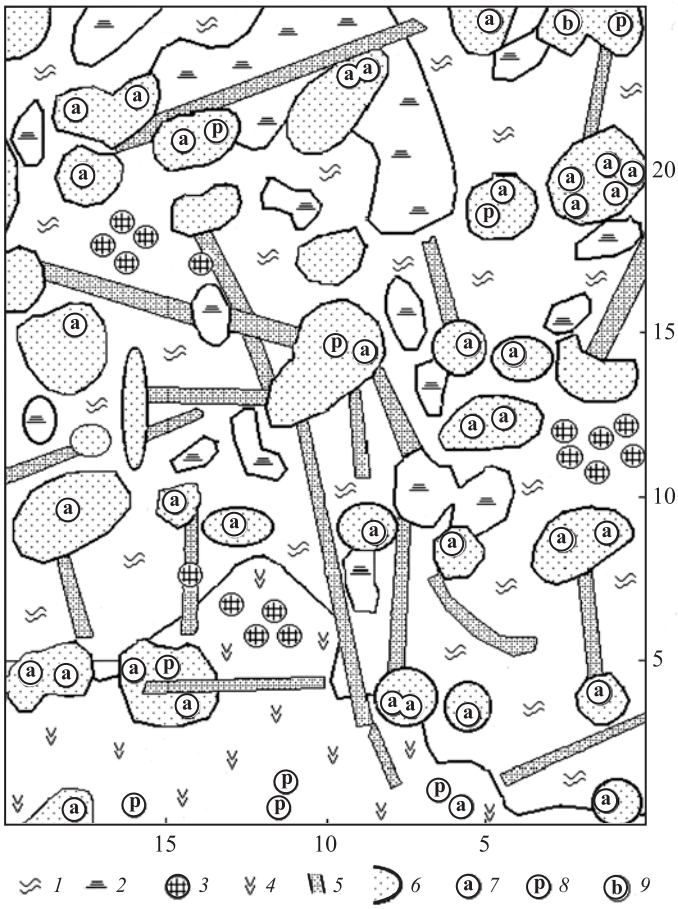


Рис. 9.28. Фрагмент горизонтальной структуры "кочкарного" черноольшаника (заповедник "Брянский лес", кв. 4, выд. 28).

Условные обозначения: *1* – мелководье (затопленные участки), *2* – сплавинки, *3* – валеж, *4* – переувлажненные (подтопленные) участки почвы, *5* – валеж, *6* – ольховые кочки; основания стволов живых деревьев: *7* – ольхи черной, *8* – ели европейской, *9* – березы пушистой. По горизонтали и вертикали – протяженность участка (м). Площадь картирования 500 м^2.

гидрофильные виды: *Calliergon giganteum, Plagiomnium medium, Climacium dendroides, Brachythecium rivulare*.

Для внутриценотической пространственной структуры этих черноольшаников характерен повторяющейся набор элементов – микросайтов (*microsites*, синоним – микроместообитаний), которые и стали основными объектами исследования. Крупномасштабное картирование черноольшаников выявило в этих сообществах 6 типов микросайтов: 1) мелководья, 2) сплавинки, 3) переувлажненные участки, 4) валеж, 5) осоковые кочки, 6) черноольховые кочки (рис. 9.28; табл. 9.8).

Мелководья – это пониженные микросайты с проточным увлажнением, обводненность которых поддерживается грунтовыми водами, а также поверхностными стоками с местных водоразделов. Они занимают обычно цен-

Таблица 9.8

Характеристики разнообразия сосудистых растений на микросайтах в "кочкарном" черноольшанике

Показатели	Типы микросайтов					
	1	2	3	4	5	6
Общее видовое богатство	66	94	33	77	42	89
Видовая насыщенность на 0,25 кв.м	6,0	8,0	5,0	9,0	8,0	8,0
Соотношение эколого-ценотических групп[1] в общем флористическом составе, %						
Водно-болотная обобщенная[2]	57	28	72	29	52	25
Нитрофильная обобщенная (внутрилесная и опушечная)	31	26	27	35	38	35
Лугово-степная обобщенная[3]	9	9	–	7	2	6
Опушечная обобщенная[4]	–	–	–	3	–	–
Неморальная внутрилесная	3	27	–	16	7	22
Бореальная внутрилесная	–	10	–	9	–	9
Боровая внутрилесная	–	–	–	–	–	1

Примечание. [1] В некоторых случаях обобщенные группы составлены в таблице иначе, чем предложено в главе 3, поскольку показатели рассчитывались автором для эколого-ценотических групп того объема, который принят в работе (Федотов, Евстигнеев, 1997б) и не полностью совпадает с предлагаемым в главе 3.

[2] За исключением примерно 20% ее видов, отнесенных автором (Федотов, Евстигнеев, 1997б) к лугово-степной обобщенной группе.

[3] Около 10% видов, включенных в нее автором (Федотов, Евстигнеев, 1997б), относятся к водно-болотной обобщенной группе.

[4] За исключением нитрофильно-опушечных видов, отнесенных к нитрофильной обобщенной группе.

Типы микросайтов: 1 – мелководья, 2 – переувлажненные участки, 3 – сплавинки, 4 – валеж, 5 – осоковые кочки, 6 – ольховые кочки.

тральную часть стариц, эрозионных лощин и малых водотоков. Уровень затопления мелководий колеблется по сезонам и зависит от атмосферных осадков. Так, в исследуемом сообществе во время июльских дождей 1998 г. глубина затопления пониженных участков достигала 50–70 см, а в период между дождями – от 20 до 40 см.

Постоянная обводненность затрудняет доступ кислорода в почву, что приводит к нарушению дыхания и синтезирующей деятельности корней, препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв. Это определяет низкое флористическое разнообразие на мелководьях: на площадках размером 0,25 кв.м в среднем встречается по 2 вида. В проективном покрытии содоминируют виды двух эколого-ценотических групп: нитрофильной (*Carex elongata, Lysimachia vulgaris, Cicuta virosa* и *Naumburgia thyrsiflora*) и водно-болотной – (*Carex appropinquata, C. cespitosa, C. pseudocyperus, C. rostrata, Comarum palustre, Galium palustre и Phragmites australis*).

Также можно отметить, что к мелководьям приурочены исключительно травянистые виды (представлены группы следующих пяти жизненных форм: плавающие, длинно- и короткокорневищные, плотно- и рыхлодерновинные травы) с явными адаптивными приспособлениями к устойчивому затоплению и анаэробным условиям. Например, у *Carex pseudocyperus, C. rostrata, Cicuta virosa, Comarum palustre, Phragmites australis* и *Naumburgia thyrsi-*

flora в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани, а у *Carex appropinquata* и *C. cespitosa* формируются кочки с тонкими "воздушными" корнями. "Воздушные" корни, в отличие от почвенных, не прорывают влагалищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию (Алексеев, 1996).

Сплавинки – это микросайты на поверхности воды. Они формируются двумя способами: 1) при отрыве корненосного слоя грунта от дна водоема; 2) при накоплении детрита на поверхности затонувших стволов и ветвей. Их существование поддерживается благодаря скрепляющему действию разрастающихся корней и корневищ растений, поселившихся на плавающем грунте. Сплавинки модельного сообщества невелики – от 1 до 10 кв.м, но в других "кочкарных" черноольшаниках Неруссо-Деснянского полесья иногда встречаются сплавинки площадью до 100 кв.м.

Улучшение условий аэрации субстрата определяет повышение флористического разнообразия микрогруппировок растительности на сплавинках по сравнению с микрогруппировками мелководий. Так, среднее число видов на учетных площадках возрастает в 3 раза, а индекс разнообразия Симпсона – в 2,4 раза. В спектре жизненных форм исчезают плавающие травы (*Lemna minor*) и появляются травянистые лианы (*Solanum dulcamara*). Присутствует и 1 вид с древесной жизненной формой – ольха. Ее сеянцы приживаются на сплавинках, однако их развитие завершается на p или *j* онтогенетической стадии из-за переувлажненности субстрата. Доминантами на сплавинках по-прежнему остаются растения нитрофильной группы (их общее проективное покрытие в 2–2,5 раза выше покрытия видов остальных групп) и водно-болотной группы. Нитрофильные виды, помимо *Alnus glutinosa* и *Solanum dulcamara*, представлены *Cardamine pratensis, Lycopus europaeus, Scirpus sylvaticus* и *Thelypteris palustris*. Водно-болотная группа дополняется новыми видами – *Calamagrostis canescens, Carex cinerea, C. riparia, Epilobium palustre, Scutellaria galericulata, Thyselium palustre*.

Переувлажненные участки почвы расположены в краевой части стариц, эрозионных лощин и малых водотоков. Ширина таких окраин составляет от 2 до 5 м (см. рис. 9.28). В результате постоянного стояния грунтовых вод близко к поверхности там развиты торфяно-глеевые почвы. Вместе с тем важной особенностью этих микросайтов является то, что они затоплены не постоянно, а только во время весеннего половодья и летних дождевых паводков. Вследствие этого свойственная им флора включает виды еще трех эколого-ценотических групп – неморальной (*Dryopteris carthusiana, Padus avium*), бореальной (*Frangula alnus, Maianthemum bifolium, Orthilia secunda, Pyrola rotundifolia, Sorbus aucuparia*) и боровой (*Vaccinium vitis-idaea*), а в спектре ее жизненных форм появляются кустарнички и полукустарнички. Можно отметить также расширение состава нитрофильной группы (добавляются *Athyrium filix-femina* и *Rubus caesius*) и водно-болотной группы (*Caltha palustris, Carex lasiocarpa, C. vesicaria, Equisetum palustre u Lythrum salicaria*).

Валеж. В сообществах с избыточным увлажнением поваленные стволы деревьев содержат меньше влаги, чем окружающая почва, поэтому субстрат колод защищает корневую систему от чрезмерного вымокания. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных, плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах на мелководьях и в торфяно-глеевых почвах на переувлажненных участках. Благоприятные

условия, создаваемые валежом для приживания растений, поддерживают высокое видовое разнообразие, а также большое разнообразие эколого-ценотических групп и жизненных форм (Сарычева, 1998). На валеже произрастают: из видов бореальной группы – *Betula pubescens, Luzula pilosa, Oxalis acetosella, Picea abies* и *Vaccinium myrtillus*, из опушечных – *Angelica sylvestris, Chamaenerion angustifolium, Rubus idaeus*, из нитрофильных – *Impatiens noli-tangere* и *Dryopteris cristata*, из лугово-степных (влажнолуговых) – *Sonchus asper* и *Salix cinerea*, из боровых – *Pinus sylvestris*, из неморальных – *Populus tremula*. Соответственно, в спектре жизненных форм существенно увеличивается доля деревьев, а среднее число видов (10,5) на площадке 0,25 кв.м является одним из самых высоких среди изученных микросайтов. Кроме того, если в ранее описанных растительных микрогруппировках доминировали, в основном, гелофиты, то на валеже доминирование переходит к мезофильным видам.

Валеж – это благоприятный субстрат для приживания сеянцев ольхи: на колодах отмечена относительно большая плотность их размещения и высокая встречаемость. Кроме того, маршрутные наблюдения показали, что и проростки кочкообразующих осок приурочены в "кочкарных" ольшаниках исключительно к валежу. Это свидетельствует о том, что перегнивающие стволы деревьев (а это, главным образом, стволы черной ольхи, то есть основного эдификатора) выполняют в таких сообществах и еще одну важную функцию – служат основой для формирования черноольховых и осоковых кочек в переувлажненных местообитаниях.

Осоковые кочки. В "кочкарных" ольшаниках кочки формируют *Carex appropinquata, C. cespitosa, C. juncella, C. omskiana* и *C. paniculata*. У этих видов выражены две морфологические особенности, позволяющие создать кочку: отсутствие удлиненных междоузлий в зоне кущения и "связующее действие" придаточных корней. Это исключает полегание фотосинтезирующих и цветоносных побегов. Биологический смысл формирования кочки – вынести почки возобновления выше уровня затопления. Так, "тело кочек" имеет форму усеченного конуса высотой от 30 до 50 см, обращенного основанием вверх (поперечник их внизу – около 20 см, а вверху – 30–35 см).

Среднее число видов на учетной площадке 0,25 кв.м на осоковых кочках – 8,7, т. е. меньше, чем на всех не затопленных постоянно микросайтах (переувлажненных участках, валеже и ольховых кочках – см. ниже), но несколько больше, чем на мелководьях и сплавинках. Закономерно, что при этом в микрогруппировках растений, приуроченных к осоковым кочкам, произрастают почти исключительно виды нитрофильной и водно-болотной групп (кроме них можно иногда встретить на этих кочках один неморальный вид – *Dryopteris carthusiana* – и проростки одного бореального вида – *Frangula alnus*).

В отдельных случаях длительность жизни кочкообразующих осок превышает 50–100 лет (Алексеев, 1996). В исследуемом сообществе кочки приурочены к осветленным участкам, где плотность их размещения достигает 80 экз. на 100 кв.м (см. рис. 9.28). Здесь продолжительность существования кочек определяется временем, которое необходимо ольхе для формирования сомкнутого полога. Это обычно случается на 20–30-й год после поселения ольхи на осветленных участках.

В условиях избыточного увлажнения осоковые кочки, как и валеж, являются подходящим местом для приживания сеянцев древесных растений. На этих кочках были обнаружены не только *p* и *j* особи ольхи, но и более взрослые растения. Таким образом, ольховые кочки (см. ниже) способны возникать не только на основе валежа, но также и на основе осоковых кочек*, для которых они представляют как бы вторую фазу развития.

Ольховые кочки – это многоствольные образования, в основании которых из базальной части стволов и придаточных корней формируются высокие и прочные "пьедесталы". На 1 га сообщества насчитывается от 150 до 200 ольховых кочек. Над поверхностью избыточно увлажненных низин развитые кочки выступают в виде бугров около 1 м высоты при диаметре 1,5–3,0 м (см. рис. 9.27).

Формирование кочек – это адаптивное приспособление ольхи к избыточному увлажнению, поскольку "пьедестал" поддерживает основания стволов и часть корневой системы выше уровня затопления и предотвращает их отмирание. Живой ольховый "пьедестал" постоянно наращивается, вследствие чего режим увлажнения на ольховых кочках начиная с некоторого момента стабилизируется и перестает быть экстремальным для мезофильных растений. Кроме того, между корнями и основаниями стволов на "пьедестале" накапливается опад, который со временем перерабатывается в необходимый дереву гумус. Благодаря этому и другие растения активно используют субстрат ольховых кочек для приживания.

Соответственно, среднее число видов на учетной площадке является на ольховых кочках самым высоким среди всех микросайтов – 11,7. Наиболее велико и разнообразие спектра эколого-ценотических групп в микрогруппировках: присутствуют бореальные виды (*Betula pubescens, Frangula alnus, Gymnocarpium dryopteris, Maianthemum bifolia, Oxalis acetosella, Picea abies, Sorbus aucuparia, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus),* неморальные *(Acer platanoides, Corylus avellana, Dryopteris carthusiana, Quercus robur, Viburnum opulus*), влажнолуговые *Galeopsis bifida, Poa trivialis* и *Sonchus asper*), опушечный вид *Rubus idaeus*, боровой *Pinus sylvestris*, а также виды традиционных для "кочкарного" черноольшаника групп – нитрофильной и водно-болотной. В то же время константность большинства мезофильных видов на ольховых кочках невелика; исключение составляют только *Betula pubescens, Frangula alnus* и *Picea abies.*

Длительность существования черноольховых кочек достаточно велика, если учесть, что у ольхи порослеобразование, в результате которого образуются "пьедесталы", отмечается даже в 200-летнем возрасте. При их разреженном размещении в сообществе световой режим для произрастающих на кочке видов все время благоприятен. Это позволяет ряду лесообразующих видов (*Betula pubescens, Picea abies, Quercus robur*) развиваться на ольховых

---

* Вместе с тем, для ствола и корневой системы черной ольхи, достигшей хотя бы *v* состояния, осоковая кочка – менее устойчивая опора, чем валеж. Поэтому многие выросшие на осоковых кочках *v* деревья ольхи валятся от довольно слабого ветра. Правда, даже из такого упавшего дерева ольхи все же может сформироваться нормальная ольховая кочка – благодаря его высокой способности к образованию придаточных корней и вертикальных порослевых стволиков.

кочках до онтогенетических состояний g_1 и g_2 и осуществлять оборот поколений, оставаясь в кочкарном черноольшанике в положении ассектаторов.

* * *

Наиболее мощной движущей силой сукцессионных преобразований малонарушенной растительности в долинах самых малых рек выступает популяционная жизнь двух видов-эдификаторов – ольхи черной и бобра речного. Благодаря жизнедеятельности бобров в долине происходит периодическое территориальное перераспределение участков растительности разных формаций. Жизнедеятельность популяций ольхи черной выступает как организующий фактор поступательного развития растительности от водно-болотной и опушечной растительности на месте действующих поселений к луговой и лесной растительности на месте заброшенных.

Таким образом, деятельность бобра и развитие популяций ольхи черной совместно регулируют циклическую сукцессионную динамику и поддерживают флористическое и ценотическое (вплоть до уровня формаций) разнообразие растительного покрова в долинах самых малых рек. Малонарушенная растительность долин, контролируемая этими эдификаторами, представляет собой климакс-мозаику (термин Р. Уиттекера, 1980). Фактически популяции бобра формируют в ней неоднородность наибольшего территориального масштаба. На эту неоднородность накладывается более мелкая, возникшая из-за других причин (например, из-за различий гидрологического режима участков спущенного пруда во время луговой стадии, из-за формирования длительно существующих высоких кочек ольхи посреди обводненных пространств или из-за вываливания старых генеративных деревьев ольхи из древостоя во время лесной стадии).

Вместе с тем надо отметить, что в ходе проведенных исследований некоторые вопросы остались невыясненными: 1) как “переложная” система использования территории бобрами сказывается на структуре почвенного покрова; 2) как мозаика, создаваемая другими видами животных, накладывается в долинах самых малых рек (а также в поймах малых и многих средних рек) на мозаику растительности, обусловленную жизнью бобра. Выяснение этих вопросов существенно развило бы фундаментальные представления о функциональной организации растительности в целом.

Глава 10

СОХРАНЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПРИРОДНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ

10.1. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства

В настоящей главе описана имитационная модель динамики лесных насаждений. В ее основу положены принципы, сформулированные в базовой модели (Чумаченко, 1993). Основное отличие настоящей модели от базовой состоит в большем размере ячеек. Это дает возможность моделировать динамику крупных лесных массивов с учетом разнообразных эдафических условий, возможностей заноса зачатков, положения в рельефе и других экологических факторов. Исходными данными для создания моделей, прогнозирующих динамику древостоя с учетом лесохозяйственных воздействий, служат повыдельные таксационные описания и планы лесонасаждений в электронной форме, которые создаются в процессе лесоустройства.

10.1.1. Описание комплекса программ FORRUS-S

Комплекс программ FORRUS-S (**FOR**est of **RUS**sia-**S**tand) предназначен для имитационного моделирования и анализа динамических процессов, протекающих в лесных массивах (Чумаченко, 1993; Чумаченко и др., 2001; Chumachenko et al., 1996; Chumachenko et al., 2000). Он состоит (рис. 10.1) из ***модели естественного развития, модели экзогенных воздействий*** (в том числе и лесохозяйственных) и набора ***сервисных программ*** (программ преобразования входной информации к формату моделей, ГИС, справочных баз данных, программ преобразования и отображения выходной информации и т.д.). Размеры моделируемых FORRUS-S лесных массивов достигают нескольких десятков тысяч гектаров; шаг моделирования 5 лет, что определяется лесохозяйственными нормативами. В ходе моделирования прогнозируется изменение средних таксационных характеристик древостоя (высоты, диаметра, возраста, запаса и др.) по ярусам, изменение породного и возрастного составов выдела – первичной учетной единицы лесоустройства.

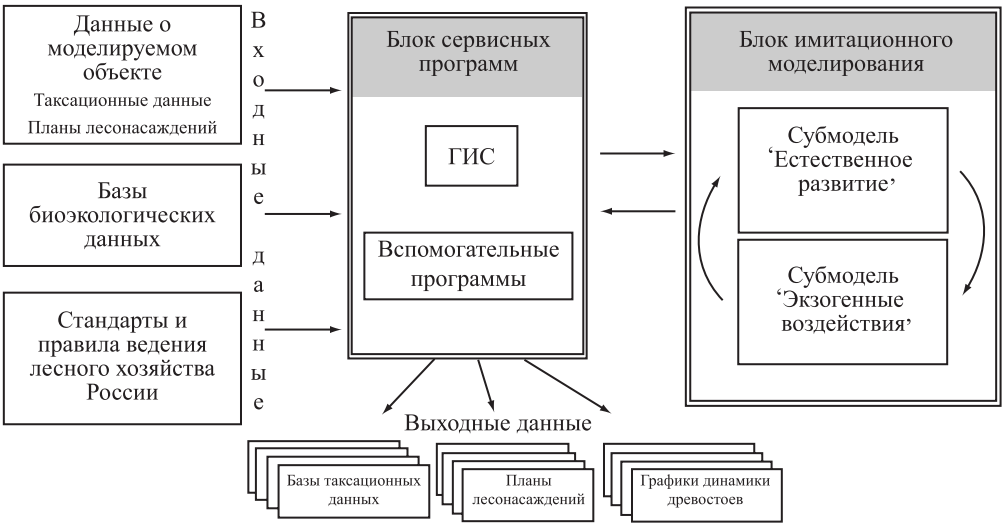


Рис. 10.1. Структура комплекса программ FORRUS-S.

Преобразование исходных данных к внутреннему формату модели

Преобразование исходной информации происходит в несколько этапов. Прежде всего, на планы лесонасаждений накладывается равномерная сетка. Эта процедура проводится средствами используемой ГИС (рис. 10.2). В результате сложная конфигурация каждого выдела в плане аппроксимируется набором элементов. Под элементом понимается минимальная пространственная единица, для которой на каждом шаге моделирования рассчитываются основные таксационные характеристики. Каждый элемент обладает всеми свойствами выдела, которому он принадлежит: породным и возрастным составом, средними высотами и диаметрами деревьев по когортам, запасом, полнотой, типом условий местопроизрастания и пр. Дальнейшее преобразование исходной информации состоит в том, что плоский пространственный элемент достраивается по вертикали прямоугольными параллелепипедами – ячейками (каждая высотой 2,5 м), – становясь трехмерным. Размеры ячеек могут варьировать. Ячейка (с точки зрения моделирования) является неделимой единицей трехмерного пространства.

Справочные базы данных

FORRUS-S имитирует биоэкологические процессы, протекающие в лесных сообществах, что достигается использованием большого числа справочных баз (Восточноевропейские..., 1994; Чумаченко, 1998). В основу формирования справочных баз положена концепция дискретного описания онтогенеза (см. главы 1, 3). В модели учтено шесть онтогенетических состояний: имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое (g_1), средневозрастное (g_2) и старое (g_3) генеративное, сенильное (s). Составлены справочные базы основных биоэкологических параметров 18 видов деревьев хвойно-широколиственной зоны европейской части России. Ниже перечислены основные справочные базы, которые используются при моделировании.

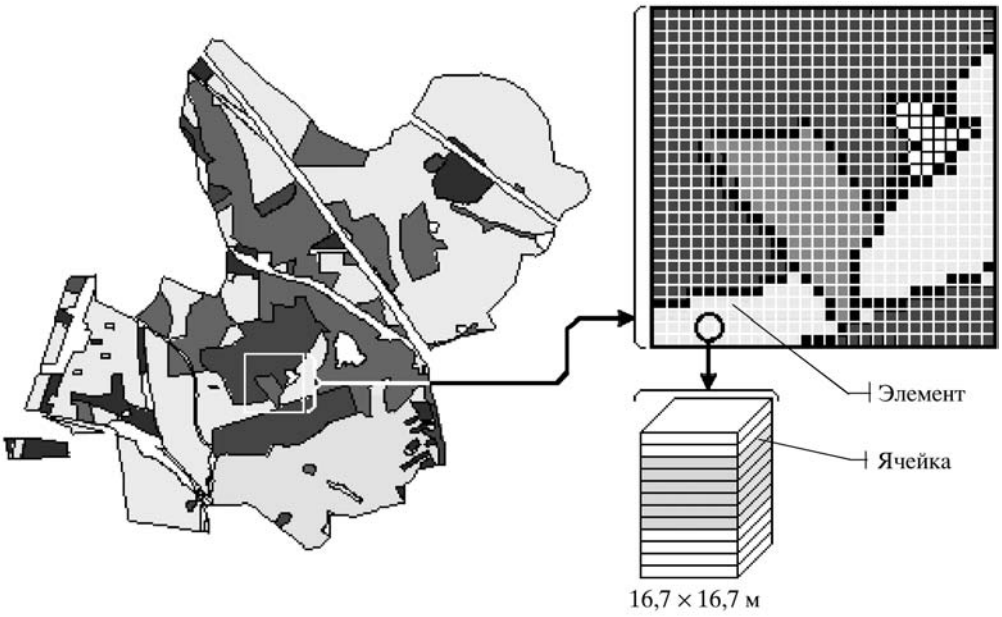


Рис. 10.2. Преобразование исходной пространственной информации (пояснение в тексте).

Биометрические характеристики кроны. Форма кроны деревьев аппроксимируется в модели комбинацией простейших тел вращения – конусом и цилиндром. Для учета структуры распределения фитомассы в модели описывается внутреннее пространство кроны – теневая зона и зона активного роста. Теневая зона не содержит листьев, они сосредоточены в зоне активного роста. Сравнение развития насаждений разной полноты показало, что прирост в высоту зависит от светового довольствия зоны активного роста (Носова, Французов, Чумаченко, 1995).

Требовательность к свету. Для особей каждого онтогенетического состояния (когорты) задается минимальное значение фотосинтетически активной радиации (ФАР), при которой отмечается отмирание нижних ветвей (Евстигнеев, 1991; Цельникер, 1978), и оптимальное значение ФАР, при котором особи развиваются нормально.

Просветы в пологе задаются для каждой когорты. Они определяются аналогично проективному покрытию и выражаются в долях единицы.

Коэффициент пропускания света кроной – отношение входной световой энергии к выходной на единицу длины кроны дерева каждой когорты (Радиационные..., 1969).

Дальность разноса семян – эффективное расстояние разноса семян (в понимании И.Ф. Удра (1990)).

Порослевая способность – определяется как среднее число вегетативных побегов или корневых отпрысков на пень, рассчитанное для особей каждого онтогенетического состояния (Пятницкий и др., 1963).

Возрастные коэффициенты. Эта база представляет собой набор коэффициентов, позволяющих определить онтогенетическое состояние дерева

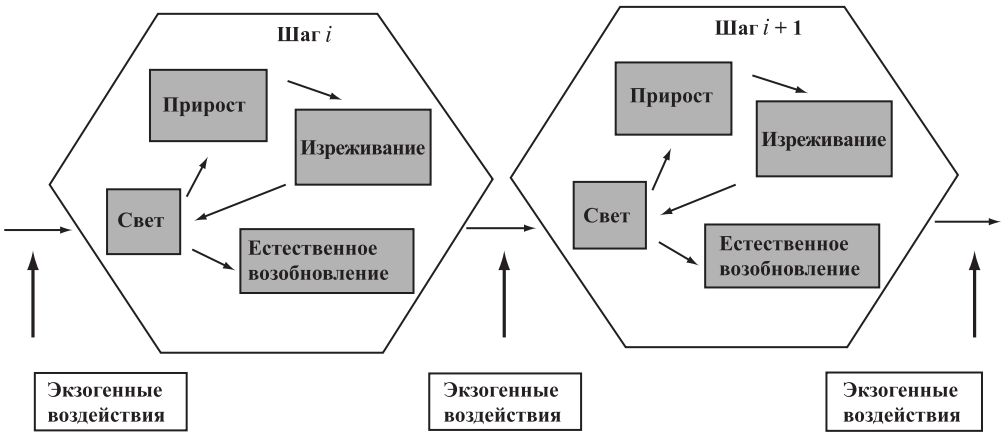


Рис. 10.3. Схема имитационного моделирования.

на основе отношения текущей высоты и высоты дерева, характерной для соответствующего онтогенетического состояния в конкретных климатических и экологических условиях.

Таблицы хода роста чистых (одновидовых) насаждений (Козловский, Павлов, 1967; Загреев и др., 1992).

Потенциальный бонитет – это бонитет, который может быть достигнут конкретным видом в каждом типе условий местопроизрастания на моделируемой территории. Справочная база потенциальных бонитетов формируется на основе эдафической сетки Д.В. Воробьева и П.С. Погребняка (Воробьев, 1953; Погребняк, 1955) и базы первичных таксационных данных моделируемой территории.

10.1.2. Модель естественного развития

Модель естественного развития насаждения состоит из четырех субмоделей (рис. 10.3): “Свет”, “Прирост”, “Изреживание” и “Естественное возобновление”. Модель имитирует существенные процессы, протекающие в лесных насаждениях: прирост, т.е. изменение основных характеристик древесных пород, спонтанное изреживание и естественное возобновление древостоя. В ходе моделирования прогнозируется изменение средних таксационных характеристик насаждений (высоты, диаметра, возраста, запаса и др.), изменение породного и возрастного состава. Шаг работы модели составляет 5 лет.

Субмодель “Свет”

Каждый шаг моделирования начинается с того, что блок “Свет” определяет прозрачность каждой ячейки с учетом параметров крон деревьев, находящихся в ней, а затем рассчитывает доступную ФАР (рис. 10.4). Интегральное значение ФАР в каждой ячейке пространства рассчитывается с учетом самозатенения и светопропускных характеристик соседних ячеек по формуле:

$$K_i = \Sigma P_j V_{ij} / V_c,$$

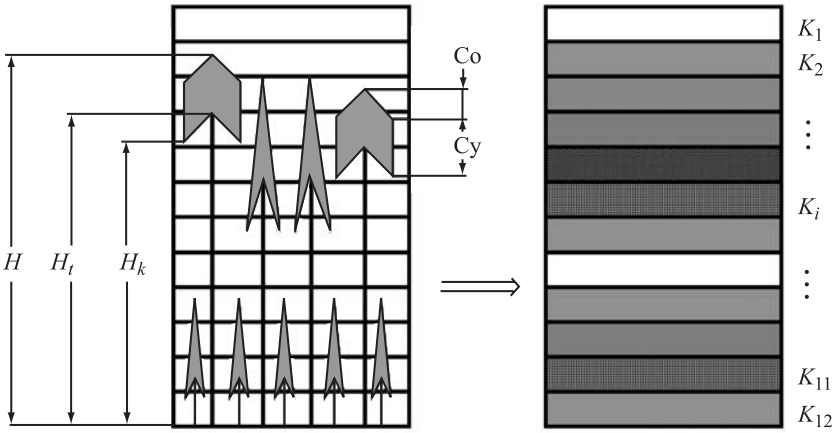


Рис. 10.4. Определение прозрачности ячеек.

Условные обозначения: Н – средняя высота когорты; H_t – высота теневого конуса; H_k – высота кроны; Су – цилиндрическая часть кроны; Со – коническая часть кроны, K_i – коэффициент пропускания света i-й ячейкой.

где P_j – коэффициент пропускания ФАР кронами j когорты; V_{ij} – объем крон j-когорты в i-ячейке; V_c – объем ячейки.

Алгоритм расчета доступной ФАР более подробно описан в главе 1.

Субмодель "Прирост"

С помощью этой модели вычисляется текущий прирост (по диаметру и высоте). Приросты рассчитываются отдельно для каждой когорты каждого элемента. Расчеты базируются на данных справочной базы о ходе роста древесных пород. Важно отметить, что при этом учитываются конкретные значения доступной ФАР, полученные в субмодели "Свет" для каждой ячейки каждого элемента для данного шага. Значение доступной ФАР определяется свойствами соседних ячеек. В модели принято, что значение доступной ФАР в зоне активного роста кроны дерева является основным фактором, определяющим темпы прироста. Другие существенные для этого процесса факторы (такие, как влагообеспеченность и плодородие почвы) учитываются в модели через справочную базу потенциальных бонитетов вида.

Значения зависимости прироста от доступной ФАР собраны в справочной базе для каждой из когорт. Характерные точки кривой (рис. 10.5) – световой минимум ($C_{\min}$), световой оптимум (C_{opt}), значение прироста при условиях оптимальной ФАР (ΔH_{opt}), значение прироста при 100-процентной освещенности (ΔH_{100}). В справочной базе приведены значения всех характерных точек кривой для каждого вида, онтогенетического состояния. Расчет текущего прироста осуществляется согласно данным этой справочной базы, и потенциальным бонитетом, который может достичь данная когорта в данном пространственном элементе (рис. 10.5). При расчете учитывается доступная ФАР в зоне активного роста (C_i) деревьев конкретной когорты.

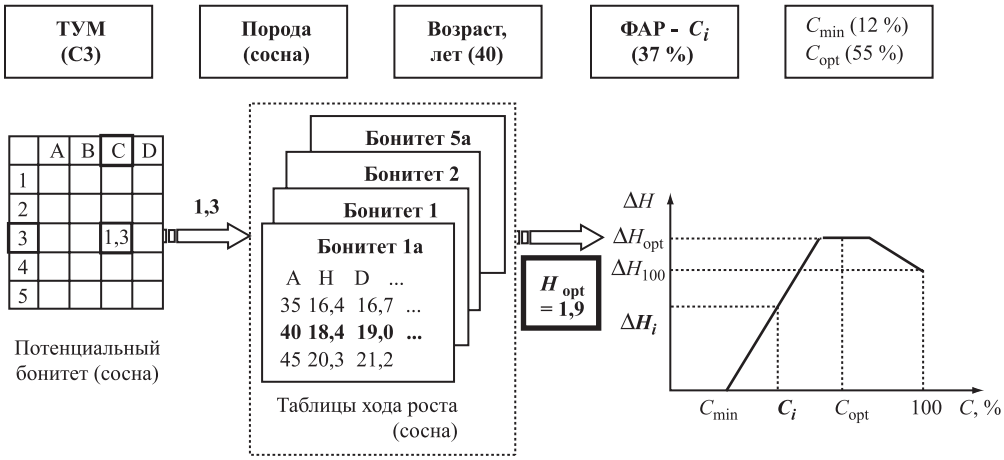


Рис. 10.5. Пример расчета текущего прироста сосны 40-летнего возраста в типе условий местопроизрастания (ТУМ) С3 при освещенности 37%.

По таблице потенциальных бонитетов определяется значение потенциального бонитета сосны в типе условий местопроизрастания С3, далее по таблицам хода роста определяется прирост сосны заданного бонитета, который наблюдается при оптимальной освещенности. По кривой зависимости прироста от освещенности (ФАР) определяется прирост сосны при заданном значении освещенности.

Условные обозначения: C – освещенность (процент полной), C_{min} – световой минимум, C_{opt} – световой оптимум, ΔH_{opt} – значение прироста при условиях оптимальной ФАР, ΔH_{100} – значение прироста при 100-процентной освещенности.

Субмодель "Изреживание"

Моделирование эндогенного изреживания основано на учете следующих процессов:

1) когорта отмирает, если доставшееся ей световое довольствие (C_i) меньше значения ее светового минимума (C_{min});

2) когорта отмирает, если текущий прирост уменьшается до уровня 10% потенциально возможного;

3) численность когорты снижается в результате конкуренции за пространство; в этом случае в субмодели предусмотрены разные варианты расчета, отдельно для одноярусных одновидовых, многоярусных одновидовых и многоярусных многовидовых насаждений.

После моделирования изреживания перерасчитывается световое довольствие каждой ячейки каждого элемента с одновременным изменением данных о высоте прикрепления кроны для особей каждой когорты элемента.

Субмодель "Естественное возобновление"

Расчеты проводятся отдельно для когорт, состоящих из особей семенного и порослевого происхождения. Видовой состав и количество появившихся всходов зависит от возможностей заноса семян и освещенности нижней ячейки элемента.

Модель естественного развития формирует характеристики по породному и возрастному составу древостоя и его биометрическим показателям. Для каждой древесной породы рассчитываются число стволов, возраст и онтогенетическое состояние, бонитет, средние значения параметров: высота дерева, высота прикрепления кроны, диаметр ствола, площадь проекции и определяется форма кроны. Вычисляется запас и полнота насаждения. Эти данные – основа для работы модели экзогенных воздействий и сервисных программ.

10.1.3. Модель экзогенных воздействий и имитация лесохозяйственных мероприятий

Модель экзогенных воздействий позволяет имитировать лесохозяйственные мероприятия. В состав модели входят субмодели "Рубки главного пользования", "Рубки ухода", "Лесокультурные мероприятия", которые обрабатывают выходные данные модели естественного развития. Алгоритмы работы программ этих субмоделей могут учитывать существующие нормативы (Наставление..., 1993, Основные..., 1993; Основные..., 1994; Инструкция..., 1995). Модель экзогенных воздействий также может учитывать последствия пожаров и других катастрофических событий. Она может быть включена или выключена на любом шаге работы комплекса программ FORRUS-S.

