

ция показала, что у этого вида выражены также черты фитоценотической толерантности (см. рис. 3.2). Бузина в большей мере расходует ресурсы на сжатое во времени продуцирование многочисленного потомства при кратковременном индивидуальном существовании. У бересклетов, крушины, калины, жимолости и свидины выработалась способность к экономии ограниченных ресурсов, которые используются, в основном, на поддержание многолетних «дышащих» структур. Это позволяет им длительное время существовать в условиях фитоценотического стресса и ожидать подходящих условий для энергичного вегетативного роста и активной репродукции.

Результатом ординации интегральных свойств у видов кустарниковой синузии является их классификация по типам поведения:

I тип. Конкурентные виды

Подтип – толерантно-конкурентные: лещина обыкновенная.

II тип. Толерантные виды

Подтип – собственно толерантные: бересклет бородавчатый, бересклет европейский, крушина ломкая, калина обыкновенная, жимолость лесная, свидина кроваво-красная.

III тип. Реактивные виды

Подтип – собственно реактивные: бузина красная.

Изучение типов поведения у видов кустарниковой синузии дает возможность выяснить некоторые черты в организации сообществ доагрикультурного облика: устойчивую основу синузии кустарников составляли конкурентные виды, они преобладали по численности и биомассе, вовлекали наибольшую порцию вещества и энергии в сообщество, существенно изменяли ценотическую среду и играли роль эдификаторов; толерантные виды существовали на предельно низком уровне жизнестойкости и использовали ресурсы, которые не удалось освоить конкурентно-мощным растениям; реактивные виды «кочевали» от одного нарушения к другому и «штопали» дырки, периодически возникавшие в сообществе на месте гибели особей в популяциях эдификаторов. Анализ видов с разными типами поведения в синузии кустарников показывает, что в сообществе они выступали как взаимно дополняющие образования, которые наиболее полно используют экологическую емкость местообитания.

3.5. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова

В разделе 3.2 описана эколого-ценотическая структура растительности лесного пояса Восточной Европы. Травяной покров этих лесов сложен небольшим числом господствующих групп видов: неморальной, бореальной, нитрофильной (ольшаниковой) и боровой. Каждая из этих групп состоит из собственно лесных и опушечных видов.

В пределах каждой из этих групп есть виды, приуроченные к разным типам микросайтов в квазиклиматических лесах: в первую очередь, к окнам в пологом лесу, к разным элементам ВПК и к подкороновым пространствам. В лесах с хорошо выраженной *gap mosaic* (см. главу 2) в разных микросайтах господствуют виды одной из трех перечисленных выше ЭЦГ или их разные сочетания. Наиболее сложная эколого-ценотическая структура описана в

квазиклимаксовых хвойно-широколиственных лесах (см. главу 6, книга 2), поскольку именно эти леса сохранили наибольшее число признаков смешанных лесов среднего голоцена. Однако и в наименее нарушенных сообществах широколиственных и хвойных лесов в той или иной мере присутствуют виды переносимых эколого-ценотических групп, что свидетельствует об их флорогенетических связях с хвойно-широколиственными лесами среднего голоцена.

В этом разделе приведено краткое описание популяционной биологии некоторых доминантов или константных видов основных эколого-ценотических групп. Рассмотрены отдельно неморальные и бореальные лесные виды, а неморальные, бореальные, нитрофильные опушечные виды объединены в группу высокотравья. Группа боровых видов рассмотрена в целом.

3.5.1. Неморальные лесные виды

Подробное описание популяционной биологии более 50 неморальных лесных видов проведено ранее (Смирнова, 1987). Здесь выбрано несколько модельных видов – доминантов и константных видов этой эколого-ценотической группы и описаны их характерные черты и особенности, определяющие их положение в спонтанно развивающихся квазиклимаксовых лесах и в часто встречающихся вариантах производных лесов.

Эфемероиды

Медвежий лук (*Allium ursinum*) – поликарпическая луковичная трава с ежегодно сменяющимися симподиальными двусными луковичками. Вегетативный одно – малолетник. Геофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Длительность онтогенеза не менее 50 лет (табл. 3.15). Вегетативное размножение медвежьего лука начинается в средневозрастном генеративном состоянии, при этом образуются неглубоко омоложенные дочерние особи. Разрастание клонов менее 1 см/год. Элемент популяции до начала вегетативного размножения – особь (моноцентрическая биоморфа), имеющая в своем составе одну луковичку, после перехода к вегетативному размножению – компактный клон. Особи медвежьего лука в таких клонах способны переходить в состояние вторичного покоя и квазисенильное состояние. Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков на одну луковичку достигает 5 (Ernst, 1979), однако, обычно равняется 1. Медвежий лук характеризуется максимальным среди эфемероидов числом семязачатков на элемент популяции. Реальная семенная продуктивность также велика: в сплошных зарослях медвежьего лука число семян может достигать 9–10 тыс. штук на 1 м² (Schmucker, Drude, 1934; Tutin, 1957). Растение относится к группе мирмекохоров, но распространение его муравьями по данным некоторых авторов (Schmucker, Drude, 1934; Ernst, 1979) осуществляется редко.

В возрастных спектрах медвежьего лука обычно выделяются два максимума: первый – основной – на p и j растениях, второй – дополнительный, на v или g_1 растениях. Первый максимум объясняется обильным плодоношением и высокой всхожестью семян, второй – вегетативным размножением. Ассимилирующая поверхность особей и клонов медвежьего лука – максимальная для эфемероидов; в подземной части смыкаются корневые системы, создавая сплошное фитогенное поле популяции. Медвежий лук отличается от

Таблица 3.15

Основные признаки популяционной биологии неморальных лесных видов (эфемероидов)

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Allium ursinum</i>	25–30	Моноцентрический	> 40–50	Клон	Неопределенно долго
<i>Ficaria verna</i>	10–15		5–8 (10)		5–8 (10)
<i>Corydalis cava</i>	20–25		10–15	Особь	10–15
<i>Corydalis marschalliana</i>	20–25		10–15		10–15
<i>Corydalis solida</i>	10–15		10–15		10–15
<i>Corydalis intermedia</i>	8–12		8–12		8–12
<i>Scilla sibirica</i>	12–16		15–20		15–20
<i>Scilla bifolia</i>	10–15		15–20		15–20
<i>Anemone ranunculoides</i>	10–15	Неявнополицентрический	> 30–40		5–7
<i>Dentaria quinquefolia</i>	15–20		> 30–40		2–3
<i>Dentaria bulbifera</i>	15–25		> 30–40		2–3
<i>Gagea lutea</i>	15–20	Моноцентрический	6–8 (12)	Клон	6–8 (12)
<i>Gagea minima</i>	10–15		6–8		6–8
<i>Tulipa Biebersteiniana</i>	20–25		6–10 (12)	Особь	6–10 (12)

остальных эфемероидов самым длительным периодом вегетации. Рассмотренные особенности популяционной биологии этого вида определяют его роль потенциального доминанта синузии эфемероидов (Смирнова, 1987).

В разновозрастных широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК способность медвежьего лука доминировать реализуется в микросайтах с выровненной поверхностью и небольшим затенением (в средних и крупных окнах). В таких лесах он не растет в переувлажненных западинах, на буграх отсыпки, а появляется только на валеже последней стадии разложения. В одновозрастных широколиственных лесах с выровненной поверхностью напочвенного покрова на богатых, хорошо увлажненных и дренированных почвах он ведет себя как абсолютный доминант, вытесняя из своих зарослей другие виды эфемероидов и отчасти широколистная (Ernst, 1979; Смирнова, 1987).

Чистяк весенний (*Ficaria verna*) – олигокарпическая трава с запасующими корнями, нарастает симподиально. Вегетативный малолетник. Биоморфа моноцентрическая (табл. 3.15): до начала вегетативного размножения эле-

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семезачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	0,7	10–15	200–400	2,5–10,0	1500–3000
Ювенильная	0	20–30	150–300	1,0–3,5	1000–2500
Факультативная сенильная	0	4–8 партикул 1–2 раза в течение онтогенеза	130–250	2,0–5,0	100–200
	0		150–250	2,0–4,5	150–200
Сенильная	0		80–150	0,8–1,5	200–400
Факультативная сенильная	0		60–100	0,6–1,1	100–300
Сенильная	0		70–130	1,0–2,0	250–400
Факультативная сенильная	0		80–120	0,8–1,5	150–300
Взрослая	1–3	2–3	60–100	0,6–2,4	60–110
	3–5	4–6	60–80	1,5–2,0	60–100
Ювенильная и взрослая	2–5 (7)	4–5	40–60	0,8–2,0	60–100
Ювенильная	0	10–20	150–240	0,4–1,5	300–500
	0	8–10	120–200	0,2–0,8	300–600
	8–10 (20)	2–6 (10)	200–250	0,8–2,0	120–200

мент популяции – особь, затем компактный клон. Онтогенез простой без смены поколений, длительность его невелика. Вегетативное размножение (начинается в *im* состоянии) играет громадную роль в самоподдержании популяции и бывает двух типов: 1) опадающими пазушными почками, которые формируются в пазухах ассимилирующих листьев на удлиненной части монокарпического побега, 2) с помощью придаточных почек, развивающихся на запасующих корнях (Горышина, 1969). В обоих случаях дочерние особи оказываются глубоко омоложенными (до *j* состояния). Отсутствие вегетативного разрастания приводит к появлению компактных клонов. В сплошных зарослях иногда встречаются *qs* особи, возникшие из придаточных почек на запасующих корнях. У них хорошо развиты столоны «убегания», которые достигают 1,5–2,0 см, что в некоторых случаях помогает им «выбраться» за пределы клона и стать родоначальниками новых клонов. Семенное возобновление играет дополнительную роль в самоподдержании популяции.