В основу алгоритмов работы субмоделей лесохозяйственных воздействий первоначально были заложены действующие в настоящее время нормативы по рубкам главного пользования, рубкам ухода и лесовосстановлению (Основные..., 1993, 1994, Наставления..., 1993).

В ходе последующей работы оказалось возможным проводить настройку этого модуля для имитации иных вариантов ведения лесного хозяйства, в том числе и с нарушениями нормативов. Субмодели лесохозяйственных воздействий отбирают выделы для рубок ухода и главного пользования, рассчитывают запасы вырубаемой древесины согласно определенному пользователем сценарию ведения лесного хозяйства. Более подробно алгоритмы работы опубликованы ранее (Коротков и др., 2002).

В программном комплексе FORRUS-S реализована возможность членения модельной территории на разные функциональные зоны, для каждой из которых пользователь задает разные сценарии ведения лесного хозяйства. Таким образом, можно делать прогнозы, оценивая состояние лесного фонда с учетом функционального зонирования территории.

10.1.4. Возможные варианты сценариев ведения лесного хозяйства

Моделирование в программном комплексе FORRUS-S может проводиться по следующим сценариям ведения лесного хозяйства:

• **Сценарий № 1**. Естественная динамика древостоев при полном отсутствии лесохозяйственных мероприятий. Этот вариант развития лесных насаждений имеет место на территории заповедников или заповедных зон национальных парков.

• **Сценарий № 2.** Проведение полного цикла рубок ухода, включая рубки обновления и переформирования по действующим в настоящее время норма-

тивам. Это идеальный вариант ведения лесного хозяйства для лесов 1 группы, который не всегда возможен в реальной жизни в связи с часто встречающимся в хозяйствах недостатком материально-технических ресурсов.

• **Сценарий № 3.** Сильные нарушения правил ведения лесного хозяйства, которые заключаются в изъятии наиболее ценных пород при проведении рубок ухода, исключении рубок ухода в молодняках. Сценарий предполагает моделирование исключительно "рубок дохода", такой вариант может быть реализован при переходе лесов в частную собственность и при ведении хозяйства с целью получения сиюминутной прибыли.

10.1.5. Верификация и применение модели

Верификация модели естественного развития

Для верификации работы модели было поставлено несколько компьютерных экспериментов. В одном из них с помощью модели естественного развития были получены таблицы хода роста смешанных елово-березовых насаждений, далее их сравнили с таблицами, построенными на основе реальных данных о росте смешанных насаждений (Загреев и др., 1992). Моделирование роста смешанных насаждений проводили на основе таблиц хода роста одновидовых еловых и березовых насаждений. Результаты показаны на рис. 10.6. При моделировании роста смешанных насаждений среднее отклонение расчетных данных от натурных составляет 3,4%, максимальное – 5%, что позволяет говорить об адекватной работе прогнозного комплекса FORRUS-S. Аналогичные результаты получены в этом эксперименте для других параметров древостоя, включая сумму площадей сечений по видам.

Моделирование развития лесных насаждений при расчете условий освещения элемента моделируемого пространства обязательно требует учета пространственного окружения. Для исследования значимости этого фактора были проведены две серии компьютерных экспериментов. В первой серии модель естественного развития настроена на статичное расположение Солнца сверху, т.е. фиксированное расположение источника света – аналог моделирования светового потока в gap-моделях (Botkin, 1993; Botkin et al., 1972; Leemans, Prentice, 1989; Pacala et al., 1995; Shugart, 1984, 1992). Во второй серии модель использует приведенный в главе 1 алгоритм расчета движения Солнца по небосводу. При этом задается естественная интенсивность свечения Солнца в разные часы суток, учитывается прямая и рассеянная радиация и влияние окружающего древостоя на уровень освещенности моделируемого элемента. Для моделирования использовано порослевое насаждение 40-летнего дуба со средней высотой 16,6 м. Поставлена задача получить прогноз развития культур дуба, посаженных на вырубке внутри названного насаждения. Моделировались котловинные рубки разной площади и лесосеки разной ширины. В первой серии экспериментов все исследованные комбинации рубок приводят к одному и тому же результату: культуры дуба развиваются в соответствии с заданным бонитетом (в данном случае равным единице). На 60-м году культуры дуба достигают высоты 22,1 м, а порослевые 100-летние насаждения дуба – 26 м. Таким образом, в этой серии экспериментов высота окружающего древостоя не оказывает влияния на развитие культур, что противоречит натурным наблюдениям.

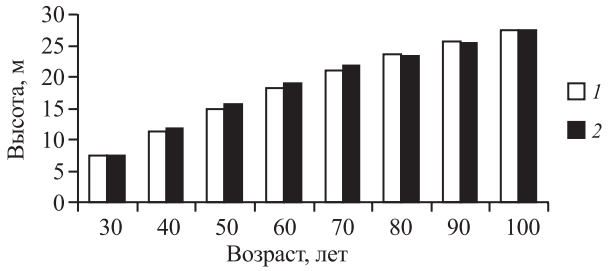


Рис. 10.6. Ход роста в высоту древостоев ели:

1 – средняя высота деревьев разного возраста, полученная по таблицам хода роста смешанных елово-березовых насаждений; *2* – средняя высота деревьев разного возраста, расчитанная в результате моделирования.

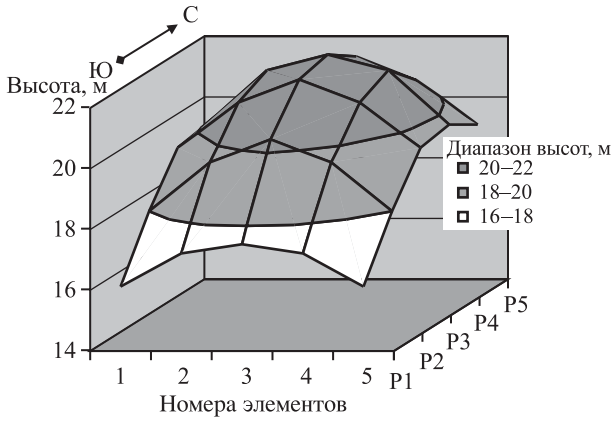


Рис. 10.7. Зависимость высоты 60-летнего дуба от положения в окне котловинной рубки. P1...P5 – ряды данных, соответствующих 1...5 рядам ячеек.

Вторая серия экспериментов демонстрирует влияние окружающего древостоя на развитие культур. Например, в окне котловинной рубки размером 270 кв.м за 60 лет культуры дуба достигают высоты 16 м, т.е. отклонение значений, полученных для сравниваемых серий компьютерных экспериментов составляет на 6,1 м меньшее, чем в первой серии (или 38%). Эксперименты с моделированием разных размеров котловинных рубок (от 270 кв.м до 2500 кв.м), лесосек разной ширины (от 16 м до 80 м) и направления (Север-Юг, Запад-Восток) показали, что с увеличением размеров вырубки влияние окружающего насаждения на рост культур уменьшается. На рис. 10.7 показана зависимость высоты 60-летнего дуба от положения в окне, полученная в результате моделирования котловинной рубки размером 83,5 м × 83,5 м (5 элементов × 5 элементов). В этом случае высота дуба в разных частях окна изменяется от 16 до 22 м, причем высота дуба в южной части окна намного меньше его высоты в центральной и северной частях окна, что связано с затенением от полога леса, окружающего окно.

Проведенные исследования позволяют заключить, что дар-модели не рекомендуется использовать для моделирования динамики древостоев на вырубках небольших размеров. Решение этих задач успешно реализует комплекс программ FORRUS-S.

Модельный объект – опытное лесное хозяйство "Русский лес"

Для построения прогноза развития насаждений был выбран модельный объект Опытное лесное хозяйство (ОЛХ) "Русский лес". ОЛХ "Русский лес" расположено в южной части Московской области вдоль левого берега реки Оки на территории двух административных районов – Серпуховского и Ступинского. Территория хозяйства разделена на 10 лесничеств, средняя площадь лесничества 7000 га. Общая площадь лесного фонда хозяйства (по состоянию на 01.01 1999 г.) составляет 69 200 га, в том числе 63 800 га – покрытые лесной растительностью земли. Видовой состав насаждений представлен преимущественно березой, елью, сосной, осиной с участием дуба и липы (см. Вклейку, рис. 12). Средний состав насаждений 5Б 2Е 2С 1Ос+Д, Лп; средний возраст 53 года; средняя полнота 0,73; средний бонитет 1,4; текущее изменение запаса на 1 га – 4,0 куб.м. Все леса отнесены к первой группе. Насаждения имеют достаточно высокую продуктивность: 65% покрытых лесной растительностью земель заняты высокобонитетными (1–1а) древостоями; 43% – высокополнотными насаждениями (полнота 0,8 и выше). По площади преобладают средневозрастные насаждения (53%), меньшую площадь занимают спелые и перестойные (18%), приспевающие (17%) и молодняки (12%). Расчетная лесосека по главному пользованию 100 тыс. куб. м осваивается в настоящее время на 30–35%. Продолжительность вегетационного периода территории составляет 170–180 дней. Среднее годовое количество осадков 491 мм. Почвы лесной площади хозяйства представлены дерново-подзолистыми (93,7%), серыми лесными (3,4%), дерновыми (1,6%), болотными (1,2%), подзолистыми (0,1%). По увлажнению почвы преимущественно влажные (67,2%) и свежие (30,0%). По механическому составу почвы среднесуглинистые (40,7%), легкосуглинистые (32,6%), супесчаные (16%) и песчаные (10,7%). ОЛХ "Русский лес" расположено в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Исторически сложилось, что территория ОЛХ "Русский лес" в течение длительного периода времени находилась под сильным антропогенным воздействием (распашки, пожары, многократные рубки), поэтому в настоящее время на территории хозяйства практически отсутствуют леса зонального типа (Оценка..., 2000).

Результаты работы комплекса программ FORRUS-S: прогнозы развития древостоев при разных вариантах лесопользования

Для моделирования выбрано Данковское лесничество Опытного лесного хозяйства "Русский лес", площадью 7351 га. В качестве исходных данных использованы таксационные описания и планы лесных насаждений 1990 г. Моделирование динамики насаждений проведено по названным выше трем сценариям ведения лесного хозяйства. В результате вычислительных экспериментов были получены прогнозные повыдельные таксационные базы данных на 40 шагов моделирования, т.е. сделаны прогнозы динамики лесного фонда Данковского лесничества на 200 лет.

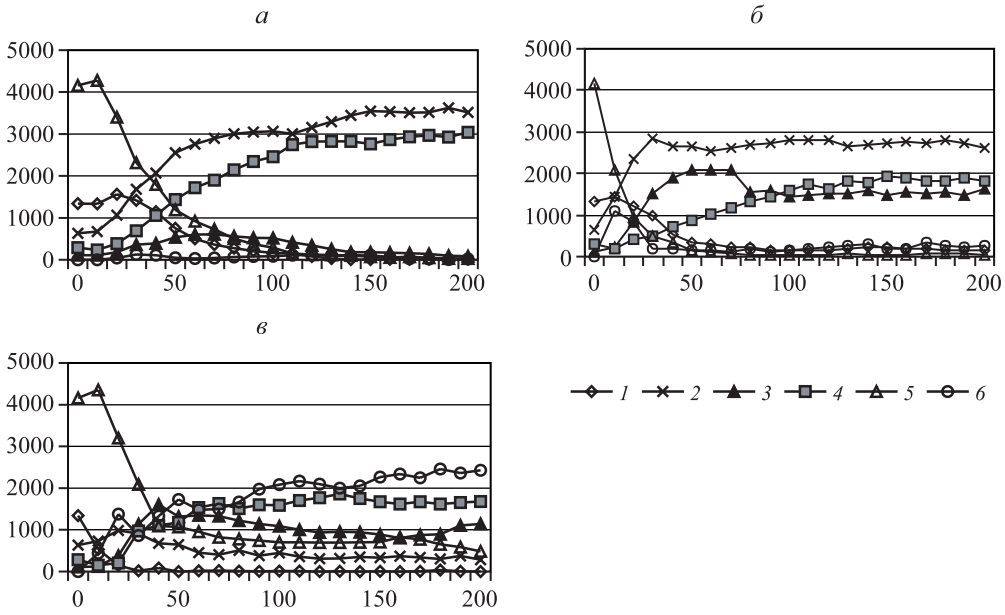


Рис. 10.8. Прогноз изменения площадей насаждений Данковского лесничества по преобладающим породам при разных сценариях ведения лесного хозяйства:

а – сценарий 1, *б* – сценарий 2; *в* – сценарий 3. По оси абсцисс – время, годы; по оси ординат – площадь, га. Преобладающие породы: *1* – сосна, *2* – ель, *3* – дуб, *4* – липа, *5* – береза и осина, *6* – подлесок (лещина, рябина).

Прогноз изменения площади древостоев по группам пород. В настоящее время большую часть лесничества (более 80%) покрывают леса, состоящие из светолюбивых видов (береза, осина, сосна) (см. Вклейку, рис. 12, *а*). При моделировании **естественного развития древостоев (по 1-му сценарию)** плавно уменьшаетя доля насаждений с доминированием мелколиственных пород и сосны (рис. 10.8, *а*) за счет их естественного старения и распада. Одновременно увеличиваются площади насаждений с преобладанием ели и широколиственных пород (прежде всего липы), в результате к 40 шагу моделирования леса становятся хвойно-широколиственными, что соответствует лесам зонального типа, но доля дубовых насаждений остается незначительной (около 3–5%). Площадь сосновых насаждений постепенно уменьшается, достигая минимума на 40-м шаге моделирования. Полученный прогноз полностью подтверждается результатами наблюдений в Приокско-Террасном заповеднике (Оценка..., 2000), граничащем с Данковским лесничеством.

Прогноз развития насаждений (моделирование **по 2-му сценарию**) при ведении хозяйства **на хвойные и твердолиственные породы** предсказывает более быстрое уменьшение доли березовых и осиновых лесов. К 20-му шагу моделирования (через 100 лет) площадь мелколиственных насаждений достигает минимальных значений (рис. 10.8, *б*). Это связано с проведением рубок обновления и переформирования, а также с избирательным удалением этой группы пород в ходе рубок ухода. Проведение рубок ухода приводит к увеличению площадей насаждений с преобладанием дуба. Влиянием рубок

ухода можно объяснить более резкое, по сравнению с 1-м сценарием моделирования, увеличение площади ельников, некоторое снижение доли насаждений с преобладанием липы, а также крайне низкую долю насаждений с доминированием подлеска на вырубках. По сравнению с 1-м сценарием, более резко происходит уменьшение площадей, занятых сосновыми насаждениями. Построение прогнозов развития лесных насаждений **по 3-му сценарию** (**с нарушением правил ведения лесного хозяйства**) моделирования приводит к совсем иным последствиям (рис. 10.8, *в*). По сравнению с другими сценариями, на протяжении первых 30 шагов (150 лет) сохраняется высокая доля площади, занятая насаждениями с преобладанием мелколиственных пород. На отдельных этапах моделирования более 20% площади заняты крайне малоценными с хозяйственной точки зрения кустарниковыми зарослями, представленными в основном лещиной, что затрудняет возобновление мелколиственных пород. Площади, занятые насаждениями с преобладанием ели, практически на протяжении всего периода моделирования значительно меньше, чем при моделировании по 2-му и по 3-му сценариям. Площадь сосновых насаждений сокращается очень резко, достигая минимума к 18-му шагу моделирования (через 90 лет). Площади насаждений с преобладанием дуба и широколиственных пород, благодаря порослевому возобновлению, постепенно увеличиваются с 20 шага моделирования (через 100 лет).

Прогнозные карты на 40-м шаге моделирования (см. Вклейку, рис. 13) иллюстрируют значительные различия в пространственном распределении выделов между разными сценариями ведения лесного хозяйства. При проведении полного цикла рубок ухода по действующим нормативам (сценарий 2) увеличиваются площади насаждений с преобладанием наиболее ценных пород деревьев – дуба и ели. При нарушении действующих нормативов ведения лесного хозяйства (сценарий 3) сокращаются площади насаждений с доминированием ценных пород и увеличиваются площади выделов с преобладанием малоценных мелколиственных пород и кустарников, а также менее ценных в хозяйственном отношении порослевых широколиственных деревьев.

Прогноз изменения площадей основных преобладающих пород по классам возраста представлен в вклейке на рис. 14. При моделировании естественного развития насаждений (сценарий 1) происходит постепенное старение и распад древостоев, образованных светолюбивыми видами деревьев (сосны и березы). Теневыносливые виды (ель и липа) постепенно формируют старовозрастные древостои, которые начинают преобладать по площади. Моделирование по 2-му сценарию приводит к формированию мозаики насаждений разных классов возраста с преобладанием хозяйственно ценных пород (ели и дуба семенного происхождения). Построение прогнозов по 3-му сценарию приводит к резкому сокращению площадей насаждений старших классов возраста, особенно с преобладанием хозяйственно ценных пород – ели, семенного дуба и сосны. В этом случае лесной массив представлен мозаикой насаждений разных классов возраста с преобладанием малоценных пород (порослевого дуба, липы, березы).

Анализ результатов моделирования демонстрирует, что программный комплекс FORRUS-S предлагает прогнозы развития насаждений, которые могут отражать различные режимы ведения лесного хозяйства. На основе полученных в результате моделирования прогнозов можно выбрать оптимальные сценарии ведения лесного хозяйства конкретной территории.

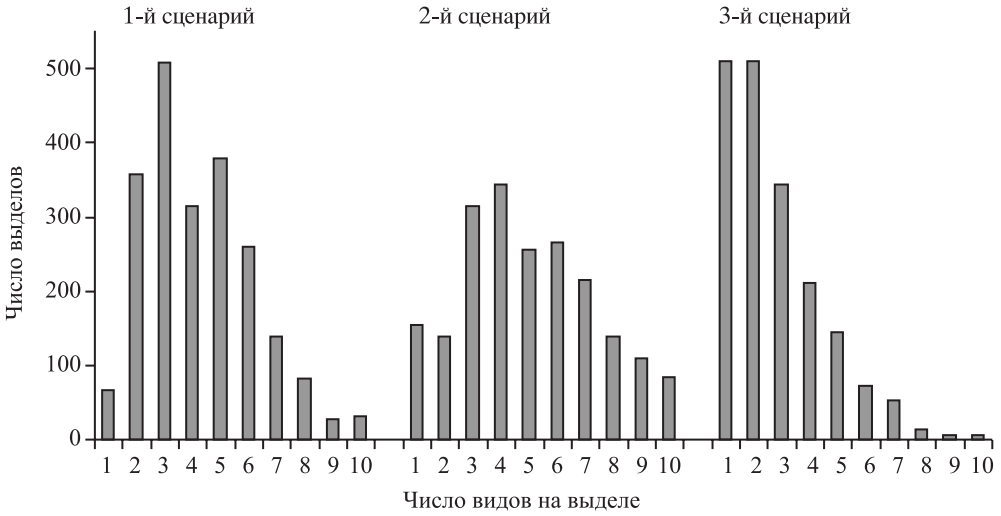


Рис. 10.9. Распределение выделов Данковского лесничества с разным числом видов деревьев на 40-м шаге вычислительного эксперимента.

Прогноз изменения уровня биоразнообразия лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства. Программный комплекс FORRUS-S позволяет прогнозировать изменение биоразнообразия модельной территории при разных сценариях ведения лесного хозяйства. Для этого использованы следующие параметры: 1) запас по основным лесообразующим породам; 2) площади основных лесообразующих пород, выделов с разным числом видов деревьев, с разными типами стратегий, с разными онтогенетическими состояниями, с разной ярусной структурой, с разными бонитетами и др.

В программном комплексе FORRUS-S предусмотрено проведение несколько вариантов оценки видового разнообразия, на рис. 10.9 представлен один из возможных результатов – прогноз изменения уровня видового разнообразия модельного лесного массива в зависимости от названных ранее сценариев ведения лесного хозяйства (Паленова и др., 2001). Во всех случаях формируются многовидовые насаждения, нарушение технологии проведения лесохозяйственных работ (3 сценарий) ведет к существенному снижению числа многовидовых выделов.

Другой вариант оценки видового разнообразия – учет площади, занятой выделами с полидоминантной структурой древостоев. Моделирование показало, что при естественном развитии площадь полидоминантных насаждений наибольшая (рис. 10.10).

В программном комплексе FORRUS-S возможна оценка структурного разнообразия насаждений. Ее оценивают по соотношению видов разных типов стратегий. Для оценки структурного разнообразия лесных насаждений Данковского лесничества был проведен расчет площадей, занимаемой видами разных типов стратегий, по 1-му, 2-му и 3-му сценариям. Анализ исходного состояния территории показал, что в настоящее время 72% площади лесничества занято пионерными видами деревьев (береза, осина и сосна) (рис. 10.11). Это связано с тем, что лесные массивы территории сформиро-

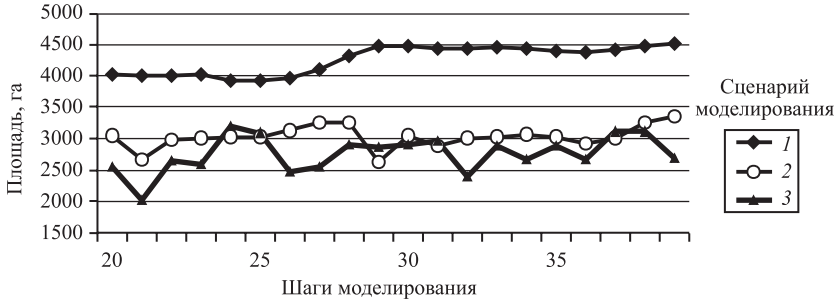


Рис. 10.10. Динамика площадей полидоминантных древостоев Данковского лесничества при разных сценариях моделирования (*1–3*).

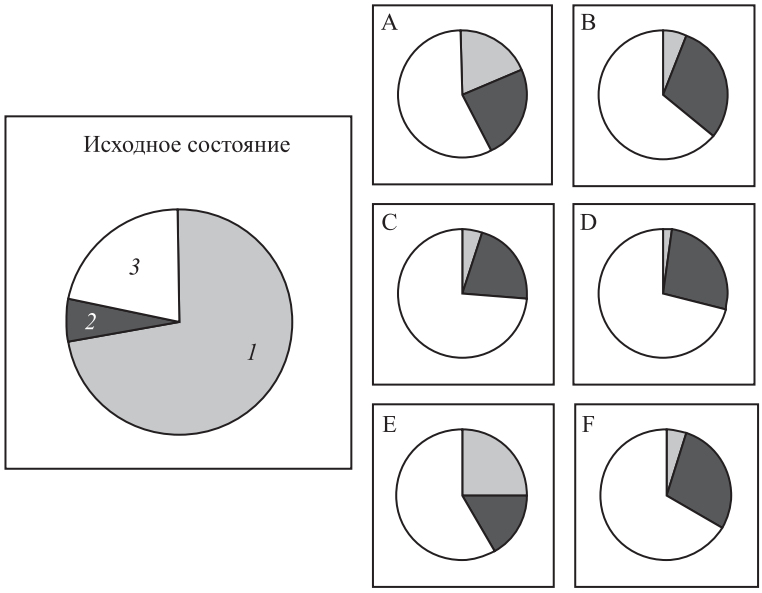


Рис. 10.11. Соотношение площадей древостоев, представленных видами разных типов стратегий:

1 – реактивные (пионерные) виды, *2* – толерантные виды, *3* – конкурентные виды. *A, B* – состояние на 20-м и 40-м шагах моделировния по сценарию *1*; *C, D* – состояние на 20-м и 40-м шагах моделирования по сценарию *2; E, F* – состояние на 20-м и 40-м шагах моделировния по сценарию *3*.

вались в результате сильных антропогенных воздействий (распашки, гари, многократных рубок). При естественном развитии (1-й сценарий) к 40-му шагу в насаждениях содоминируют виды конкурентной и толерантной стратегий (см. рис. 10.11). При моделировании полного цикла лесохозяйственных мероприятий (2-й сценарий) на 20-м и 40-м шагах доминируют виды с конкурентной стратегией. Моделирование лесохозяйственных мероприятий с нарушениями нормативов (3-й сценарий) приводит к результату, подобному 1-му сценарию.

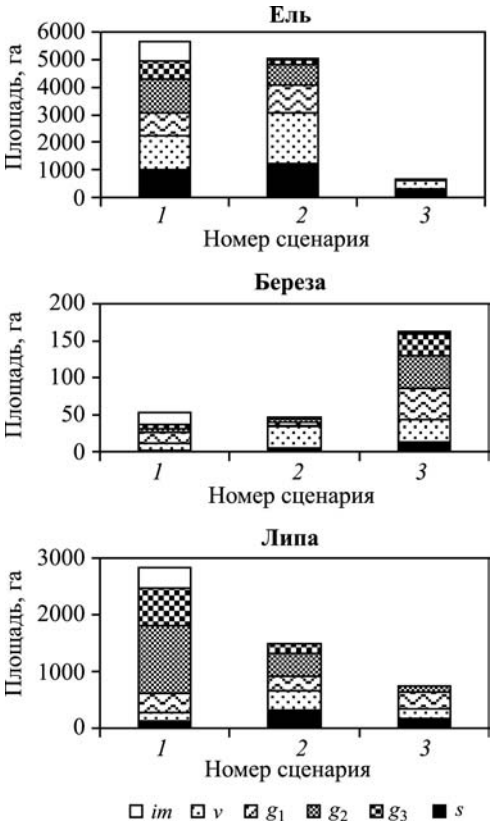


Рис. 10.12. Площади насаждений с участием ели, березы, липы и соотношение площадей, занимаемых деревьями разных онтогенетических состояний на 40-м шаге вычислительного эксперимента при разных сценариях моделирования.

Программный комплекс позволяет оценивать демографическую структуру популяций деревьев. Моделирование естественного развития приводит к формированию демографически полночленных популяций ели и липы (рис. 10.12). Моделирование по сценарию 2 приводит к резкому сокращению площадей насаждений с участием сенильных и старых генеративных особей. Сильнее всего под влиянием нарушений технологии проведения лесохозяйственных работ (сценарий 3) страдает популяция ели, а для поддержания популяций березы такой режим ведения лесного хозяйства является благоприятным.

Для сравнительной оценки β-разнообразия моделируемой территории при разных сценариях его развития был использован индекс Уиттекера (Мэгарран, 1992). Значения индекса Уиттекера в исходном состоянии составляли 3,0, а на 40-м шаге моделирования (через 200 лет) по 1-му сценарию – 3,4, по 2-му сценарию – 2,9, по 3-му сценарию – 3,2. Расчеты показали, что естественное развитие приводит к увеличению β -разнообразия по сравнению с современным состоянием территории, в то время как моделирование лесохозяйственных воздействий приводит к снижению этого показателя.

Сравнительный анализ полученных для разных сценариев прогнозных баз данных позволяет получать не только прогноз таксационных показателей, но и оценку уровня биоразнообразия лесных территорий при разных режимах лесопользования.

* * *

Представленный программный комплекс FORRUS-S является открытым, т.е. позволяет добавлять различные целевые блоки, которые обеспечат моделирование воздействий различных катастрофических факторов (пожаров, ветровалов и пр.) и лесохозяйственных мероприятий (рубок главного пользования различной конфигурации, рубок ухода разной интенсивности, мероприятий по лесовозобновлению и т.д.). Целевые блоки могут быть подключены на любом шаге работы модели. Возможность их добавления позволяет существенно расширить область применения модели. Другая

возможность применения модели – оценка влияния загрязнения окружающей среды, подтопления, нарушения почвенного покрова, мелиоративных мероприятий на таксационные характеристики лесных насаждений. Набор собранных к настоящему времени справочных баз обеспечивает построение прогнозов развития лесных насаждений для европейской России.

Сценарное моделирование и аналитические возможности вспомогательных программ делают программный комплекс FORRUS-S инструментом, необходимым исследователям и специалистам в области управления лесным хозяйством. Комплекс может быть использован для оценки эффективности проектируемых лесохозяйственных мероприятий и лесопользования, оценки их влияния на улучшение лесов и изменение уровня разнообразия лесных экосистем, обоснования проектов устойчивого лесопользования, поддержки принятия решений в области лесного управления.

10.2. Способы минимизации негативного воздействия лесозаготовительной деятельности на природное биоразнообразие и естественную динамику лесов

10.2.1. Система рубок в лесах Европейской России

В настоящее время наибольшие негативные воздействия на леса европейской России оказывают промышленные рубки, главным образом в бореальной полосе. Классификация рубок, применяющихся в лесах России, крайне сложна и запутана (рис. 10.13). Формально все виды рубок делятся на три группы: рубки промежуточного пользования (цель – уход за лесом и выращивание наиболее здоровых и продуктивных насаждений), рубки главного пользования (цель – промышленная заготовка древесины) и прочие рубки. Различия между этими группами рубок существуют в основном на бумаге, а в лесу отдельные рубки, относящиеся к разных группам, могут выглядеть совершенно одинаково.

Рубки промежуточного пользования

До выхода в свет “Основ лесного законодательства РФ” в 1993 г. рубки промежуточного пользования практически никогда не рассматривались как средство получения товарной древесины (в отличие например, от большинства европейских стран) и проводились исключительно в целях ухода за лесом. Соответственно этому рубки ухода распределялись и между регионами и категориями лесов: основная их доля приходилась на леса первой группы и “малолесные” регионы, в то время как в таежных лесах “многолесных” регионов площадь рубок ухода была весьма мала. После выхода “Основ...” ситуация изменилась коренным образом: государственные органы управления лесами (лесхозы) были лишены права самостоятельно вести рубки главного пользования и зарабатывать деньги, продавая вырубленную при этих рубках древесину. Однако, необходимого финансирования из бюджета лесхозы не получали, а вместо этого за ними было сохранено право вести самостоятель-

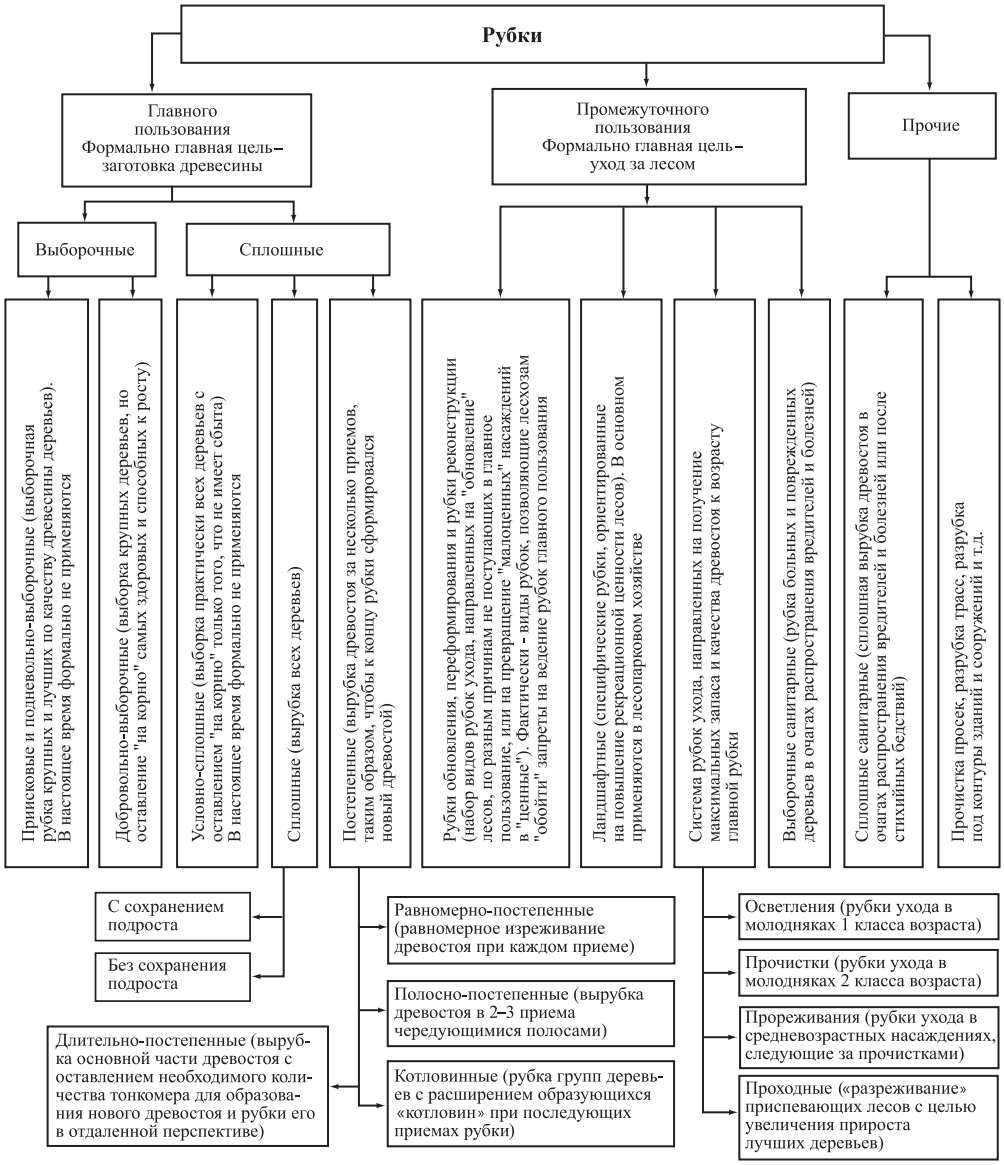


Рис. 10.13. Система рубок, применяющаяся в равнинных лесах Европейской России.

но рубки промежуточного пользования и прочие, и продавать вырубленную древесину. Из-за этого, начиная с 1994 г., объемы рубок промежуточного пользования быстро растут, достигая примерно 20% общего объема официальных заготовок древесины в настоящее время. При этом неравномерность распределения рубок промежуточного пользования по территории России сохраняется, но решающим фактором становится не столько формальный статус лесов, сколько близость рынков сбыта древесины и легкость конкуренции с “главными” лесозаготовителями – леспромхозами. Одновременно с этим начинают меняться и правила рубок промежуточного пользования. В

1993 году новыми нормативами по рубкам ухода вводятся, так называемые, рубки обновления, рубки переформирования и рубки реконструкции, позволяющие вести рубку леса в тех случаях, когда рубки главного пользования запрещены или не ведутся по какой-либо другой причине. Виды рубок, позволяющие лесхозам (и приравненным к ним национальным паркам) фактически "обойти" запрет на самостоятельное ведение рубок главного пользования, получили среди работников лесного хозяйства обиходное название "рубок дохода". К ним относятся рубки обновления, переформирования и реконструкции, проходные рубки, сплошные и выборочные санитарные рубки (выборочные санитарные рубки традиционно относятся к рубкам промежуточного пользования, в то время как сплошные санитарные – к прочим рубкам).

В целом рубки промежуточного пользования можно разделить на три большие группы:

1. "Линейка" (последовательность) рубок, направленных на уход за растущим древостоем при сплошнолесосечной системе хозяйства и различающихся временем их проведения (возрастом древостоя, в котором они проводятся). К ней относятся (в порядке увеличения возраста):

• рубки осветления и прочистки (рубки ухода в молодняках, рассчитанные на формирование молодого насаждения оптимальной густоты и состава);

• рубки прореживания (рубки ухода в насаждениях большего возраста, обычно средневозрастных);

• проходные рубки (рубки ухода в приспевающих, иногда даже в спелых насаждениях, но не поступающих по той или иной причине в рубку главного пользования).

Рубки ухода в молодняках (от которых в первую очередь и зависит товарное качество и продуктивность формирующегося древостоя) проводятся в настоящее время довольно редко, раньше им также не уделялось должного внимания. Сколько-нибудь широкое распространение эти виды рубок получили лишь, в так называемых, "малолесных" регионах, в то время как в бореальных лесах они проводились, в основном, "на бумаге". В настоящее время рубки ухода в молодняках бореальной полосы практически не ведутся.

Прореживания и особенно проходные рубки распространены шире, но в основном в качестве "рубок дохода", т.е. мероприятий, направленных на получение товарной древесины. По формам своего проведения они в большинстве случаев являются приисковыми рубками, то есть рубками, направленными на заготовку лучшей древесины.

2. Рубки, фактически заменяющие собой рубки главного пользования. К этой группе рубок относятся, так называемые, рубки обновления, переформирования и реконструкции. Перечисленные рубки проводятся в насаждениях старших классов возраста. Эти виды рубок позволяют "обойти" сразу два серьезных запрета, имеющихся в действующем законодательстве: запрет на проведение рубок главного пользования в отдельных категориях защитности лесов (например, в лесопарковых частях зеленых зон городов) и запрет на ведение рубок главного пользования лесхозами (и приравненными к ним национальными парками). К этой группе рубок можно отнести также сплошные санитарные рубки (формально относящиеся к прочим рубкам). Фактически, с введением этих видов рубок исключение части лесов из рубок

главного пользования потеряло смысл: практически во всех, даже наиболее "защищенных", категориях лесов первой группы появилась возможность ведения интенсивных рубок (вплоть до сплошных).

По форме проведения перечисленные виды рубок могут быть как выборочными, так и сплошными. Фактически многие рубки обновления или переформирования могут иметь вид сплошных рубок с сохранением подроста. Выборочные рубки обновления, переформирования и реконструкции обычно имеют форму приисковых или подневольно-выборочных рубок, при которых выбираются наиболее здоровые деревья, дающие максимальное количество товарной древесины. Иногда это связано с непониманием работниками лесхоза природы леса и широко распространенной точкой зрения, что "самые толстые деревья являются самыми старыми, и для поддержания молодого и здорового леса эти деревья надо удалять". Но чаще всего причина такого проведения рубок ухода сугубо экономическая: сами рубки чаще всего проводятся именно для того, чтобы продать древесину, а потому рубка худших деревьев (малого диаметра или с пороками древесины) оказывается просто ненужной, экономически неоправданной.

3. Выборочные санитарные рубки – рубки, направленные на "оздоровление" леса путем удаления из него поврежденных, погибших или усыхающих деревьев. Фактически, выборочные санитарные рубки тоже, в основном, проводятся лесхозами как "рубки дохода" с целью заготовки товарной древесины. В подавляющем большинстве случаев выборочные санитарные рубки приобретают характер приисковых, при которых заготавливают лучшие по качеству деревья (особенно в тех случаях, когда формальной причиной проведения рубки является "скрытая", не однозначно выявляемая при наружном осмотре дерева болезнь – например, поражение корневой губкой). В целом, практически все рубки промежуточного пользования, проводящиеся в насаждениях старшего класса возраста, в "многолесных" регионах практически всегда аналогичны по своему проведению тем или иным рубкам главного пользования: сплошным, условно-сплошным, подневольно-выборочным или приисковым, в зависимости от интенсивности рубки. При этом качество проведения рубок промежуточного пользования может быть крайне низким, и интенсивность рубки "на местности" может существенно отличаться от интенсивности рубки "на бумаге".

Рубки главного пользования

Начало формирования современной системы рубок в бореальных лесах относится к первой половине XIX века. Первоначально в этих лесах господствовали *приисковые рубки*, при которых вырубались лучшие по качеству деревья, дающие наиболее крупные бревна. Отпуск древесины происходил "урочищами", то есть покупателю разрешалось вырубить определенное число бревен определенного размера в лесах того или иного урочища (обычно бассейна речки, по которой производился сплав). Приисковые рубки господствовали вплоть до конца XIX века. По мере роста потребности в древесных ресурсах и истощения запасов наиболее ценной древесины изменялся отпускной диаметр деревьев. Так, в бассейнах Северной Двины и Онеги до середины XIX века отпускались в рубку деревья, дающие бревна с диаметром в верхнем отрезе (т.е. с диаметром ствола на высоте около 7 метров) от семи вершков

(31 см), причем 90% заготавливаемых бревен имели диаметр в верхнем отрубе от 8 вершков. По мере роста спроса и истощения запасов требования к диаметру заготавливаемых бревен снижались: в 1880–1890 годах – 29 см, в 1894 г. – 27 см, в 1906 г. – 25 см, в 1912 г. – 22 см (Алексеев, Молчанов, 1938). Одновременно с этим снижались и требования к качеству заготавливаемых бревен: если в середине XIX века малейший порок древесины служил поводом к браковке бревна, то в начале XX века лесопильные заводы уже стали принимать бревна с пороками. В бассейне Белого моря до 80-х годов XIX века пользовались спросом только сосна и лиственница (последняя имелась в ограниченном количестве), позднее появился и некоторый спрос на ель. Одновременно с этим в казенных лесах попытались отказаться от отпуска леса "урочищами" и перейти к отпуску "лесосеками", то есть искусственно отграниченными в натуре участками леса, в пределах которых можно было заготовить проданное количество древесины.

Все это вместе взятое привело к интенсификации рубок и постепенной смене приисковых рубок *подневольно-выборочными*, при которых рубке подлежали все деревья определенной породы, начиная от какого-либо диаметра. Как правило, интенсивность рубки (доля выбираемого при рубке запаса) при подневольно-выборочных рубках не превышала 60%. В дальнейшем, по мере роста потребности в лесных материалах и появления спроса на тонкомерную и низкокачественную древесину, *подневольно-выборочные рубки* были быстро замещены *сплошными и условно-сплошными*. Совокупность экономических и административных условий привела к довольно быстрому переходу от господства подневольно-выборочных рубок (с выборкой до 60% запаса) к господству условно-сплошных рубок (с выборкой до 90% запаса древостоя). При этом в пределах одной лесосеки могли сочетаться участки приисковой, подневольно-выборочной и сплошной рубки.

В 1948 году условно-сплошные рубки были разрешены официально "как временное мероприятие" с целью повышения выхода деловой древесины при рубках в бореальных лесах, поскольку сплошные рубки приводили к заготовке большого количества древесины, которая не имела применения (Баранов, 1957). До конца 60-х годов условно-сплошные рубки оставались господствующим видом промышленных рубок в бореальных лесах; впоследствии они постепенно замещались просто сплошными рубками, при которых все пригодные к рубке деревья должны были быть вырублены. Замена условно-сплошных рубок сплошными была обусловлена, в первую очередь, административными причинами – значительными штрафами и иными наказаниями за "недорубы".

Примерно с конца 20-х годов абсолютное господство приобретают так называемые *концентрированные рубки* – интенсивные рубки (условно-сплошные и сплошные), проводимые единовременно на большой площади. На начальном периоде внедрения концентрированных рубок их площадь практически ограничивалась только возможностями лесозаготовительных предприятий. Впоследствии, уже в послевоенное время, постепенно вводились ограничения на максимальную площадь единичных лесосек и сроки их примыкания. Так, до 1994 г. в лесах третьей группы разрешались сплошные рубки с площадью лесосеки до двухсот гектаров и сроками примыкания 5–8 лет в зависимости от условий. Формальный отказ от сплошных концентрированных рубок произошел в 1994 году с введением ныне действующих

“Правил рубок главного пользования”, допускающих размер лесосек до 50 гектаров (в отдельных случаях до 75).

Таким образом, развитие господствующих видов рубок главного пользования в бореальных лесах Европейской России характеризуется постепенным увеличением интенсивности рубок – от слабых приисковых рубок, при которых выбирались лишь единичные деревья, до сплошных рубок. Благодаря этому, в настоящее время в таежных лесах Европейской России в рубку часто поступают древостои, отдельные элементы которых сформировались еще до начала промышленного освоения лесных ресурсов и пережили серию последовательных рубок главного пользования разных видов (рис. 10.14).

Параллельно с господствовавшими видами рубок главного пользования (приисковыми, подневольно-выборочными, условно-сплошными и сплошными), развивались и другие виды рубок – в основном или в виде экспериментов, или в лесах первой группы. Из них, прежде всего, необходимо отметить следующие.

Добровольно-выборочные рубки противоположны подневольно-выборочным. Если при подневольно-выборочных отбирались в рубку лучшие деревья (с точки зрения товарной ценности древесины), то при добровольно-выборочных лучшие деревья (с точки зрения перспектив роста и накопления ценной древесины в дальнейшем) оставлялись “на корню”. Столь странными названиями эти виды рубок обязаны господствовавшему в то время представлению, что лучшей и наиболее выгодной формой рубки является рубка сплошная, при которой владелец леса продает лесозаготовителю всю древесину, имеющуюся на лесосеке. Соответственно, если он в силу экономических условий не может продать лес в сплошную рубку, и вынужден продавать в выборочную рубку только лучшие деревья, то такая форма рубки является для него вынужденной (подневольной). Если же он решил провести выборочную рубку из желания сохранить после рубки взрослый и здоровый лес, а не потому, что просто не может продать в рубку все деревья, то выборочная рубка соответствует его желанию, то есть является добровольной.

Постепенные рубки, при которых вырубка основного яруса древостоя происходит за несколько приемов (обычно 2–3), с тем чтобы обеспечить возможность формирования под защитным пологом разреженного при первом приеме рубки древостоя сомкнутого молодняка, который бы сформировал новый древостой после окончательного приема рубки. Как правило, постепенные рубки предполагают, что весь древостой будет вырублен в течение одного-двух классов возраста (для хвойных лесов 20–40 лет); исключение составляют лишь длительно-постепенные рубки, при которых интервал между первым и последним приемами рубки не ограничен.

К числу постепенных рубок относятся *равномерно-постепенные*, при которых изреживание древостоя при первых приемах рубки происходит равномерно по площади, то есть рубятся единичные деревья; *группово-постепенные,* при которых изреживание древостоя происходит неравномерно, то есть вырубаются группы деревьев разного размера; *котловинные,* в общем близкие к группово-постепенным, но подразумевающие (при втором-третьем приемах рубки) постепенное расширение вырубленных при первом приеме групп, вплоть до полного смыкания образующихся открытых участков); *полосно-постепенные,* при которых вырубка древостоя происходит череду-

Рис. 10.14. Основные виды промышленных рубок в бореальных лесах севера России:

а – исходное насаждение (слева – разновозрастный ельник с примесью лиственных пород, справа – двухъярусное сосновое насаждение, образованное двумя поколениями сосны, с обильным подростом ели); *б* – добровольно-выборочная рубка (при рубке оставлены “на корню” наиболее здоровые и перспективные для дальнейшего роста деревья); *в* – подневольно-выборочная рубка (вырублены все деревья больше определенного диаметра, кроме тех, что не имеют спроса – лиственных пород и поврежденных или сухостойных хвойных); *г* – условно-сплошная рубка (вырублены все деревья, кроме не имеющих спроса; отличается от подневольно-выборочной только интенсивностью рубки); *д* – сплошная рубка с сохранением подроста.

ющимися узкими (обычно сопоставимыми по ширине с высотой древостоя) полосами. Отдельную группу представляют собой, так называемые, *длительно-постепенные* рубки, при которых в первый прием вырубается основная часть господствующего полога, а оставляется в лесу, в основном, тонкомер и подрост в таком количестве, чтобы обеспечить (по минимуму) формирование сомкнутого древостоя в длительной перспективе. Фактически, длительно-постепенные рубки представляют собой наиболее интенсивную разновидность добровольно-выборочных или подневольно-выборочных рубок (в зависимости от качества проведения).

Важную характеристику системы рубок представляют собой сроки и характер примыкания лесосек. По действующему законодательству соседний с вырубкой участок не может быть вырублен в тот же год; прежде чем он сможет быть отведен в рубку, должен пройти определенный промежуток времени – так называемый срок примыкания. Лесосеки одного года не могут граничить друг с другом ни по одной из сторон; однако, они могут смыкаться углами. Благодаря этому ограничению возникла практика, так называемого, шахматного примыкания лесосек, когда поблизости расположенные вырубки смыкаются друг с другом углами, а между ними остаются невырубленные участки, наподобие клеточек шахматной доски. Соответственно, невырубленные участки поступают в рубку через срок примыкания, обычно составляющий 5–8 лет. Исходный замысел такой системы примыкания лесосек состоит в том, что вырубленные в первый прием рубки должны испытывать защитное влияние оставленных стен леса, а также обсеменяться от них (соответственно, и сроки примыкания устанавливаются так, чтобы с большой вероятностью захватить за этот период времени год с обильным урожаем семян хвойных деревьев). Правда, при разрешенных размерах лесосек (до 50 гектаров в лесах третьей группы) это имеет весьма ограниченный смысл – большая часть таких вырубок не испытывает практически никакого защитного влияния от прилегающих стен леса, да и эффективное обсеменение захватывает в лучшем случае 30–40% вырубки. Нет нужды говорить о том, что вырубленные во второй прием клетки “шахматки” уже не испытывают никакого защитного влияния со стороны стен леса, поскольку за 5–8 лет после рубки соседних участков никакие стены леса не успевают еще сформироваться.

10.2.2. Меры по сохранению биологического разнообразия при промышленных рубках

Сохранение природного биоразнообразия при лесопользовании, и, прежде всего, при промышленных рубках леса – одна из важнейших задач современного лесного хозяйства. Во многих странах с развитым лесным хозяйством (Финляндии и Швеции) эта задача имеет такой же приоритет в государственной политике, как и обеспечение промышленности древесным сырьем. Формально сохранение биоразнообразия лесов – одна из основных задач российского законодательства (ст. 2 Лесного кодекса РФ 1997 года). К сожалению, эта норма Лесного кодекса практически никак не реализуется в конкретных нормативно-технических документах. Однако есть и другие причины, обусловливающие необходимость принятия специальных мер по

сохранению биоразнообразия при промышленных рубках леса. Постепенно такие меры становятся нормальным элементом цивилизованного лесного рынка, и предприятия, не заботящиеся об его сохранении, рискуют потерять часть своих потребителей. Сохранение биоразнообразия – элемент "правильного" лесоводства, определяющего престиж лесного комплекса страны. В общем, есть достаточно причин для того, чтобы при промышленном лесопользовании тратить определенные силы и средства на сохранение биоразнообразия. Основной вопрос состоит в том, какие способы сохранения биологического разнообразия при рубках леса достаточно эффективны и приемлемы с экономической точки зрения.

Система мер по сохранению биоразнообразия должна представлять собой разумный компромисс между решением природоохранных и экономических задач. К сожалению, экономические задачи лесной отрасли на государственном уровне не определены, что затрудняет нахождение такого компромисса. Традиционно органы управления лесным хозяйством Российской Федерации в качестве основной экономической задачи лесопользования рассматривают максимальное увеличение объемов заготовки древесины и наиболее полное использование расчетной лесосеки. Именно на этом построена "Концепция развития лесного хозяйства в Российской Федерации", разрабатываемая в настоящее время Министерством природных ресурсов, и многие действующие нормативы в области лесного хозяйства. При такой постановке основной экономической задачи лесопользования противоречия между экологическими и экономическими интересами становятся наиболее серьезными.

Если же в качестве основной экономической задачи лесопользования рассматривать получение дохода хозяйствующими субъектами (например, леспромхозами или целыми лесными холдингами) и государством, то нахождение компромисса между охраной природы и лесопользованием становится значительно более простым. Многие меры, позволяющие уменьшить неблагоприятное воздействие рубок на биоразнообразие лесов, на практике оказываются мерами "двойного назначения" – одновременно они позволяют повысить доходность лесопользования. Яркий пример – выборочные рубки, преимущественно применявшиеся в лесах бореальной полосы вплоть до 30-х годов XX века. С одной стороны, выборочные рубки сохраняли лесную среду и более или менее естественную структуру лесных экосистем, и за счет этого обеспечивали сохранение естественного биоразнообразия. С другой стороны, выборочные рубки делали лесопользование выгодным. При существовавшей в то время структуре спроса на лесоматериалы оправдывала себя заготовка только самых крупных и высококачественных деревьев, на гектаре леса их было не более нескольких десятков (сплошные рубки в этих условиях оказывались убыточными). Такой же мерой "двойного назначения" было оставление на сплошных вырубках мелколиственных видов деревьев – с одной стороны, оно позволяет в какой-то степени сохранить на лесосеке лесную среду, уменьшало воздействие на почву (благодаря меньшему объему вывозимой древесины), снижало повреждение хвойного подроста заморозками и засухами, обеспечивает разнообразие субстратов в формирующихся вторичных лесах. С другой стороны, оставление этих деревьев на лесосеках уменьшало убытки лесозаготовителей, поскольку стоимость этой древесины обычно не может компенсировать даже чистые затра-

ты на их рубку и вывозку (часто такие деревья после вырубки бросались на лесосеках или сжигались из-за отсутствия спроса на них). Если рассматривать в качестве основной экономической задачи лесопользования получение дохода (а не максимальный объем заготовки древесины), то противоречия между экологическими и экономическими задачами во многих случаях исчезают или становятся намного менее острыми.

Необходимо принять в качестве аксиомы, что основная экономическая задача лесопользования – получение дохода хозяйствующими субъектами и государством, и именно доходность лесопользования является граничным условием, определяющим выбор мер по сохранению биоразнообразия в каждом конкретном случае. Поскольку экономические условия эксплуатации лесов сильно различаются в зависимости от продуктивности лесов, их доступности, видового состава и многих других факторов, возможные меры по сохранению биоразнообразия будут разными в разных условиях. Даже в пределах одного и того же лесничества или арендного участка экономические условия эксплуатации конкретных выделов могут различаться настолько, что в одной группе выделов будут возможны аккуратные группово-выборочные рубки, а в другой – лишь примитивные сплошные рубки с оставлением отдельных элементов исходного древостоя.

Природные свойства лесов в пределах таежной зоны различаются не менее сильно, чем экономические особенности их эксплуатации, поэтому нельзя предложить единый "экологический" шаблон для ведения лесного хозяйства, который даст одинаково хорошие результаты как в Карелии, так и в Предуралье. Каждый тип лесного ландшафта требует своей системы мер по сохранению биоразнообразия, разработанной с учетом конкретных особенностей естественной динамики лесных экосистем этого ландшафта. Для всей бореальной полосы Европейской России могут быть разработаны лишь общие принципы сохранения биоразнообразия при лесопользовании, которые в каждом конкретном случае должны применяться с учетом местных особенностей. Это ставит серьезные новые задачи перед системой подготовки лесных специалистов.

Все разнообразие современных форм и методов сохранения биоразнообразия при промышленном лесопользовании можно объединить в три большие группы:

1) создание особо охраняемых природных территорий – более или менее крупных природных ландшафтов, обычно представляющих собой эталонные участки относительно дикой природы и сохраняемые как таковые (частично, реже полностью, исключаемые из хозяйственной деятельности);

2) сохранение отдельных фрагментов лесных ландшафтов (участков леса или насаждений), наиболее важных для выживания тех или иных редких или угрожаемых видов или их групп, или особенно важных для сохранения природных свойств целого ландшафта – так называемых, ключевых местообитаний (key habitats);

3) различные приемы, позволяющие снизить неблагоприятное воздействие на лесную среду и биоразнообразие лесных экосистем непосредственно при рубках и других лесохозяйственных мероприятиях.

Оптимальный результат достигается только при одновременном применении всех перечисленных способов сохранения биоразнообразия. Так, например, сохранение эталонных лесных ландшафтов не может быть достиг-

нуто ни сохранением ключевых местообитаний, ни мерами по снижению неблагоприятного воздействия рубок, хотя бы потому, что многие процессы, влияющие на формирование и развитие лесных ландшафтов, могут быть отчетливо выражены только в пределах больших территорий. Кроме того, сохранение всего разнообразия чувствительных к хозяйственному воздействию видов не может быть достигнуто только за счет создания особо охраняемых природных территорий (ООПТ), поскольку это сделает хозяйственную деятельность практически невозможной.

Особо охраняемые природные территории (ООПТ)

Система ООПТ, существующая в настоящее время в бореальных лесах, не репрезентативна ни по площади, ни по наличию в ней различных типов таежных ландшафтов, ни по степени их сохранности. Степень защищенности природных экосистем в пределах большинства ООПТ также оставляет желать лучшего – во многих случаях лесохозяйственная деятельность в пределах ООПТ регионального значения не ограничивается вовсе. В крупнейших таежных регионах на долю ООПТ приходится 7,9% в Мурманской, 11,9% в Архангельской областях, 5,3% в Карелии и 15,2% в Коми (Aksenov et al., 1999). По большинству более южнотаежных регионов доля ООПТ не превышает 3–5%. К сожалению, официальные цифры практически ничего не говорят о реальной охране лесных экосистем и ландшафтов в пределах ООПТ в этих регионах. Нередко самые крупные ООПТ или находятся в пределах целиком или преимущественно безлесных ландшафтов (в тундровой зоне или в пределах крупных болотных или горных массивов), или режим их охраны не обеспечивает сколько-нибудь приемлемой сохранности лесов. Иногда в официальную отчетность включаются несуществующие в настоящее время ООПТ. Например, в Карелии в состав ООПТ традиционно включается целый ряд заказников, создававшихся ранее на ограниченный срок (который в настоящее время закончился) и не продленных в соответствии с действующим законодательством. Если в середине 90-х годов статус этих заказников еще был спорным, то с выходом в 1997 г. федерального закона "Об особо охраняемых природных территориях" эти заказники однозначно прекратили существование. На долю таких ООПТ приходится 1,8% площади республики. Соответственно, реально существующие ООПТ занимают не 5,3, а 3,5% площади Карелии (а примерно в трети из них допускается интенсивная заготовка древесины). К сожалению, по большинству регионов данные о статусе, режиме и современном состоянии ООПТ регионального уровня разрознены и противоречивы, и сколько-нибудь надежный мониторинг не ведется. Наиболее свежий обзор официальной информации о состоянии ООПТ регионального уровня приводится в "Сводном списке особо охраняемых природных территорий Российской Федерации" (Очагов, 2001). Этот обзор по многим регионам основан на устаревшей и неточной информации.

В последнее время наметилась тенденция отмены ООПТ регионального уровня по мере возникновения серьезного интереса у хозяйствующих субъектов к эксплуатации на их территории природных ресурсов. В связи с этим систему ООПТ регионального уровня нельзя расценивать как надежную и обеспечивающую должный уровень долговременной защиты эталонных

лесных территорий. В этих условиях хороший индикатор уровня защищенности природных экосистем и ландшафтов – доля площади, приходящаяся на ООПТ федерального уровня (заповедники и национальные парки, хотя последние нередко функционируют лишь как обычные лесхозы с ощутимыми объемами собственных рубок). На федеральные ООПТ в четырех упомянутых выше крупнейших таежных регионах приходится: 3,4% общей площади лесов в Мурманской области; 0,9% в Архангельской области; 1,7% в Карелии и 6,3% в Коми. Лишь эти территории можно считать относительно надежно защищенными эталонами природы.

Иногда в качестве природно-заповедного фонда рассматриваются леса первой группы или отдельные их категории, на которые в таежной зоне приходится значительно большая площадь, чем на ООПТ. Это не правомерно хотя бы потому, что леса первой группы не являются особо охраняемыми природными территориями по действующему российскому законодательству (хотя некоторые ООПТ – заповедники и национальные парки – обязательно являются лесами первой группы). Леса первой группы представляют собой лишь ведомственную категорию лесов, в которых запрещены те или иные виды лесохозяйственной деятельности (разные в разных категориях лесов первой группы). Что касается других видов деятельности (например, строительства дорог или добычи полезных ископаемых), то они никак не ограничены в лесах первой группы. Примерно в половине лесов первой группы разрешены рубки главного пользования, а во всех остальных лесах (если они не относятся к ООПТ) разрешены рубки промежуточного пользования и прочие рубки (которые в настоящее время мало отличаются от рубок главного пользования). В связи с этим расценивать леса первой группы как аналог ООПТ вряд ли целесообразно.

Очевидно, что систему ООПТ в таежной зоне необходимо расширять и делать более репрезентативной. В наиболее северных регионах (Архангельской и Мурманской областях, республиках Карелии и Коми, северной части Пермской области) в качестве основы для расширения репрезентативной системы ООПТ целесообразно рассматривать сохранившиеся там крупные массивы таежных лесов. Эти массивы, площадью в десятки и сотни тысяч гектаров, представляют собой практически последние крупные природные ландшафты в Европе, в настоящее время не населенные и не фрагментированные хозяйственной инфраструктурой и до настоящего времени не использовавшиеся для промышленных лесозаготовок. Такие массивы сохранились, в основном, в самых удаленных и труднодоступных частях северных таежных регионов, там, где транспортное освоение территории оказывалось невыгодным (см. главу 4, рис. 4.7). Благодаря этому значительная часть таких малонарушенных лесных территорий представлена экономически недоступными лесами, и создание там крупных ООПТ не способно нанести сколько-нибудь серьезный ущерб лесной экономике северных регионов.

В более южных регионах бореальной полосы уже не сохранилось сколько-нибудь крупных массивов таежных лесов. Здесь, по всей видимости, стратегия выбора территорий для создания новых ООПТ должна строиться с учетом сразу двух важнейших факторов: степени сохранности биоразнообразия лесных экосистем и ландшафтов; потенциальной возможности восстановления крупного и самодостаточного лесного ландшафта, способного к самоподдержанию. Иными словами, при проектировании новых ООПТ на-

до обратить внимание не только на сохранившиеся участки старовозрастных лесов, но и на крупнейшие бездорожные и мало эксплуатируемые территории, в пределах которых сохранились такие участки. Возможно, следует отдать приоритет не сохранению отдельных небольших фрагментов исходного таежного ландшафта, а сохранению этих фрагментов с их окружением, на основе которого самодостаточный природный ландшафт может быть в будущем восстановлен.

Ключевые местообитания

Сохранение ключевых местообитаний (key habitats) – одна из основных форм охраны природы во многих европейских странах с интенсивным лесопользованием и лесными ландшафтами, сильно преобразованными хозяйственной деятельностью. Наиболее развита система сохранения ключевых местообитаний в скандинавских странах. Здесь ключевые местообитания представляют собой относительно небольшие фрагменты лесного ландшафта (чаще всего площадью до нескольких гектаров), представляющие собой особую ценность для сохранения биоразнообразия и исключенные полностью или частично из промышленной заготовки древесины. В качестве ключевых местообитаний могут выделяться влажные травяные ельники вдоль водотоков, участки широколиственных лесов, места гнездования редких видов птиц и другие. Идея, положенная в основу этой концепции, очень проста. Конкретные участки лесного ландшафта очень сильно различаются по вкладу в общее биоразнообразие, поэтому заповедание небольших по площади, но самых богатых видами участков, позволяет сохранить большую долю биоразнообразия всего лесного ландшафта. Ограничения системы ключевых местообитаний также очевидны: во-первых, она не позволяет сохранить те виды, для существования которых нужны большие территории, и, во-вторых, исключение из эксплуатации небольших по площади участков не дает гарантии их длительного сохранения. Со временем они могут деградировать в результате неблагоприятных краевых эффектов и разрушения устоявшихся связей с окружающей территорией. Эффективное сохранение ключевых местообитаний требует целенаправленного управления природой всей окружающей территории.

В России системы ключевых местообитаний не существует. Однако действующее законодательство в той или иной степени позволяет разрабатывать и внедрять эту систему в практику лесного хозяйства и лесопользования. Российским лесным законодательством предусмотрено выделение, так называемых, особо защитных участков (ОЗУ), полностью или частично исключаемых из промышленных рубок для сохранения наиболее важных в средообразующем или природоохранном отношении частей лесного ландшафта. В качестве ОЗУ выделяются участки леса, имеющие ресурсоохранное, защитное или средообразующее значение (например, леса около сельских населенных пунктов, вдоль автомагистралей, на крутых склонах и т.д.). Есть, однако, категории ОЗУ, которые в таежных условиях могут часто совпадать с наиболее важными в плане сохранения биоразнообразия частями ландшафта (участки леса у истоков рек и речек и берегозащитные участки леса). Есть также категории ОЗУ, специально рассчитанные на сохранение биоразнообразия (участки леса с реликтовыми и эндемичными растениями

и участки леса в местах обитания и распространения редких и находящихся под угрозой исчезновения диких животных и растений). К сожалению, на практике последние две категории ОЗУ практически никогда не выделяются и представляют собой лишь потенциальную возможность для развития системы ключевых местообитаний. Выделение ОЗУ в норме производится при лесоустройстве и связано с довольно большим количеством бюрократических препятствий.

Учитывая различия в природе различных лесных ландшафтов, система выделения ключевых местообитаний, разработанная в скандинавских странах, не может быть механически перенесена в Россию. В подавляющем большинстве случаев потребуется существенная доработка этой системы, с развитием собственной системы критериев и индикаторов выделения ключевых местообитаний. К сожалению, в России пока нет достаточно ярких и завершенных примеров такой работы.

Сохранение биологического разнообразия при сплошных рубках

Сплошные рубки до настоящего времени остаются господствующим видом рубок в лесах, так называемых, "многолесных регионов" России. На эти виды рубок приходится более 70% общего объема заготовки древесины в нашей стране, в том числе около 90% от объема древесины, заготавливаемой рубками главного пользования. Сплошные рубки – с разрешенной площадью конкретных лесосек до 50 гектаров (в лесах третьей группы) и относительно небольшими сроками примыкания – в максимальной степени преобразуют лесную среду и оказывают, по сравнению с другими видами и системами рубок, наиболее сильное негативное влияние на природное биоразнообразие. Сплошные рубки далеко не всегда оправданы даже с экономической точки зрения: в условиях таежных лесов, особенно в наиболее низкобонитетных насаждениях, сплошные рубки дают большое количество тонкомерной и низкокачественной древесины, цена на которую в пунктах потребления не оправдывает затрат на ее вывоз с удаленных лесосек. Тем не менее, сплошные рубки в том или ином виде еще долго будут оставаться господствующим видом рубок в северных лесах. Уже несколько поколений наших хозяйственников воспитаны на представлениях о том, что "сплошная рубка – самый дешевый и эффективный способ использования лесных ресурсов", и эту идеологию будет не так просто изменить. К тому же эффективное использование выборочных и постепенных рубок во многих случаях требует специализированной колесной техники, и применение на таких рубках обычных трелевочных тракторов или валочно-пакетирующих машин далеко не всегда приводит к приемлемым результатам. Обновление же лесозаготовительной техники обычно требует довольно длительного периода времени.

Главные недостатки крупномасштабных сплошных рубок состоят в том, что при таких рубках в наибольшей степени преобразуется лесная среда (здесь и далее под крупномасштабными сплошными рубками понимаются рубки с шириной лесосеки более 100–150 метров и площадью в несколько десятков гектаров), резко изменяется режим температуры и влажности, условия освещенности (рис. 10.15). Большинство природных видов, обитавших под пологом леса, страдает при сплошных рубках не столько от непосредст-

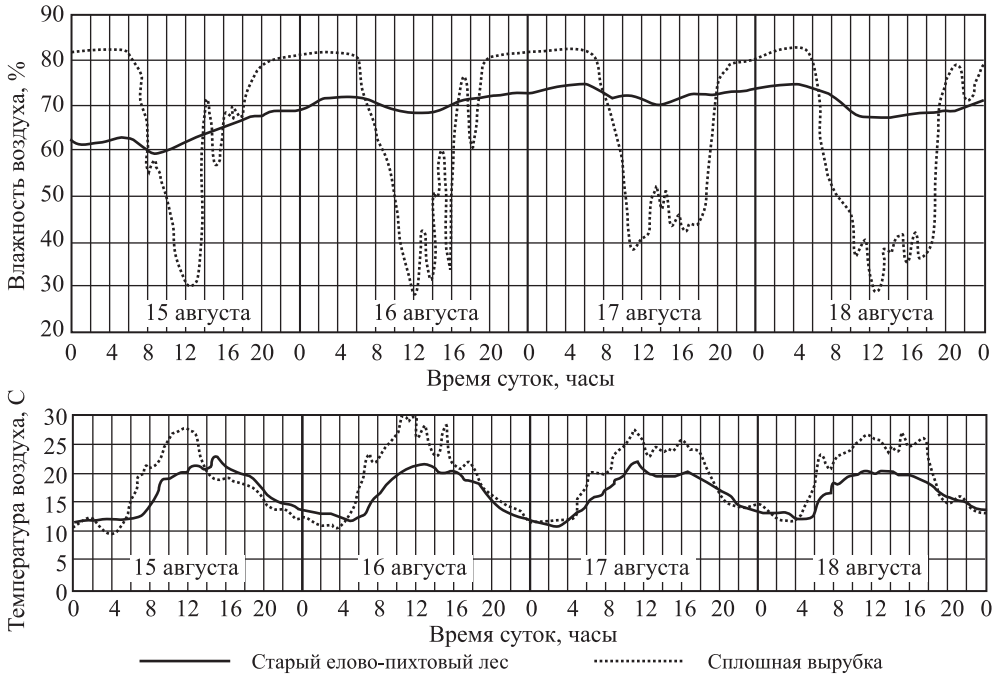


Рис. 10.15. Суточная динамика температуры и влажности приземного слоя воздуха под пологом (сплошная линия) и на вырубке (пунктирная линия) южнотаежного ельника хвощевого, при облачной погоде без дождей (по Зубаревой, 1967).

венного повреждения, сколько от изменений условий среды. Изменение суточных колебаний температуры и влажности приводит не только к потере биоразнообразия, но и к вполне очевидным проблемам с точки зрения лесоводства: сохранившийся подрост или вновь высаженные молодые деревья некоторых видов (в первую очередь ели) сильно страдают как от поздних заморозков, так и от летнего иссушения почвы. При поздних заморозках температура приземного слоя воздуха (до высоты 1,5–2,0 метра) может быть ночью на 2–3° ниже, чем под пологом даже разреженного выборочной рубкой древостоя. Повреждение молодых побегов ели ночным заморозком особенно усиливается, если обмороженные побеги днем подвергаются воздействию прямого солнечного света (Langvall, Orlander, 2001), а именно это и происходит на сплошных вырубках. Для большинства таежных регионов совершенно обычно повреждение молодых побегов ели на сплошных вырубках поздними весенними заморозками (в некоторых районах такие повреждения случаются ежегодно, пока молодые деревца ели не окажутся прикрытыми молодняком березы или осины), а это уже прямой экономический ущерб лесному хозяйству.

Сплошные рубки приводят к снижению естественной мозаичности лесных экосистем. В природных лесах древесный ярус очень неоднороден по своей структуре: здесь всегда есть участки разной сомкнутости и состава, всегда присутствуют окна. В результате, условия под пологом таких лесов очень неоднородны, что позволяет найти оптимальные для жизни условия

многим лесным видам растений и животных. При сплошной рубке и формировании на вырубке молодого леса эта неоднородность в значительной степени сглаживается. Молодой одновозрастный древостой (естественного или искусственного происхождения) обычно обладает простой структурой. Лишь через много десятилетий, обычно в возрасте, превышающем так называемую "хозяйственную спелость" (а это расчетный возраст рубки вновь формирующегося на лесосеке древостоя), естественная мозаика древостоя начинает постепенно восстанавливаться, но часть видов при этом не выживает, что приводит к сокращению биоразнообразия.

Еще одна важная особенность сплошных рубок – исчезновение некоторых важных субстратов, необходимых для жизни многих видов растений и животных. Например, в молодых лесах, сформировавшихся после сплошных рубок, долгое время не образуется крупный валеж (нет крупных деревьев), а он совершенно необходим для жизни многих видов дереворазрушающих грибов, насекомых и др. Во многих типах леса он совершенно необходим и для естественного возобновления деревьев. Так, под пологом крупнотравных ельников Урала более 90% жизнеспособного подроста ели появляется именно на крупном валеже. В молодых лесах отсутствуют и ВПК – комплексы микроместообитаний, необходимых для роста и развития многих видов. И, наконец, нельзя оставить без внимания проблемы, связанные с повреждением или распадом стен леса вдоль границ сплошных вырубок. Здесь деревья повреждаются уже в первые годы в результате воздействия ветров и изменения влажности и освещения. Ослабленные деревья часто гибнут в результате вспышек численности насекомых-фитофагов или просто вываливания ветром.

Для того, чтобы предотвратить воздействие сплошных рубок на сокращение биоразнообразия и ослабление других природных свойств лесных экосистем, надо уменьшить степень преобразования лесной среды при сплошной рубке. Надо добиться, чтобы на лесосеке в той или иной степени сохранился лесной микроклимат, мозаика освещенности, влажности и температуры, разнообразие субстратов, необходимых для выживания разнообразных лесных видов. Добиться этого можно двумя путями (или их сочетанием).

Во-первых, уменьшив размеры лесосек для того, чтобы необходимый микроклимат обеспечивался за счет ограничивающих лесосеку стен леса. В этом случае необходимы довольно большие сроки примыкания, чтобы к моменту рубки следующей лесосеки на предыдущей уже успевал сформироваться довольно высокий лес. Это перспективный путь, но он требует организационных затрат (например, уменьшения допустимой ширины лесосеки в лесах третьей группы с пятисот до ста метров потребует при том же объеме заготовки древесины значительного увеличения расходов на отвод лесосек, увеличения затрат на транспортное строительство и перемещение техники и рабочих). К тому же большое увеличение сроков примыкания возможно только при более или менее хорошей транспортной освоенности территории, в ином случае оно может повлечь за собой значительные дополнительные расходы на строительство новых дорог.