В большинстве популяций преобладают молодые и взрослые клоны (с $g_1 - v$ особями). Способность к постоянному омоложению заставляет предпо-

ложить, что клоны этого вида способны удерживать территорию неопределенно долго. Значения максимальной плотности, рассчитанной по числу элементов на единицу площади, близки в популяциях чистяка и медвежьего лука; в то же время значения максимальной плотности, рассчитанной по массе элементов на единицу площади, у чистяка на порядок меньше, чем у медвежьего лука.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК чистяк предпочитает переувлажненные участки, обычно это старые заплывшие западины. В разновозрастных лесах с выровненной поверхностью почвы чистяк доминирует в нижних частях пологих склонов, около ручьев или на днищах весенних водотоков, по которым обычно распространяются их вегетативные зачатки (оппадающие пазушные почки). В черноольшаниках часто он растет в нижних переувлажненных частях оснований стволов ольх (кобл).

Хохлатка плотная (*Corydalis solida*) – олигокарпическая клубневая трава с симподиальным нарастанием и ежегодной сменой клубня. Биоморфа моноцентрическая, элемент популяции – особь. В благоприятных условиях онтогенез сложный со сменой поколений, а в неблагоприятных – простой онтогенез, который заканчивается в фазе первичного побега или главного симподия. Длительность полного онтогенеза 10–15 (20) лет. Особенность онтогенеза – большая длительность прегенеративного состояния и олигокарпичность. Особи вегетативно неподвижны и имеют небольшую вегетативную продуктивность: в течение всего онтогенеза у них образуется от 4 до 16 партикул (табл. 3.15). Партикуляция старческая, происходит крайне редко и не играет значимой роли в жизни популяций. Потенциальная семенная продуктивность – 100 семян на особь в среднем. Фактическая семенная продуктивность тоже велика и составляет 60–80% потенциальной. Семена распространяются муравьями. Эти особенности приводят к относительно равномерному распределению особей на выровненных участках и наличию в ценозе большого числа диффузно размещенной молодежи, «готовой использовать» места, освобождающиеся после отмирания старых особей. Характерный спектр – левосторонний с максимумом на прегенеративных особях. Молодая часть спектра динамична, что определяется погодными условиями лета. Если лето влажное, зародыши в опавших семенах формируются успешно и следующей весной развивается множество проростков; если лето сухое, популяция не пополняется и максимум в спектре «перемещается» на *j* или *im* состояние.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК хохлатка плотная встречается совместно с медвежьим луком и другими видами эфемероидов в микросайтах с выровненной поверхностью, выполняя в таких условиях роль содоминанта или ассектатора. В разновозрастных лесах, где доминирует медвежий лук, она выполняет ту же роль, а в лесах, где медвежий лук и другие крупные эфемероиды отсутствуют в связи с бедностью и сухостью экотопов или другими экотопическими особенностями, хохлатка плотная может быть доминантом.

Ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides*) – короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Корневище нарастает симподиально, ветвится с *im* состояния. Скорость вегетативного разрастания небольшая. Онтогенез сложный, с двумя вариантами циклов воспроизведения: семенами и неглубоко омоложенными особями, возникшими из-за перегнивания старых участков корневища и разобочения

его ветвей. Биоморфа неявнополицентрическая (табл. 3.15), элемент популяции – особь. Биомасса и длительность удержания территории у ветреницы заметно ниже, чем у остальных видов эфемероидов. Вегетативное размножение и разрастание приводит к образованию диффузных клонов. Внутри таких клонов могут поселяться особи других видов и конкурировать за ресурсы. Особи ветрениц медленно «переползают» с одного участка на другой, длительность жизни каждой особи невелика – 4–8 лет, но вследствие многократно повторяющегося в серии поколений неглубокого омоложения дочерних особей, клоны могут существовать в течение десятилетий. Потенциальная продуктивность вегетативных особей невелика: 1–3 ветви корневища в год. Потенциальная семенная продуктивность значительно ниже, чем у хохлатки плотной и медвежьего лука. Реальная семенная продуктивность в разных условиях произрастания изменяется от 7,7 до 24,8 семян на побег (Рысина, 1968). Семенное возобновление осуществляется регулярно, но в небольшом количестве (Старостенкова, 1976), основной способ поддержания популяции – вегетативный. На богатых, хорошо увлажненных почвах при отсутствии конкуренции (например, на зоогенных нарушениях травянистого покрова) основной максимум в возрастном спектре приходится на g_2 растения, а дополнительный – на p или j растения. При наличии конкуренции максимум в возрастном спектре смещается на ss и qs особи.

Как и хохлатка плотная, ветреница предпочитает микросайты с выровненной поверхностью и при наличии конкурентных видов выполняет роль содоминанта или ассектатора. В наиболее бедных и сухих широколиственных и хвойно-широколиственных лесах ветреница (совместно с хохлаткой плотной) может быть доминантом весенней синузии.

Гусиный лук жёлтый (*Gagea lutea*) – многолетняя олигокарпическая луковичная трава. Основные черты – малая биомасса, малая длительность онтогенеза отдельной особи, интенсивное вегетативное размножение, которое рано начинается в онтогенезе, наличие вторичного покоя и способность выходить из него при малейшем нарушении субстрата. Биоморфа моноцентрическая (см. табл. 3.15), а элемент популяции – клон. Вегетативное размножение происходит только в прегенеративном периоде, при этом число дочерних лукович, образующихся в год на одном растении жёлтого лука 10–20. Интенсивное вегетативное размножение в сочетании с полной вегетативной неподвижностью особей приводит к образованию компактных клонов; в составе одного клона может быть до 400–500 покоящихся луковичек. Самые незначительные нарушения субстрата (порои кабанов, мышевидных грызунов и других более мелких животных) приводят к «пробуждению» большого числа дочерних луковичек и массовому появлению диффузно размещенных j растений. Циклов воспроизведения два – семенами и глубоко омоложенными вегетативными зачатками (дочерними луковицами). Потенциальная семенная продуктивность сходна с таковой у хохлатки плотной. Однако семенного возобновления в популяциях гусиного лука практически не происходит. Распространение дочерних луковичек на новые территории осуществляется роющими животными, образование клонов начинается уже на второй год после инвазии. Характерный возрастной спектр левосторонний с максимумом на j - v особях.

Как и все предыдущие виды, гусиный лук желтый в разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах предпочитает микросайты с выровненной поверхностью, однако, в отличие от всех рассмот-

ренных ранее эфемероидов, он устойчиво возобновляется только на пороях копытных, главным образом кабанов. Обычно он выполняет функцию ассектатора, особенности его пространственного распределения – наличие компактных клонов или равномерное распределение по площади – маркирует отсутствие или наличие нарушений роющими животными.

Тюльпан Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana*) – многолетняя, оликарпическая луковичная трава. Биоморфа моноцентрическая. Элемент популяции – особь (см. табл. 3.15). Онтогенез простой, без смены поколений. Длительность жизни элемента популяции составляет в среднем около 10 лет. Размножается семенами и глубоко омоложенными вегетативными зачатками (дочерними луковицами). Потенциальная семенная продуктивность довольно велика, но проростки даже при обильном плодоношении образуются крайне редко. Это единственный из эфемероидов, который не цветет под пологом леса, небольшое число цветущих особей встречается в больших окнах, а массовое цветение – на опушках и полянах. Единственный способ самоподдержания популяций тюльпана под пологом леса – вегетативный. Потенциальная вегетативная продуктивность несколько больше, чем у ветреницы (см. табл. 3.15), скорость разрастания – наибольшая в синузии эфемероидов. Вновь возникающие дочерние и материнская луковицы могут длительно существовать в почве в состоянии покоя и пробуждаться в больших окнах и на вырубках с сильно нарушенным покровом. Характерный возрастной спектр – левосторонний с максимум на *im*, реже *j* особях.

В разновозрастных широколиственных лесах обитает в больших окнах на выровненной поверхности, наибольшего обилия достигает в сообществах опушек и луговых степей. В окнах лесных сообществ обычно выполняет роль ассектатора, на опушках и полянах может доминировать в синузии эфемероидов.

*Длительно вегетирующие виды
(неморальное лесное широкотравье)*

Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) – длиннокорневищная поликарпическая трава с полициклическими монокарпическими побегам. Геофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Элемент популяции – парциальный побег, онтогенез его длится 8–12 (15) лет (табл. 3.16). Взрослое растение сныти – это система парциальных побегов, связанных гипогеегенными корневищами. Биоморфа явнополицентрическая; клоны диффузные. Сныть размножается вегетативно и семенами; она образует зрелые семена только в больших окнах и на опушках; потенциальная и реальная семенная продуктивность весьма велики. Семенное размножение практически не играет роли в самоподдержании популяций под пологом леса и очень редко служит для инвазии в нарушенные местообитания (Смирнова, 1987). Под пологом трав проростки сныти не выдерживают конкуренции за свет. Парциальный побег может продуцировать от 3 до 8 корневищ следующего порядка в год, причем потенциальная продуктивность побегов резко возрастает с улучшением освещенности, влажности почвы и почвенного богатства (Смирнова, 1977). Вегетативное размножение связано с перегниванием дочерних корневищ, происходит неглубоко омоложенными особями и начинается в *v* или *g*₁ состояниях. Устойчивость популяций сныти в неоптимальных условиях объясняется способно-

стью побегов переходить в состояние вторичного покоя и квазисенильное состояние. Причинами могут быть недостаток света, влаги и элементов минерального питания (Карпов, 1969; Смирнова, 1987). Эта способность сохраняться в неоптимальных условиях за счет замедления процессов роста и развития позволяет сныти устойчиво существовать в хвойно-широколиственных лесах, выживая даже под пологом темнохвойных видов. Характерный возрастной спектр неполночленный (отсутствуют p , j , im особи), одновершинный с максимумом на g_2 парциальных побегах. Плотность популяций в чистых зарослях сныти несколько меньше, чем у остальных конкурентных видов (см. ниже).

Осока волосистая (*Carex pilosa*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Гемикриптофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Элемент популяции – парциальный куст, онтогенез его длится 8–12 лет. Взрослая особь представляет собой систему связанных гипогенными корневищами парциальных кустов. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. По значениям основных популяционных параметров этот вид чрезвычайно сходен со снытью (см. табл. 3.16). В отличие от сныти, у осоки волосистой нет состояний вторичного покоя и квазисенильного, что связано с отсутствием спящих почек в кустах и на корневищах. Она увеличивает число «отбегов» и молодых парциальных кустов после засушливых лет. Эта особенность позволяет осоке устойчиво существовать в наиболее сухих местообитаниях в пределах широколиственных лесов. Осока волосистая – единственный вечнозеленый вид в группе конкурентных видов (куда, кроме сныти, входят ландыш майский и пролесник многолетний), это позволяет ей увеличить длительность периода вегетации и, вероятно, компенсирует небольшую площадь листьев элемента популяции (Смирнова, 1987).

Ландыш майский (*Convallaria majalis*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Геофит. Элемент популяции – парциальный побег. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. Ландыш отличается от остальных длиннокорневищных видов максимальной длительностью онтогенеза парциального побега (до 30 лет) и наименьшей потенциальной продуктивностью вегетативных зачатков, образуемых за год элементом популяции (2–3). Так же, как и сныть, ландыш способен переходить в состояния вторичного покоя и квазисенильное, но длительность пребывания в этих состояниях у ландыша намного больше, чем у сныти.

Пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Геофит. Элемент популяции – парциальный куст, длительность его онтогенеза 6–10 лет. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. В оптимальных экологических условиях создает наиболее плотные, среди конкурентных видов, заросли. Сходство значений популяционных параметров сныти, осоки волосистой, пролесника и ландыша дают возможность выступать им в качестве коллективного доминанта в оптимальных экологических условиях.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК все конкурентные виды доминируют на выровненных участках под кронами лиственных деревьев. Они избегают валежин, западин и бугров ВПК, а на ровных участках в средних и

Таблица 3.16

**Основные признаки популяционной биологии неморальных лесных видов
(летневегетирующие виды)**

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы	
<i>Aegopodium podagraria</i>	60–70	Явнополи- центрический	Неопределенно большая	Парциальный побег	8–12 (15)	
<i>Convallaria majalis</i>	20–30				10–20 (30)	
<i>Carex pilosa</i>	30–40			Парциальный куст	8–12	
<i>Mercurialis perennis</i>	25–35				6–10	
<i>Asarum europaeum</i>	8–12	Неявнополи- центрический	40–50	Особь	6–10	
<i>Carex digitata</i>	12–15		30–40		10–12	
<i>Carex rhizina</i>	10–20		40–50		8–10	
<i>Paris quadrifolia</i>	20–30		30–40		6–12	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	50–70		30–40		10–15	
<i>Pulmonaria obscura</i>	25–30		30–40		5–8	
<i>Viola mirabilis</i>	20–25		30–40		5–8	
<i>Festuca gigantea</i>	40–60		Моноцентри- ческий		10–15	10–15
<i>Geum urbanum</i>	35–40				10–15	10–15
<i>Melica nutans</i>	25–30	15–20		10–15		
<i>Carex sylvatica</i>	30–35	Моноцентри- ческий	15–20	Неопределенно большая	15–20	
<i>Lathyrus vernus</i>	30–40		15–20		15–20	
<i>Poa nemoralis</i>	30–35		15–20		15–20	
<i>Ranunculus cassubicus</i>	20–30		15–20		15–20	
<i>Scutellaria altissima</i>	30–50		10–15		10–15	
<i>Ajuga genevensis</i>	18–25		10–15		3–5	
<i>Ajuga reptans</i>	15–20		Явнополи- центрический		Неопределенно большая	Парциальный побег
<i>Galeobdolon luteum</i>	15–25	Парциальный куст		3–5		
<i>Milium effusum</i>	40–60			3–5		
<i>Viola odorata</i>	20–25	Моноцентри- ческий	Особь	Особь	3–5	
<i>Lamium maculatum</i>	20–25				3–6	3–5

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	25–30	3–8	2000–3500	3,5–6,0	40–65
	30–40	2–3	50–70	1,5–2,5	125–175
	25–30	2–5	50–100	2,0–4,0	65–85
	20–30	4–6	20–50	2,0–4,0	50–70
	2,0–3,0	1–2	50–100	2,0–4,0	15–35
	0,8–1,5	0,5–1,0	100–150	2,0–4,5	12–30
	2,0–2,5	0,5–1,0	30–50	3,0–5,0	10–20
	4,0–5,0	0,5–1,0	20–40	2,0–3,0	15–32
	2,0–3,0	1–2	100–200	5,0–10,0	8–20
2,5–3,5	1–3	50–100	3,0–6,0	10–18	
Ювенильная	1,5–2,5	1–2	100–250	3,0–5,0	10–20
Взрослая факультативная	0	0	250–400	5,0–10,0	5–15
			250–300	3,0–6,0	8–20
			50–100	2,0–5,0	10–25
Взрослая факультативная или сенильная	0	0	300–400	4,0–5,0	10–20
			50–200	2,0–5,0	5–20
			1000–2000	3,0–7,5	10–30
			50–150	3,0–5,0	5–15
			100–200	3,5–5,0	5–15
Ювенильная	20–40	5–20	200–300	3,5–4,0	5–10
Взрослая	30–50	3–7	100–250	3,0–3,5	6–12
Взрослая	60–120	10–20	50–100	1,0–2,0	15–25
	10–20	3–5	150–300	2,0–3,5	7–20
Ювенильная	30–40	10–15	50–150	2,0–3,5	7–15
Факультативная сенильная	0	0	100–200	2,5–3,5	7–13

Таблица 3.16 (окончание)

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Galium odoratum</i>	20–25	Явнополи- центрический	Неопределенно большая	Парциальный побег	1–2
<i>Glechoma hirsuta</i>	30–35				
<i>Stachys sylvatica</i>	45–60				
<i>Stellaria holostea</i>	20–25				
<i>Alliaria petiolata</i>	40–100	Моноцентрический	1	Особь	1
<i>Geranium robertianum</i>	15–30				
<i>Torilis japonica</i>	30–60				

крупных окнах существуют как содоминанты или ассектаторы второго подъяруса в травяном покрове.

Среди рассмотренных видов наибольшие диапазоны по температуре, влажности, кислотности, богатству почв и пр. имеют сныть и ландыш. Это определяет их более широкое, по сравнению с остальными конкурентными видами, распространение в пределах лесного пояса: от средней тайги до байрачных лесов степи. Однако способность образовывать максимальную (среди конкурентных видов) биомассу и листовую поверхность и большая интенсивность вегетативного размножения приводят к тому, что сныть в мезотрофных условиях вытесняет ландыш. В мегатрофных условиях конкурентно наиболее сильным видом оказывается пролесник, которой создает под пологом лиственных видов деревьев наиболее плотные заросли. На бедных и сухих почвах в широколиственных лесах преимущества имеет осока волосистая вследствие ее некоторой ксероморфности (Смирнова, 1987).

Копытень европейский (*Asarum europaeum*) – многолетняя короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Многолетние побеговые части взрослых особей представлены короткими, слабо ветвящимися эпигеогенными корневищами, неспециализированными в отношении разрастания. Биоморфа неявнополицентрическая, элемент популяции – особь. Длительность удержания территории – до 10 лет; биомасса элемента популяции близка к таковой у конкурентных видов (см. табл. 3.16). Поддержание популяции осуществляется как семенным, так и вегетативным путем. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность несколько выше, чем у ландыша, пролесника и осоки волосистой, что дает возможность быстрее занимать освободившиеся местообитания семенным путем (при наличии агентов распространения – муравьев или мышевидных грызунов), однако семена копытня приживаются только на зоогенных нарушениях травяного покрова. В этих условиях образуются слабо диффузные

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Зрелая	80–100	20–40	50–100	0,3–0,4	30–60
	50–120	15–30	50–100	0,6–1,0	12–25
	50–70	10–20	200–350	2,5–3,5	7–10
	50–100	20–40	50–100	0,2–0,4	35–70
Нет	0	0	200–500	1,0–5,5	4–8
			50–100	0,5–1,5	10–20
			100–300	1,0–2,0	6–15

клоны. Особенность ветвления копытня проявляется в том, что боковые ветви направлены не только к периферии клона, но и внутрь него. Это приводит к высокой экологической плотности клонов копытня. Небольшая вегетативная подвижность и слабое ветвление определяют медленное разрастание клонов и длительное существование на занятой территории. Характерный возрастной спектр популяций копытня вне конкуренции с другими видами – двухвершинный: основной максимум на g_2 , дополнительный на $p-it$; а в сомкнутом травяном покрове с господством конкурентных видов спектр одновершинный с максимумом на g_3-ss .