Во-вторых, сохранив на лесосеке некоторые элементы исходного древостоя, в первую очередь тех деревьев, которые обладают достаточной ветроустойчивостью и наибольшей выносливостью к резкому изменению условий в результате рубки (рис. 10.16). Наиболее устойчивы к изменению условий после рубки мелколиственные деревья, а также хвойные деревья со сбежистым

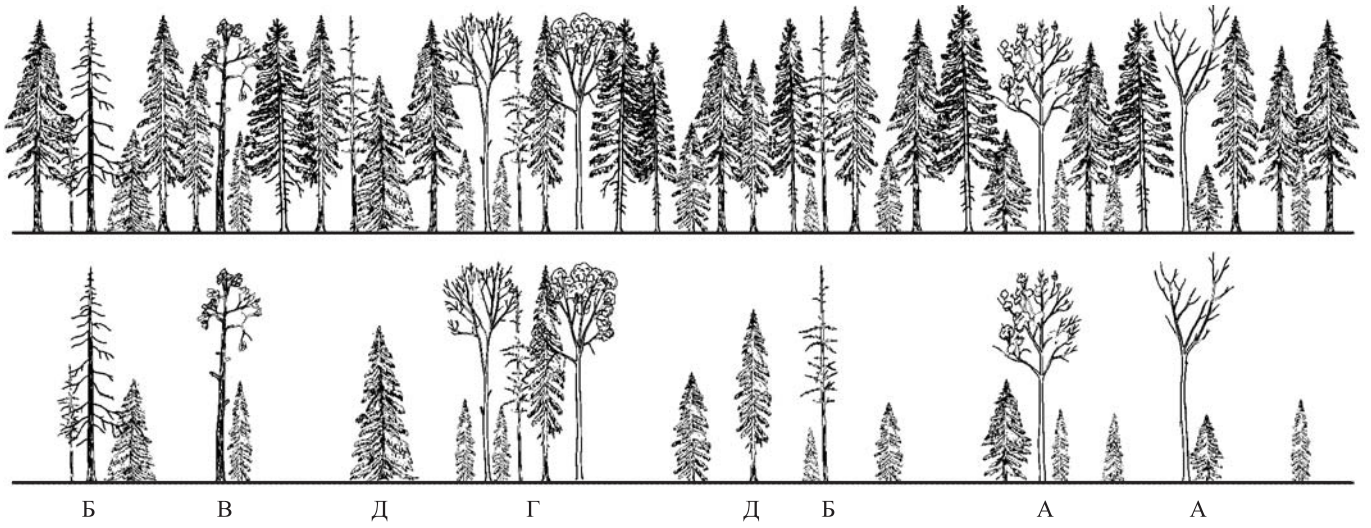


Рис. 10.16. Элементы исходного древостоя (верхний рисунок), которые целесообразно оставлять при сплошных рубках в бореальных лесах для снижения степени преобразования лесной среды, повышения разнообразия экологических условий и субстратов во вновь формирующемся лесу:

А – старые (“перестойные” по хозяйственным меркам) деревья мелколиственных пород; Б – сухостой хвойных пород; В – фаутные деревья хвойных пород; Г – куртины лиственных деревьев и расположенные внутри них тонкомерные деревья хвойных пород, защищенные от ветровала и усыхания лиственными деревьями; Д – подрост и тонкомер хвойных пород, имеющий (в случае оставления разреженного защитного полога из лиственных деревьев) заметные шансы на выживание.

стволом и низко опущенной кроной. Сохранение даже сильно разреженного древостоя (с полнотой 0,2–0,1 и менее) существенно меняет степень преобразования лесной среды при рубке за счет уменьшения воздействия ветра, поздних весенних заморозков, летнего иссушения и прямых солнечных лучей. Сохранение как отдельных крупных деревьев, так и их групп, позволяет в какой-то мере обеспечить необходимые места обитания для большинства особо чувствительных к изменению условий обитания видов растений и животных. В дальнейшем оставленные крупные деревья представляют собой источник крупномерной мертвой древесины, столь необходимой для выживания многих видов под пологом леса. Конечно, оставление отдельных старых (в основном лиственных) деревьев при сплошной рубке не обеспечивает достаточной степени сохранения лесной среды, но уровень негативного воздействия на биоразнообразие может быть снижен многократно.

Оставление на лесосеках отдельных элементов исходного древостоя (в первую очередь, лиственных деревьев) традиционно считается в России признаком дурного ведения лесного хозяйства. Считается, что это ведет, во-первых, к неполному использованию древесных ресурсов леса, во-вторых, усиливает процесс смены хвойных видов деревьев мелколиственными, и в третьих, создает опасность развития вспышек численности насекомых-вредителей и повреждения ими прилегающих к лесосеке стен леса. Так ли это на самом деле? Что касается неполного использования древесных ресурсов леса – это "так", если рассматривать в качестве основной задачи лесопользования заготовку максимального количества древесины, и "не так", если в качестве основной задачи рассматривать получение дохода. Оставление "на корню" при сплошных рубках деревьев березы и осины действительно ведет к уменьшению количества заготовленной древесины – с этим трудно спорить. Однако, одновременно с этим оставление таких деревьев в большинстве случаев ведет к снижению убытков, поскольку перестойные деревья березы и осины не позволяют получить сортименты древесины, цена которых перекрывает затраты на их заготовку и вывозку.

Что касается ускорения процесса смены хвойных видов лиственными, это в подавляющем большинстве случаев "не так". Безусловно, оставленные деревья березы и осины представляют собой источники семян этих видов, но их семена разносятся ветром так далеко, что наличие или отсутствие дополнительных источников семян на самой лесосеке существенно не влияет на ситуацию, так как обычно достаточное количество семян наносится на лесосеку от прилегающих стен леса. Чаще всего главный фактор, ограничивающий поселение этих видов, – недостаток наличия субстратов, подходящих для развития всходов. Что касается образования поросли осины, то удаление взрослых деревьев значительно стимулирует этот процесс. Сохранение старых деревьев березы и осины на вырубках способствуют росту и развитию ели (и пихты), обеспечивая частичную защиту как от поздних весенних заморозков, так и от солнечных ожогов.

Насчет размножения насекомых и повреждения ими прилегающих к лесосекам стен леса – это вопрос пока весьма спорный и мало изучен. Безусловно, короеды часто повреждают примыкающие к лесосекам участки леса, но в большинстве случаев это связано с ослаблением деревьев в этих участках (за счет изменения микроклиматических условий и раскачивания ветром), а не с оставлением на лесосеках части исходного древостоя (тем более

лиственных деревьев). Оставление лиственных деревьев на лесосеках скорее может привести к большей устойчивости прилегающих стен леса – благодаря меньшему изменению микроклиматических условий и частичному ослаблению ветра.

Применение видов рубок, в наибольшей степени соответствующих особенностям естественной динамики лесных экосистем

Для того чтобы система рубок наносила минимальный ущерб природным свойствам и биологическому разнообразию лесов, она должна в общих чертах отражать особенности естественной динамики лесных экосистем и ландшафтов конкретной местности. Безусловно, разнообразие лесных ландшафтов даже в пределах бореальной полосы весьма велико, и любые общие правила ведения рубок будут представлять собой определенное упрощение. В условиях Европейской России можно выделить две основные группы лесных ландшафтов, в пределах которых можно рекомендовать различные подходы к организации систем рубок:

А) территории, где лесной покров исторически формировался под воздействием регулярно повторяющихся лесных пожаров разных видов (вне зависимости от того, что обычно служило причиной пожаров – грозы или хозяйственная деятельность) – это, прежде всего, территория Балтийского кристаллического щита и крупных водно-ледниковых равнин (полесий), а также долины многих крупных рек, сложенные аллювиальными отложениями;

Б) территории, где воздействие лесных пожаров не столь регулярно, и большинство современных древостоев в ходе своего появления или формирования не сталкивалось прямо с воздействием огня – это практически вся остальная лесная территория европейской России.

Система рубок в условиях лесных ландшафтов, исторически формировавшихся в результате частых лесных пожаров различных типов. Эта система рубок наиболее применима в условиях Балтийского кристаллического щита, крупных водно-ледниковых равнин (полесий) и долин крупных рек, сложенных легкими аллювиальными отложениями. В естественных условиях (без существенного воздействия промышленных лесозаготовок и расчисток лесных земель) лесные ландшафты этих территорий обычно характеризуются сочетанием насаждений с тремя разными *типами динамики древостоя,* отражающими различную историю воздействия пожаров в течение всего времени их формирования:

• одновозрастные древостои, сформировавшиеся после сильного верхового пожара, уничтожившего весь (или практически весь) предшествующий древостой (включая древостои, в которых, благодаря длительному времени, прошедшему после воздействия пожара, начал формироваться второй ярус из ели или широколиственных видов деревьев);

• разновозрастные древостои, состоящие из нескольких поколений, каждое из которых обязано своим формированием воздействию низового пожара, уничтожившего лесную подстилку и часть взрослых деревьев;

• пожарные рефугиумы – участки леса, избегавшие воздействия огня на протяжении времени, превышающего срок жизни одного поколения господ-

ствующих древесных видов; как правило, эти рефугиумы располагаются в долинах рек и ручьев, в более влажных местообитаниях, но иногда их можно обнаружить и на довольно сухих склонах или вершинах гранитных сельг, избежавших воздействия огня в силу случайных причин.

Сочетание одновозрастных и разновозрастных древостоев, сформировавшихся под воздействием пожаров, и пожарных рефугиумов, сильно варьирует в зависимости от конкретной местности. Например, в пределах крупных водно-ледниковых равнин юга таежной зоны площадь разновозрастных сосновых лесов, сформированных под воздействием многократно повторявшихся в прошлом низовых пожаров, может быть относительно невелика по сравнению с площадью одновозрастных сосновых древостоев (включая древостои со вторым ярусом ели). В то же время на севере Карелии или в Мурманской области, наоборот, разновозрастные сосновые древостои будут абсолютно преобладать в естественных условиях. Столь же широко варьирует и доля пожарных рефугиумов – от долей процента до десятков процентов. Для каждого из этих основных типов естественной структуры и динамики древостоев характерны свои особенности, свои экологические условия под пологом леса, своя роль в поддержании биологического разнообразия пирогенных лесных ландшафтов в целом. Необходимы свои подходы к ведению лесного хозяйства и лесозаготовок в одновозрастных и разновозрастных древостоях пирогенного происхождения и в пожарных рефугиумах.

Оптимальная для пожарных рефугиумов система рубок должна основываться на выборочных рубках, позволяющих в максимальной степени сохранять лесную среду на протяжении времени жизни многих поколений древесных видов. В основном, для пожарных рефугиумов подходит та же система рубок, что и для лесных ландшафтов, исторически формировавшихся без воздействия частых лесных пожаров. В тех случаях, когда пожарные рефугиумы занимают критически малую долю площади в пределах рассматриваемого ландшафта (до нескольких процентов) или размеры их малы (доли гектара или первые гектары), целесообразно полное исключение этих пожарных рефугиумов из рубок. Подобные пожарные рефугиумы могут быть отнесены или к “ключевым местообитаниям”, или (в рамках современной российской системы лесного хозяйства) к особо защитным участкам.

В разновозрастных древостоях, сформировавшихся под воздействием нескольких последовательно повторявшихся низовых пожаров, также целесообразно ведение выборочных рубок, позволяющих сохранять и поддерживать естественное распределение деревьев по разным поколениям. При этом желательно оставлять отдельные наиболее старые деревья (имеющие те или иные пороки ствола и потому наименее ценные с коммерческой точки зрения) для естественного завершения онтогенеза, усыхания и разложения ствола. Это важно с точки зрения сохранения видов, в той или иной степени связанных со старыми деревьями или мертвой древесиной различных стадий разложения. Это мероприятие широко применяется в скандинавских странах, как при сплошных, так и при выборочных рубках.

В одновозрастных древостоях пирогенного происхождения возможно ведение разных видов рубок. При определении оптимального вида рубок следует помнить, что формирование и развитие лесной экосистемы на участке, где древостой и другие ярусы леса в значительной степени уничтожены (в результате пожара или имитирующей его сплошной рубки), сильно за-

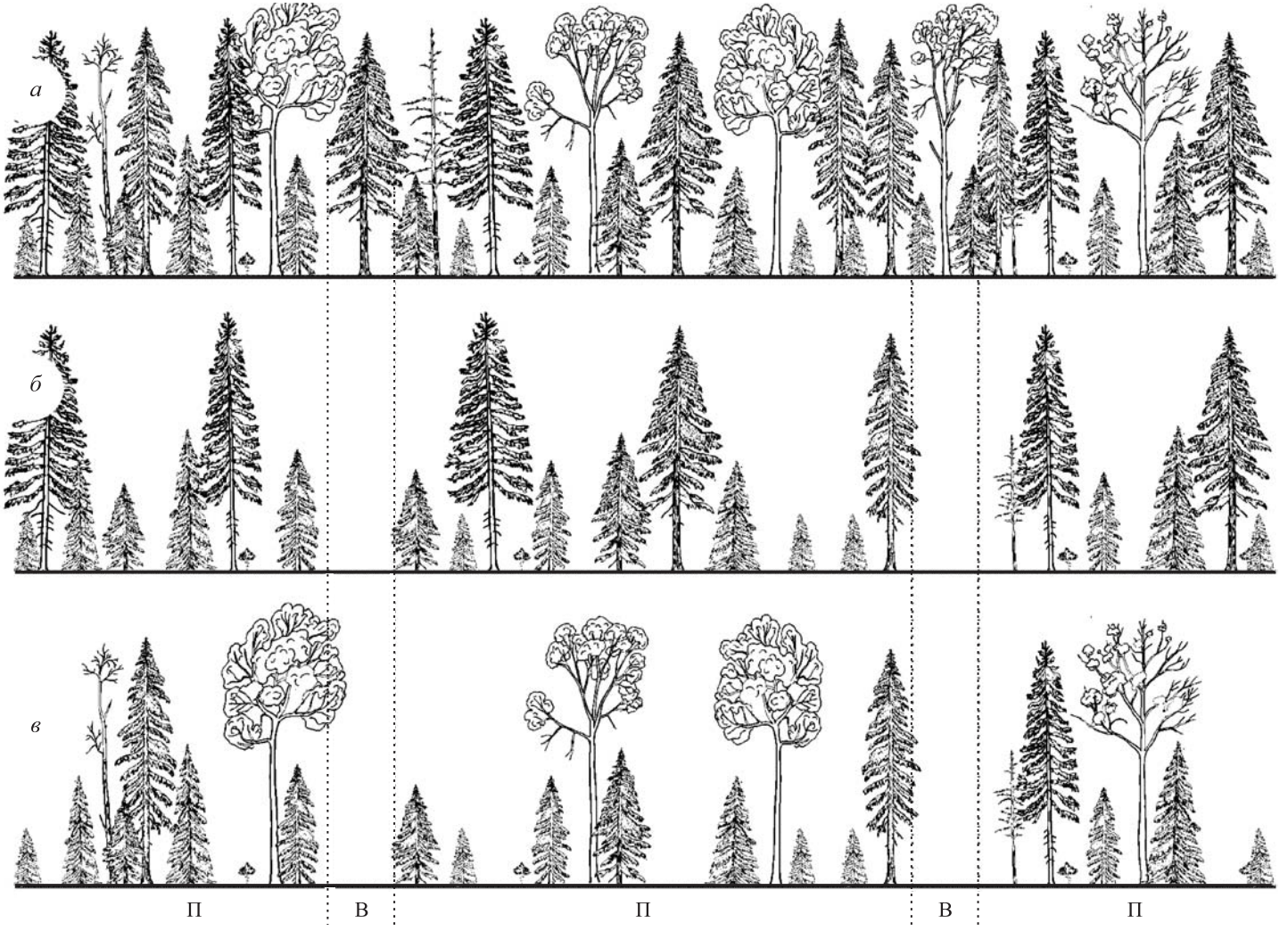
висят от окружающих этот участок территорий. В условиях интенсивного хозяйства, когда образовавшийся (например, при рубке с последующим выжиганием) безлесный участок оказывается пронизанным технологической лесозаготовительной сетью и, возможно, прилегает к другим участкам с антропогенно-нарушенным растительным покровом, его заселение новыми видами и развитие нового леса может идти другим путем, чем заселение гари в условиях "дикого" лесного ландшафта. Например, вероятно заселение этого участка различными заносными видами растений (для которых нередко лесозаготовительная технологическая сеть – обочины дорог, кюветы и т.д. – являются каналами проникновения в естественные лесные ландшафты). Поэтому нельзя однозначно утверждать, что применение в одновозрастных древостоях пирогенного происхождения различных видов сплошных рубок (как вариант – с применением огневой очистки лесосек) в достаточной степени имитирует естественную динамику этих лесов. Пока вопрос о том, насколько и какие сплошные рубки могут имитировать пожарную динамику древостоев, изучен довольно плохо.

Система рубок в условиях лесных ландшафтов, исторически формировавшихся без воздействия частых лесных пожаров

На большей части территории Европейской России лесные пожары, хотя и представляют собой довольно обычное в лесах явление, все же не являются главным механизмом естественной динамики лесных экосистем. В пределах всей этой территории продолжительность времени между двумя пожарами на одном и том же участке обычно существенно превышает время жизни одного поколения древесных видов. Вследствие этого господствующим механизмом смены поколений древесных видов (разумеется, в отсутствие катастрофических для экосистемы воздействий со стороны человека) выступает динамика возрастных парцелл (см. раздел 1.2 и раздел 6.2). При этом в течение жизни многих поколений деревьев сохраняется неоднородность лесной среды, позволяющая сосуществовать видам разных эколого-ценотических групп. Разумеется, длительная история рубок привела к формированию упрощенных по структуре лесов, в которых естественная мозаичность слабо выражена.

В лесных ландшафтах, исторически формировавшихся без воздействия частых лесных пожаров, целесообразно применять системы выборочных и постепенных рубок, ориентированных на максимально возможное сохранение лесной среды. При этом предпочтительны выборочные рубки, поскольку они обеспечивают более полное сохранение лесной среды и не приводят ни на каком этапе к формированию наиболее упрощенных по структуре древостоев. С точки зрения степени сохранения лесной среды и мозаичности древесного полога можно следующим образом ранжировать предусмотренные действующим законодательством виды выборочных и постепенных рубок:

1. *Группово-выборочные рубки*. Обеспечивают постоянство лесной среды в течение всего оборота рубки, в значительной степени имитируют естественную оконную мозаику древостоев, сохраняют полноценную возрастную структуру древостоя благодаря растянутой во времени выборки старых деревьев.


а
б
в
П
В
П
В
П

2. *Равномерно-выборочные рубки*. Обладают практически теми же достоинствами, что и группово-выборочные рубки, за исключением того, что выборка единичных деревьев в значительно меньшей степени имитирует естественную оконную мозаику древостоев (за счет более равномерного распределения образующихся окон в пологе древостоя по размеру).

3. *Котловинные рубки*. Обладают практически теми же достоинствами, что и группово-выборочные рубки, за исключением того, что этот вид рубок ориентируется на вырубку всех спелых и перестойных деревьев в течение максимум двух классов возраста (40 лет для хвойных и широколиственных видов). Это приводит (при буквальном выполнении правил рубок) к некоторому упрощению возрастной структуры древостоя.

4. *Равномерно-постепенные рубки* (или постепенные рубки в узком смысле этого термина). Обеспечивают относительное постоянство лесной среды, но ведут к некоторому упрощению пространственной структуры древостоя (так же, как и равномерно-выборочные рубки) в результате выборки только единичных деревьев, а также к упрощению возрастной структуры древостоя (так же, как и котловинные рубки, по той же самой причине).

5. *Длительно-постепенные рубки*. Обладают теми же достоинствами и недостатками, что и равномерно-постепенные. Кроме того, длительно-постепенные рубки обычно характеризуются большей интенсивностью (большей долей вырубаемого запаса), что приводит к большему изменению условий среды под пологом леса при первом приеме рубки. Кроме того, при длительно-постепенных рубках период между приемами рубки обычно больше, что является достоинством этого вида рубок с точки зрения сохранения биологического разнообразия.

6. *Полосно-постепенные* (в регионах Сибири и Дальнего Востока часто называемые сплошно-чересполосными). Вид рубок, представляющих собой некий удешевленный вариант постепенных рубок, своеобразный компромисс между сторонниками сплошных и выборочных рубок. Из всех видов постепенных и выборочных рубок обеспечивает минимальную степень сохранения лесной среды, и максимальное воздействие на возрастную и пространственную структуру насаждений. Тем не менее, как относительно дешевый и вместе с тем относительно приемлемый с экологической точки зрения, этот вид рубок заслуживает определенного внимания.

Необходимо отметить, что различия между многими из этих видов рубок достаточно условны и существуют в основном на бумаге. Особенно это касается различий между выборочными (равномерно- или группово-выборочными) и постепенными (котловинными, равномерно-постепенными и длительно-постепенными) рубками. Система управления лесами в России меняется настолько часто, что мероприятия, рассчитанные на 20–40 лет (как постепенные рубки в хвойных лесах) крайне редко доводятся до конца. Благодаря этому постепенные рубки фактически превращаются в одноприемные выборочные рубки.

Рис. 10.17. Схема проведения выборочной рубки главного пользования в смешанном елово-осиновом насаждении (*а*) в соответствии с действующими нормативами и практикой проведения (*б*) и в соответствии с рекомендациями настоящей статьи (*в*).

Буквами внизу обозначены: В – волока и П – пасеки.

Современная практика проведения несплошных рубок в бореальных лесах основывается на концепции целевых видов: рубки, как правило, назначаются и часто проводятся таким образом, чтобы после первого же приема добиться максимальной доли в оставшемся древостое хозяйственно наиболее ценных ("целевых") видов деревьев. То есть часто при первых приемах рубки выбираются прежде всего не целевые виды – такие как береза или осина. В результате нередко оставшийся чистый или почти чистый еловый древостой, оставшийся без защищающего их от ветра устойчивого полога лиственных деревьев, в значительной степени вываливается ветром или погибает из-за резкого изменения микроклиматических условий. Такие рубки часто ведут к распаду и гибели остающихся после несплошных рубок насаждений. Кроме того, в большинстве случаев эти рубки оказываются убыточными – заготовка лиственных видов, как правило, себя не оправдывает с экономической точки зрения.

Проведение же этих рубок с обязательным оставлением "на корню" всех деревьев лиственных видов, не мешающих проведению рубки, позволяет сохранить ветрозащитный полог и предотвратить распад разреженного хвойного древостоя (рис. 10.17). Важность оставления лиственных деревьев при выборочной рубке и эффективность этой меры была продемонстрирована еще в начале XX века Кравчинским в Лисинской лесной опытной даче (Хаустов, Леонтьев, 1928).

Учитывая изложенное выше, можно рекомендовать при проведении выборочных и постепенных рубок оставлять максимально возможное количество ветроустойчивых деревьев, в том числе так называемых "нецелевых" пород и (или) пород, имеющих минимальную хозяйственную ценность (см. рис. 10.16). Так, например, в смешанных елово-мелколиственных насаждениях (весьма обычных в бореальных лесах Европейской России) при выборочных рубках или первых приемах постепенной рубки целесообразно оставлять "на корню" все деревья осины и березы, за исключением растущих на волоках и погрузочных площадках или угрожающих безопасности рабочих. Оставление этих деревьев обеспечит максимальную ветроустойчивость остающегося насаждения, а также защиту оставленного тонкомера и подроста ели от весенних солнечных ожогов и поздних заморозков. В дальнейшем после таких рубок произойдет естественное замещение пионерных лиственных пород теневыносливой елью. Хозяйственный ущерб от потери древесины лиственных пород будет в большинстве случаев незначительным (поскольку стоимость древесины этих пород обычно весьма мала и ниже себестоимости их валки и вывозки).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершение этой книги позволяет подвести итог долгому этапу исследований восточноевропейских лесов и понять насущные задачи и дальние перспективы.

Один из наиболее существенных итогов разностороннего изучения восточноевропейских лесов – это осознание антропогенной обусловленности облика биогеоценотического покрова лесного пояса в целом. Постепенно увеличивая глубину ретроспективы, мы поняли, что наиболее значимые преобразования природы этой территории стали существенными уже в конце плейстоцена, когда было завершено уничтожение гигантов-фитофагов мамонтового комплекса. Следствием этого было формирование собственно лесного пояса на месте лесо-лугово-степных ландшафтов, где развитие древесной растительности сдерживалось мощным воздействием фитофагов и суровыми климатическими условиями.

Уничтожение гигантов-фитофагов мамонтовой фауны на границе плейстоцена и голоцена сопоставимо по силе воздействия с антропогенным обезлесиванием Восточной Европы в средние века и с одновременной деградацией почвенного покрова на громадной территории.

Осознание последствий длительной истории природопользования стало возможным в результате тщательного изучения популяционной биологии ключевых видов, в первую очередь видов лесных растений, а затем и животных. Популяционный подход к анализу структуры и динамики лесных сообществ показал взаимообусловленность жизни ключевых видов растений и животных лесного пояса. Именно популяционное мышление, т.е. представление живого покрова как множества взаимодействующих потоков поколений, регулируемых потоками поколений популяций эдификаторов, составляет необходимую основу для реконструкции облика потенциальной растительности или живого покрова в целом любой анализируемой территории.

Синтез биологических, палеонтологических, археологических и исторических знаний, осуществленный в нашей книге, позволил предложить читателям серию реконструкций облика живого покрова в разные времена, начиная с конца плейстоцена и до современности. Несомненно, эти реконструкции нуждаются в дальнейшем уточнении и совершенствовании, поскольку вне наших исследований остались такие важные вопросы как реконструкция потенциального облика абиотической компоненты биогеоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы. В настоящее время нет четкого ответа на вопрос, как тысячелетняя история природопользования отразилась на климате и гидрологическом режиме рассматриваемой территории в целом, и как отразилось на живом покрове этой территории антропогенно

обусловленное планетарное изменение климата. Открытым остается вопрос количественной оценки вклада антропогенных воздействий в глобальное изменение климата, но это далеко выходит за пределы накопленных знаний и требует иного уровня обобщений.

Необходимо отметить, что в настоящее время растительность и животный мир (живой покров в целом) в подавляющем большинстве климатических моделей воспринимаются как пассивные объекты, изменения которых уже вызваны и продолжают вызываться изменениями климата. В то же время очевидно активное воздействие живого покрова на локальный, региональный и глобальный климат. Возможно, что такие последствия, как антропогенно обусловленное формирование пустынного Афро-Азиатского пояса, обезлесивание огромных территорий лесного пояса Евразии и северной Америки, нарушение гидрологического режима и режима циркуляции атмосферных осадков в связи с рубками, распашками и пожарами на огромных территориях, определило в значительной степени "холерический" характер климата позднего голоцена.

Внимательное изучение исторических фактов природопользования на территории Восточной Европы позволяет сделать вывод, что представление о постоянно нарастающем антропогенном прессе упрощено и может быть приложимо только к последним векам. Периодическое ослабление антропогенного пресса на лесной покров Восточной Европы в связи с войнами, эпидемиями и другими катастрофами, а также особенности традиционного природопользования, при котором размеры одномоментно преобразуемых территорий были сопоставимы с дальностью распространения семян растений и дальностью расселения животных, дало возможность сохраниться большей части видов лесного покрова.

Сравнение особенностей реакции доагрикультурных лесной растительности и почв лесного пояса Восточной Европы на одни и те же воздействия в течение среднего и позднего голоцена – выжигание, распашки, рубки, выпас скота и прочие – показало принципиальные различия в реакции разных полос лесной растительности.

Наиболее хорошо сохранилась растительность центральной – неморально-бореальной полосы. Здесь (по имеющимся данным, нуждающимся в уточнении) мы находим сходство в видовом составе и структуре наиболее хорошо сохранившихся лесных сообществ с таковыми в среднем голоцене. Флористическая специфичность квазиклимаксовых лесов этой полосы проявляется в том, что в них относительно равное участие принимают неморальные, бореальные, ольшанниковые (нитрофильные) лесные виды трав и опушечные (высокотравные) виды трав всех этих трех групп. Структурная специфичность этих лесов определяется в первую очередь разнообразием конфигурации окон и значительным разнообразием микроместообитаний (разнообразием подкроновых пространств темнохвойных и широколиственных видов деревьев, разнообразием видового состава валежин и т.д.).

В то же время антропогенные воздействия: рубки, распашки, выжигания и другие – привели к изменению большей части лесов неморально-бореальной полосы. В результате сплошных или выборочных рубок часть хвойно-широколиственных сообществ превращена в теневые широколиственные сообщества; в травяном покрове этих сообществ сильно сократились доли

бореальных лесных и всех опушечных видов трав. Из-за распашек и выжиганий часть хвойно-широколиственных лесов превращена в хвойные леса: сосновые, где преобладают боровые виды трав, и еловые, где господствуют бореальные лесные виды трав. И в том, и в другом случае наиболее уязвимы неморальные лесные виды трав и опушечные виды трав разных эколого-ценотических групп.

В южной – неморальной – полосе общее сокращение лесистости, выпас скота в лесах и рубки разного типа привели в первую очередь к исчезновению темнохвойных видов деревьев (ели и пихты) и сокращению числа бореальных видов трав и кустарничков в связи с исчезновением валежа, необходимого для их возобновления, и с увеличением сухости воздуха из-за обезлесивания и формирования на юге лесного пояса степей и полупустынь.

В северной – бореальной – полосе постоянное выжигание лесов привело к наиболее значимому по сравнению с остальными полосами лесного пояса преобразованию почв (практически полное уничтожение мезофауны, формирование мор-гумуса), заболачиванию и, как следствие, к образованию предельно обедненных по видовому составу лесов с простой структурой. Нам кажется парадоксальным, что именно такие леса стали эталоном для палеоботанических реконструкций и выводов об особенностях генезиса флоры и растительности тайги в плейстоцене и голоцене.

Описание растительности и почв редчайших рефугиумов квазиклимаксовых сообществ в бореальной полосе дает возможность предположить, что и в современных климатических условиях, в отсутствии антропогенных воздействий, облик живого покрова бореальной полосы (северной и средней тайги) был подобен облику неморально-бореальной полосы.

Уничтожение широколиственных видов деревьев в современных бореальных лесах было вызвано, прежде всего, выжиганием, а также развитием традиционных промыслов и в последнее время – повсеместным распространением культур ели. Виды мелколиственных деревьев и сосна стали доминировать на ранних этапах сукцессий и почти полностью отсутствовать на поздних. В связи с этим на огромных пространствах на месте хвойно-широколиственных и хвойно-мелколиственных сообществ возникли чисто хвойные сообщества, которые маркируют современную бореальную полосу и многими исследователями рассматриваются как природные.

Описание отдельных фрагментов слабо нарушенных сообществ лесного пояса позволило выявить основные черты доагрикультурных лесов:

1) полночленность онтогенетических спектров основных эдификаторов,

2) ярко выраженная мозаичность древесного яруса,

3) связь мозаики травяного покрова с основными элементами ветровально-почвенных комплексов.

Сравнение средопреобразующих воздействий ключевых видов (эдификаторов) растений и животных лесного пояса Восточной Европы показало необходимость их совместного обитания для поддержания устойчивого оборота поколений в популяциях растений-эдификаторов. Именно осознание определяющей роли крупных стадных фитофагов в поддержании популяций дуба черешчатого и других светолюбивых видов деревьев этой территории привело к уточнению представлений о лесах как детритных экосистемах.

Представления, изложенные в нашей книге, позволяют понять, что заключение о флористически бедном и структурно однообразном облике восточноевропейской тайги было сделано на основе изучения лесов, принципиально измененных в результате традиционного природопользования.

Физическое уничтожение крупных стадных фитофагов и преобразование структуры и видового состава лесов привели к парадоксальному явлению, когда заповедание лесов, ранее беспрерывно использовавшихся человеком, приводит к стремительному падению видового разнообразия. Вырубки и мелколиственные леса в тайге отличаются значительно большим числом видов животных, обитающих в этих лесах, по сравнению с сомкнутыми темнохвойными лесами.

Подробные исследования жизни видов позволяют частично преодолеть неполноту наших представлений о естественной природе, в этом отношении работа биолога стала подобна работе археолога. Подобно археологам, собирая по крупицам сведения о составе и структуре рефугиумов растительности лесного пояса и об особенностях популяционной биологии уже вымерших животных или существующих в полуискусственных условиях, созданных в заповедниках (зубры), мы восстанавливаем облик потенциальной растительности и животного мира, оперируя представлениями о потенциях и позициях видов.

Надо отметить, что особенность современной природы – несоответствие позиций большинства ключевых видов их потенциям. Господство в растительном покрове лесов видов деревьев рудеральной (пионерной, реактивной) стратегии не только сильно сокращает биологическое разнообразие, но и приводит к существенному снижению общей биомассы, которая могла бы сформироваться в конкретных климатических условиях.

Поскольку в результате длительной истории природопользования в Восточной Европе климаксовые лесные экосистемы замещены квазиклимаксовыми и сукцессионными экосистемами, для организации экосистемного лесопользования и разработки мер по сохранению и восстановлению биологического разнообразия целесообразно различать:

• *потенциальный лесной покров,* существовавший до начала активных антропогенных преобразований (средний голоцен) и сложенный климаксовыми лесными экосистемами;

• *современный лесной покров* – существующее на настоящий момент разнообразие сукцессивных и квазиклимаксовых экосистем в составе лесного покрова;

• *восстановленный лесной покров* – покров, который мог бы сформироваться в настоящее время при условии полного прекращения антропогенных воздействий и был бы представлен квазиклимаксовыми лесными экосистемами;

• *оптимальный лесной покров* – покров, который может быть создан и может постоянно поддерживаться только системами природопользования, ориентированными на сохранение максимально возможного биоразнообразия и высокой продуктивности лесных экосистем. Он должен включать как квазиклимаксовые, так и сукцессивные экосистемы, находящиеся на разных этапах развития. Организация экологически устойчивого лесопользования должна базироваться на имитации механизмов устойчивого существования потенциального лесного покрова.

Создание представлений о региональной потенциальной растительности представляется ключевым этапом в решении практических задач сохранения биологического разнообразия и выяснения механизмов сукцессионных процессов, инициированных разными антропогенными воздействиями.

Современный живой покров Восточной Европы можно представить как огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека. Отдельные элементы этой системы в большинстве соответствуют настоящим или прошлым хозяйственным угодьям.

Ведущими факторами, определяющими направление сукцессий, являются состояние популяций ключевых видов и характер антропогенного преобразования почвенного покрова и экотопа. Скорость сукцессий определяется в первую очередь темпами расселения и скоростью оборота поколений ключевых видов. Скорость оборота поколений деревьев в значительной степени определяется климатом.

Спонтанное восстановление теневых мозаичных многовидовых разновозрастных лесов со всем комплексом видов различных царств, для жизни которых необходимы специфические лесные местообитания, принципиально возможно в заповедниках и национальных парках. Вместе с тем, инвазия деревьев и кустарников в луговые и залежные сообщества при заповедании приводит к сокращению позиций светолюбивых видов, к исчезновению луговых и экотонных экосистем. Введение заповедного режима может привести к сокращению видового разнообразия, если сильно преобразованные сообщества по площади во много раз превышают размер эффективного расселения видов, характерных для флоры восточноевропейских лесов.

Отсутствие в лесном поясе Восточной Европы ключевых видов-фитофагов приводит к необходимости целенаправленного решения задачи сохранения светолюбивых видов путем организации экосистемного природопользования.

Наиболее простой способ поддержания луговых и лугово-степных водораздельных сообществ – сенокошение, более сложный – регулируемый выпас скота. Наиболее трудный, но близкий к природе способ – реинтродукция зубров и других стадных копытных. Однако, в этом случае необходимо учитывать, что наименьшая площадь устойчивого существования элементарной популяции зубров составляет сотни квадратных км. и должна охватывать хотя бы бассейн одной небольшой реки с притоками. Решение задач восстановления локальных популяций ключевых видов крупных стадных копытных, и зубров в частности, потребует пересмотра региональных программ природопользования и ориентации их на восстановление максимально возможного природного биоразнообразия.

Наиболее надежный способ восстановления и поддержания разнообразия пойменных экосистем и природного гидрологического режима ландшафтов – реинтродукция бобров в долины ручьев и малых рек, т.е. восстановление бобровых ландшафтов. Однако в этом случае необходимо введение охранного режима на десятках – сотнях километров долин ручьев и малых рек и, как и при восстановлении крупных стадных копытных, принципиальное изменение региональных систем природопользования.

В связи с небольшой скоростью распространения большинства видов деревьев, кустарников и трав восстановление максимального природного разнообразия растительных сообществ возможно только в результате широкомасштабной реинтродукции природных видов разных жизненных форм в лесные сообщества, находящиеся на разных стадиях сукцессий. Проведение реинтродукции природных видов требует тщательного исследования локальных условий и сбора дополнительного материала по биологии и экологии еще недостаточно исследованных видов растений.

Мы надеемся, что методологические подходы и методы, изложенные в нашей книге, помогут будущим исследователям не только развивать дальше теоретические представления о биогеоценотической организации живого покрова лесных ландшафтов, но и окажутся полезными при разработке региональных программ экосистемного природопользования, в которых задачи сохранения биологического разнообразия и получение продукции будут рассматриваться как взаимодополняющие.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров А.В. Из истории лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 22-32.

Абатуров А.В., Антюхина В.В. Динамика ельников на территории лесопаркового защитного пояса Москвы // Там же. М.: Наука, 2000. С. 86–110.

Абатуров А.М. Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения. М., 1968. 246 с.

Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Орлов А.Я. и др. Типы леса // Коренные темнохвойные леса южной тайги. М.: Наука, 1988. С. 48–130.

Абражко В.И. Конкуренция древостоев и интенсивность транспирации сеянцев дуба черешчатого и ели обыкновенной в биогеоценозах южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 14–32.

Абражко В.И. Влияние древостоев на водный дефицит и содержание воды в листьях и хвое подроста в биогеоценозах южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970. С. 7–18.

Аверин Ю.В., Ганя И.М., Успенский Г.А. Птицы Молдавии. Кишинёв, 1971. 236 с.

Аветов Н.А., Балабко П.Н. Типология и районирование сегментно-гривистой поймы реки Чулым // Биол. науки. 1992, № 9. С. 109–114.

Аветов Н.А., Балабко П.Н. Типология пойм. Развитие взглядов и современное состояние проблемы // Почвоведение. 1994. № 9. С. 22–27.

Аграрная история северо-запада России. Вторая половина 15 – начало 16 века. Л.: Наука, 1971. 402 с.

Аграрная история северо-запада России 17 века. Л.: Наука, 1989. 232 с.

Алейникова М.М., Порфирьев В.С., Утробина Н.М. Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М.: Наука, 1979. 92 с.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с.

Алексеев С.В., Молчанов А.А. Сплошные рубки на Севере. Вологда. 1938. 133 с.

Алексеев Ю.Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М.: Аргус, 1996. 251 с.

Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1936. 232 с.

Альбицкая М.А., Маймур Л.С. Засемененность почвы пойменных лесов среднего Днепра // Изв. вузов. Лесн. журн. 1969. № 1. С. 37–38.

Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р. и др. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: изд-во СГУ, 1997. 296 с.

Аргунова М.В. Экологические эксперименты по восстановлению мозаично-ярусной структуры широколиственных лесов // Восточноевропейские широколиственные леса. Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. С. 290–293.

Ареалы деревьев и кустарников СССР Л.: Наука. Т. 1. 1977, 164 с.; Т. 2. 1980, 140 с.; Т. 3. 1986. 180 с.

Арсенов П.П., Свиридова И.К. Влияние почвенно-гидрологических условий на расселение и производительность древесно-кустарниковой растительности в пойме Дона // Науч. тр. Примор. СХИ. 1968. Т. 5, вып. 1. С. 101–127.

Атлас Калужской области. М.: Гл. упр. геод. и карт., 1971. 124 с.

Атлас Коми АССР. М.: ГУГЛ ГГК СССР, 1964. 112 с.

Бадер О.Н. Проблема смещения ландшафтных зон в голоцене и археология // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М., 1974. С. 225–230

Бадер О.Н., Оборин В.И. На заре истории Прикамья. Пермь, 1958. 244 с.

Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. Брусника // Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М., 1978. С. 167–178.

Балявичене Ю. Синтаксономо-географическая структура растительности Литвы. Вильнюс: Мокслас, 1991. 220 с.

Барабаш Г.И., Трегубов В.В., Стародубцева Е.А. Состав и особенности распределения растительных сообществ долины р. Усмани в пределах Воронежского заповедника // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 23–29.

Баранов Н.И. Условно-сплошные рубки как средство получения потребной древесины. Л., 1957. 30 с.

Белоусова Е.Е. Морфология поймы р. Хопер в среднем течении и некоторые проблемы палеогидрологии //Геоморфология. 1997. № 1. С. 54–58.

Белькевич П.М. О влиянии затопления на состав, рост и возобновление пойменных лесов // Сборник научных работ Донской НИЛОС ВНИИЛМ. Ростов-на-Дону, 1960. Вып. 1. С. 23–46.

Беркович К.М., Голосов В.Н., Панин А.В. и др. Антропогенные изменения эрозионно-аккумулятивных процессов на реках России и сопредельных стран // География и природные ресурсы. 1999. № 2. С. 26–30.

Бибикова Т.В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 3. С. 48–57.

Биоразнообразие Европейского Севера: теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны. Тез. докл. межд. конф. Петрозаводск, 2001. 360 с.

Бискэ Г.С., Григорьев С.В., Малинина Т.И. и др. Онежское озеро. Петрозаводск: Карелия, 1975. 168 с.

Бобров Е.Г. История и систематика рода Picea A. Dietr // Новости систематики высших растений. 1971. Т. 7. С. 5–40.

Бобров А.А., Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И. и др. Циклическая динамика сообществ еловых лесов в связи с одиночными и групповыми вывалами // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой и Е.С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. С. 333–354.

Бобровский М.В. Козельские засеки: (Эколого-исторический очерк). Калуга: Изд-во Н.Бочкаревой, 2002. 92 с.

Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Заповедник Калужские засеки // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольновой. М.: Научный мир, 2000. С. 104–124.

Бобровский Р.В. Растительный покров // Природа Вологодской области. Вологда, 1957. С. 210–299.

Богачев В.К. Зональное положение и ботанико-географическое районирование Ярославского Поволжья // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 12. С. 1725–1749.

Богдановская-Гиенэф И.Д. Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. Вып. 5. С. 265–377.

Бойко А.В., Сидорович Е.А., Лознухо И.В. и др. Эколого-фитоценотические исследования черноольховых лесов Припятского заповедника // Припятский заповедник. Исследования. Минск, 1976. Вып. 1. С. 76–100.

Бородина М.Н. О численности и размещении лося в Северо-западной части Мордовии в связи с необходимостью упорядочения его охраны и промысла // Тр. Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1964. Вып. 2. С. 31–59.

Браславская Т.Ю. Биологическое разнообразие и динамика растительности в пойме малой реки южного Нечерноземья (на примере р. Нерусса, Брянская обл.). Дисс. ... канд. биол. наук. М. 2001а. 245 с.

Браславская Т.Ю. Сравнительный анализ парциальных флор луговых и пойменных лесных местностей полесья // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высш. растений, посвящ. 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М.: МПГУ. 2001б. С. 29–31.

Бронзов А.Я. Типы лугов по р. Мологе // Тр. Гос. лугов. Ин-т им. В.Р. Вильямса. 1927. Вып. 1.

Брылев В.А. Опыт классификации антропогенных изменений природных условий некоторых районов Волго-Ахтубинской поймы // Антропогенные воздействивя на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 3–7.

Булавко А.Г. Влияние осушения болот на элементы водного баланса рек Белорусского Полесья. М.: Гидрометеоиздат, 1961. 150 с.

Булохов А.Д. Елово-широколиственные леса моренно-зандровых равнин юго-западной части Брянско-Жиздринского полесья (в пределах Брянской обл.) // Биол. науки. 1973. № 12. С. 66–70.

Булохов А.Д. Геоботаническое районирование юго-восточной части Брянско-Жиздринского Полесья (в пределах Брянской области) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 115–124.

Булохов А.Д. Основные черты елово-широколиственных лесов юго-западной части Брянско-Жиздринского полесья в пределах Брянской обл. // Исследования состава и изменчивости флоры и растительности. М., 1979. С. 33–50.

Булохов А.Д. О видовом разнообразии ассоциаций хвойных и хвойно-широколиственных лесов // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1986. С. 17–22.

Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 5. Порядок *Cladonia – Vaccinietalia* K.-Lund 1967. // М., 1991а. 37 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1103-В91. М.

Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 6. Порядок *Vaccinio-Piccetalia* Br.-Bl. 1937 em Pass. 1963 М., 1991б. 27 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1104-В91.

Булохов А.Д., Соломещ А.И. Синтаксономия лесной растительности южного Нечерноземья. 2. Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawl. 1928. М., 1991а. 49 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1100-В91.

Булохов А.Д., Соломещ А.И. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 4. Подсоюз *Acerenion campestris* Bulokhov et Solomestch М., 1991б. 34 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1102-В91.

Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Жукова В.М. и др. Основные типы широколиственных лесов и их производных Малинского лесничества Краснопахорского лесхоза // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука, 1971. С. 7–150.

Бяллович Ю.П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 5. С. 734–740.

Вакуров А.Д. Лесные пожары на севере. М.: Наука, 1975. 100 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М.: Прогресс. 1968. Т. I. 342 с., Т. II, 1974. 424 с.

Васенев И.И., Просвирина А.П. Влияние ветровальных нарушений на почвенный покров // Коренные темнохвойные леса южной тайги. М.: Наука, 1988. С. 184–198.

Василевич В.И. Классификация сероольшаников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 731–741.

Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Там же. 1996. Т. 81, № 11. С. 1–13.

Василевич В.И. Заболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Там же. 1997. Т. 82. № 11. С. 19–29.

Василевич В.И. Сероольшатники Европейской России // Там же. 1998. Т. 83, № 8. С. 28–42.

Василевич В.И. Широколиственные леса бассейна реки Вятки // Там же. 2001. Т. 86, № 10. С. 10–21.

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Широколиственные леса северо-запада европейской Росии I. Типы дубовых лесов // Там же. 2001. Т. 86, № 7. С. 81–101.

Васильев Я.Я. Взаимодействие между пихтой и елью в европейской части СССР // Сов. ботаника. 1935. № 2. С. 68–74.

Веретенников А.В. Древесные растения на затопляемых почвах // Лесоведение. 1989. № 6. С. 64–72.

Видина А.А. О диагностических признаках ландшафта и его морфологических частей // Ландшафтный сборник. М.: Изд. МГУ, 1970. С. 160–181.

Видина А.А. Типологическая классификация морфологических частей ландшафтов на равнинах // Там же. М.: Изд. МГУ, 1973. С. 50–109.

Вильямс В.Р. Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения (1927–1938). М.: Сельхозгиз, 1951. 576 с. (Собр. соч.; Т. 6).

Вимба Э.К. Ботанические объекты Латвийской ССР, подлежащие охране // Растительность Латвийской ССР. Рига, 1959. С. 217–245.

Власова И.В. Традиционный опыт природопользования на Русском Севере // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука, 1998. С. 119–138.

Военно-статистическое обозрение Российской Империи. Орловская губерния. СПб., 1852. Т. VI. Ч. 5. 158 с.

Волков А.Д., Белоногова Т.В., Курхинен Ю.П. и др. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2002. 223 с.

Воробьев Д.П. Типы лесов европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 450 с.

Воропанов П.В. Ельники Севера. М.; Л., 1950. 180 с.

Воскресенский С.С. Неоднократная смена врезания заполнением – основная особенность речных долин // История развития речных долин и проблемы мелиорации земель. Европейская часть СССР. М.: Наука, 1975. С. 9–13.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.

Высоцкий Г.Н. О дубравах в европейской части и их областях // Лесной журн. Вып. 1–2. 1913. С. 158–171.

Ганешин С.С. О реликтовом характере лесов некоторых естественно-исторических районов Лужского уезда Ленинградской губернии // Юбилейный сборник, посвящ. И.П. Бородину. Л.: Изд. Рус. Ботан. О-во, 1927. С. 378–401.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: БИН АН СССР, 1989. 63 с.

Георгиевский А.Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 6. С. 52–62.

Гладицин И.Н. Геоморфология СССР. Л.: Учпедгиз, 1939. 341 с.

Говорухин В.С. О происхождении первичных пойменных лугов таежной зоны // Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. о-ва. 1955. Вып. 3. С. 34–42.

Голицын С.В. Флора Воронежского государственного заповедника и история ее развития. 1947. Рукопись (Архив ВГБЗ).

Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1978. 264 с.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 206 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 59)

Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука. 1972. 146 с.

Горшков В.В. Бореальные лесные сообщества: формирование и восстановление стационарного состояния лесных экосистем после внешних нарушений // Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды: биотическая регуляция окружающей среды. Докл. междунар. семинара. Карелия, г. Петрозаводск. 12–16 окт. 1998 г. Гатчина, 1998. С. 138–163.

Горшков Ю.А., Пудовкин А.В., Папченков В.Г. Экология ондатры в долинах рек с зарегулированным стоком. Казань, 1992. С. 149.

Горышина Т.К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., 1975. 127 с.

Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137–330.

Григора И.М. Ольховые лесные болота Украинского Полесья и их типология // Лесоведение. 1976. № 5. С. 12–21.

Громцев А.Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги // Экология. 1993. № 3. С. 22–26.

Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2000. 144 с.

Громцев А.Н. Современное состояние и проблемы сохранения коренных лесов на западе таежной зоны России // Лесоведение. 2002. № 2. С. 3–7.

Громцев А.Н., Колымцев В.А., Шелехов А.М. Ландшафтные особенности и рекреационная оценка экосистем Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. 172 с.

Дегтева С.В. Лиственные леса // Леса Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. С. 185–255.

Дегтева С.В. Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 37 с.

Дегтева С.В., Ипатов В.С. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л.: ЛГУ, 1987. 250 с.

Декатов Н.В. Влияние микрорельефа на возобновление ели // Исследования по лесоводству. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. С. 251–295.

Демидов И.Н., Лукашов А.Д. Рельеф и четвертичные отложения ботанического сада Петрозаводского государственного университета, как основа его современных ландшафтов // Hortus Botanicus, 2001, № 1. С. 25–33.

Денисов А.К. Пойменные дубравы лесной зоны. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. 84 с.

Денисов А.К. Северная граница ареала *Quercus pedinculata* Ehrh. в СССР и ее динамика за агрикультурное время // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 6. С. 815–826.

Денисов А.К. Типология пойменных лесов южной европейской тайги. Учеб. пособие. Горький, 1979. 47 с.

Джуха И.Г., Чалов Р.С. Морфология и динамика русла р. Юг как пример руслоформирующей деятельности малой реки // Геоморфология. 1985. № 1. С. 83–90.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / под ред. О.В. Смирновой. М.: Прометей 1989. Ч. 1. 102 с.

Диденко Е.Г. Отношение к свету видов кустарниковой синузии на разных этапах онтогенеза // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М., 2001. С. 53–54.

Дмитриев А.М. Луга Холмогорского района. СПб.: Изд. Собрания сельских хозяев, 1904. 96 с.

Дмитриев Е.А., Карпачевский Л.О., Уланова Н.Г. и др. Возрастные изменения еловых вывалов в пихтово-ельнике осочково-липняковом Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценотического стационара. Свердловск, 1978. С. 44–47.

Добровольский Г.В. Почвы речных пойм Центра Русской равнины. М.: Изд. МГУ, 1968. 296 с.

Дроздов К.А. Ландшафтные парагенетические комплексы среднерусской лесостепи. Воронеж: ВГУ, 1978. 160 с.

Дроздов К.А., Хмелев К.Ф. Усманский бор // Природа и ландшафты Подворонежья. Воронеж, 1983. С. 77–99.

Дубянский А.А. Геология и подземные воды северной части Воронежской области. Воронеж, 1939. Вып. I–III. 512 с.

Дунин В.Ф. Изучение зимнего питания лося методом тропления // Заповедники Белоруссии. Минск, 1981. Вып. 5. С. 74–79.

Дылис Н.В. Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и ее лесоводственное значение // Ботаника. Минск: Наука и техника, 1960. Вып. 10. 213 с.

Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 56 с. (Комаровские чтения, XXI).

Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 172 с.

Дылис Н.В., Прокуронов И.Б. О структуре коренного типа елового леса южной тайги // Кологривский лес (Экологические исследования). М.: Наука, 1986. С. 6–21.

Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Вып. 4. С. 65–72.

Дыренков С.А. Внешние признаки для определения возраста ели в Восточно-Европейской части средней тайги // Лесоведение. 1970. № 2. С. 98–101.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Дыренков С.А., Чертов О.Г., Шергольд О.Э. и др. Типы еловых лесов на территории урочищ Колчимского Камня (Вишерское Предуралье) // Исследования по лесному хозяйству. Л., 1972. Вып. 14. С. 179–207.

Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. М., 1975. 480 с.

Дюбюк Е. Леса, лесное хозяйство и лесная промышленность Костромской губернии // Тр. Костромского научн. о-ва по изучению местного края. Вып. X (Второй лесной сборник). Кострома. 1918. С. 3–146.

Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1730–1736.

Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. 1991. Т. 8, № 332. С. 20–29.

Евстигнеев О.И. Дифференциация деревьев широколиственных лесов по отношению к свету // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 104–113.

Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса // Лесоведение. 1996. № 6. С. 26–35.

Евстигнеев О.И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского Полесья // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 128–135.

Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника “Брянский лес”) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.

Евстигнеев О.И., Браславская Т.Ю. Эрозионно-аккумулятивная деятельность средней реки и циклические сукцессии пойменной растительности // Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. С. 71–96.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. / Под ред. О.В. Смирновой. Брянск, 1999. 176 с.

Евстигнеев О.И., Почитаева М.В., Желонкин С.Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 80–87.

Егорова Г.Н. Морфолитосистемы и ландшафтная структура: на примере бассейна р. Омолон. Владивосток, 1983. 164 с.

Елагин И.Н. Типы леса нагорной части Теллермановского опытного лесничества и их хозяйственное значение // Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М.: АН СССР, 1963. С. 52–98.

Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936. 100 с.

Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Девятова Э.И. и др. Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 4. С. 13–31.

Ельшин С.В. Пространственная неоднородность экологических условий на вырубках ельников южной тайги // Экологические основы рационального использования и воспроизводства лесов Урала: Информ. материалы. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных, 1986. С. 64–66.

Жебряков В.Н., Никонов М.В. Динамика лесного фонда и восстановления еловых лесов Пермской области // Основные направления совершенствования выращивания хвойных лесов. Пермь, 1982.

Жилкин Б.Д. Лубенское учебно-опытное лесничество Татарской республики. Казань, 1928. 252 с.

Жудова П.П. Растительность поймы р. Клязьмы // Пойменные почвы Русской равнины. М.: Изд-во МГУ, 1962. С. 99–132.

Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З. и др. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.

Зайцева И.В., Кобяков К.Н., Никонов В.В., Смирнов Д.Ю. Коренные старовозрастные леса Мурманской области // Лесоведение. 2002. № 2. С. 14–22.

Заугольнова Л.Б. Малый речной бассейн как ландшафтная единица для мониторинга биоразнообразия растительных сообществ // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 133–139.

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

Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. Анализ ассоциаций мезофильных широколиственных лесов в центре европейской России // Растительность России. 2003. № 4. С. 3–28.

Заугольнова Л.Б., Есипова Е.С. Влияние экологических факторов и фитоценотической обстановки на видовое разнообразие в лесной фитокатене // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 76–87.

Заугольнова Л.Б., Истомина И.И., Тихонова Е.В. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки,

Подольский район Московской области) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2000 а. Т. 105, вып. 4. С. 42–52.

Заугольнова Л.Б., Шутов В.В., Тихонова Е.В. и др. Состав и структура растительности лесной катены в смешанных лесах южной части Костромской области. Кострома, 2000 б. 52 с.

Заугольнова Л.Б., Истомина И.И., Тихонова Е.В. Экологический, ценотический и флористический анализ группы ассоциаций хвойно-широколиственных лесов центра Европейской России // Растительность России. 2001. № 2. С. 38–48.

Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества. Киев: Наук. думка, 1987. 216 с.

Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. Алехина. Курск, 1959. Вып. 5. С. 3–314.

Зубарева Р.С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. ин-та экологии растений и животных. 1967. Вып. 53. С. 13–89.

Зубарева Р.С. Классификация типов смешанных лесов предгорного Предуралья // Там же, 1975. Вып. 93. С. 3–52.

Зубарева Р.С., Теринов Н.И. Сабарский заповедный участок темнохвойно-широколиственных лесов // Памятники природы на Урале. 1967. Вып. 6. С. 77–87.

Зубарева Р.С., Фирсова В.П. К характеристике почв еловых лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Ур. фил. СО АН СССР. 1963. Вып. 36. С. 5–27.

Иванова Г.М. О влиянии температурного и светового режимов лесных биогеоценозов на прорастание семян ели и некоторых видов таежных трав // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 50–67.

Игошина К.Н. Растительность Среднего Урала // Сов. ботаника. 1944. № 6. С. 14–23.

Игошина К.Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой // Тр. биол. НИИ и биол. станции при Перм. гос. ун-те. 1927. Т. 1. Вып. 1. С. 1–115.

Инструкция по проведению лесоустройства в лесном фонде России. М.: ВНИИЦлесресурс, 1995. Ч. 1. 174 с.; Ч. 2. 112 с.

Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Свердловск, 1975. 65 с.

Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Свердловск, 1976. 58 с.

Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Свердловск, 1977. 75 с.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. 315 с.

Исаченко А.Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1965. 327 с.

Исаченко Г.А. Окно в Европу: история и ландшафты. СПб.: Изд-во СПбГу, 1998. 476 с.

Исаченко Г.А., Резников А.И. Динамика ландшафтов северо-восточной тайги в европейской России. СПб., 1996.

Исаченко Т.И. О картографировании серийных и микропоясных рядов в долинах и озерных котловинах // Геоботаническое картографирование. 1967. С. 42–56.

Исаченко Т.И. Сложение растительного покрова и картографирование // Там же. 1969. С. 20–33.

История крестьянства в Европе. Эпоха феодализма. Т. 3. М.: Наука, 1986. 590 с.
История крестьянства в СССР. Т. 1. М.: Наука, 1987. 492 с.
Исупова Г.М., Турков В.Г. Парцеллярная структура первобытных пихтово-ельников липняковых // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Свердловск,1975. С. 24–26.
Казьмин В.Д., Смирнов К.А. Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 26–35.
Кайрюкштис Л.А. Леса Литовской ССР // Леса СССР. Т. 2. М., 1966. С. 93–130.
Калецкий А.А. Растительные корма лосят в летне-осенний период // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. С. 113–135.
Каляев А.И. Смена пород и естественное восстановление леса в условиях заповедности. Приокско-Террасный гос. заповедник, 1969. Рукопись.
Камалова Е.В. Размывы берегов и горизонтальные деформации русел малых и средних рек бассейнов Волги и верхнего Дона // Малые реки Русской равнины, их использование и охрана. М.: Мысль, 1988.
Каримов А.Э. История изучения и освоения земельных ресурсов Московской губернии. Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1994. 29 с.
Карманова И.В. О конкурентном воздействии надземных и подземных частей древостоя на рост подроста // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 68–79.
Карпов В.Г. Экспериментальный анализ механизмов конкуренции между елью и дубом черешчатым в биогеоценозах южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л., 1969. С. 80–105.
Карпов В.Г., Патриевская Г.Ф. Тип лесного биогеоценоза и механизмы регуляции численности видовых популяций в фазе прорастания семян и развития проростков // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970. С. 56–70.
Карпов В.Г., Шапошников Е.С., Пугачевский А.В. Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 317 с.
Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 186–197.
Катрушенко И.В. О влиянии древостоя березы бородавчатой на рост и некоторые физиологические функции подроста ели // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 106–115.
Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.
Киселева Л.Л. Эколого-флористический анализ экотонных сообществ центральной лесостепи. Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1994. 16 с.
Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 222 с.
Классификация почв России. М., 1997. 236 с.
Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 111 с.
Козій, Г.В., Стойко С.М. Материалі до вивчения рослинності Свидовецьких гір // Укр. Ботан. журн. 1958. Т. 15, № 3. С. 47–48.
Козловский В.Б., Павлов В.М. Ход роста основных лесообразующих пород СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 326 с.
Кологривский лес (Экологические исследования) / Под ред. В.Е. Соколова. М.: Наука, 1986. 125 с.
Коломыц Э.Г. Эколого-географические аспекты изучения горной тайги Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 51–84.

Комолова С.А., Мирин Д.М. Особенности восстановительной динамики ельников кисличного и неморального типов // Ботан. журн. 1999. № 12. С. 39–48.

Коренные темнохвойные леса южной тайги. М.: Наука, 1988. 220 с.

Корнаковский Г.А. О возобновлении дубовых насаждений в Теллермановской роще. СПб., 1904. 36 с.

Коронкевич Н.И., Ясинская С.В., Зайцева И.С. Малые реки в системе Волги // Изв. АН СССР. Сер. геог. 1996. № 1. С. 33–42.

Коротков В.Н. Опыты по ускорению демутационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, № 2. С. 131–141.

Коротков В.Н. Природно-исторический заповедник-леспаркхоз "Горки" // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 46–72.

Коротков В.Н., Паленова М.М., Старостенко Д.А. и др. Информационный комплекс для прогнозирования динамики лесного фонда лесничества при разных сценариях лесопользования // Лесохоз. информ. 2002. № 3. С. 15–23.

Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.

Коротков К.О., Морозова О.В. Класс *Querco-Fagetea*. Леса Валдайского лесничества // Классификация растительности СССР с использованием флористических критериев. М., 1986. С.121–133.

Коротков К.О., Морозова О.В. Некоторые лесные сообщества союза *Carpinion betuli* в Подмосковье. М., 1988. 33 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3395-В88.

Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 75–149.

Косенко С.М., Кайгородова Е.Ю. Структура и организация лесных сообществ гнездящихся птиц заповедника "Брянский лес" // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 1. С. 21–25.

Краснопольский С.Н. Золотое дно // Лесоведение и лесоводство. 1928. № 5. С. 12–18.

Крашенинников И.М. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии (опыт анализа ландшафта методами ботанико-географического исследования) // Изв. Геогр. ин-та. 1922. Вып. 3. С. 44–61.

Кулешова Л.В., Коротков В.Н. Пожары в заповедниках Российской Федерации: многолетняя динамика и географические особенности // Антропогенные воздействия на природные комплексы заповедников. Проблемы заповедного дела. Вып. 9. М.: Комиссия РАН по заповедному делу, 1998. С. 4–37.

Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 3–15.

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

Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Морозова О.В. Синтаксономический анализ растительности еловых лесов ЦЛГЗ // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. С. 317–323.

Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 355 с.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.

Курнаев С.Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука, 1980. 312 с.

Курнаев С.Ф. Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. М.: Наука, 1982. 120 с.

Кухальская Н.П. Лесная и луговая растительность поймы р. Мокши в пределах Мордовской АССР // Учен. зап. Мордов. гос. ун-та. Серия ботаники. 1964. № 39. С. 14–25.

Лайвиньш М.Я., Воротников В.П. Дубово-липовые сообщества Приволжья на автоморфных местоположениях // Mežzinātne. 1992–1993. Т. 1–2. № 34–35. С. 1–10.

Ламакин В.В. Динамические фазы речных долин и аллювиальных отложений // Землеведение МОИП. 1948. Т. 2(42). С. 154–168.

Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды. / Ред. М.А. Глазовская. М.: Наука, 1989. 264 с.

Ландшафты Белоруссии. Минск, 1989. 239 с.

Ласточкин А.Н. Геоэкология ландшафта. СПб.: СпбГУ, 1995. 265 с.

Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 360 с.

Леонова Н.А. Состояние популяций вяза в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах // Лесоведение. 1999. № 6. С. 59–64.

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 земли Вологодской. Вологда, 1999. 295 с.

Леса Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.

Леса СССР. Т. 1. М.: Наука, 1966. 458 с.

Леса Удмуртии. Ижевск, 1999. 214 с.

Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2000. 512 с.

Лесовская Л.В. Влияние леса на перемещение русла р. Десны и значение этого влияния для лесокультурных работ в пойме // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1970. Вып. 20. С. 120–125.

Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск, 1973. 262 с.

Лидов В.П. О полевых исследованиях геоморфологического отряда по Приокско-Террасному участку. Приокско-Террасный государственный заповедник, 1946. Рукопись.

Липатова В.В. Растительность пойм // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 346–372.

Лобанова М.В. Отношение некоторых древесных пород к затоплению // Учен. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 118. кн. 5. С. 12–21.

Лукичева А.Н., Сабуров Д.Н. Методы обработки геоботанических описаний для выделения растительных ассоциаций с учетом структуры ландшафта // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 80–104.

Львович М.И. Реки СССР. М.: Мысль, 1971. 351 с.

Любушкина С.Г., Пашканг К.В., Родзевич Н.Н. Типология пойм рек Калужской области на ландшафтно-географической основе // Ландшафтный сборник. М.: Изд. МГУ, 1973. С. 138–158.

Лютцау С.В. Флювиальные процессы и морфолитогенез // Динамическая геоморфология. М.: Изд. МГУ, 1992. С. 137–164.

Мазинг В.В. О теоретических и методических вопросах крупномасштабного картирования растительности // Учен. зап. Тартус. ун-та. 1963. Вып. 136. (Тр. по ботанике, Вып. 6). С. 61–78.

Маккавеев Н.И. Русло реки и эрозия в ее бассейне. М., 1955. 346 с.

Максимов А.А. Структура и динамика биогеоценозов речных долин. Новосибирск, 1974. 260 с.

Малые реки. М.: Мысль, 1981. 221 с. (Вопр. географии; Сб. 118).

Мамаев Б.М. Беспозвоночные как индикаторы стадий естественного разрушения древесины // Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М., 1974. С. 198–212.

Мамай И.И. О влиянии закономерностей морфологического строения ландшафтов на методику полевых ландшафтных исследований // Ландшафтный сборник. М.: Изд. МГУ, 1973. С. 110–116.

Марков М.В., Фирсова М.И. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Учен. зап. Казан. гос. ун-та. 1955. Т. 115, кн. 5. С. 5–94.

Мартыненко В.А. Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999а. С. 105–131.

Мартыненко В.А. Темнохвойные леса // Там же. Картография, 1999б. С. 133–183.

Матвеев В.Е., Сидорчук А.Ю. Русловые процессы в районе освоения Бованенковского газоконденсатного месторождения (п-ов Ямал) // Проблемы эрозионных, русловых и устьевых процессов. Ижевск, 1992. С. 60–61.

Матвеева А.А. Типы леса поймы р. Хопра в пределах Теллермановского лесного массива // Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М.: Изд-во. АН СССР, 1963. С. 99–124.

Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 6. С. 79–88.

Медведи. Бурый медведь. Белый медведь. Гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М., 1993. 519 с.

Меланхолин П.Н. Динамика травяно-кустарничкового яруса хвойных лесов // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 130–147.

Мелехов И.С. Леса севера Европейской части СССР // Леса СССР. Т 1. М.: Наука, 1966. С. 60–69.

Мельчанов В.А., Данилик В.Н. Изменение стокорегулирующей роли лесов Среднего Урала под влиянием вырубок // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий. М., 1973. С. 67–82.

Мертц П.А. Олени Воронежского заповедника в окрестностях лесхоза // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 5. С. 31–44.

Мильков Ф.Н. Ландшафтная сфера Земли. М.: Мысль, 1970. 207 с.

Миркин Б.М. Сукцессии растительности речных пойм // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1405–1418.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 172 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Кашапов Р.Ш., Попова Т.И. Использование деревьев-хроноиндикаторов для статистического анализа скорости почвообразовательного процесса в пойме // Почвоведение. 1970. № 1. С. 121–127.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Моисеев Б.Н., Рубцов М.В. Леса в пойме р. Вычегды, их размещение и динамика // Лесоведение. 1980. № 1. С. 12–19.

Молоткова И.И. Изучение динамики развития и строения дубовых насаждений Воронежского госзаповедника в наиболее распространенных типах лесорастительных условий и процессов смены сосны на дуб // Годовые отчеты научных сотрудников за 1968 г. Том 1. 1968 г. Рукопись (Архив ВБГЗ). С. 122–190.

Молчанов А.А., Губарева В.А. Формирование и рост дуба на вырубках в лесостепи. М.: Наука, 1965. 255 с.

Морозов Г.Ф. Учение о типах насаждений. М., 1930. 410 с.

Морозова О.В. Леса заповедника “Брянский лес” и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск, 1999. 98 с.

Морозова О.В., Коротков В.Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. Науч.-метод. зап. комис. по заповед. делу. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.

Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии Л.: Наука, 1991.184 с.

Мурзаева М.К. Особенности микроклимата на лесосеках различных способов рубок // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. науч. тр. Урал. лес. опыт. станции ВНИИЛМ. 1978. Вып.11.

Мушинская Н.И. Экология семенного размножения клена остролистного и липы мелколистной в Башкирском Предуралье. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Свердловск, 1977. 14 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Наливкин Д.В. Учение о фациях. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1955. Т. 1. 245 с.

Насимович А.А., Семёнов-Тян-Шанский О.И. Питание бурого медведя и оценка его роли как хищника в Лапландском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 4. С. 3–12.

Наставления по рубкам ухода в равнинных лесах европейской части Российской Федерации. Приказ Рослесхоза от 29.12.1993 г. № 347. 8 с.

Национальный парк Паанаярви. Петрозаводск, 1991. 56 с.

Невидомов А.М. Состояние пойменных дубрав Волжского массива // Лесоведение. 1996. № 6. С. 3–15.

Невидомов А.М. Эколого-фитоценотические закономерности распределения ассоциаций тополевых лесов пойм юго-востока Европейской России // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 12. С. 47–57.

Нейштадт М.И. К истории Усманского бора в последнем отрезке голоцена (послеледникового времени) // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж, 1954. Вып. 5. С. 168–173.

Нечаев В.А. Птицы – потребители и распространители плодов и семян древесных растений в Приморском крае // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 2. С. 14–21.

Нешатаев В.Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1362–1373.

Низовцев В.А. Ландшафтно-экологическая характеристика района ГИЗЛ “Горки-Ленинские” // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улисс, 1995. С. 37–43.

Низовцев В.А., Носова Л.М. История, современное состояние ландшафтов Московской области, задачи лесовосстановления и охраны (на примере Малинского лесничества Краснопахорского лесхоза) // Экологические исследования в Москве и Московской области. М.: ИНИОН РАН. 1992. С. 28–47.

Николаевская М.В. Растительность Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж, 1971. Вып. 17. С. 6–132.

Ниценко А.А. О классификации болотных комплексов // Бот. журн. 1960а. Т. 45, № 11.

Ниценко А.А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Биология. 1960б. № 9, вып. 2. С. 5–16.

Ниценко А.А. Краткий курс болотоведения. М.: Высшая школа, 1967. 148 с.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014.

Новиков Г.А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 6–165.

Новиков Г.А. К экологии каменной куницы в лесостепных дубравах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 6. С. 5–16.

Носов С.И., Гуртовая В.Н., Маркин В.А., Федорин Ю.В. Оценка и использование пойменных земель при ведении земельного кадастра // Почвы речных долин и дельт, их рациональное использование и охрана. Тез. докл. Всесоюз. конф. 25–27 дек. 1984 г. М.: Изд-во. МГУ, 1984. С. 9.

Носова Л.М., Французов А.В., Чумаченко С.И. Моделирование структуры фитомассы древостоев лесных экосистем // Проблемы мониторинга и моделирования динамики лесных экосистем. М.: Экос-информ, 1995. С. 244–251.

Обедиентова Г.В. Условия развития речных долин платформенных областей и формирование террас // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1985. № 6. С. 68–74.

Обновленский В.М. О влиянии микрорельефа на возобновление ели // Сов. ботаника. 1935. № 3. С. 90–96.

Овчинников П.Н. Очерк растительности поймы р. Волхова от д. Завижье до с. Пчевжи // Материалы по исследованию р. Волхова и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 305–555.

Орлов А.Я., Абатуров Ю.Д., Письмеров А.В. Последний участок девственных лесов южной тайги на Русской Равнине // Лесоведение. 1980. № 4. С. 38–44.

Орлов А.Я., Ковшов С.П., Осипов В.В. и др. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 230 с.

Основные положения по рубкам главного пользования в лесах Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. 27 с.

Основные положения по рубкам ухода в лесах России. М.: ВНИИЦлесресурс, 1993. 64 с.

Основы лесного законодательства Российской Федерации (утв. ВС РФ 06.03.1993 N 4613-1). Источник публикации: “Российская газета”, N 74, 17. 04. 1993.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольновой. М.: Научный мир, 2000. 185 с.

Очагов Д.М., Потапова Н.А., Исаева-Петрова Л.С. и др. Сводный список особо охраняемых природных территорий Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 2001. 452 с.

Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. Ч. 1. СПб., 1773. 117 с.

Панин А.В., Каревская И.А., Ананьева Э.Г. Особенности пойменного морфолитогенеза в среднем течении р. Протвы // Гидрология и геоморфология речных систем. Иркутск, 1997. С. 78–80.

Панин А.В., Каревская И.А., Маркелов М.В. Эволюция долины ручья Язвицы (бассейн Средней Протвы) во 2-й половине голоцена // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1999. № 2. С. 63–72.

Парфенов В.И. О внутривидовой систематике *Picea abies* (L.) Karst // Новости систематики высших растений. 1971. Т. 8. С. 4–11.

Паутов Ю.А. История освоения и изучения лесов // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2000. С. 21–46.

Пахучий В.В. Коренные леса Республики Коми: состояние и проблемы охраны // Лесоведение. 2002. № 2. С. 8–13.

Петров А.П. Типы леса Теллермановского лесного массива // Тр. ин-та леса АН СССР. 1956. Том. XXXIII. С. 16–58.

Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма: (Типизация и качественная оценка земель). Новосибирск, 1979. 135 с.

Письмеров А.В., Письмерова Р.С., Воробей П.М., Тяк А.В. Лесоводственные особенности древостоев основных групп типов леса // Кологривский лес: (Экологические исследования). М.: Наука, 1986. С. 22–33.

Плетнева-Соколова А.Д. Растительный покров Чувашской АССР // Чувашская АССР. Очерки о природе. Чебоксары, 1952. С. 74–112.

Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН ССР, 1955. 455 с.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М., 1968. 440 с.

Позднеева М.И. Ландшафтная характеристика поймы р. Оки в Касимовском районе Рязанской области и особенности ее хозяйственного использования // Ландшафтоведение. М.: Изд-во. АН СССР, 1963. С. 57–66.

Полозов М.Б. Синтаксономический состав и ресурсно-экологическое состояние лесов южной Удмуртии. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Уфа, 1999. 22 с.

Полозов М.Б., Соломещ А.И. Синтаксономический состав лесной растительности южной Удмуртии. I. Пойменные леса. М., 1999. 34 с. Деп. ВИНИТИ, № 3384-В99.

Полуяхтов К.К., Давидюк Л.К. Пойменные дубравы Затонского лесничества Борского лесхоза Горьковской области // Учен. зап. Горьк. ун-та. Сер. биол. 1973. Вып. 162. С. 49–55.

Полынов Б.Б. Учение о ландшафтах. Избр. тр. М.: Изд-во. АН СССР, 1956. 312 с.

Пономаренко Е.В. Методические подходы к анализу сукцесионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. С. 34–57.

Попадюк Р.В., Прудников Е.А., Морозов А.Ю. и др. Заповедный участок "Сабарский" // Там же. С. 420–468.

Попов И.В. Типы речных пойм и их связи с типами руслового процесса // Тр. гос. гидрол. ин-та. 1968. Вып. 155. С. 39–55.

Попова Т.В. Статистический анализ сукцессии пойменных лесов р. Большой Инзер // Учен. зап. Башк. ун-та. 1971. Вып. 52. С. 143–149.

Попова Т.В. Сукцессии пойменных лесов на островах р. Белой // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 58, вып. 3. С. 119–126.

Порфирьев В.С. К познанию пихтовых ценозов Татарской АССР // Учен. зап. Казан. пед. ин-та. Фак. естествознания. 1947. Вып. 5. С. 17–55.

Порфирьев В.С. Темнохвойно-широколиственные леса северо-востока Татарии // Там же. 1950. Вып. 9. С. 47–117.

Порфирьев В.С. Елово-широколиственные леса Раифы // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. гос. ун-те. 1961. Т. 64. С. 63–145.

Порфирьев В.С. Опыт классификации хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 2. С. 210–222.

Порфирьев В.С. Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1970. 34 с.

Потапова Н.А. Население почвенных беспозвоночных в лесных сообществах Костомукшского заповедника // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда: Сб. науч. тр. М.: ВНИИприроды, 1989. С. 152–157.

Пояркова Л.А. Влажность почв дубовых и осиновых насаждений Воронежского заповедника // Тр. Воронеж. госу. заповед. Вып. 5. Воронеж, 1954. С. 122–130.

Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская. М.: Наука, 1975. 176 с.

Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. 385 с.

Природа Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1957. 241 с.

Проект организации и развития лесного хозяйства Воронежского государственного заповедника по материалам лесоустройства 1965–1966 г. Воронеж, 1966. Т. 1. 667 с.

Проект организации и развития лесного хозяйства Воронежского государственного заповедника. Воронеж, 1981. 321 с.

Проект организации и развития лесного хозяйства Воронежского государственного заповедника. Воронеж, 1991. 210 с.

Пугачев П.Г. Дубняк ландышевый и его место в дубовых лесах среднего течения р. Урал // Материалы по флоре и истории растительности Северного Прикаспия. Алма-Аты, 1964. Зап. Казах. С. 112–122. фил. ВГО; Вып. 2, ч. 1.

Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск: Навука і тэхніка, 1992. 204 с.

Пучков П.В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене. Киев, 1989. Ч. 1. 60 с. Ч. 2. 60 с; (Препр. АН УССР. Ин-т зоологии).

Пьявченко Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.

Пятницкий С.С., Коваленко М.П., Лохматов Н.А. и др. Вегетативный лес. М.: Сельхозиздат, 1963. 448 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 383 с.

Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с.

Радиационные характеристики атмосферы и земной поверхности. Л.: Гидрометеоиздат, 1969. 564 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: ОГИЗ, Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Расиньш А.П. Материалы к фитогеографическому делению Латвийской ССР // Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту, 1964. С. 7–30.

Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.

Растительность Московской области. Пояснительный текст и легенда к карте. М., 1996. 45 с.

Растительный покров Белоруссии. Минск, 1969. 175 с.

Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1, 826 с. Т. 2. 971 с.

Реймерс Н.С., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной природы. М.: Наука, 1982. 205 с.

Ремезов Н.П. Итоги взаимодействия дубового леса с почвой // Тр. Воронеж. гос. заповед. Вып. 13. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1961. С. 9–53.

Ремезов Н.П. Динамика взаимодействия широколиственного леса с почвой // Проблемы почвоведения. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 101–147.

Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М: МГУ, 1959. 284 с.

Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. М.: Лес. пром-сть, 1965. 324 с.

Ремезова Г.Л. Травяной покров в дубовых, осиновых и сосновых лесах Воронежского государственного заповедника по данным описания постоянных пробных площадей // Отчет о научной работе. Воронеж, 1952. 77 с. Рукопись (Архив ВБГЗ).

Ремезова Г.Л. Изменение травяного покрова в дубовом лесу в связи с возрастом древостоя // Тр. ин-та леса АН СССР. М., 1957. Т. 33. С. 166–182.

Ремезова Г.Л. Особенности развития травяного покрова дубравы // Тр. Воронеж. гос. заповед. Вып. 8. Воронеж, 1961. С. 55–79.

Рипа С.И. Популяционно-ценотический анализ горных буковых и смешанных лесов Украинских Карпат. Автореф. дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.00.16 – экология). М.: МПГУ, 1997. 203 с.

Роднянская Э.Е. Типология пойменных ландшафтов на примере р. Оби / Изв. ВГО. 1960. Вып. 1. С. 24–35.

Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды: биотическая регуляция окружающей среды. Докл. междунар. семинара. Карелия, г. Петрозаводск. 12–16 октября 1998 г. / Под ред. В.Г. Горшкова, А.М. Макарьевой, Т.Г. Харькиной. Гатчина, 1998. 472 с.

Рубцов М.В., Салмина Ю.Н. Формирование придаточных корней ив в аллювиальных отложениях Вычегды // Лесоведение. 1982. № 2. С. 3743.

Рубцов М.В., Салмина Ю.Н. Использование погребенных зарослей ивы для определения хронологии пойменных отложений // Лесоведение. 1983. № 5. С. 69–70.

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. науч. тр. М.: ВНИИприроды, 1989. С. 91–102.

Рыбаков Р.Т. Растительный покров Ржевского и Зубцовского районов Западной области: (Геоботанический очерк) // Науч. изв. Зап. обл. науч.-исслед. ин-та. Ботаника. 1935. Вып. 2. С. 104–145.

Рыжков О.В., Рыжкова Г.А. Анализ динамики распространения деревьев и кустарников на залежи Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника по материалам картирования 1970, 1980 и 1999 годов // Ботанические, почвенные и ландшафтные исследованияв заповедниках Центрального Черноземья. Тр. ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Тула, 2000. С. 136–146.

Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. Л.: Наука, 1975. 212 с.

Рысин Л.П. Лесная типология в СССР. М.: Наука, 1982. 216 с.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.

Рысин Л.П., Савельева Л.И., Полунина М.А. Динамика сосновых лесов на территории опытного Серебряноборского лесничества // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 110–129.

Рябова П.И. О лесных насаждениях Среднего Дона и особенностях их травяного покрова // Тр. Ростовского отд. ВБО. 1960. Вып. 1. С. 113–122.

Рязанов П.Н. Пойменные геокомплексы р. Протвы и перспективы их использования (опыт изучения малой реки центра Русской равнины). Автореф. дисс. … канд. геогр. наук. М., 1980. 20 с.

Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

Савельева Л.И. Типы хвойных лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 33–66.

Сагитов С.И. Понятие “цикл развития” И.М. Крашенинникова на примере растительности долин рек аридной полосы // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968. С. 109–112.

Самарский С.Л., Бойко Н.Я. Материалы по питанию лисицы, барсука и каменной куницы в условиях Среднего Днепра // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. Киев, 1969. С. 99–101.

Самбук Ф.В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Ботанич. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 49–145.

Самохина Т.Ю. Структура и спонтанная динамика хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М: МПГУ, 1997. 16 с.

Санников С.Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. № 1. С. 10–20.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Сапегин Л.М. Древесно-кустарниковая растительность поймы нижнего течения Ипути и ее водоохранное значение // Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Тез. докл. I Всесоюз. конф. февраль 1972 г. Уфа, 1972. С. 124–125.

Сарычева Е.П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского Полесья // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 10. С. 65–72.

Семенов В.А., Лихацкий Ю.П. Ретроспективный анализ проблемы “лес – ко-

пытные” // Состояние и перспективы решения проблемы “лес и дикие копытные животные”. Тез. науч.-практ. конф. 15 февраля 1989. Воронеж, 1989. С. 25–28.

Семёнов-Тян-Шанский О.И. Экология боровой дичи // Тр. Лапландского государственного заповедника. Вып. 1. М., 1938. С. 217-305.

Семёнов-Тян-Шанский О.И. Экология тетеревиных птиц // Тр. Центрально-Чернозём. гос. заповед.. М., 1960. С. 86–109.

Сеннов С.И. Динамика еловых древостоев разного происхождения // Лесоведение. 1992. № 1. С. 3–10.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М., 1962. 378 с.

Сидорович Е.А. Типы и ассоциации пойменных лесов р. Днепра в пределах БССР и биологические основы повышения их защитно-водоохранных свойств. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Минск, 1965. 27 с.

Сидорчук Ю.А., Борисова О.К., Ковалюк Н.Н. и др. Палеогидрология нижней Вычегды в позднеледниковье и в голоцене // Вестн. МГУ. Серия 5. География. 1999. № 5. С. 35–41.

Синицын М.Г., Русанов А.В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Геоморфология. 1990. № 1. С. 85–91.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лес. пром-сть, 1983. 193 с.

Скрябин М.П. Влияние колебаний природных условий на лесную растительность Усманского бора // Научно-методические зап. Главного управления по заповедникам. Вып. 8. М., 1949. С. 136–143.

Скрябин М.П. Очерки истории Усманского бора // Тр. Воронеж. гос. заповед. Вып. 8. Воронеж, 1959. С. 3–118.

Смагин В.А. Болотные березняки и евтрофные сосняки Северо-Запада РСФСР // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 365–377.

Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Глухова Е.М. Динамика растительности Приокско-Террасного заповедника на основе анализа данных лесной таксации 1982 и 1999 гг. // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск, 2001. С. 167–168.

Смирнов К.А. Использование лосем (*Alces alces*) кормовых ресурсов в южной тайге при высокой плотности популяции // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 3. С. 436-442.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.

Смирнова О.В. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 48, вып. 2. С. 148–165.

Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 68–79.

Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: Геос, 2001. С. 200–208.

Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 1. С. 98–109.

Смирнова О.В., Чистякова А.А. Сохранить естественные дубравы // Природа. 1988. № 3. С. 40–45.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 2. С. 216–225.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере лесов европейской части СССР). Пущино: ОНТИ НЦБИ АНСССР, 1990. 92 с.

Смолоногов Е.П. Материалы к характеристике микроклиматических условий на концентрированных вырубках. // Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. 1966. Вып. 16. С. 25–39.

Смологонов Е.П. К изучению темнохвойно-кедровых лесов Урала и Зауралья // Тр. ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Свердловск, 1960. Вып. 77. С. 3–12.

Соколов С.Я. Типы лесов восточной части Быковско-Варвинского учебно-опытного леспромхоза // Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехнической Академии. М.-Л., 1931. Вып. 2. С. 115–251.

Соколов С.Я. Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники. 1962. Т. VI. С. 110–123.

Соколова Л.А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела Онежского полуострова // Тр. Ботан. Ин-та АН СССР. Сер. III. Вып. 2. Л., 1935. С. 9–80.

Солнцев Н.А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии. 1949. Сб. 16. С. 61–86.

Соловьев К.П. О некоторых взаимоотношениях сосны и дуба в лесостепных районах европейской части СССР (Воронежский заповедник) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, № 2. С. 71–78.

Соловьева М.П., Хомутова М.С. Опыт геоботанического районирования Калужской области // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 5. С.

Соломещ А.И. Теоретические аспекты развития эколого-флористической классификации растительности (на примере системы высших единиц растительности России). Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1994. 552 с.

Соломещ А.И. Гомологические ряды растительных сообществ: их природа и значение для классификации // Журн. Общ. Биол. 1995. Т. 56, № 4. С. 425–437.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Хазиахметов Р.М., Башшева Э.З. Синтаксономия лесов Южного Урала. V. Хвойно-широколиственные леса. Уфа, 1993. 68 с. Депон. в ВИНИТИ, № 1464-В93.

Солоневич И.А. Пойменные прирусловые дубравы Припятского заповедника // Припятский заповедник. Исследования. Вып. 1. Минск, 1976. С. 55–75.

Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии. Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 2000. 157 с.

Спирин В.А., Широков А.И. Особенности динамики деструкции валежа в ненарушенных южнотаежных фитоценозах // Микология и фитопатология, 2002. Т. 37 (1). С. 22–33.

Спрыгин И.И. Борьба леса со степью в Пензенской губернии. Пенза. Пенз. Губземуправл., 1922. 20 с.

Стародубцева Е.А. Основные тенденции естественной динамики и антропогенной трансформации флоры и лесной растительности Усманского бора // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях / Тр. Воронеж. биосферного гос. заповедника. Воронеж, 1997. С. 14–31.

Стародубцева Е.А. Древесно-кустарниковые экзоты во флоре заповедников (на примере Воронежского заповедника) // Ботанические, почвенные и ландшафтные исследования в заповедниках Центрального Черноземья. Тр. ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Тула, 2000. С. 146–151.

Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В.Г. Гнилевые фауты коренных лесов Русской равнины. М.: ВНИИЛМ, 2001а. 156 с.

Стороженко В.Г. Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон // Лесоведение. 2001б. № 1. С. 49–51.

Строганова М.Н., Таргульян В.О., Гончарук Н.Ю., Васенев И.И. Особенности почвообразования ветровальных комплексов в ельниках южной тайги // Весн. МГУ. Сер. почвоведение. 1985. № 3. С. 23–31.

Строение и история развития долины р. Протвы / Под ред. Г.И. Рычагова и С.И. Антонова. М.: Изд. МГУ, 1996. 129 с.

Стулов С.А. Растительность Клязьминского государственного заповедника // Тр. Клязьминского гос. запов. 1939 (1940). Вып. 1. С. 3–76.

Суворов В.И. Особенности роста ели в посевных культурах на вырубках горной части Урала // Проблемы рубки и восстановления леса. М.: ВНИИЛМ, 1968, с. 36–44.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.

Сукачев В.Н. О соотношении понятий "географический ландшафт" и "биогеоценоз" // Вопросы географии. 1949. Сб. 16. С. 45–60.

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

Терентьев В.И. К характеристике эрозионных процессов на вырубках в горной полосе Среднего Урала // Леса Урала и хозяйство в них. Сб. научных трудов Уральской лесной опытной станции ВНИИЛМ. Вып. 1. 1968. С. 323–331.

Теринов Н.И. Влияние хозяйственной деятельности человека на увеличение пихты в составе темнохвойно-широколиственных лесов Среднего Урала // Лесообразовательные процессы на Урале. Тр. ин-та. экол. раст. и жив. 1970. Вып. 67. С. 124–142.

Тимофеев В.Е. К вопросу об изменчивости территориальных единиц растительности речных долин бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйбыш. пед. ин-та. 1971. Вып. 85. С. 3–30.

Тимофеев Д.И. Биологические и экологические особенности черноольшаников в бореальных лесах // Лесоведение. 1993. № 1. С. 35–41.

Тимофеева Е.К. Питание и лесохозяйственное значение лося на северо-востоке Ленинградской области // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. 136–158.

Титов Ю.В., Нескрябина Е.С. Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме р. Хопер // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 10. С. 1385–1390.

Титов Ю.В., Печенюк Е.В. Динамика травяной растительности поймы р. Хопер. Л., 1990. 139 с.

Тихонов А.С. Смена хвойно-широколиственных насаждений черной ольхой на вырубках в Брянском лесном массиве // Лесоведение. 1997. № 1. С. 3–12.

Травникова Л.С. Влияние поселения липы под пологом сосняка дубнякового на свойства почвы // Тр. Воронеж. гос. заповед. Вып. 8. Воронеж, 1959. С. 264–267.

Трегубов В.В. Промерзание и оттаивание песчаных почв в сосновых, дубовых и осиновых насаждениях Воронежского заповедника // Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж: ВГУ, 1979. С. 122–128.

Трегубов В.В. Некоторые результаты и перспективы исследований на экологическом профиле Воронежского биосферного заповедника // Проблемы охраны почв. М., 1990. С. 52–57.

Трегубов О.В. Почвенно-экологические условия и динамика растительного покрова в поймах рек Воронежского заповедника // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. Материалы Российско-Украинской науч. конф., посвящ. 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, пос. Заповедный, Курская обл., 22–27 мая 1995 г. М., 1995. С. 111–112.

Турков В.Г. Пространственно-временная структура лесообразующих ценопопуляций первобытных пихтово-еловых лесов Среднего Урала как фактор устойчивости их биоценозов // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценотического стационара. Свердловск, 1977. Ч. 2. С. 5–9.

Турков В.Г. Динамика растительного покрова Висимского заповедника в процессе хозяйственного освоения его территории // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1979а. Вып. 128. С. 34–50.

Турков В.Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценотическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979б. С. 121–138.

Турков В.Г. Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификаторов климаксовых пихтово-еловых лесов Среднего Урала // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск: Изд-во УрГУ. 1985. С. 3–10.

Удра И.Ф. Расселение и миграция древесных растений в умеренном поясе Евразии. Науч. докл. … д-ра биол. наук. М., 1990. 39 с.

Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 200 с.

Урусевская И.С. Почвенные катены Нечерноземной зоны РСФСР // Почвоведение. 1990. № 9. С. 12–27.

Утехин В.Д. Научный отчет по теме "Повторное геоботаническое обследование Воронежского заповедника" (для сопоставления с материалами 1936–1937 гг.). М., 1967. 105 с. Рукопись (Архив ВБГЗ).

Утехин В.Д. Изменение растительности Воронежского заповедника за тридцать лет (1936-1966) // Тр. Воронеж. гос. заповед. Вып. 17. Воронеж, 1971. С. 148–166.

Утехин В.Д., Тишков А.А., Кашкарова В.П. и др. Использование методов ординации для изучения сукцессий заповедной растительности // Экологическая ординация в биогеографических исследованиях. М., 1990. С. 151–163.

Ухачева В.Н., Ломова В.И. Динамика заповедной ясеневой дубравы "Лес на Ворскле" // Растительность России. 2001. Т. 2. С. 71–86.

Ушатин И.П. О сохранении естественных сосняков в борах лесостепи // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 113–117.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Моисеев Д.В. Резерват "Вепсский лес". Лесоводственные исследования. СПб.: СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.

Федотов Ю.П. Болота Неруссо-Деснянского полесья (ландшафты, флора и растительность). Брянск, 1999. 105 с.

Федотов Ю.П., Евстигнеев О.И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского физико-географического района // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск. 1997 а, с. 5–36.

Федотов Ю.П., Евстигнеев О.И. Сосудистые растения заповедника "Брянский лес" и Неруссо-Деснянского полесья (аннотированный список видов). Брянск, 1997б, 78 с.

Фирсова В.П. Лесные почвы Свердловской области и их изменение под влиянием лесохозяйственных мероприятий // Тр. ин-та экологии растений и животных. Вып. 63. Свердловск, 1969. С. 41–56.

Фирсова В.П., Ржанникова Г.К. Почвы южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Урала и Зауралья // Там же. Вып. 85. 1972. С. 88–107.

Формозов А.И. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М., 1976. 309 с.

Фурсаев А.Д., Хвалина Н.Я. Характер растительности долины р. Урала от Уральска до Каспия // Уч. зап. Саратовского ун-та. 1946. Т. 16, вып. 1. С. 123–145.

Хабаров А.В. Почвообразование на песках юго-востока Русской равнины. М.: Наука, 1977. 164 с.

Хазиахметов Р.М., Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесов Южного Урала. I. Архангельский р-н БАССР, класс *Querco-Fagetea*. М., 1989. 36 с. Депон, в ВИНИТИ, в № 6240-В89.

Хаустов Л.В., Леонтьев А.А. Современные выборочно постепенные рубки в Лисинском учебно-опытном лесничестве // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского лесного института. Л., 1928. С. 295–314.

Холод С.С. Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки. Морфологический аспект // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1239–1249.

Холодный Н.Г. Как расселяется дуб в естественных условиях? // Среди природы и в лаборатории. М., 1949. Вып. 1. С. 31–49.

Хомякова И.М. К вопросу о динамике напочвенного покрова в типе леса "суборь" /В2/ в условиях Воронежского государственного заповедника (отчет о проделанной работе за 1955 год). Воронеж, 1956. 62 с. Рукопись (Архив ВБГЗ).

Хомякова И.М. К вопросу о динамике напочвенного покрова в "субори" // Тр. Воронеж. гос. заповед. Вып. 7. Воронеж, 1957. С. 127–132.

Хомякова И.М. Напочвенный покров в дубняке и изменение его в зависимости от возраста древостоя в условиях Воронежского гос. заповедника // Отчет о научной работе за 1957 г. Ч. 1. Воронеж, 1958. Рукопись (Архив ВБГЗ). 17 с.

Хомякова И.М. Динамика напочвенного покрова в хвойных и смешанных лесах лесостепной зоны // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968. С. 218–219.

Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVIII столетия по 1914 год. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 213 с.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 212 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР // Тр. Геоморф. ин-та АН СССР. 1931. Вып. 4. С. 7–377.

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

Чалов Р.С. Географические исследования русловых процессов. М.: Изд. МГУ, 1979. 231.с.

Чалов Р.С., Чернов А.В. Морфология и динамика русел малых рек России и их антропогенные изменения // Малые реки России. М.: ИГРАН, МЦГО, 1994. С. 12–48.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 990 с.

Чернов А.В. Геоморфология пойм равнинных рек. М.: Изд. МГУ, 1983. 197 с.

Чернявский Ф.В., Домнич В.И. Данные по экологии лося (*Alces alces* L.) на Северо-востоке Сибири // Экология млекопитающих Северо-востока Сибири. М.: Наука, 1981. С. 97–114.

Чистякова А.А. Большой жизненный цикл и фитоценотическая роль липы сердцевидной (*Tilia cordata Mill.*) в разных частях ареала. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1978а. 22 с.

Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978б. Т. 83, вып. 2. С. 129–137.

Чистякова А.А. Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. № 2. С. 11–17.

Чистякова А.А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биол. науки. 1991. № 8. С. 30–45.

Чистякова А.А. Мозаично-ярусная организация широколиственных ценозов // Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994 а. С. 197–214.

Чистякова А.А. Структурно-динамические аспекты устойчивости популяций лиственных деревьев // Журн. Общ. Биол. 1994 б. Т.55, № 4. С. 564–572.

Чистякова А.А. Формирование дубравного комплекса лесостепи как совокупности видовых популяций // Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. М., 1995. Ч. 1. С. 464–482.

Чистякова А.А. Возрастная мозаичность восточноевропейских широколиственных лесов // Лесоведение. 1996. № 4. С. 29–38

Чистякова А.А., Парпан В.И. Популяционная структура буковых лесов Карпат и возможности ее оптимизации // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 198–212.

Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. Науч. труды. Вып. 248. М.: МГУЛ, 1993. С. 147–180.

Чумаченко С.И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59, № 4. С. 363–376.

Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: модель динамики лесных насаждений FORRUS-S // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр. Вып. 314 (ФЦП "Интеграция"). М.: МГУЛ, 2001. С. 128–146.

Шавнин А.Г. Возрастное строение и ход роста разновозрастных ельников Среднего Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1962. 20 с.

Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. гос. ин-та геологич. наук. 1951. Вып. 135. 276 с.

Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч.1. Неморальные и травяно-болотные ельники. М., 1988. 71 с. Деп в ВИНИТИ № 4083-В88.

Шаталов В.Г. Эрозионно-аккумулятивные процессы на поймах равнинных рек (на примере бассейна Дона) // Геоморфология. 1997. № 1. С. 87–91.

Шенников А.П. Луговедение. Л.: Изд. ЛГУ, 1941. 511 с.

Шенников А.П. О возникновении и смене растительных формаций на речных аллювиях // Тр. Петроградского общ-ва естествоиспытателей. 1914. Т. 44–45. Отд. ботаники. С. 140–158.

Шепелев А.И. О методологии и методике исследования аллювиальных почв //Сибирский экологич. журн. 1995. Т. 2, № 4. С. 338–343.

Шергольд О.Э., Дыренков С.А., Кобак Э.О. Лесоводственные результаты различных рубок, применявшихся в прошлом в Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. Сб. тр. Урал. ЛОС ВНИИЛМ. Вып. 5, 1970, С. 121–123.

Шерстобитова Л.В. Ритмы и их проявление в эволюции пойменных ландшафтов // Экология пойм сибирских рек и Арктики. Тр. 1-го межрегионального совещ. Новосибирск, 1999. С. 22–27.

Шик М.М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы. Дис. … канд. биол. наук. М., 1950. 331 с.

Шилов М.П. О связи растительного покрова с развитием сегментов речных пойм // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 2. С. 223–238.

Шилов М.П. Растительные сообщества и их комплексы в пойме р. Клязьмы Владимирской области // Уч. зап. Владим. пед. ин-та. Серия бот. 1971. Вып. 2. С. 67–131.

Шилов М.П., Клопова А.А. О структуре лесо-луговых комплексов в пойме реки Клязьмы // Биол. науки. 1970. № 10. С. 49–55.

Шингарева-Попова Н.С. Пойменные осокоревые и ветловые леса. Л.: Гослестехиздат, 1935. 72 с.

Широков А.И. Экологические особенности, внутриценотическая структура и динамика пихто-ельников липовых в условиях южной тайги низменного Заволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: ННГУ, 1998. 22 с.

Широков А.И. Популяционные аспекты устойчивости ненарушенных хвойно-широколиственных фитоценозов // Популяция, сообщество, эволюция. Ч. 2. Казань, 2002. С. 228–241.

Широков А.И. Особенности парцеллярной организации малонарушенных пихтово-буквых лесов Тебердинского заповедника. // Сб. тезисов съезда РБО. Новосибирск, 2003. С. 322–223.

Широков А.И., Матвеев Н.М., Патова М.А. и др. К вопросу о пространственно-функциональной организации пихтово-еловых фитоценозов Килемарского лесного заказника Нижегородской области // Наземные и водные экосистемы. Н.Новгород: ННГУ, 1997. С. 14–22.

Широков А.И., Спирин В.А., Шестакова А.А. и др. Стационарное изучение гумификации валежа и динамики эпиксильного покрова в южнотаежных ельниках Нижегородского Заволжья // Лесные стационарные исследования. Тула, 2001. С. 321–325.

Широков А.И., Шестакова А.А., Походяева М.Е. К антропогенной трансформации пихтово-ельников липовых Нижегородского Заволжья // Наземные и водные экосистемы. Н.Новгород: ННГУ, 1999. С. 145–152.

Шраг В.И. Пойменные почвы и их сельскохозяйственное использование. М: АНСССР, 1954. 276 с. раздел 9.1

Шульга В.Д. Анализ новых лесорастительных условий пойм Юго-Востока ЕТС // Бюлл. ВНИИ агролесомелиорации. 1986. Вып. 2(48). С. 4–10.

Шульга В.Д., Семенихина Е.Л. Некоторые особенности агротехники создания лесных культур в зарегулированных поймах юго-востока ЕТС // Там же. 1983. Вып. 1(40). С. 9–14.

Шумаков В.С., Воронкова А.Б., Исаев В.И. и др. Изменение водно-физических свойств почв Урала под влиянием рубок и механизированных заготовок // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий. М.: ВНИИЛМ, 1973. С. 18–34.

Шушпанникова Г.С. Характеристика сообществ ивняков реки Печоры // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 10. С. 37–45.

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

Экосистемы ландшафтов северо-запада северной тайги (структура и динамика) Петрозаводск, 1995. 194 с.

Экспериментальные исследования ландшафтов Припятского заповедника Минск, 1976. 304 с.

Юркевич И.Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. 2-е изд. Минск: Изд-во. АН БССР, 1960. 271 с.

Юркевич И.Д., Адерихо В.С. Типы и ассоциации ясеневых лесов (по исследованиям в БССР). Минск: Наука и техника, 1973. 255 с.

Юрковская Т.К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8–36.

Яковлев Ф.С. Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Волги // Науч. зап. Воронежского лесохоз. ин-та. 1946. Вып. 9. С. 40–56.

Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 180 с.

Ярошенко А.Ю. Европейская тайга на грани тысячелетий. М.: Гринпис России, 1999. 66 с.

Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Агафонова А.А. и др. Леса заповедника Басеги: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего десятилетия. М.: Диалог-МГУ, 1998. 50 с.

Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории европейского Севера России. М. Гринпис, России. 2001. 75 с.

Agnew A.D.Q., Wilson J.B., Sykes M.T. A vegetation switch as the cause of a forest/mire ecotone in New Zealand // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. N 2. P. 273–278.

Ahti T., Hämet-Anti L., Jalas J. Vegetation zones and their section in northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. V. 5. 1968. P. 69–211.

Aksenov D., Karpachevsky M., Lloyd S. et al. The last of the last: The Old-growth Forests of Boreal Europe. Moscow, 1999. 68 p.

Bendix J. Stream power influence on southern Californian riparian vegetation // Journ. of Veget. Sci. 1999. Vol. 10, N 2. P. 243–252.

Björndalen J.E. Urterike granskoger i Grenland, Telemark. // Blyttia. 1980. Bd. 38. N 2. S. 49–66.

Bötkin D.B. Forest Dynamics: an Ecological Model. Oxford; N. Y.: Oxford Univ. Press, 1993. 310 p.

Botkin D.B., Janack J.F., Wallis J.R. Some ecological consequence of a computer model of forest growth // J. Ecol. 1972. Vol. 60. N 5. P. 849–872.

Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio-Piceetea // Prodromus der Pflanzengesellschaften. 1939. N 6. S. 1–123.

Cajander A.K. Ueber Waldtypen // Acta forest. fenn. 1909. V. 1, N 1. S. 1–175.

Cajander A.K. Ueber Waldtypen im allgemeinen // Ibid. 1921. Vol. 20, N 1. S. 1–41.

Chumachenko S.I., Syssouev V.V., Palyonova M.M. et al. Imitation modeling of heterogeneous uneven-aged stands' spatial dynamics taking into account silvicultural treatment // Modeling regeneration success and early growth of forest stands. Proc. IUFRO Conf., Copenhagen, 10–13 June Ed. by J.P. Skovgaard and V.K. Johannsen. Copenhagen, 1996. P. 484–492.

Chumachenko S.I., Syssouev V.V., Palyonova M.M. et al. Simulation of heterogeneous uneven-aged stands dynamics under human-induced disturbance // Disturbance in boreal forest ecosystems: human impacts and natural processes (Ed. by S.G. Conard). Proc. Intern. Boreal For. Res. Ass. 1997 annual meeting; 1997 August 4–7; Duluth, Minnesota, USA, Gen. Tech. Rep. NC-209. St. Paul, MN: U.S. Dep. Agr., For. Ser., North Central Research Station, 2000. P. 104–112.

Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M. et al. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous-broadleaved forests // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 345–361.

Duncan R.P. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand // J. Ecol. 1993. Vol. 81, N 3. P. 403–416.

Golub V.B., Kuzmina E.G. The communities of cl. Querco-Fagetea Br.-Bl.&Vlieger in Vlieger 1937 of the Lower Volga Valley // Feddes Repertorium. 1997. Vol. 108. N 3/4. P. 205–218.

Haapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession // Annales Zool. Fennici. 1965. Vol. 2. P. 153–196.

Haapanen A., Siitonen P. Kulojen esiintyminen Ulvinsalon luonnonpuistossa // Silva Fennica. 1978. Vol. 12, N 3.

Hupp C.R. Upstream variation in bottomland vegetation patterns, northern-western Virginia // Bull. Torrey Bot. Club. 1986. Vol. 113, N 4. P. 421–430.

Hytteborn H., Liu Q., Verwijst, T. Natural disturbance and gap dynamics in a Swedish boreal spruce forest // Coniferous forest ecology from an international perspective. The Hague: SPB Academic Publ. 1991. P. 93–108.

Kalela A. Synspunkter pa förenhetligandet av undersökningarna rörande den boreala regionens skogsvegetation i Norden. Helsinki, 1970. 9 s.

Keddy P.A., Drummond C.G. Ecological properties for the evaluation, management, and restoration of temperate deciduous forest ecosystems // Ecol. Appl. 1996. Vol. 6(3). P. 748–762.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1/2. S. 53–250.

Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaya E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus / Publ. Vilchek. Moscow, 1991. 346 p.

Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // Ann. Zool. Fen. 1994. Vol. 31. P. 35–51.

Kuuluvainen T., Syrjanen K., Kalliola R. Structure of a pristine Picea abies forest in northeastern Europe // J. of Veget. Sci. 1998. Vol. 9, N 4. P. 563–574.

Laiviņš M. Atsevišķu austrumlatvijas botānisko liegumu vegetācija // Jaunākais Mežsaimniecībā. 1989. L. 31. Lp. 3–29. [Растительность Восточнолатвийского специализированного ботанического заказника] (на латыш. яз.)

Langvall O, Örlander G. Effects of pine shelterwoods on microclimate and frost damage to Norway spruce seedlings // Can. J. For. Res. 2001. Vol. 31. P. 155–164.

Leemans R., Prentice F. FORSKA: a General Forest Succession Model. Uppsala: April, 1989. 60 p.

Matuszkiewicz J.M. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 4. Bory swierkowe i jodlowe // Phytocoenosis. 1977. Vol. 9. N 3. P. 149–227.

Matuszkievicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. PWN: Warszawa, 1981. 298 s.

Matuszkiewicz W. Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Polen // Braun-Blanquetia. 1984. Vol. 1. 99 p.

Matuszkiewicz J.M. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Bory miaszane i acidofilne dąbrowy // Fragm. Flor. Geobot. 1988. Vol. 33. P. 107–190.

Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J.M. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski // Phytocoenosis. 1996. Vol. 8 (N. S.). 79 s.

Milne G. Some suggested of classification and mapping particularly for East African soils // Soil Res. 1935. Vol. 4, N 3. P. 183–198.

Niemela T., Renvall P. Luonnon Tutkija. Helsinki, 1994. 24 p.

Oksanen J., Ahti T. Lichen-rich pine forest in Finland // Ann. Bot. Fen. 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.

Pacala S.W., Canham C.D., Silander J.A. et al. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest // Can. J. Forest Res. 1995. Vol. 24. P. 2172–2183.

Popadyuk R.V., Smirnova O.V., Chumachenko S.I. et al. Current state of broadleaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Preprint. Pushchino: PRC RAS, 1995. 74 p.

Shugart H.H. A Theory of Forest Dynamics. The Ecology Implications of Forest Succession Models. Berlin: Springer, 1984. 278 p.

Shugart H.H. System Analysis of the Boreal Forests. B.: Springer, Verlag. 1992. 265 p.

Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8–19.

Smirnova O.V., Popadyouk R.V., Evstigneev O.I. et al. Current state of coniferous-broad-leaves forests in Russia and Ukraine: historical development biodiversity, dynamic. Pushchino: PRC RAS, 1995. 77 p.

Sokołowski A.W. Zbiorowska lésne polnocno-wschodniej Polski // Monogr. Bot. 1980. Vol. 60. P. 1–205.

Söyrinki N., Salmela R., Suvanto J. The forest and mire vegetation of the Oulanka National Park, Northern Finland // Acta Forest. Fenn. 1977. Vol. 154. P. 2–150.

Syrjänen K., Kalliola R., Puolasmaa A. et al. Landscape structure and forest dynamics in subcintinental Russian European tajga // Ann. Zool. Fen. 1994. Vol. 31. P. 19–34.

Traczyk T. Proba podsumowania badan nad ecologicznym z roznikowaniem grądów w Polce // Acta Soc. bot. pol. 1962. Vol. 31, N 4. P. 621–635.

Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // For. ecol. and management. 2000. Vol. 135. P. 155–167.

Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. Ed. R.H. Whittaker. The Hague, 1978. P. 287–399.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список видов сосудистых растений, мхов и лишайников, наиболее часто упоминаемых в тексте

Сосудистые растения

Abies alba	Пихта белая
Abies sibirica	Пихта сибирская
Acer campestre	Клен полевой
Acer platanoides	Клен остролистный
Acer pseudoplatanus	Клен ложноплатановый, Явор
Acer tataricum	Клен татарский
Aconitum lasiostomum	Борец шерстистоусый
Aconitum septentrionale	Борец северный
Actaea erythrocarpa	Воронец красноплодный
Actaea spicata	Воронец колосистый
Adenophora liliifolia	Бубенчик лилиелистный
Adoxa moschatellina	Адокса мускусная
Aegopodium podagraria	Сныть обыкновенная
Agrimonia eupatoria	Репешок обыкновенный
Agrostis stolonifera	Полевица столонообразующая
Agrostis tenuis	Полевица тонкая
Ajuga reptans	Живучка ползучая
Alisma plantago-aquatica	Частуха подорожниковая
Alliaria petilolata	Чесночница черешковая
Allium ursinum	Лук медвежий, Черемша
Alnus glutinosa	Ольха черная
Alnus incana	Ольха серая
Alopecurus aequalis	Лисохвост равный
Amygdalus nana	Миндаль низкий
Andomeda polyfolia	Подбел многолистный
Anemone sylvestris	Ветреница лесная
Anemonoides nemorosa	Ветреница дубравная
Anemonoides ranunculoides	Ветреница лютичная
Angelica archangelica	Дудник лекарственный, Дягиль
Angelica sylvestris	Дудник лесной
Antennaria dioica	Кошачья лапка двудомная
Anthericum ramosum	Венечник ветвистый
Anthoxanthum odoratum	Душистый колосок обыкновенный
Anthriscus sylvestris	Купырь лесной
Arctostaphylos uva-ursi	Толокнянка обыкновенная
Aristolochia clematitis	Кирказон обыкновенный
Artemisia vulgaris	Полынь обыкновенная
Asarum europaeum	Копытень европейский
Asparagus officinalis	Спаржа лекарственная
Athyrium distentifolium	Кочедыжник альпийский
Athyrium filix-femina	Кочедыжник женский
Atragene sibirica	Княжик сибирский
Avenella flexuosa	Луговик извилистый

Betula humilis	Береза приземистая
Betula nana	Береза карликовая
Betula pendula	Береза бородавчатая
Betula pubescens	Береза пушистая
Betula tortuosa	Береза извилистая
Bistorta major	Горец змеиный
Botrychium virginianum	Гроздовник виргинский
Brachypodium pinnatum	Коротконожка перистая
Brachypodium sylvaticum	Коротконожка лесная
Bromopsis benekenii	Кострец Бенекена
Bromopsis inermis	Кострец безостый
Bupleurum aureum	Володушка золотистая
Cacalia hastata	Какалия копьевидная
Calamagrostis arundinacea	Вейник лесной
Calamagrostis canescens –	Вейник седеющий
Calamagrostis epigeios	Вейник наземный
Calamagrostis langsdorfii	Вейник Лангсдорфа
Calamagrostis lapponica –	Вейник лапландский
Calamagrostis phragmitoides –	Вейник тростниковидный
Calla palustris	Белокрыльник болотный
Calluna vulgaris	Вереск обыкновенный
Caltha palustris	Калужница болотная
Calystegia sepium	Повой заборный
Campanula latifolia	Колокольчик широколистный
Campanula persicifolia	Колокольчик персиколистный
Campanula rapunculoides	Колокольчик рапунцелевидный
Campanula trachelium	Колокольчик крапиволистный
Cardamine amara	Сердечник горький
Cardamine impatiens	Сердечник недотрога
Cardamine macrophylla	Сердечник крупнолистный
Cardamine pratensis	Сердечник луговой
Carex chordorrhiza	Осока плетевидная
Carex cinerea	Осока сероватая
Carex digitata	Осока пальчатая
Carex dioica	Осока двудомная
Carex echinata	Осока ежисто-колючая
Carex ericetorum	Осока верещатниковая
Carex globularis	Осока шаровидная
Carex lasiocarpa	Осока волосистоплодная
Carex limosa	Осока топяная
Carex loliacea	Осока плевельная
Carex muricata	Осока колючковатая
Carex nigra	Осока черная
Carex pallescens	Осока бледноватая
Carex pilosa	Осока волосистая
Carex praecox	Осока ранняя
Carex rhizina	Осока корневищная
Carex rostrata	Осока вздутая

Carex sylvatica	Осока лесная
Carex vaginata	Осока влагалищная
Carex vesicaria	Осока пузырчатая
Carpinus betulus	Граб обыкновенный
Cerasus fruticosa	Вишня степная
Cervaria rivinii	Олений горичник обыкновенный
Chaerophyllum aromaticum	Бутень ароматный
Chamaecytisus ruthenicus	Ракитник русский
Chamaedaphne calyculata	Болотный мирт обыкновенный
Chamaenerion angustifolium	Иван-чай узколистный
Chamaepericlymenum suecicum	Дёрен шведский
Chelidonium majus	Чистотел большой
Chimaphila umbellata	Зимолюбка зонтичная
Chrysosplenium alternifolium	Селезеночник очереднолистный
Cicerbita alpina	Цицербита альпийская
Cicerbita uralensis	Цицербита уральская
Cicuta virosa	Вех ядовитый
Cinna latifolia	Цинна широколистная
Circaea alpina	Двулепестник альпийский
Circaea lutetiana	Двулепестник парижский
Cirsium heterophyllum	Бодяк разнолистный
Cirsium oleraceum	Бодяк огородный
Cirsium palustre	Бодяк болотный
Coeloglossum viride	Пололепестник зеленый
Comarum palustre	Сабельник болотный
Conioselinum tataricum	Гирчовник татарский
Convallaria majalis	Ландыш майский
Corallorhiza trifida	Ладьян трехнадрезный
Cortusa matthioli	Кортуза Маттиоли
Corydalis cava	Хохлатка полая
Corydalis intermedia	Хохлатка промежуточная
Corydalis marschalliana	Хохлатка Маршалла
Corydalis solida	Хохлатка плотная
Corylus avellana	Лещина обыкновенная
Crataegus ambiguus	Боярышник сомнительный
Crataegus rhipidophylla	Боярышник обыкновенный
Crataegus sanguinea	Боярышник кроваво-красный
Crepis paludosa	Скерда болотная
Crepis sibirica	Скерда сибирская
Cypripedium calceolus	Башмачок настоящий
Cystopteris fragilis	Пузырник ломкий
Dactylorhiza fuchsii	Пальчатокоренник Фукса
Dactylorhiza maculata	Пальчатокоренник пятнистый
Daphne mezereum	Волчеягодник обыкновенный
Delphinium elatum	Живокость высокая
Dentaria bulbifera	Зубянка луковичная
Dentaria glandulosa	Зубянка железистая
Dentaria quinquefolia	Зубянка пятилисточковая

Deschampsia cespitosa	Щучка дернистая
Digitalis grandiflora	Наперстянка крупноцветковая
Diphasiastrum complanatum	Плаун сплюснутый
Diplazium sibiricum	Орлячок сибирский
Drosera rotundifolia	Росянка круглолистная
Dryopteris carthusiana	Щитовник игольчатый
Dryopteris cristata	Щитовник гребенчатый
Dryopteris expansa	Щитовник распростертый
Dushekia fruticosa	Ольха кустарниковая
Empetrum hermaphroditum	Водяника обоеполая
Empetrum nigrum	Водяника черная
Epilobium montanum	Кипрей горный
Epilobium palustre	Кипрей болотный
Epipactis helleborine	Дремлик обыкновенный
Equisetum arvense	Хвощ полевой
Equisetum fluviatile	Хвощ приречный
Equisetum hyemale	Хвощ зимующий
Equisetum palustre	Хвощ болотный
Equisetum sylvatica	Хвощ лесной
Eriophorum polystachion	Пушица многоколосковая
Eriophorum vaginatum	Пушица влагалищная
Euonymus europaea	Бересклет европейский
Euonymus verrucosa	Бересклет бородавчатый
Eupathorium cannabinum	Посконник коноплевый
Euphorbia palustris	Молочай болотный
Fagus sylvatica	Бук лесной
Festuca altissima	Овсяница высочайшая
Festuca gigantea	Овсяница гигантская
Festuca ovina	Овсяница овечья
Festuca rubra	Овсяница красная
Ficaria verna	Чистяк весенний
Filipendula ulmaria	Таволга вязолистная
Filipendula vulgaris	Таволга обыкновенная, шестилепестная
Fragaria moschata	Земляника мускусная
Fragaria vesca	Земляника лесная
Frangula alnus	Крушина ломкая
Fraxinus excelsior	Ясень обыкновенный
Gagea lutea	Гусиный лук желтый
Galeobdolon luteum	Зеленчук желтый
Galium boreale	Подмаренник северный
Galium odoratum	Подмаренник душистый
Galium palustre	Подмаренник болотный
Galium rubioides	Подмаренник мареновидный
Galium triflorum	Подмаренник трехцветковый
Galium uliginosum	Подмаренник топяной
Galium verum	Подмаренник настоящий
Genista germanica	Дрок германский

Genista tinctoria	Дрок красильный
Geranium palustre	Герань болотная
Geranium pratense	Герань луговая
Geranium robertianum	Герань Роберта
Geranium sanguineum	Герань кроваво-красная
Geranium sylvaticum	Герань лесная
Geranium albiflorum	Герань белоцветковая
Geum rivale	Гравилат речной
Geum urbanum	Гравилат городской
Gladiolus imbricatus	Шпажник черепитчатый
Glechoma hederacea	Будра плющевидная
Goodyera repens	Гудьера ползучая
Grossularia reclinata	Крыжовник обыкновенный
Gymnocarpium dryopteris	Голокучник Линнея
Gymnocarpium robertianum	Голокучник Робертов
Helictotrichon pubescens	Овсец опушенный
Hepatica nobilis	Печеночница благородная
Heracleum sibiricum	Борщевик сибирский
Hieracium pilosella	Ястребинка волосистая
Humulus lupulus	Хмель обыкновенный
Huperzia selago	Баранец обыкновенный
Hylotelephium maximum	Очиток большой, Заячья капуста
Hylotelephium triphyllum	Очиток пурпурный
Hypericum hirsutum	Зверобой волосистый
Hypericum maculatum	Зверобой пятнистый
Hypericum perforatum	Зверобой продырявленный
Hypopitys monotropa	Подъельник обыкновенный
Impatiens noli-tangere	Недотрога обыкновенная
Impatiens parviflora	Недотрога мелкоцветковая
Iris aphylla	Ирис безлистный
Iris pseudacorus	Ирис аировидный, Ирис водяной
Juncus bufonius	Ситник жабий
Juncus conglomerates	Ситник скученный
Juncus effusus	Ситник развесистый
Juncus filiformis	Ситник нитевидный
Juniperus communis	Можжевельник обыкновенный
Kadenia dubia	Кадения сомнительная
Knautia arvensis	Короставник полевой
Knautia tatarica	Короставник татарский
Lactuca sibirica	Латук сибирский
Lactuca tatarica	Латук татарский
Lamium album	Яснотка белая, Глухая крапива
Lamium maculatum	Яснотка пятнистая
Larix sibirica	Лиственница сибирская
Lathraea squamaria	Петров крест чешуйчатый
Lathyrus sylvestris	Чина лесная
Lathyrus vernus	Чина весенняя, Сочевичник
Ledum palustre	Багульник болотный

Ligularia sibirica	Бузульник сибирский
Linnaea borealis	Линнея северная
Listera cordata	Тайник сердцевидный
Listera ovata	Тайник яйцевидный
Lonicera altaica	Жимолость алтайская
Lonicera pallasii	Жимолость Палласа
Lonicera tatarica	Жимолость татарская
Lonicera xylosteum	Жимолость лесная
Lunaria rediviva	Лунник оживающий
Luzula luzuloides	Ожика беловатая
Luzula pallescens	Ожика бледноватая
Luzula pilosa	Ожика волосистая
Lycopodium annotinum	Плаун годичный
Lycopodium clavatum	Плаун булавовидный
Lycopus europaeus	Зюзник европейский
Lysimachia nummularia	Вербейник монетчатый
Lysimachia vulgaris	Вербейник обыкновенный
Lythrum salicaria	Дербенник иволистный
Maianthemum bifolia	Майник двулистный
Malachium aquaticum	Мягковолосник водный
Malus praecox	Яблоня ранняя
Malus sylvestris	Яблоня лесная
Matteuccia struthiopteris	Страусник обыкновенный
Melampyrum nemorosum	Марьянник дубравный
Melampyrum pratense	Марьянник луговой
Melampyrum sylvaticum	Марьянник лесной
Melica nutans	Перловник поникший
Mercurialis perennis	Пролесник многолетний
Milium effusum	Бор развесистый
Moehringia lateriflora	Мерингия бокоцветковая
Moehringia trinervia	Мерингия трехжилковая
Molinia coerulea	Молиния голубая
Moneses uniflora	Одноцветка крупноцветковая
Mycelis muralis	Мицелис стенной
Myosotis sylvatica	Незабудка лесная
Naumburgia thyrsiflora	Кизляк кистецветный
Neottia nidus-avis	Гнездовка настоящая
Omalotheca norvegica	Сушеница норвежская
Omalotheca sylvatica	Сушеница лесная
Orthilia secunda	Ортилия однобокая
Oxalis acetosella	Кислица обыкновенная
Oxycoccus microcarpus	Клюква мелкоплодная
Oxycoccus palustirs	Клюква болотная
Padus avium	Черемуха обыкновенная
Paeonia anomala	Пеон уклоняющийся
Paris quadrifolia	Вороний глаз четырехлистный
Petasites albus	Белокопытник белый
Petasites spurius	Белокопытник ложный

Peucedanum oreoselinum	Горичник горный
Phalaroides arundinacea	Двукисточник тростниковидный
Phegopteris connectilis	Щитовник буковый
Picea abies	Ель европейская
Picea obovata	Ель сибирская
Picea × fennica	Ель финская
Pinus sibirica	Сосна сибирская, Сибирский кедр
Pinus sylvestirs	Сосна обыкновенная
Platanthera bifolia	Любка двулистная
Platanthera chlorantha	Любка зеленоцветковая
Pleurospermum uralense	Ребропложник уральский, Курай
Poa angustifolia	Мятлик узколистный
Poa nemoralis	Мятлик дубравный
Poa palustris	Мятлик болотный
Poa pratensis	Мятлик луговой
Poa trivialis	Мятлик обыкновенный
Polemonium coeruleum	Синюха голубая
Polygonatum multiflorum	Купена многоцветковая
Polygonatum odoratum	Купена душистая
Polypodium vulgare	Многоножка обыкновенная
Populus nigra	Тополь черный, Осокорь
Populus tremula	Тополь дрожащий, Осина
Primula macrocalyx	Первоцвет крупночашечный
Primula veris	Первоцвет весенний
Prunus spinosa	Терн обыкновенный
Ptarmica cartilaginea	Тысячелистник хрящеватый
Pteridium aquilinum	Орляк обыкновенный
Pulmonaria dacica	Медуница датская
Pulmonaria obscura	Медуница неясная
Pulsatilla patens	Прострел раскрытый, Сон-трава
Pulsatilla pratensis	Прострел луговой
Pyrethrum corymbosum	Пиретрум щитковый
Pyrola chlorantha	Грушанка зеленоцветковая
Pyrola media	Грушанка средняя
Pyrola minor	Грушанка малая
Pyrola rotundifolia	Грушанка круглолистная
Pyrus pyraster	Груша лесная
Quercus robur	Дуб черешчатый
Ranunculus acris	Лютик едкий
Ranunculus auricomus	Лютик золотистый
Ranunculus borealis	Лютик северный
Ranunculus cassubicus	Лютик кашубский
Ranunculus monophyllus	Лютик однолистный
Ranunculus repens	Лютик ползучий
Rhamnus cathartica	Жёстер слабительный
Rhizomatopteris montana	Пузырник горный
Ribes nigrum	Смородина черная
Ribes rubrum	Смородина красная

Ribes spicatum	Смородина кистистая
Rosa acicularis	Шиповник иглистый
Rosa canina	Шиповник собачий
Rosa cinnamomea	Шиповник коричный
Rosa villosa	Шиповник волосистый
Rubus arcticus	Княженика, Поленика
Rubus caesius	Ежевика сизая
Rubus chamaemorus	Морошка
Rubus humulifolius	Малина хмелелистная
Rubus idaeus	Малина
Rubus nessensis	Куманика
Rubus saxatilis	Костяника
Salix acutifolia	Ива остролистная, верба
Salix alba	Ива белая, ветла
Salix arbuscula	Ива деревцевидная
Salix aurita	Ива ушастая
Salix caprea	Ива козья
Salix cinerea	Ива пепельная
Salix dasyclados	Ива шерстистопобеговая
Salix fragilis	Ива ломкая, ракита
Salix lapponum	Ива лапландская
Salix myrtilloides	Ива черничная
Salix pentandra	Ива пятитычинковая
Salix phylicifolia	Ива филиколистная
Salix pyrolifolia	Ива грушанколистная
Salix rossica	Ива русская
Salix triandra	Ива трехтычинковая
Salix viminalis	Ива корзиночная
Salix vinogradovii	Ива Виноградова
Sambucus nigra	Бузина черная
Sambucus racemosa	Бузина кистистая, Бузина красная
Sanguisorba officinalis	Кровохлебка лекарственная
Saussurea alpina	Горькуша альпийская
Scilla sibirica	Пролеска сибирская
Scirpus sylvaticus	Камыш лесной
Scorzonera purpurea	Козелец пурпурный
Scrophularia nodosa	Норичник шишковатый
Scutellaria galericulata	Шлемник обыкновенный
Selaginella selaginoides	Плаунок плаунковидный
Senecio nemorensis	Крестовник дубравный
Serratula inermis	Серпуха безостая
Solanum dulcamara	Паслен сладко-горький
Solidago virgaurea	Золотарник обыкновенный
Sorbus aucuparia	Рябина обыкновенная
Spiraea crenata	Спирея городчатая
Spiraea media	Спирея средняя
Stachys palustris	Чистец болотный
Stachys sylvatica	Чистец лесной

Stellaria bungeana	Звездчатка Бунге
Stellaria graminea	Звездчатка злаковая
Stellaria holostea	Звездчатка жестколистная
Stellaria nemorum	Звездчатка дубравная
Swida alba	Свидина белая, Дёрен белый
Swida sanguinea	Свидина кровавокрасная
Symphytum officinale	Окопник лекарственный
Tanacetum vulgare	Пижма обыкновенная
Thalictrum aquilegifolium	Василисник водосборолистный
Thalictrum lucidum	Василисник светлый
Thalictrum minus	Василисник малый
Thalictrum simplex	Василисник простой
Thelypteris palustris	Телиптерис болотный
Thyselium palustre	Тиселиум болотный
Tilia cordata	Липа сердцелистная
Trientalis europaea	Седмичник европейский
Trollius europaeus	Купальница европейская
Trommsdorfia maculata	Пазник крапчатый
Tussilago farfara	Мать-и-мачеха обыкновенная
Ulmus glabra	Вяз голый, вяз шершавый
Ulmus laevis	Вяз гладкий
Urtica dioica	Крапива двудомная
Vaccinium myrtillus	Черника
Vaccinium uliginosum	Голубика
Vaccinium vitis-idaea	Брусника
Valeriana officinalis	Валериана лекарственная
Valeriana wolgensis	Валериана волжская
Veratrum lobelianum	Чемерица Лобеля
Veratrum nigrum	Чемерица черная
Veronica chamaedrys	Вероника дубравная
Veronica incana	Вероника седая
Veronica longifolia	Вероника длиннолистная
Veronica officinalis	Вероника лекарственная
Veronica spicata	Вероника колосистая
Veronica teucrium	Вероника широколистная
Viburnum opulus	Калина обыкновенная
Vicia sylvatica	Горошек лесной
Vincetoxicum officinale	Ластовень лекарственный
Viola canina	Фиалка собачья
Viola elatior	Фиалка высокая
Viola epipsila	Фиалка лысая
Viola hirta	Фиалка опушенная
Viola mirabilis	Фиалка удивительная
Viola odorata	Фиалка душистая
Viola palustris	Фиалка болотная
Viola reichenbachiana	Фиалка Рейхенбаха
Viola riviniana	Фиалка Ривиниуса
Viola rupestris	Фиалка скальная
Viola selkirkii	Фиалка Селькирка

Зеленые и сфагновые мхи

Abietinella abietinum
Arctoa fulvella
Atrichum undulatum
Aulacomnium palustre
Brachythecium curtum
Brachythecium oedipodium
Brachythecium populeum
Brachythecium reflexum
Brachythecium rivulare
Brachythecium rutabulum
Brachythecium salebrosum
Brachythecium starkei
Bryum caespiticium
Bryum pseudotriquetrum
Calliergon cordifolium
Calliergon giganteum
Calliergonella cuspidata
Campylium stellatum
Cirriphyllum piliferum
Cirriphyllum piliferum
Climacium dendroides
Dicranella heteromalla
Dicranodontium denudatum
Dicranum bergeri
Dicranum bonjeanii
Dicranum congestum
Dicranum fuscescens
Dicranum majus
Dicranum polysetum
Dicranum robustum
Dicranum scoparium
Dicranum spadiceum
Dicranum spurium
Dicranum viride
Drepanocladus aduncus
Eurhynchium angustirete
Eurhynchium hians
Eurhynchium pulchellum
Fissidens adianthoides
Fissidens bryoides
Fissidens viridulus
Funaria hygrometrica
Grimmia affinis
Hedwigia ciliata
Hylocomiastrum pyrenaicum
Hylocomiastrum umbratum
Hylocomium proliferum
Hylocomium splendens
Hypnum pallescens
Isothecium alopecuroides
Mnium rugicum
Paraleucobryum longifolium
Plagiomnium affine
Plagiomnium cuspidatum
Plagiomnium elatum
Plagiomnium ellipticum
Plagiomnium medium
Plagiomnium rigicum
Plagiomnium undulatum
Plagiothecium cavifolium
Plagiothecium denticulatum
Plagiothecium laetum
Plagiothecium piliferum
Pleurozium schreberi
Pogonatum aloides
Pohlia cruda
Pohlia nutans
Polytrichum commune
Polytrichum formosum
Polytrichum juniperinum
Polytrichum longisetum
Polytrichum piliferum
Polytrichum strictum
Polytrihastrum alpinum
Pseudobryum cinclidioides
Ptilium crista-castrensis
Rhacomtrium heterostichum
Rhizomnium pseudopunctatum
Rhizomnium punctatum
Rhizomnium punctatum
Rhodobryum roseum
Rhytidiadelphus calvescens
Rhytidiadelphus squarrosus
Rhytidiadelphus triquetrus
Sphagnum angustifolium
Sphagnum capiliffolium
Sphagnum centrale
Sphagnum fallax
Sphagnum flexuosum
Sphagnum fuscum
Sphagnum girgensohnii
Sphagnum jensenii
Sphagnum magellanicum
Sphagnum nemoreum
Sphagnum robustum
Sphagnum rubellum
Sphagnum russowii
Sphagnum squarrosum
Sphagnum subsecundum
Sphagnum teres
Sphagnum warnstorfii
Sphagnum wulfianum

Mnium stellare
Orthocaulis attenuatus
Orthocaulis kunzeanus
Ortodicranum montanum
Tetraphis pellucida
Thuidium philibertii
Thuidium recognitum

Печоночники

Barbilophozia barbata
Barbilophozia lycopodioides
Bazzania trilobata
Blepharostoma trichophyllum
Calypogeia integris
Calypogeia muelleriana
Calypogeia neesiana
Cephalozia bicuspidata
Chiloscyphus polyanthus
Jungermania sp.
Lophocolea heterophylla
Lophocolea heterophylla
Lophozia longidens
Lophozia longiflora
Marchantia polymorpha
Plagiochila porelloides
Ptilidium ciliare
Ptilidium pulcherrimum
Riccardia palmata
Scapania mucronata
Scapania mucronata

Лишайники

Ceratodon purpureus
Cetraria islandica
Cladina alpestris
Cladina arbuscula
Cladina mitis
Cladina rangiferina
Cladina stellaris
Cladonia amaurocraea
Cladonia bellidiflora
Cladonia botrytis
Cladonia cenotea
Cladonia coccifera
Cladonia coniocraea
Cladonia cornuta
Cladonia crispate
Cladonia deformis
Cladonia degenerans
Cladonia digitata
Cladonia fimbriata
Cladonia furcata
Cladonia gracilis
Cladonia grayi
Cladonia phyllophora
Cladonia pleurota
Cladonia rei
Cladonia subulata
Cladonia turgida
Cladonia uncialis
Cynodontium strumiferum
Icmadophila ericetorum
Nephroma arcticum
Peltigera aphtosa
Peltigera canina

Латинские названия сосудистых растений, мхов и лишайников приведены по следующим изданиям:

Сосудистые растения:

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 990 с.

Мхи:

Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриол. журн. 1998. Т. 7. Прил. 1. 390 с.

Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa 1992, Том 1 (1–2). С. 1–85.

Константинова Н.А., Потемин А.Д. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa 1992, Том 1 (1–2). С. 87–127.

Лишайники:

Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Кладониевые–Акараспоровые. Л.: Наука. 1978. 305 с.

Список авторов книги 2

Бекмансуров Минханаф Валиулович, Марийский государственный университет, ecology@marsu.ru

Бобровский Максим Викторович, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, mbobrovsky@issp.serpukhov.su

Браславская Татьяна Юрьевна, Институт водных проблем РАН, t_braslavskaya@yahoo.com

Евстигнеев Олег Иванович, Государственный природный заповедник "Брянский лес", zapole@online.debryansk.ru

Заугольнова Людмила Борисовна, Центр по проблема экологии и продуктивности лесов РАН, luda@cepl.rssi.ru

Коротков Владимир Николаевич, ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, vladimir.korotkov@mtu-net.ru

Калуцкова Наталья Николаевна, Московский государственный университет, n.n.k@global.geogr.msu.ru

Леонова Наталья Алексеевна, Пензенский государственный педагогический университет, Leonova@qint.ru

Лихацкий Юрий Петрович, Воронежский государственный заповедник, nauka@zap1.vsu.ru

Макарова Вера Александровна, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, makarova@cepl.rssi.ru

Морозов Алексей Семенович, Общественная Международная Некоммерческая Неправительственная Организация "Совет Гринпис", wood@diala.greenpeace.org

Морозова Ольга Васильевна, институт географии РАН, moroz_ov@orc.ru

Паленова Мария Михайловна, ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, palyonova@mtu-net.ru

Платонова Елена Анатольевна, ботанический сад Петрозаводского государственного университета, meles@onego.ru

Смирнова Ольга Всеволодовна, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ovs@cepl.rssi.ru

Солнцев Владимир Николаевич, Московский государственный университет,

Стародубцева Елена Анатольевна, Воронежский государственный заповедник, nauka@zap1.vsu.ru

Султанова Наталья Григорьевна, Пущинский государственный университет, n_sultanova@mail.ru

Трегубов Олег Викторович, Воронежский государственный заповедник, nauka@zap1.vsu.ru

Ханина Лариса Геннадиевна, Институт математических проблем биологии РАН, lkhanina@issp.serpukhov.su

Чистякова Александра Александровна, Пензенский государственный педагогический университет, Leonova@quint.ru

Чумаченко Сергей Иванович, Московский государственный университет, chumachenko@mgul.ac.ru

Шестакова Анна Андреевна, Нижегородский государственный университет, shestakova@bio.unn.ru

Широков Александр Игоревич, Нижегородский государственный университет, kbot@unn.ac.ru

Ярошенко Алексей Юрьевич, Общественная международная некоммерческая неправительственная организация "Совет Гринпис" alexey@diala.grunpcace.org

Научное издание

Восточноевропейские
ЛЕСА

История в голоцене
и современность

Книга 2

Утверждено к печати
Ученым советом
Центра по проблемам экологии
и продуктивности лесов
Российской академии наук

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Н.А. Носова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *О.В. Аредова*
Корректоры *А.Б. Васильев, М.Д. Шерстенникова*

Подписано к печати 11.05.2004
Формат $70 \times 100^{1}/_{16}$. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 46,8 + 1,3 вкл. Усл.кр.-отт. 52,7
Уч.-изд.л. 50,3. Тираж 570 экз. Тип. зак.

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Санкт-Петербургская типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

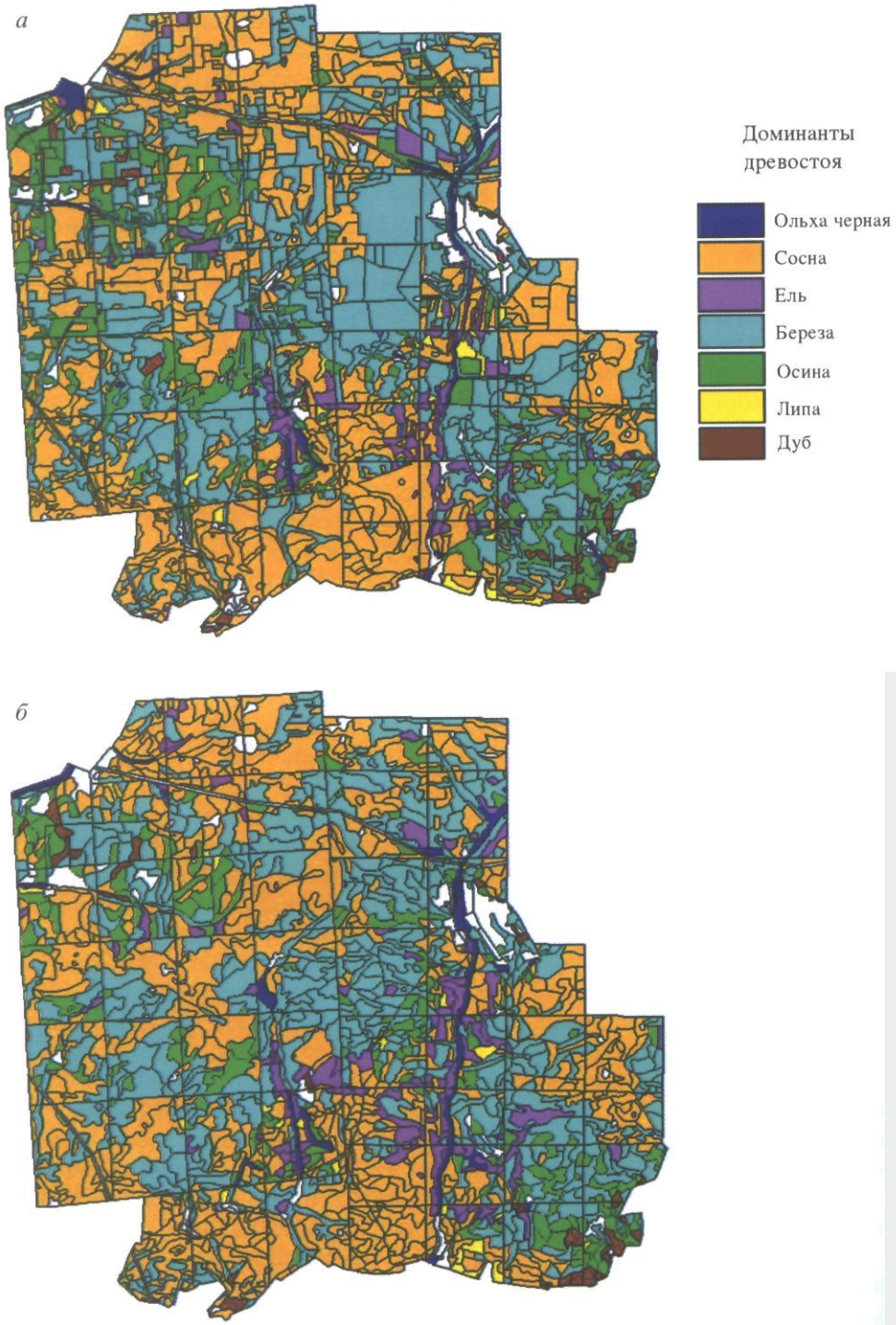


Рис. 1. Доминанты древостоя в Приокско-Террасном заповеднике: *а* – по материалам лесной таксации 1981 года; *б* – по материалам лесной таксации 1999 года.

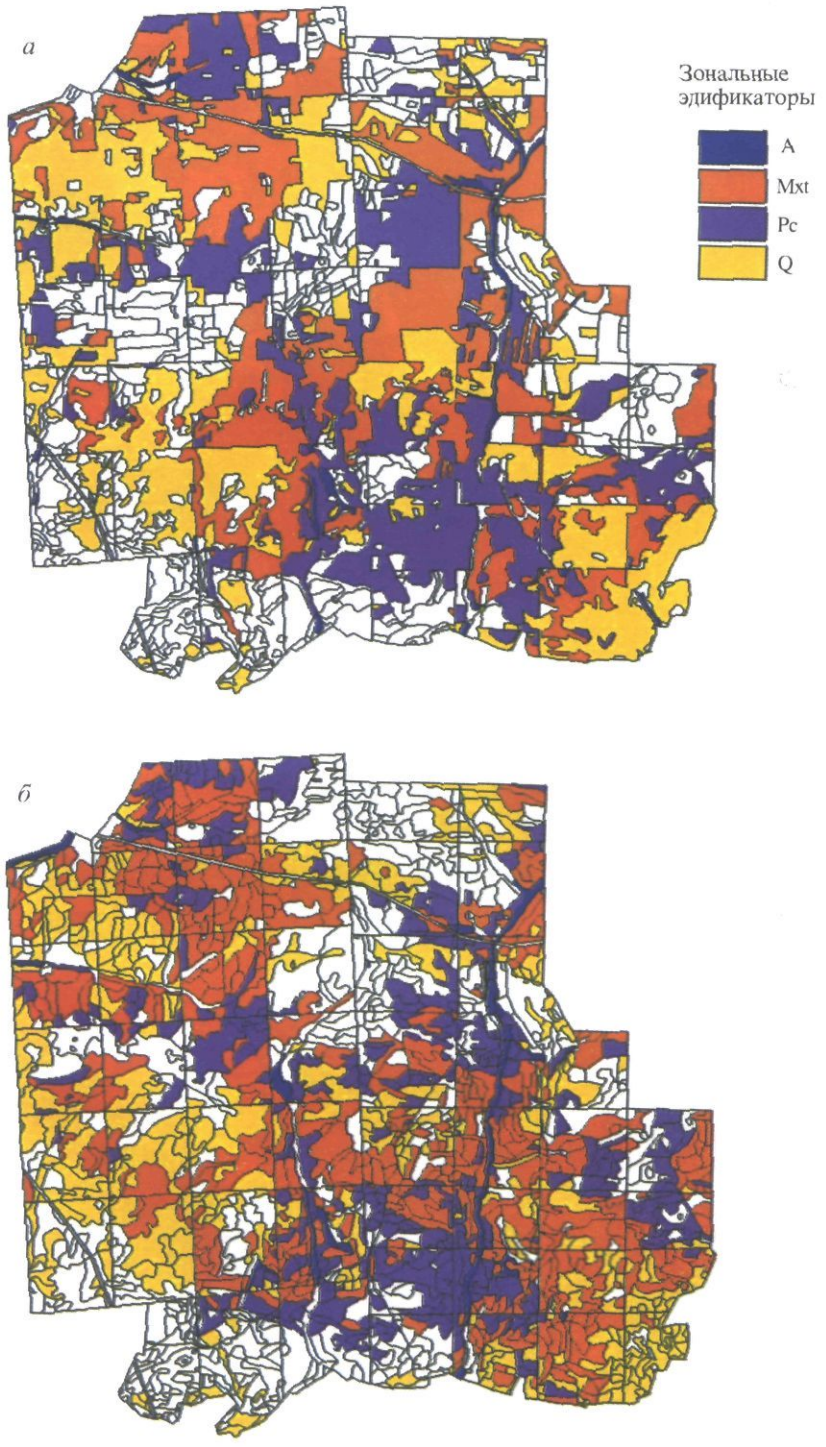


Рис. 2. Зональные эдификаторы в древостое в Приокско-Террасном заповеднике: *а* – по материалам лесной таксации 1981 года; *б* – по материалам лесной таксации 1999 года.

Обозначения: A – ольха черная, Mxt – ель и широколиственные виды деревьев, Pc – только ель, Q – только широколиственные виды деревьев.