В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК копытень обитает в микросайтах под кронами лиственных деревьев, избегая вывальных бугров, западин и валежа, а на ровных участках в средних и крупных окнах – в третьем подъярусе травяного покрова, играя роль ассектатора. В одновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с выровненным напочвенным покровом и доминированием конкурентных неморальных видов копытень также выступает ассектатором, а при наличии зоогенных нарушений он может доминировать. В ранне-сукцессионных сообществах, сформированных после сплошных нарушений (распашки, пожаров), и при наличии животных-распространителей семян копытень может быть доминантом.

Медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) – многолетняя короткокорневищная поликарпическая трава с дициклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Корневище укороченное. Биоморфа неявнополицентрическая, элемент популяции – особь. Длительность удержания территории 5–8 лет. Биоморфа, вегетативная подвижность, биомасса, семенная продуктивность тип и структура клона сходны с таковыми у копытня (см. табл. 3.16). Отличительными чертами медуницы являются большая, чем у копытня высота побегов и их биомасса и меньшая длительность занятия территории элементом популяции. Кроме того, особенности ветвления медуницы приводит к формированию более рыхлых клонов, чем у копытня.

В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК и в разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с выровненным напочвенным покровом и доминированием конкурентных неморальных видов медуница занимает те же местообитания и играет ту же ценотическую роль, что и копытень. Различия в экологии: большая теневыносливость копытня и большая ксероморфность медуницы определяют приуроченность копытня к более влажным и затененным местообитаниям в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах и приуроченность медуницы к более светлым и сухим местообитаниям. Как и копытень, медуница может доминировать в сообществах с недавними крупными зоогенными нарушениями напочвенного покрова (после массовых пороев кабанов).

Сочевичник весенний (*Lathyrus vernus*) – короткокорневищное поликарпическое растение с моноциклическими монокарпическими побегами. Геофит. Нарастание эпигеогенного корневища происходит симподиально и не сопровождается вегетативным разрастанием: прирост составляет менее 1 см/год. Биоморфа моноцентрическая, элемент популяции – особь, длительность онтогенеза 15–20 лет. Потенциальная семенная продуктивность близка к таковой у копытня и медуницы, семена распространяются, главным образом, мышевидными грызунами на расстояние нескольких десятков и сотен метров. Поддержание популяции происходит почти исключительно семенным путем, прорастание семян и развитие молодых особей возможно лишь на нарушенных местах, где отсутствуют плотные заросли конкурентных видов. Характерный спектр популяций – одновершинный с основным максимумом на g_2 или g_3 растениях, и дополнительным – на p и j . В условиях пониженной конкуренции g_2 особь партикулирует и образуются компактные клоны, имеющие диаметр наземной части до 0,5 м. Такие клоны длительно удерживают занятую территорию.

Копытень, медуница и сочевичник весенний занимают одни и те же микросайты в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Большая, чем у копытня и медуницы, эвритопность сочевичника весеннего определяет его распространение от среднетаежных лесов до байрачных лесов степи.

Зеленчук жёлтый (*Galeobdolon luteum*) – поликарпическая трава с наземноползучими полициклическими поликарпическими побегами. Хамефит. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный куст, который существует 3–5 лет (табл. 3.16). Биомасса несколько меньше, чем у видов, описанных ранее. Ветвление происходит за счет боковых почек в основании побегов текущего года. Эти же почки способны реализовываться в побеги разрастания – наземные столоны (плети), которые могут достигать длины 100 и более сантиметров. Зеленчук отличается наиболее длительными среди неморальных трав процессами роста и побегообразования, которые в средней полосе продолжают еще в сентябре. Вегетативное размножение, связанное с зимним перегниванием плетей, осуществляется неглубоко омоложенными зачатками. Тип клона диффузный. Самоподдержание популяции происходит, в основном, вегетативным путем, семенное возобновление эпизодическое, проростки приживаются на зоогенных нарушениях. Новые парциальные побеги могут возникать практически из каждой боковой почки плети, таким образом, потенциальная продуктивность вегетативных зачатков очень велика

(см. табл. 3.16). Эти особенности определяют характерный возрастной спектр: в нем полностью отсутствуют *p*, *j*, *im* растения, а максимум приходится на *v* и *g*₂ растения. Большая вегетативная подвижность и высокая продуктивность вегетативных зачатков, а также способность образовывать новые ортотропные побеги и плети в течение всего вегетационного периода позволяют зеленчуку моментально осваивать обнаженные субстраты. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК зеленчук вместе с будрой (*Glechoma hirsuta*) может доминировать на вновь возникших буграх ВПК, на зоогенных нарушениях (однодвулетних пороях кабанов), одновременно, он в ранге ассектатора может расти на ровных местах в окнах, занимая третий подъярус травостоя. В связи с большой теневыносливостью зеленчук может быть содоминантом в производных разновозрастных сомкнутых лесах без окон. Всплески численности популяций этого вида отмечены в годы массового размножения мышевидных грызунов; они вызваны незначительными, но повсеместными нарушениями субстрата.

Подмаренник душистый (*Galium odoratum*) – поликарпическая, столонообразующая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Геофит. Элемент популяции – парциальный побег, длительность удержания территории 1–2 года. Биомасса элемента популяции очень мала, вегетативная подвижность близка к таковой у зеленчука, а продуктивность вегетативных зачатков самая высокая среди рассматриваемых видов (см. табл. 3.16). Практически полный биологический аналог этого вида – звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea*). Оба эти вида в большинстве типов сообществ ведут себя как ассектаторы; на выровненных участках в окнах они растут в третьем подъярусе. В разновозрастных широколиственных лесах эти виды, как и зеленчук, разрастаются в годы массового размножения мышевидных грызунов. Подмаренник душистый, в связи с большей теневыносливостью, может быть содоминантом в теневых широколиственных, в том числе в буковых лесах. Звездчатка ланцетолистная, в связи с большей ксероморфностью, способна быстро осваивать свежие бугры ВПК с пересыхающим субстратом. Она доминирует на ранних этапах постпаствальных сукцессий в молодых мелколиственных лесах на сухих и бедных субстратах, сформировавшихся на внутрилесных пастбищах. Способность этого вида быстро увеличивать обилие определяется не только интенсивным ветвлением столонов (как и у подмаренника душистого), но и формированием новых ортотропных побегов практически из каждой почки прошлогоднего ортотропного побега.

3.5.2. Бореальные лесные виды

Черника (*Vaccinium myrtillus*) – длиннокорневищный поликарпический, симподиально нарастающий, листопадный кустарничек с одревесневающими корневищами – ксилоризомами, расположенными в поверхностных слоях почвы и подстилки, корневая система поверхностного типа (Баландина, Вахрамеева, 1980; Ritchi, 1956). Облигатный микотроф. Хамефит. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный куст, живущий до 15–30 лет (Серебряков, Чернышева, 1955). Биомасса элемента популяции максимальная среди изученных бореальных лесных видов. В сплош-

Основные признаки популяционной биологии бореальных лесных видов

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Trientalis europaea</i>	5–15	Явнополи- центрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	1–2
<i>Circaea alpina</i>	6–15				1
<i>Maianthemum bifolium</i>	14–20				9
<i>Oxalis acetosella</i>	5–12	Ацентрическая	7–12	Особь	7–12
<i>Vaccinium myrtillus</i>	20–45	Явнополи- центрическая	Неопределенно долгая	Парциальный куст	15–30
<i>Luzula pilosa</i>	30–50	Неявнополи- центрическая	10–30	Особь, парциальный побег	10–30
<i>Solidago virgaurea</i>	40–60		10–30		10–30
<i>Pyrola rotundifolia</i>	5–15	Ацентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	5–10
<i>Orthilia secunda</i>	5–10				5–10
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	15–30		Более 100	Вайя	1
<i>Phegopteris connectilis</i>	20–30		Более 80		

ных зарослях черники самоподдержание популяций осуществляется вегетативным путем (Злобин, 1961). Потенциальная вегетативная продуктивность небольшая (табл. 3.17), но из-за большой длительности жизни парциальных кустов в заросли всегда есть кусты, которые продуцируют новые гипогенные корневища. Потенциальная или реальная семенная продуктивность черники очень велика, но семена прорастают редко, а проростки нуждаются в достаточном увлажнении и затенении, появляясь в микроместообитаниях с нарушенным моховым покровом (кострища, старые лесные дороги, порои), а также на гниющей древесине (колодах ветровалов и старых пнях) (Авдошенко, 1949).

В квазиклиматических хвойно-широколиственных и хвойных лесах с окнами и ВПК черника чаще всего встречается на валеже средних стадий разложения, а также в подкroновом пространстве хвойных деревьев. В разновозрастных производных хвойных лесах, сформировавшихся после пожаров или распахек, с выровненным напочвенным покровом и бедными подзолистыми почвами, на средних стадиях сукцессии, черника выступает абсолютным доминантом.

Майник двулистный (*Maianthemum bifolium*) длиннокорневищная поликарпическая трава с полициклическими поликарпическими побегами. Геофит. Биоморфа явнополицентрическая, клоны диффузные. Взрослое расте-

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семя-зачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции элемент/м ²
Ювенильная	4–50	2–10	1–17	0,08–0,56	8–50
	1–30	5–21	5–10	0,05–0,2	400–2000
Взрослая	10–40	2–9	13–120	0,06–0,17	90–500
	5–40	2–9	2–10	0,08–0,25	20–200
	5–20	1–2	40–800	2,55–9,52	30–100
	0,5–1,5	1–3	30–100	0,62–2,91	5–30
	1–6	4–20	1000–2000	2,1–5,63	10–30
	5–40	1–2	1000–20000	1,16–2,12	20–80
	5–50	1–4	400–10000	0,24–9,75	5–20
	2–5	1–2	Множество спор	0,4–0,7	10–40
	3–7	1–2		0,8–1,1	15–50

ние представляет собой систему парциальных побегов, соединенных длинными плагиотропными корневищами. Первое плагиотропное корневище формируется на 3–4 год после прорастания семени, а первое цветение происходит на пятый год (Вахрамеева, Малева, 1990). Парциальные побеги зацветают на второй–шестой год жизни, максимальный возраст парциального побега 9 лет, максимальное число цветений 4. После цветения побег нарастает симподиально, продолжая формировать укороченную вертикальную часть корневища. Здесь в пазухах зеленых и чешуевидных листьев закладываются почки. Если побег в этом году не цветет, то эти почки (до 3 на побег) остаются спящими. Как правило, один парциальный побег формирует одно (иногда два) удлиненное корневище следующего порядка. Потенциально корневище может ветвиться в каждом узле, но это происходит в очень редких случаях. В таежных лесах заповедника «Басеги» найдены системы парциальных побегов, пребывающие в состоянии вторичного покоя (Агафонова А.А., устное сообщение).

Майник двулистный размножается как вегетативным, так и семенным путем. Семенная продуктивность очень сильно варьирует (см. табл. 3.17). Семена майника распространяются дроздами и рябчиками, которые охотно поедают его ягоды (Левина, 1957), при этом 80–88% семян сохраняют всхожесть (Зажурило, 1931). Характерные возрастные спектры одновре-

шинные с максимумом на виргинильных или генеративных парциальных побегах.

В квазиклимаксовых хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК майник выступает как содоминант (вместе с другими видами бореального мелкотравья) в микросайтах на валежинах средних стадий разложения или в подкрановом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В производных хвойных, реже лиственных, лесах с выровненным напочвенным покровом он может быть содоминантом или ассектатором. Вероятно, в этих лесах экологические особенности напочвенного покрова сходны с таковыми валежин средних стадий разложения.

Кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*) – столоновидно-короткочорневищная поликарпическая трава с поликарпическими полициклическими побегами. Гемикриптофит. Побеги плагиотропные, ветвящиеся с первого года жизни, нарастают моноподиально и несут листья двух формаций: чешуевидные и срединные фотосинтезирующие. На побеге чередуются столоновидные участки с длинными междоузлиями и розеточные с короткими междоузлиями. Прегенеративный период очень короткий: растение зацветает на второй (реже первый) год жизни. Вегетативное размножение начинается с четвертого года жизни. Партикулы продолжают ветвиться, усиленно цветут и плодоносят. В это время цветки образуются в пазухах почти всех листьев – как срединных, так и чешуевидных. С возрастом порядка ветвления побегов большая часть их междоузлий становится удлиненной, партикуляция усиливается, и в результате возникают старые генеративные и сенильные растения. Длительность полного онтогенеза 7–12 лет (Черненкоова, Шорина, 1990). Кислица размножается как семенами (Верещагина, 1965), так и вегетативно. Плоды имеют мясистый придаток и распространяются муравьями. Кроме того, особое строение семенной кожуры способствует разлечтанию семян при вскрывании коробочки на расстояние до 1,5 м (Черненкоова, Шорина, 1990). Для Финляндии максимальное число семян на 1 м² – 5184, а всходов – 800 (Perttula, 1941). Вегетативное разрастание осуществляется посредством столоновидных побегов, длина которых достигает 20–40 см. Число спящих почечк у кислицы невелико, образуются они преимущественно на молодых растениях. Кислица быстро заселяет новые для нее участки сообщества. За 2–3 года она способна сформировать сплошной ковер в местах, прежде свободных от нее (Черненкоова, Шорина, 1990). Из-за быстрых темпов развития онтогенетический спектр изменяется по сезонам: в мае–июне абсолютный максимум в спектре приходится на p и j , к началу осени – на g_2 и g_3 , а также s растения (Шорина, 1982).

В квазиклимаксовых хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК кислица, как и майник, доминирует на валежинах средних стадий разложения или в подкрановом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В производных хвойных, реже лиственных, лесах, особенно сформировавшихся на пашнях, кислица на начальных стадиях сукцессий под сомкнутым древесным ярусом может быть абсолютным доминантом. Вероятно, в этих лесах экологические особенности напочвенного покрова сходны с таковыми валежин средних стадий разложения.

Голокучник обыкновенный, или голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*) – длиннокорневищная безрозеточная летнезеленая трава, геофит. Корневища до 4–6 м длиной, тонкие (0,2–0,3 см в диаметре), горизонтальные, поверхностные, залегают на глубине 3–4 см (обычно на границе лесной подстилки и почвы). Ежегодно корневище вырастает в длину на 2–5 см (до 8 см) и формирует по 2–3 улитки (заточные вайи). Они располагаются поодиночке на расстоянии 0,5–1,0 см друг от друга. Часть улиток (обычно 1–2) разворачиваются в зеленые вайи через 2–3 года после своего заложения.

Голокучник относится к вегетативно подвижным ацентрическим биоморфам (Шорина, 1981), у которых отсутствуют ярко выраженные и длительно существующие центры фитоценотической активности. Элемент популяции – отдельная вайя.

Ветвятся корневища вильчато. Ветви появляются вблизи верхушек корневищ обычно независимо от заложения вай с интервалом в 1–4 года. Размеры ветвей чаще одинаковые, а угол их расхождения 30–60° (редко до 120°). Длина участков корневищ между последующими «вилками» в среднем 7–8 см. Спороносящая средневозрастная особь *G. dryopteris* представлена системой корневищ, разветвленных до 6–8 порядков, имеющих суммарную длину 4–6 м и максимальный условный возраст (т.е. возраст сохранившейся части) 8–10 лет. У таких особей *G. dryopteris* по 7–8 зеленых вай, 30–40 улиток и 35–45 живых апексов корневищ. Подобные экземпляры занимают площадь 2–4 м², а их фотосинтезирующие вайи находятся на расстоянии 10–40 см друг от друга. Голокучник часто растет в виде пятен-латок диаметром 8–12 м, четко изолированных друг от друга. Эти пятна возникают в результате вегетативного разрастания и вегетативного размножения и, по-видимому, во многих случаях представляют собой клоны. Если считать, что ежегодный прирост корневищ в длину 5 см, то продолжительность жизни таких зарослей-клонов достигает 80–120 лет.

Куртины-латки голокучника разрастаются центробежно по принципу ведьминых колец и имеют зональную структуру. По периферии располагается узкая зона шириной не более 1,0–1,5 м, где вайи голокучника относительно разрежены, стерильны или слабо спороносятся. Затем следует наибольшая по площади зона, занимающая до 80% всей латки, где плотность вай и спороношение максимальны. Наконец, в центре латки находятся участки, где вайи снова редуют, уменьшаются в размерах и прекращают спороношение. Периферическую зону, в которой сосредоточены растущие верхушки корневищ, активно осваивающие еще не занятые латкой площади, называют зоной освоения; участки латок с максимальной плотностью крупных спороносящих вай – зоной насыщения, центральные их части, в которых мало живых вай и улиток и много отмерших полуразложившихся корневищ – зоной дряхления (Шорина, 1991).

Голокучник размножается, главным образом, вегетативно в результате перегнивания старых участков корневищ. Размножение спорами происходит эпизодически, заростки появляются на гниющей древесине (валеже, поваленных стволах, пнях), реже – на оголенной почве (на вырубках, пожарищах и в других местах экзогенного нарушения лесных сообществ).

В квазиклиматических хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК голокучник (как и два предыдущих ви-

да) встречается на валежинах средних стадий разложения или в подкороновом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В таких условиях он выступает как содоминант или ассектатор. В производных темнохвойных лесах, под пологом взрослых или старых деревьев темнохвойных видов он может быть содоминантом и очень редко – доминантом.

Фегоптерис, или букovníк связывающий (*Phegopteris connectilis*) – длиннокорневищная безрозеточная летнезеленая трава, геофит. Как и у голокучника, корневища тонкие (0,1–0,2 см в диаметре) горизонтальные, поверхностные (глубина 2–4 см), ежегодные приросты корневищ в длину достигают 6–8 см. Вайи длиной 30–40 см располагаются на корневищах по одной. Биоморфа ацентрическая. Элемент популяции – отдельная вайя. Средневозрастные спорофиты *Phegopteris* обладают обширными системами корневищ, суммарная длина которых достигает 6–7 м, а предельный порядок ветвления 5–6. Такие экземпляры занимают площадь в несколько квадратных метров, число живых зеленых вай колеблется от 10 до 16, максимальный условный возраст 8–10 лет.