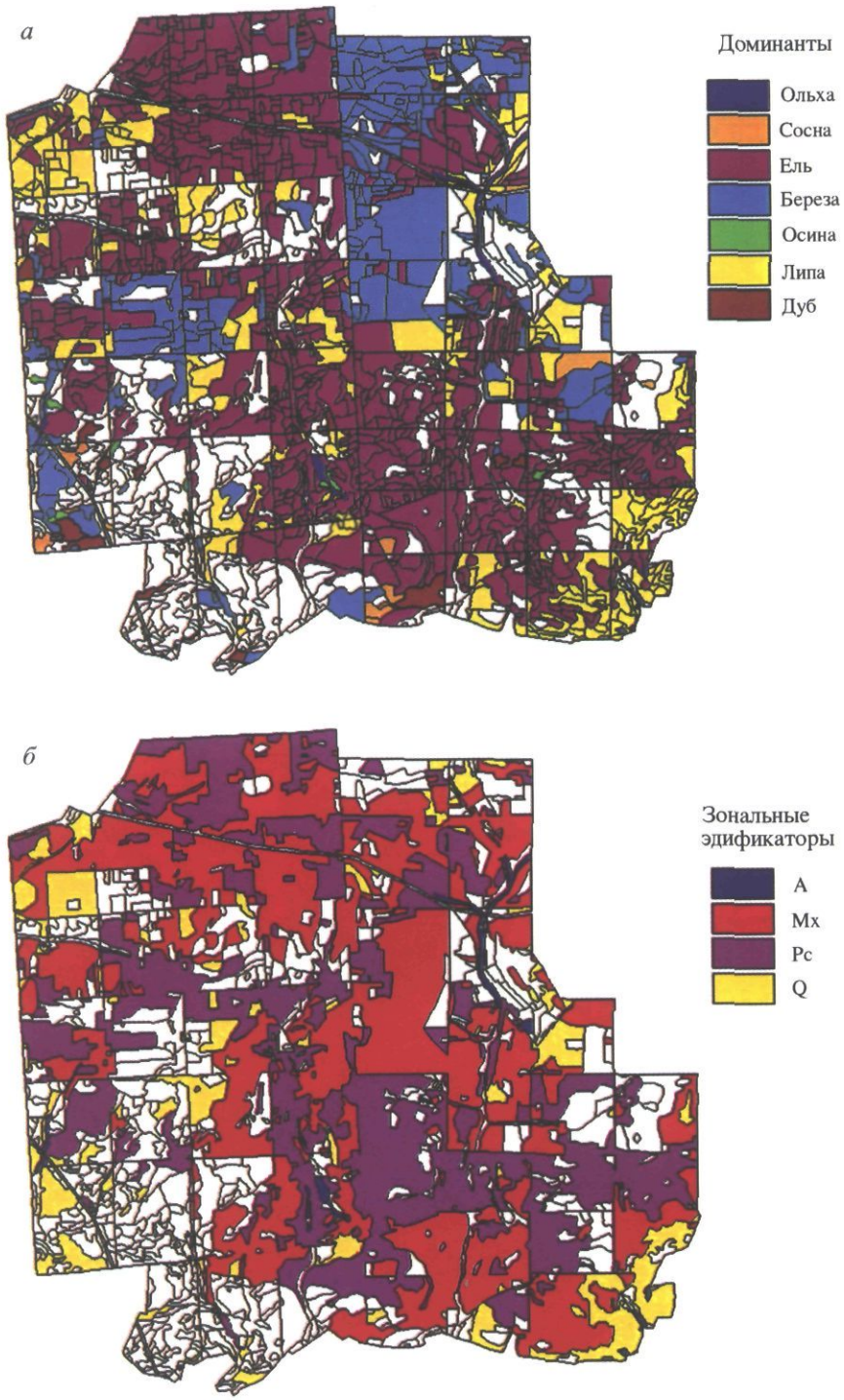


Рис. 3. Доминанты (*а*) и зональные эдификаторы (*б*) в подросте в Приокско-Террасном заповеднике по материалам лесной таксации 1981 года.

Условные обозначения см. на рис. 2.

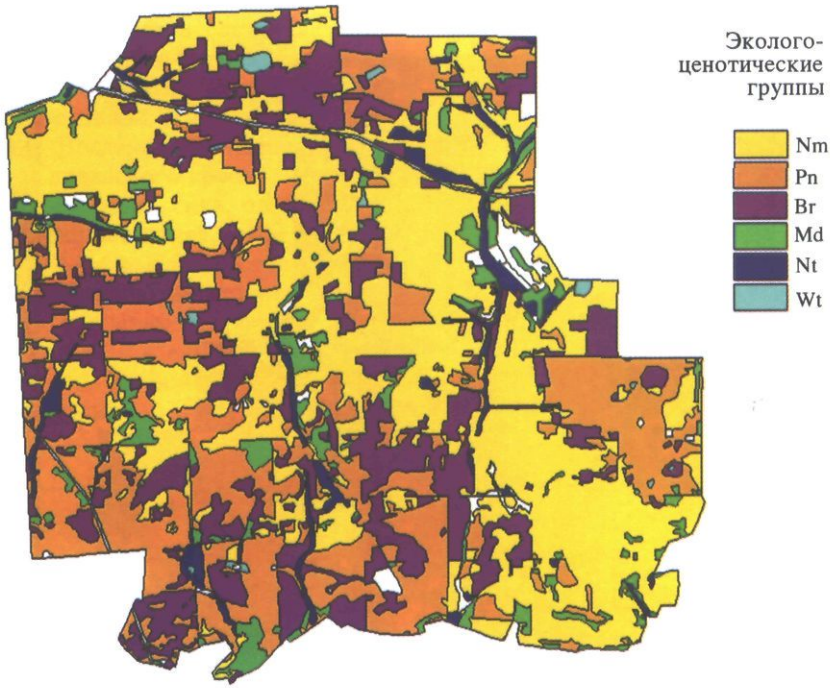


Рис. 4. Доминирующие эколого-ценотические группы в травяном покрове в Приокско-Террасном заповеднике: Nm – неморальная, Pn – боровая, Br – бореальная, Md – лугово-опушечная, Nt – нитрофильная, Wt – водно-болотная эколого-ценотические группы.

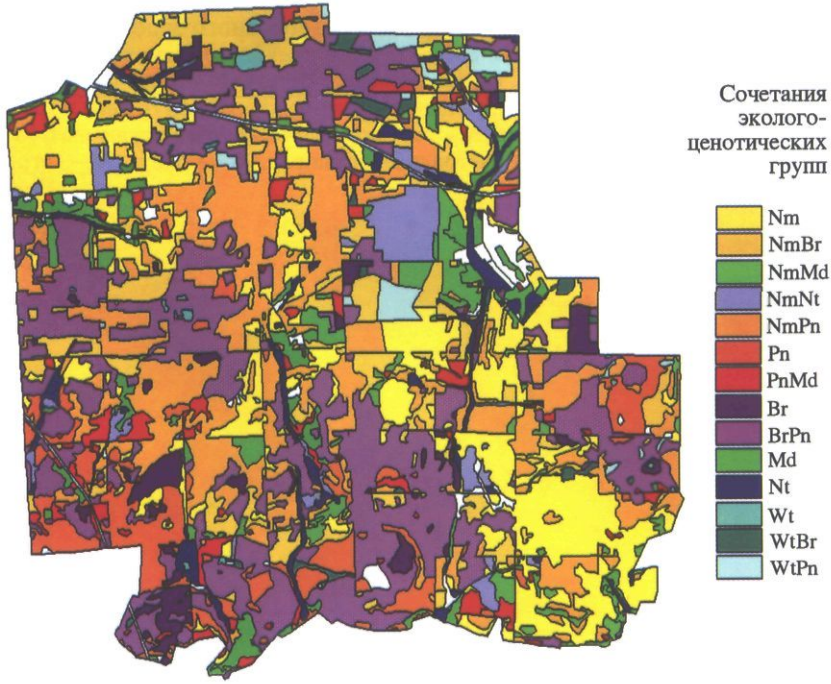


Рис. 5. Сочетания доминирующих эколого-ценотических групп в травяном покрове в Приокско-Террасном заповеднике.

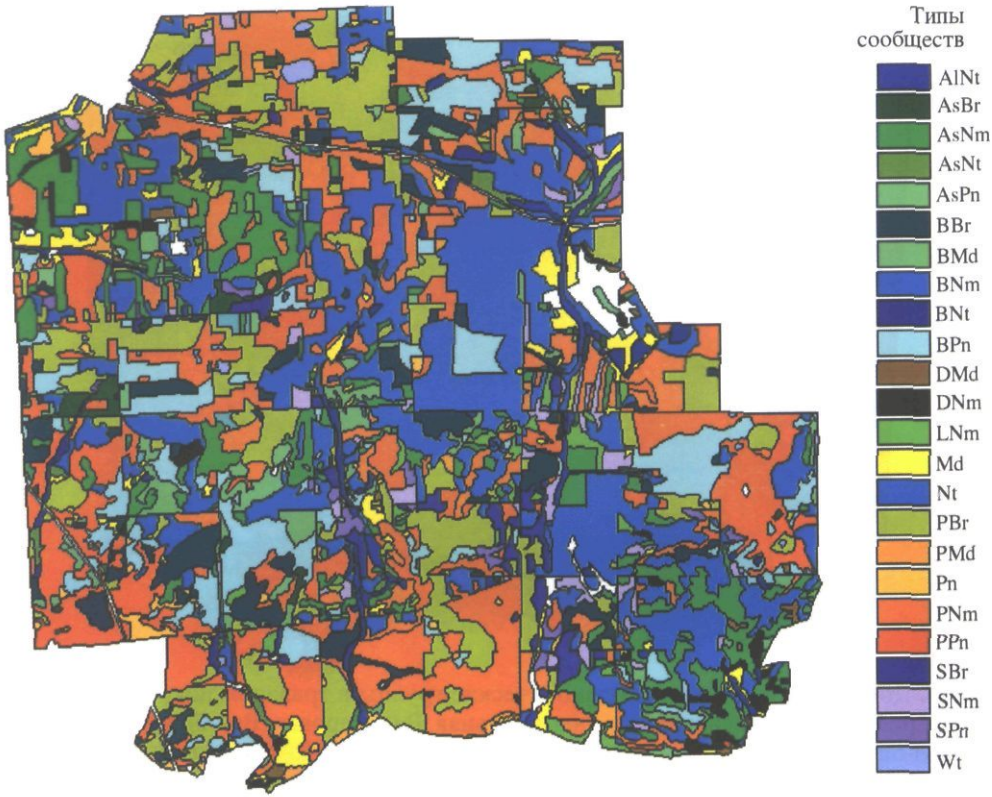
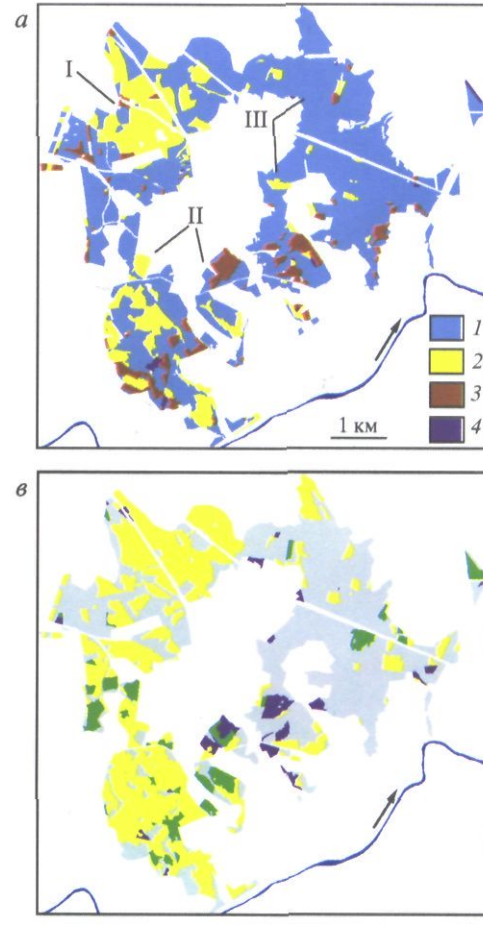


Рис. 6. Типы растительных сообществ Приокско-Террасного заповедника.

Наименования типов сообществ состоят из аббревиатур доминанта в древостое (Al – alder, черная ольха, As – aspen, осина, B – birch, береза, L – lime, липа, O – oak, дуб, P – pine, сосна, S – spruce, ель) и доминирующей эколого-ценотической группы в травяном покрове (Nm – неморальная, Pn – боровая, Br – бореальная, Md – лугово-опушечная, Nt – нитрофильная. Отдельно обозначены: Pn – пустоши (прогалины), Wt – болота, Nt – гигрофитные луга и Md – мезофитные луга.

Рис. 7. Современное состояние лесных массивов Природно-исторического заповедника-леспаркхоза "Горки": I – Коробовский лесопарк, II – Съяновский лесопарк, III – Богдановский лесопарк; *а* – доминанты древесного яруса: *1* – мелколиственные (береза, осина, ольха), *2* – широколиственные (липа, дуб, клен, вяз), *3* – сосна, *4* – ель; *б, в* – состав зональных эдификаторов соответственно в древесном ярусе и в ярусе подроста: *1* – широколиственные, *2* – ель, *3* – широколиственные и ель, *4* – зональные эдификаторы отсутствуют.



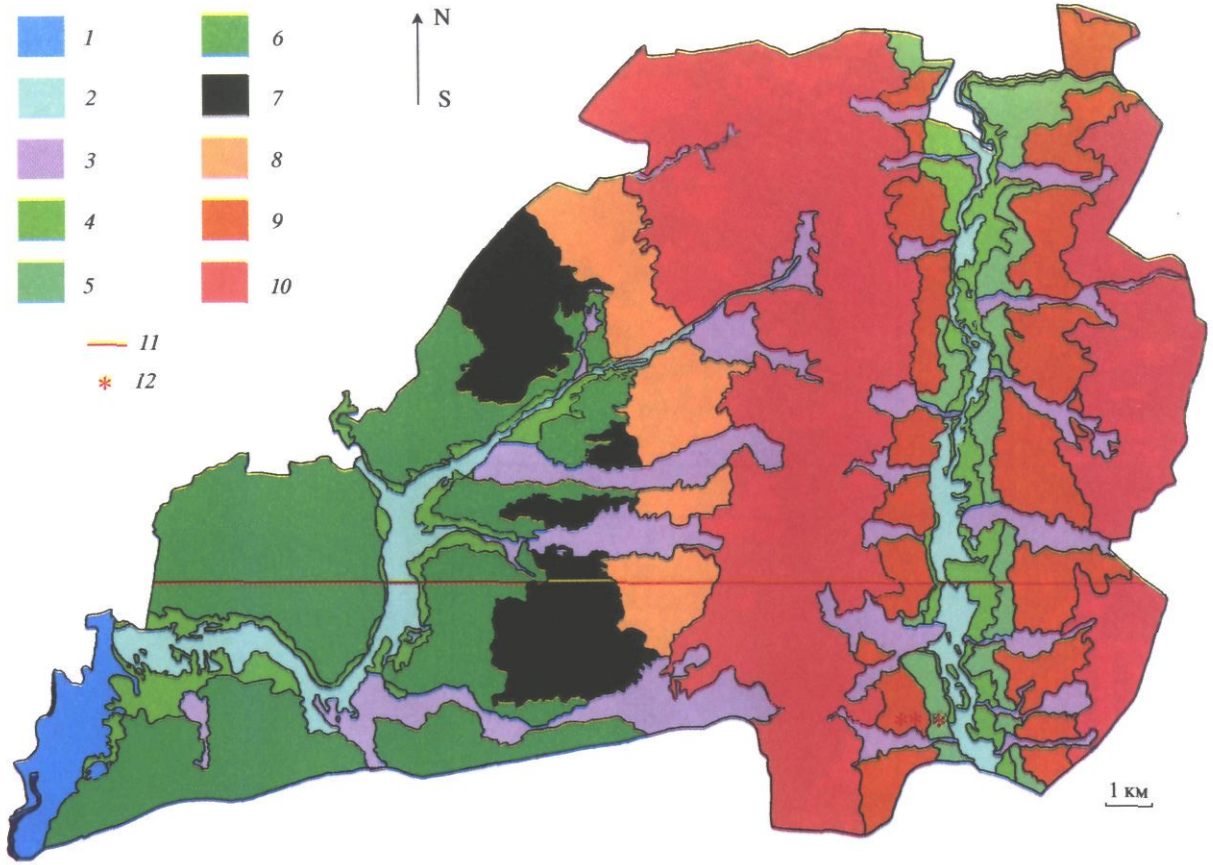


Рис. 8. Геоморфологическая карта Воронежского заповедника:

1 – пойма реки Воронеж; *2* – поймы рек Усмань и Ивница; *3* – долины боковых притоков рек Воронеж, Усмань и Ивница; *4* – I надпойменная терраса рек Усмань и Ивница; *5* – II надпойменная терраса реки Усмань; *6* – II надпойменная терраса реки Воронеж; *7* – III надпойменная терраса реки Воронеж; *8*, *9* и *10* – IV надпойменная терраса реки Воронеж: *8* – пологий уступ, *9* – III терраса реки Усмань, *10* – местный водораздел малых рек; *11* – геоботанический профиль; *12* – положение пробных площадок.

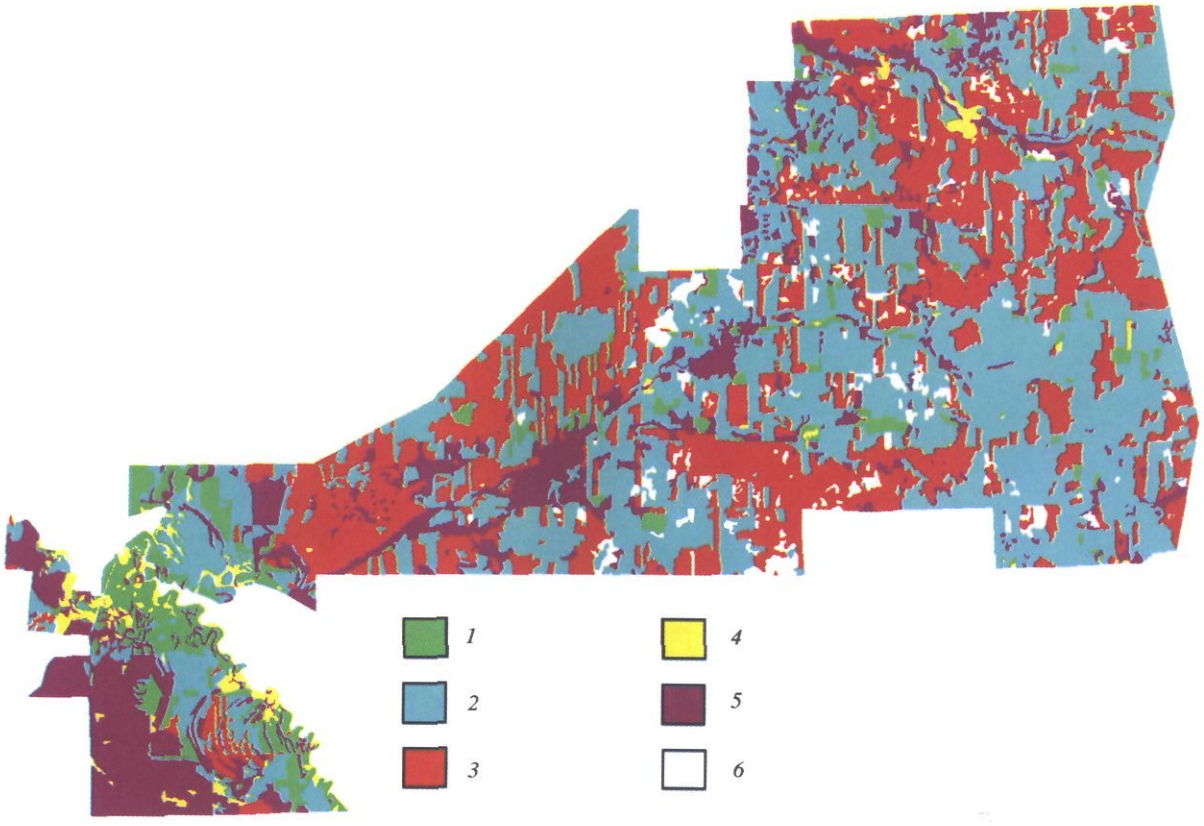


Рис. 9. Карта современной растительности заповедника "Брянский лес".

Сообщества внепойменных местностей, кратко- и среднепоемных экотопов пойменных местностей: *1* – хвойно-широколиственные и широколиственные леса, *2* – мелколиственные леса, *3* – сосняки, *4* – луга. Сообщества низинных болот: *5* – ольшаники, березняки, травяные болота.

Сообщества верховых болот: *6* – сфагновые сосняки и березняки, травяно-сфагновые болота.

Площадь 12 186 га.

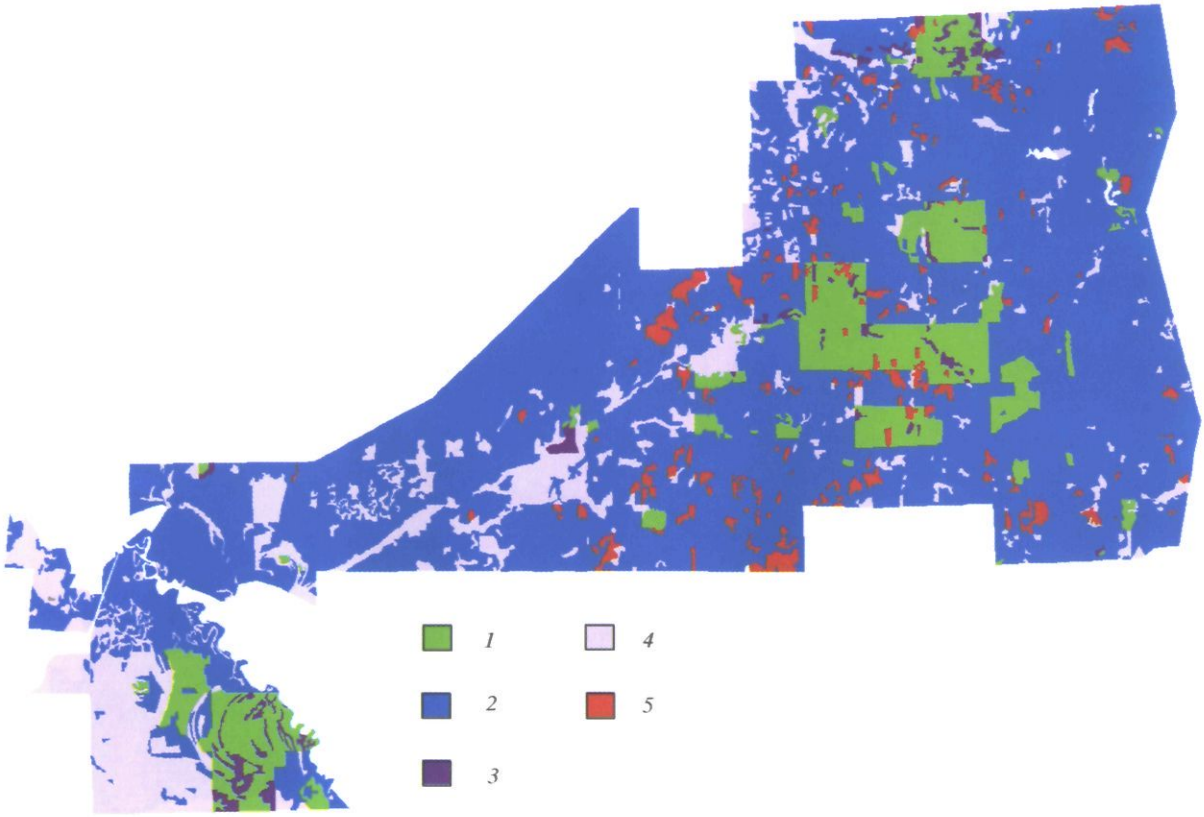


Рис. 10. Карта прогнозируемого растительного покрова заповедника "Брянский лес" на период от 400 до 800 лет.

Сообщества внепойменных местностей, кратко- и среднепоемных экотопов пойменных местностей: *1* – елово-широколиственные леса субклимаксного типа без дуба и сосны, *2* – широколиственные леса субклимаксного типа без дуба и сосны, а также с отсутствием ясеня и/или ели.

Сообщества низинных болот: *3* – черноольшаники климаксого типа с ясенем, елью, вязом и березой; *4* – черноольшаники субклимаксного типа с отсутствием ясеня.

Сообщества верховых болот: *5* – сосняки пушицево-сфагновые климаксного типа с небольшим участием березы.

Площадь 12 186 га.

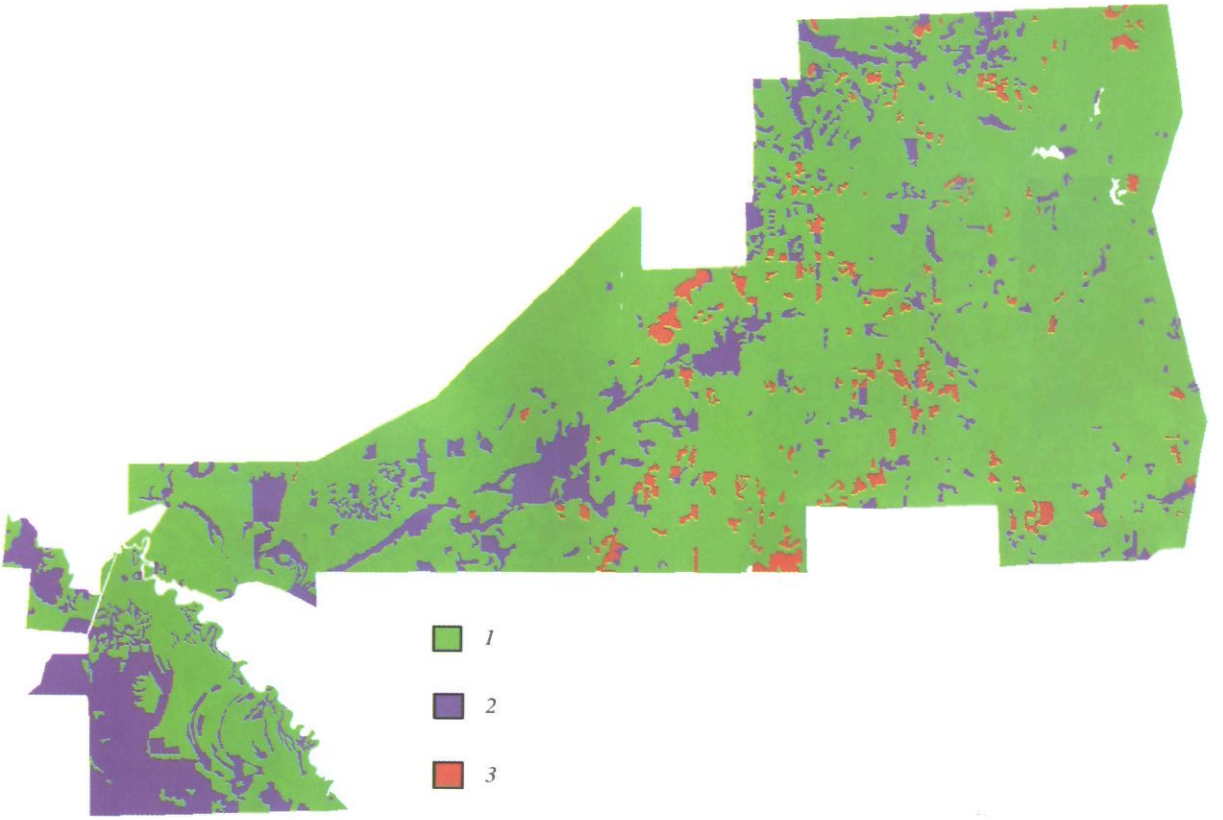


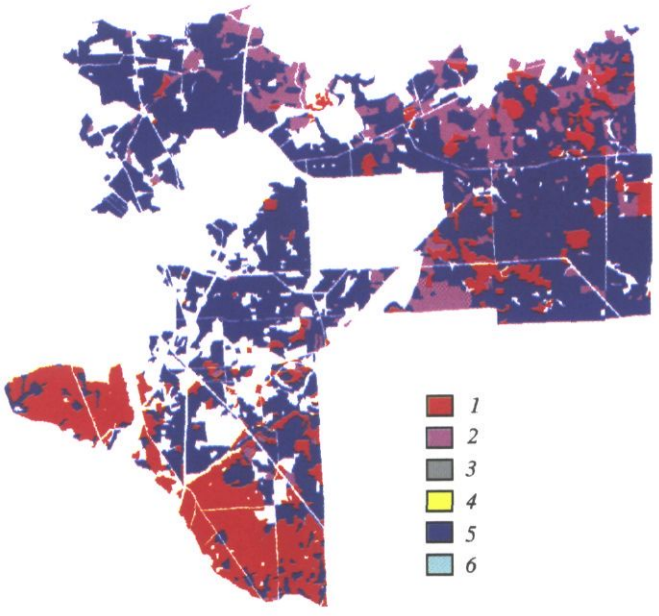
Рис. 11. Карта прогнозируемого растительного покрова заповедника "Брянский лес" на период от 800 лет и далее.

Сообщества внепойменных местностей, кратко- и среднепоемных экотопов пойменных местностей: *1* – елово-широколиственные леса субклимаксного типа без дуба и сосны.

Сообщества низинных болот: *2* – черноольшаники климаксного типа с ясенем, елью, вязом и березой.

Сообщества верховых болот: *3* – сосняки пушицево-сфагновые климаксного типа с небольшим участием березы.

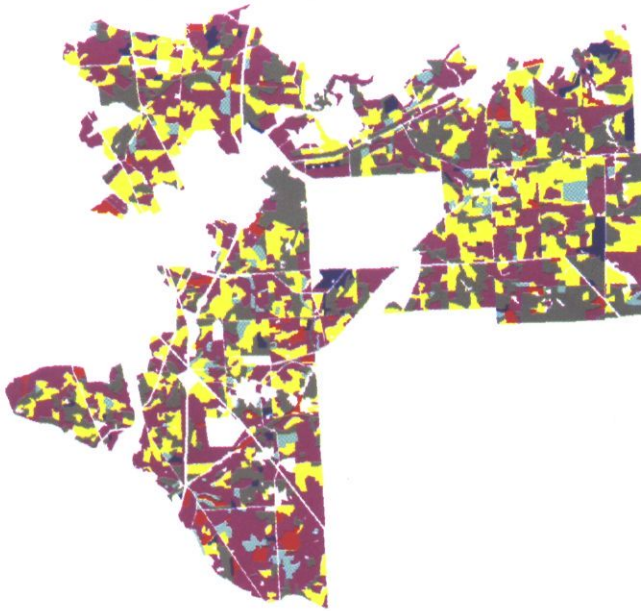
Площадь 12 186 га.



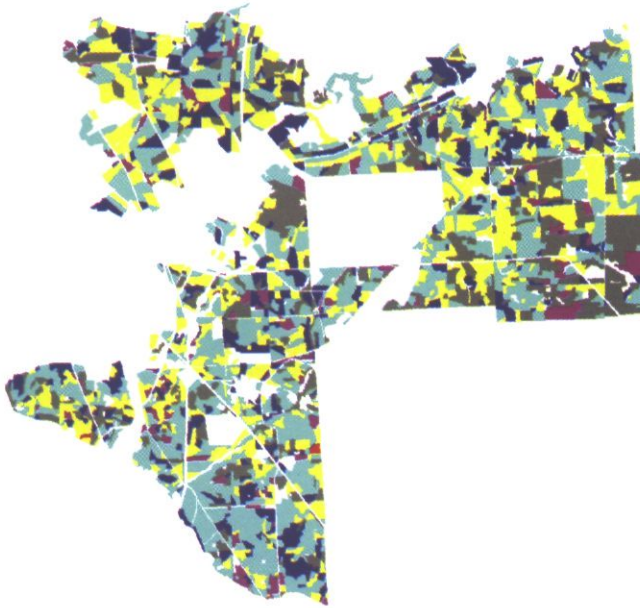
б

Рис. 12. Распределение насаждений Данковского лесничества Опытного лесного хозяйства "Русский лес" по преобладающим породам: *а* – современное состояние; прогнозные карты на 40-м шаге моделирования: *б* – первый сценарий, *в* – второй сценарий, *г* – третий сценарий. Преобладающие породы: *1* – сосна, *2* – ель, *3* – широколиственные породы (липа, клен, вяз), *4* – дуб, *5* – мелколиственные породы (береза, осина), *6* – подлесок (лещина, рябина).

в



г



a

Рис. 13. Исходное состояние насаждений Опытного лесного хозяйства “Русский лес”:
а – сосново-березовое насаждение с подростом широколиственных видов;
б – порослевой липняк.

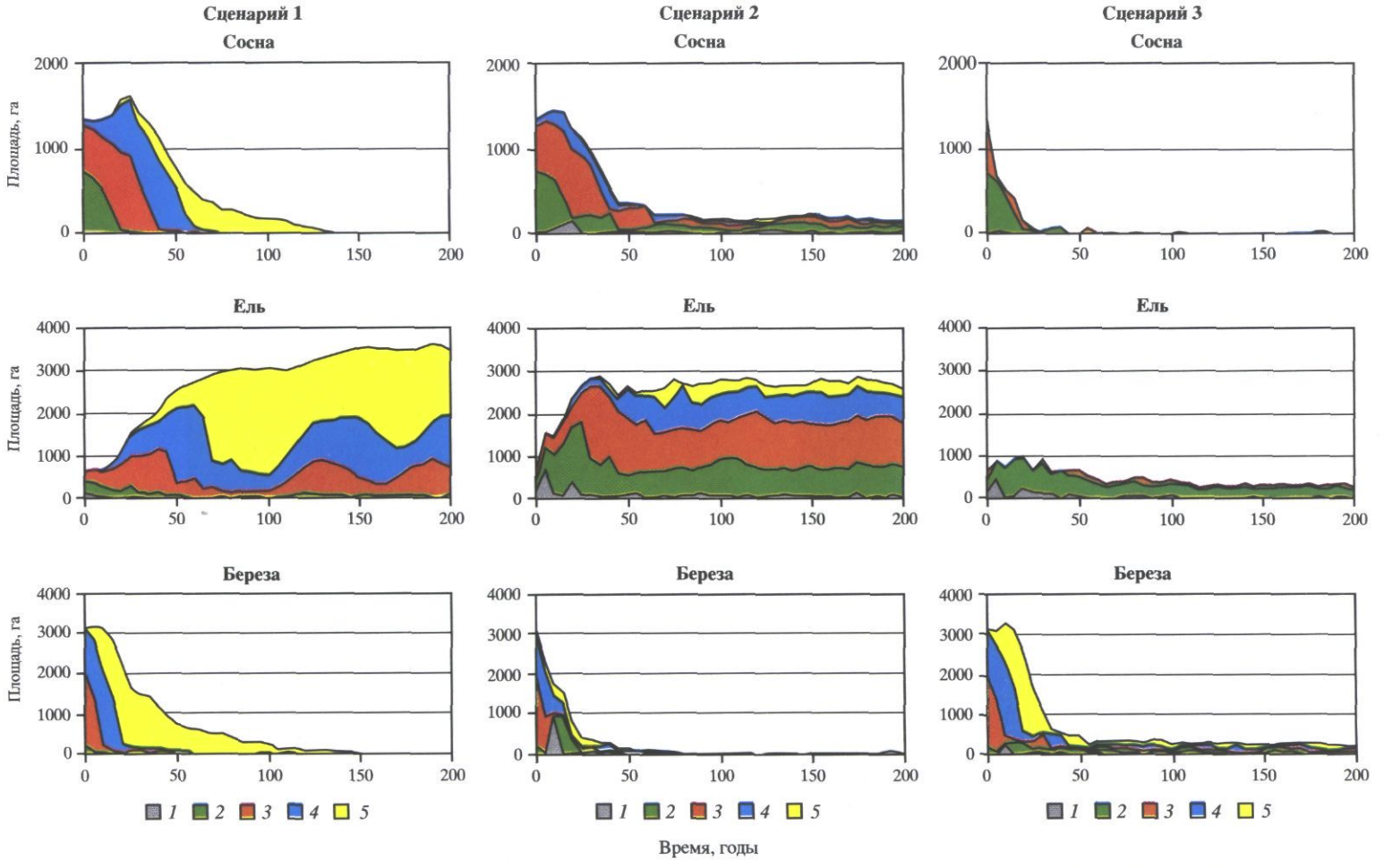


Рис. 14. Прогноз изменения площадей насаждений Данковского лесничества Опытного лесного хозяйства "Русский лес" по преобладающим породам и классам возраста при разных сценариях моделирования на 200-летний период (40 шагов моделирования).

Условные обозначения: *1* – 1–2 классы возраста, *2* – 3–4 классы возраста, *3* – 5–6 классы возраста, *4* – 7–8 классы возраста, *5* – 9–10 классы возраста. Для сосны, ели 1-й класс возраста равен 20 годам, для березы – 10 годам.