Важные различия голокучника и букovníка касаются характера ветвления. Ветви корневища букovníка, как правило, расходятся под углом 120°. Ветвление повторяется через 1–2 года (реже 3). Участки корневищ между следующими друг за другом «вилками» достигают длины 9–11 см и обычно несут по 5–8 «пеньков» (до 14) от опавших и неразвернувшихся вай. Относительная регулярность ветвления, постоянство глубины залегания и углов расхождения ветвей приводят к тому, что система корневищ фегоптериса образует характерную плоскую сеть из более или менее правильных шестигранных ячеек. В природе букovníк энергично разрастается и формирует заросли-латки, где размножается вегетативно путем партикуляции корневищ. Размножение спорами и появление заростков отмечено преимущественно на обнаженной почве корневых вывалов, где отсутствует конкуренция с другими растениями и, прежде всего, со мхами. В Подмосковье спорофиты, появляющиеся из заростков, достигают *im* состояния уже на первом году жизни и имеют короткие лежащие ветвящиеся корневища. Судя по быстрым темпам начальных этапов онтогенеза, уже 3–4-летние спорофиты способны к спороношению. Площадь латок-куртин фегоптериса от 1 до 18–20 м². Разрастаются латки, как и у голокучника, центробежно и обладают зональной структурой. В зоне насыщения, где плотность вай максимальна, более 50% этих вай формируют сорусы. Латки-куртины букovníка, растущие в одном сообществе, представляют разные этапы развития популяционных локусов вида. Можно выделить молодые инвазионные латки (представлены одним молодым клоном), сформировавшиеся средневозрастные (состоят из одного или нескольких средневозрастных клонов) и стареющие (в латке несколько стареющих клонов). Все это свидетельствует о волнообразном характере самоподдержания ценопопуляций букovníка. Возраст латок насчитывает 100 лет и более, что сопоставимо с длительностью онтогенеза деревьев.

Приуроченность к микросайтам практически не изучена. Вероятно, характер размещения в сообществах близок к предыдущему виду.

Седмичник европейский (*Trientalis europaea*) – столоно-клубнеобразующая поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Вегетативный одно-малолетник. Геофит. Биоморфа явнополицентриче-

ская, элемент популяции – парциальный побег (вегетативный или генеративный). Весной из пазушных почек на утолщенной подземной части материнского побега формируются подземные столоны, на концах которых осенью образуются клубни, а затем и новые парциальные побеги. Столоны ветвятся редко. В пазухах чешуевидных листьев у основания материнского побега обычно находится 6–10 зачатков столонов, но развивается всего 3–4. За год парциальный побег может сформировать до 4–8 клубней (10). Длина и число столонов сильно зависят от условий обитания. Так, средняя длина столона на территории Национального парка «Марий Чодра» 2,2 см, а среднее их число на элемент популяции 0,8, в то время, как в заповеднике «Басеги» на Южном Урале эти параметры составляют 19,2 см и 2,8, соответственно. К началу вегетационного периода столоны и материнский побег полностью отмирают.

Растение, возникшее из семени, зацветает на второй–третий год жизни. Размножается как семенами, так и вегетативным путем. Цветение нередко бывает достаточно интенсивным: до 300 генеративных побегов на 100 м² (Грызлова, Вахрамеева, 1990), однако завязывание плодов происходит не всегда, и основным способом поддержания ценопопуляции является вегетативный. Характерный спектр – неполночленный с максимумом на *v* или *g* парциальных побегах.

Седмичник, как майник и кислица, приурочен к микросайтам валежин в квазиклиматических лесах, в производных лесах он может успешно расти как на валеже, так и на почве, если нет сильно затеняющих высоких трав или мощного мохового покрова.

Двулепестник альпийский (*Circaea alpina*) – столоно-клубнеобразующая поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Вегетативный однолетник. Геофит. Жизненная форма и биоморфа такие же, как у седмичника. Элемент популяции – парциальный побег. Биомасса – наименьшая для видов бореального мелкотравья. Основной способ поддержания популяции – вегетативный. Различия с седмичником касаются ветвления столона и числа клубней, образываемых парциальным побегом. В пазухе каждого из супротивно расположенных чешуевидных листьев столона двулепестника закладывается почка. В большинстве случаев эти почки развиваются в столоны следующего порядка, на конце которых также закладывается клубень. Столон ветвится до третьего порядка. Максимальное число клубней 20 (против 10 у седмичника). В благоприятных микросайтах – разлагающихся замшевших валежин, микропонижениях, затянутых мхом, – двулепестник способен гораздо быстрее захватывать территорию и формировать заросль, чем седмичник. Однако этот вид очень требователен к влажности воздуха и поэтому почти не встречается в производных хвойных лесах, где отсутствие *gap mosaic* принципиально меняет режим увлажнения.

3.5.3. Боровые лесные и опушечные виды

Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*) – многолетняя длиннокорневищная летнезеленая трава, геофит. Корневища дифференцированы на горизонтальные, длинные, безлистные и вертикальные (или косовосходящие) короткие, несущие вайи. Верхушка длинного корневища ежегодно образует одну боковую ветвь, развивающуюся в короткое корневище. Эти короткие боковые корневища располагаются на длинном корневище попере-

Основные признаки популяционной биологии боровых лесных и опушечных видов

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	12–25	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный куст	10–15
<i>Pteridium aquilinum</i>	30–180	Ацентрическая	650 и более	Вайя	1–2
<i>Chelidonium majus</i>	20–60	Моноцентрическая	20–25	Особь	1–2
<i>Calluna vulgaris</i>	30–50	Неявнополицентрическая	10–30	Особь, партикула	20–30

менно то вправо, то влево. Участок длинного корневища между двумя боковыми ответвлениями соответствует годичному приросту. В среднем он составляет 5–30 см (Европейская Россия), 15–70 см (Средняя Сибирь), 30–90 см (до 112 см) в Англии (Watt, 1940, 1976; Ершова, 1977; Шорина, 1981). Условный возраст особей в условиях России составляет 55–65 лет (Ершова, 1977; Шорина, 1981), в Англии – 72 года (Watt, 1940). Рост боковых коротких корневищ ограничен, их максимальный возраст не превышает 12–17 лет (Шорина, 1981). Морфогенез вайи происходит медленно – лишь на третий год после своего заложения улитка вайи появляется на поверхности почвы. Биоморфа ацентрическая. Элемент популяции – вайя, характеризующаяся самыми большими среди видов этой группы размерами и биомассой. Молодые фазы онтогенеза особи непродолжительны. В лабораторных условиях шестимесячные спорофиты имели до 22 вай, корневища длиной до 140 см и образовывали куртины диаметром 35–65 см. На втором году жизни у таких растений было отмечено спороношение (Conway, 1949, 1957). Поддержание популяций происходит как посредством спор, так и вегетативно. Продукция спор достаточно велика, разносятся они воздушными потоками на расстояние до 1,6 км (Page, 1976). С помощью спор орляк легко осваивает первичные, не занятые растительностью субстраты, а также пожарища, вырубки. В сомкнутых фитоценозах, в том числе и в группировках самого орляка, споры не прорастают, хотя здесь поверхность почвы может быть золотисто-коричневой от множества осыпавшихся спор. Здесь орляк размножается исключительно вегетативным путем. Он отличается большой вегетативной подвижностью: средняя скорость разрастания зарослей – 10–20 см · год⁻¹ в условиях Средней России (Шорина, 1981) и от 40 до 50 см · год⁻¹ в Западной Европе (Watt, 1976). В северной части ареала, где спороношение происходит нерегулярно, вегетативное размножение становится основным способом самоподдержания популяций орляка (Oinonen, 1967, 1968; Ершова, 1977). Клоны орляка могут занимать площади в десятки квадратных километров и достигать возраста 650 лет и более (Oinonen, 1967, 1968). В зарослях орляка стирается грань между организменным и популяционным уровнями существования вида. Популяции орляка поддерживают себя путем неопределенно долгого существования немногих особей

Тип партикуляции	Веgetативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачтков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	9–40	1–4	60–600	1,7–7,6	20–150
	5–100	1	3×10 ⁸ спор	5,0–30,0	3–10
Нет	0	0	200–2000	4,9–24,7	5–30
Взрослая факультативная	2–5, факультативно	1–2, факультативно	2600–90000	3,3–14,1	5–20

часто одного клона, обладающих способностью к гипертрофированному вегетативному разрастанию.

В современных лесах орляк присутствует или доминирует на ранних, реже средних стадиях сукцессий, обычно на легких субстратах (пески, супеси). В квазиклиматических широколиственных и темнохвойных лесах он отсутствует, поэтому выявить его приуроченность к микроместообитаниям в первичных лесах очень сложно. Вероятно, это были участки обнаженного субстрата с легкими почвами, формировавшиеся в результате как вывалов, так и деятельности животных.

Брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) – длиннокорневищный поликарпический вечнозеленый кустарничек с полициклическими, поликарпическими побегами. Облигатный микотроф. Хаефит. Биоморфа явнополицентрическая. Корневище гипогеегенное, расположено в поверхностных слоях почвы на глубине 2–10 см, корневая система состоит из тонких придаточных корней (Баландина, Вахрамеева, 1978). Парциальные побеги формируются как из почек регулярного роста, так и из спящих почек на приростах корневища прошлых лет. Массовое пробуждение почек происходит после низовых пожаров (Корчагин, 1954). Элемент популяции – парциальный куст, живущий до 10–15 лет (Серебряков, Чернышева, 1955). Суммарная длина гипогеегенных корневищ одной системы парциальных кустов может достигать сотни метров, а число парциальных кустов – нескольких сотен. По типу биоморфы брусника наиболее сходна с черникой; сравнение значений основных параметров показывает, что брусника отличается от черники меньшей длительностью жизни и меньшими размерами парциальных кустов, но несколько большей вегетативной продуктивностью. Как и черника, брусника имеет высокую потенциальную и реальную семенную продуктивность (Юдина, Белогова, Колупаева, 1986) (табл. 3.18), но семена ее приживаются в хорошо освещенных местах на обнаженном субстрате. Так массовое семенное возобновление брусники было отмечено в окрестностях Костомукшского заповедника на свежей вырубке с полностью уничтоженным напочвенным покровом (В.Н. Коротков, устное сообщение). Характерный спектр – моноцентрический, максимум приходится на средневозрастные генеративные парциальные кусты.

В квазиклиматических хвойных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК брусника обитает на комлевой части валежин начальных этапов разложения и у оснований стволов хвойных видов деревьев, в освещенной области. В производных лесах брусника доминирует на начальных стадиях пирогенных сукцессий и затем вытесняется конкурентно более мощным видом – черникой. Периодические палы (через 10–15 лет), которые осуществлялись для поддержания высокой продуктивности этого вида («брусничные промыслы») определяли широкое распространение сосняков брусничников на территории Европейской России и Западной Сибири (Корчагин, 1954).

Вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) – вечнозеленый, симподиально нарастающий, аэроксильный или эпигеогенно геоксильный (с лежащими и укореняющимися ветвями) кустарничек. В первом случае биоморфа моноцентрическая, во втором – неяснополицентрическая (Ротов, 1960; Полянская, Жукова, 2002), в последнем случае размеры особи могут достигать одного и более метров в диаметре. Растение, возникшее из семени до конца жизни обычно существует как единая особь, стержневая корневая система сохраняется до конца жизни, изредка связь между полегшей ветвью и материнским растением нарушается (Серебряков, 1962). Длительность полного онтогенеза 10–30 лет.

Семенная продуктивность особей вереска очень велика и достигает десятков – сотен тысяч семян (Ротов, 1960; Злобин, Храмченко, 1964). Семена хорошо прорастают на обнаженном песчаном субстрате, который появляется на сплошных рубках с нарушениями почвенного покрова или на пожарищах.

В климатических лесных ландшафтах вереск был связан с начальными этапами зарастания песчаных субстратов (от севера до юга лесного пояса), лишенных растительного покрова в результате выпаса диких копытных или природных пожаров. Вереск осваивал эти субстраты вместе с сосной и другими видами боровой группы. В квазиклиматических теневых лесах он не находит подходящих микросайтов. В производных хвойных лесах на песчаных субстратах доминирует на начальных этапах пирогенных сукцессий.

3.5.4. Неморальные, бореальные и нитрофильные опушечные виды (высокотравье)

Общая характеристика группы

В восточноевропейских лесах в эту группу входят крупные мезофитные, мезогигрофитные и мезоксерофитные относительно светолюбивые травы, которые в лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК господствуют по покрытию и биомассе, создавая верхний ярус травяного покрова. Они встречаются в микросайтах разных типов (на выровненных участках, в западинах и на буграх), но объединенных общим признаком – отсутствием древесного полога или его низкой (0,3–0,1) сомкнутостью. В таких лесах они образуют мощный лиственный опад и способствуют муллевому гумусообразованию. Эти же виды, видимо, выступали как доминанты или содоминанты в экотонах, на границах между лесными и травяными сообществами в доагрикультурных лесных ландшафтах, где ключевыми видами были крупные фи-

тофаги (зубры, туры, тарпаны). В современных ландшафтах они занимают редко встречающиеся экотонные сообщества между созданными человеком лесными лугами и окружающими их участками лесов.

Основные особенности популяционной биологии исследованы у немногих опушечных видов из ненормальной (*Campanula latifolia*, *Scrophularia nodosa*), бореальной (*Rubus idaeus*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis*, *Dryopteris expansa*, *Paeonia anomala*, *Chamaenerion angustifolium*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*) и нитрофильных (*Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*) эколого-ценотических групп.

По отношению к свету и влажности почвы и воздуха эти виды расположились следующим образом:

- небольшие окна и умеренное увлажнение: *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Paeonia anomalia*, *Dryopteris expansa*;

- небольшие окна и сильное увлажнение: *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix femina*, *Delphinium elatum*, *Veratrum lobelianum*, *Matteuccia struthiopteris*;

- большие окна и возможное обогащение почвы органикой: *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Chamerion angustifolium*;

- большие окна и переувлажнение (проточная вода): *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleracium*, *Cirsium heterophyllum*.

Наиболее четко приуроченность разных видов высокотравья к разным экологическим условиям проявляется в лесах с хорошо выраженной *gap mosaic*; наблюдения в таких лесах позволяют выделить экологически адекватные местообитания в физиономически и флористически различных сообществах. В лесах, где структура микросайтов сильно преобразована рубками или другими воздействиями, возможно сохранение каких-либо представителей из группы высокотравья в местообитаниях, которые, видимо, представляют экологические аналоги природных микросайтов. Например, при описании зарастания западин ВПК в еловых и елово-пихтово-буковых лесах Карпат (Скворцова и др., 1983) на ранних этапах микросукцессии описана группировка *Athyrium filix-femina* + *Senecio nemorensis*. Ее образуют виды, обычные для приручьевых парцелл и растительности окон, но не встречающиеся под пологом леса.

Виды, растущие в небольших окнах с умеренным увлажнением

Недоспелка копьевидная (*Cacalia hastata*) – гипогегенно-короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами, нарастает симподиально. Геофит. Вегетативной одно-малолетник. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный побег. Полицентричность начинает проявляться к концу вегетационного периода, когда из пазушных почек корневища материнского растения вырастают укороченные и утолщенные плагиотропные побеги (1–3), весной из верхушечных почек этих корневищ формируются надземные побеги. К этому времени материнское корневище разрушается и дочерние парциальные побеги становятся самостоятельными.

**Основные признаки популяционной биологии нитрофильных
и бореальных опушечных видов**

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Scrophularia nodosa</i>	74–117	Неявнополицентрическая	Более 20	Особь, парциальный побег	Более 20
<i>Aconitum septentrionale</i>	56,0–126,0		Более 30		Особь
<i>Athyrium filix femina</i>	95,0–142,0		Моноцентрическая	Более 70	
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	100,0–120,0	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	40–50
<i>Rubus idaeus</i>	56,0–166,0			Парциальный куст	До 12* ¹
<i>Veratrum lobelianum</i>	104,0–141,0	Моноцентрическая	60–100	Парциальный побег	4–8* ²
<i>Cicerbita uralensis</i>	75,0–170,0	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая		Не более 6
<i>Filipendula ulmaria</i>	200,0–230,0	Неявнополицентрическая	25		2–3
<i>Urtica dioica</i>	60,0–70,0* ³	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая		1–2 (3)
<i>Cacalia hastata</i>	177,0–233,0				1
<i>Senecio nemorensis</i>	148,0–198,0				1
<i>Chamerion angustifolium</i>	92,0–154,0				10–27* ⁴

Примечание. Литературные данные: ^{1*}Давлетшина, Уланова, 1996; ^{2*}Бахматова, 1974; ^{3*}Смирнова, 1987; ^{4*}Забелкин, Уланова, 1996.

В благоприятных условиях растения, развившиеся из семян, зацветают в на четвертый–шестой год. Среди исследованных видов высокотравья недоспелка, вместе с борцом высоким, имеет наибольшие размеры и биомассу элементов популяций; семенная продуктивность недоспелки не максимальная, а вегетативная подвижность небольшая (табл. 3.19). Особенности жизненной формы и вегетативной подвижности недоспелки определяют формирование компактных клонов площадью 0,4–0,8 м². Молодые растения семенного происхождения встречаются редко и преимущественно на зоогенных нарушениях почвы.

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачтков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая или сенильная	2,3–4,5	8–24	Нет данных	Нет данных	15–20
Взрослая	Не превышает 2–5	До 4	Нет данных	21,1–81,0	5–10
Сенильная	0	Нет данных	1 млрд спор	Нет данных	3–5
Взрослая	50,0–100,0	2–3	Размножается только вегетативно	Нет данных	1–3
	5,5–93,5	До 263 придаточных почек на 1 м корня	520–1230* ¹	23,5–50,5	13–35
	Вегетативно подвижна только в год цветения: до 1,5 см/год	До 5	Нет данных	52,9–131,6	8–50
	9,0–105,0	1–6	Нет данных	12,8–24,6	Нет данных
	1,8–4,5	5–11	1080–121520* ¹	38,4–69,5	60–80 (122)
	50,0–150,0* ³	15–40* ³	1000–2000	4,0–7,0* ³	20–40
Ювенильная	3,0–11,5	1–3	Нет данных	21,1–76,6	40–70 (150)
	3,2–7,0	5–27	Нет данных	17,8–38,0	50–80 (160)
Взрослая	20–150	Несколько десятков–сотни придаточных почек на корнях	112135–1784974* ⁴	3,47–22,48	30–50

Характерный онтогенетический спектр с основным максимумом на виргинильных или генеративных парциальных образованиях и с дополнительным максимумом на проростках, ювенильных или имматурных особях.

В квазиклиматических хвойно-широколиственных и хвойных лесах недоселка выступает как содоминант в окнах средних размеров на выровненной поверхности, здесь она достигает максимальных размеров и плодоносит, а под кронами хвойных и лиственных деревьев развивает только небольшие вегетативные побеги. В производных теневых лесах (широколиственных и темнохвойных) она практически полностью отсутствует, а встречается в ан-

тропогенно созданных экотонах между лесом и луговыми полянами. В производных мелколиственных лесах (березняках и осинниках) на богатых свежих почвах недоселка занимает наиболее светлые местообитания.

Крестовник дубравный (*Senecio nemorensis*) имеет ту же жизненную форму и биоморфу, что и *Cacalia hastata*. Это короткокорневищное поликарпическое растение, вегетативный одно-малолетник. Размеры парциальных побегов немного меньше, чем у недоселки (см. табл. 3.19), а число вегетативных диаспор (корневищ), образуемых парциальным побегом, больше, в среднем составляет 14,3 против 2,1, причем каждое такое корневище ветвится (до 4 боковых почек). Запас питательных веществ в корневище меньше, чем у недоселки. Высота вегетативных побегов и число корневищ – самые яркие отличия этих двух видов. Обладая сходной с недоселкой вегетативной подвижностью, семенной продуктивностью и приживаемостью проростков, крестовник образует компактные клоны сходных размеров. По приуроченности к микросайтам в квазиклиматических и производных лесах крестовник принципиально не отличается от недоселки.

Цицербита уральская (*Cicerbita uralensis*) – длиннокорневищный вид, входит в группу видов, тяготеющих к небольшим окнам. Гемикриптофит. Взрослое генеративное растение представляет собой систему парциальных побегов. Биоморфа явнополицентрическая.

Из почки возобновления на корневище предыдущего порядка возникает удлиненное гипогоегенное плагиотропное корневище. Длина таких корневищ может быть от 9 до 105 см, а их число на элемент популяции от 1 до 6 (обычно 2–3). Через некоторое время рост молодого корневища меняется на ортотропный и образуется укороченная часть со сближенными узлами. На следующий сезон верхушечная почка образует розеточный побег. Парциальный побег зацветает на 3–5 год (7). После цветения побег отмирает. Как правило, корневища не ветвятся. Среди видов высокотравья цицербита выделяется самой небольшой биомассой. Кроме того, в исследованных хвойно-широколиственных и хвойных лесах не найдено ни одной особи семенного происхождения, что говорит об эпизодичности семенного размножения. По особенностям биоморфы цицербита очень похожа на сныть. Различия в длине гипогоегенных корневищ: небольшой диапазон варьирования значений этого признака у сныти определяет относительно равномерное размещение парциальных побегов и создание плотных зарослей этого вида, в то время как очень большой диапазон значений этого признака у цицербиты приводит к формированию разреженных зарослей.

Виды, растущие в больших окнах с сильным увлажнением

Борец, кочедыжник женский и чемерица – виды второй группы, для них характерны большая длительность жизни особи, явно- или неявнополицентрическая биоморфа. Три вида из них – короткокорневищные поликарпики (кочедыжник – многократнеспороносящий) с большой длительностью полного онтогенеза. Причем во всех случаях вегетативное размножение не играет ведущей роли в поддержании популяции.

Борец высокий (*Aconitum septentrionale*) – многолетняя поликарпическая короткокорневищная трава с моно-полициклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Элемент популяции – особь. Длительность онтогенеза можно оценить в 30–40 лет. Почки возобновления закладываются в

пазухах почечных чешуй, начиная с первого года жизни особи. Как правило, в прегенеративном периоде эти почки остаются спящими, хотя иногда встречаются прегенеративные особи с ветвящимся корневищем. На корневище g_1 особи можно насчитать до 22 таких спящих почек. Борец зацветает не ранее, чем через 10 лет. После первого цветения верхушечная почка отмирает, и далее корневища нарастают симподиально.

Уже на третьем–четвертом году жизни начинаются некрозы корневища (Серебрякова, Польшцева, 1974). В результате к середине–концу генеративного периода особь борца состоит из нескольких парциальных побегов, имеющих общие участки корневища и часть общих придаточных корней. Максимальное число парциальных побегов у одной особи 18, диаметр проекции ее ассимилирующей поверхности 2 м. Борец высокий имеет наибольшую среди исследованных видов семенную продуктивность (см. табл. 3.19) и наиболее успешно размножается семенами. Большая длительность удержания территории элементом популяции, большая биомасса, высокая семенная продуктивность, наряду с высокой успешностью семенного возобновления, большая ассимилирующая поверхность листьев, наличие большого числа спящих почек позволяют объяснить самую высокую встречаемость борца среди видов высокотравья и почти постоянное его присутствие в квазиклиматических сообществах большей части лесного пояса. В разных частях лесного пояса борец занимает разные микросайты в квазиклиматических лесах. Так, в широколиственных лесах он растет в переувлажненных микросайтах старых западин ВПК, в хвойно-широколиственных и хвойных лесах он может занимать и ровные участки. В производных лесах борец часто доминирует на выровненной поверхности под пологом осины, в разреженных широколиственных и хвойных лесах в нижних частях склонов.

Кочедыжник женский (*Athyrium filix femina*) – короткокорневищная вертикально розеточная трава, хамефит. Взрослые спорофиты имеют многократновильчатое ветвящееся корневище длиной до 20–40 см. Оно образует плотную кочку диаметром 30–50 см, выступающую на 10–20 см над поверхностью почвы. Число ветвей в кочке варьирует от 2–3 до 10–15 (даже до 40, по данным И.И. Науялиса, В.Ф. Филина, 1983). Каждая ветвь-глава завершается розеткой из 3–7 вай и верхушечной почкой. Общее число вай на одном экземпляре может достигать 30–60, а число почек 10–15. Емкость верхушечной почки достигает 20–30 улиток и зачатков вай, т.е. 3–4 их годовых набора.

Биоморфа моноцентрическая. Размножается спорами, к вегетативному размножению не способен, хотя у старых спорофитов возможна неспециализированная партикуляция с отделением отдельных ветвей-партикул, совокупность которых образует компактный клон. В условиях сильного вытаптывания в местах с высокой рекреационной нагрузкой партикуляция может начаться и у сравнительно молодых растений, однако отделяющиеся партикулы не омоложены.

Общая длительность онтогенеза спорофитов в условиях Средней России более 70 лет (Науялис, Филин, 1983). Некоторые спорофиты способны сформировать сорусы уже в возрасте 11 лет (Науялис, Филин, 1983), хотя регулярное и полноценное спороношение начинается позже – с 17–20-летнего возраста. Споры сохраняют всхожесть в течение 1,5–3,0, что способствует формированию их почвенного банка. Гаметофиты и молодые спорофиты

кочедыжника растут обычно на корневых вывалах, в неглубоких трещинах почвы, на выбросах кротов, около нор мышевидных грызунов, на кострищах, полузаброшенных лесных дорогах, тропинках, кучках песка, реже на пнях и комлях деревьев – там, где отсутствует конкуренция с другими растениями, в особенности со мхами (Науялис, 1979).

Онтогенетические спектры и плотность ценопопуляций спорофитов кочедыжника очень разнообразны и варьируют от лево- и правосторонних до центрированных, могут быть как полночленными, так и неполночленными, их плотность тоже сильно колеблется. Это многообразие форм популяционной организации определяется эколого-фитоценотическими условиями и стадиями сукцессионных смен.

Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*) – короткокорневищная поликарпическая трава с монокарпическими ди-полициклическими полурозеточными побегами. Гемикриптофит. Биоморфа моноцентрическая. Элемент популяции до цветения – особь, затем – парциальный побег. В прегенеративном периоде растение нарастает моноподиально, давая каждый год розеточный побег, после первого цветения нарастание меняется на симподиальное, впервые зацветает в 12–15 лет (Бахматова, 1974). Через два года после первого цветения корневище молодого генеративного растения перегнивает и парциальные побеги оказываются самостоятельными. Почки возобновления (не более двух) возникают в пазухах нижних розеточных листьев только на цветущих побегах, вегетирующие парциальные побеги лишены пазушных почек. Это одна из особенностей развития парциальных побегов чемерицы. Парциальные побеги зацветают на второй, чаще четвертый–шестой годы жизни. Длительность полного онтогенеза чемерицы 80 лет (Бахматова, 1974). Среди других видов высокотравья чемерица выделяется самой большой биомассой элемента популяции. В хвойно-широколиственных лесах чемерица формирует заросли площадью до 0,75 м². Плотность такой заросли 16,4 побегов (до 24) на 0,5 м². Семенная продуктивность – одна из самых высоких для исследованных видов. Семена довольно тяжелые, не имеют мясистых придатков и не разносятся далеко от материнской особи.

В квазиклиматических широколиственных лесах чемерица занимает те же микросайты, что и борец высокий. В производных лесах она встречается реже, видимо, в связи с небольшой дальностью распространения семян.

Страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*) – длиннокорневищный вертикально розеточный хамефит с диморфными вайями: фотосинтезирующими стерильными дважды перистыми и однажды перистыми спорносами. Хорошо развитые спорносящие растения страусника обладают мощным, длиной до 30–40 см и толщиной 8–12 см коротким корневищем, верхушка которого несет крупную терминальную почку и на 10–15 см приподнимается над поверхностью почвы, образуя своеобразную кочку. Условный возраст такого корневища может быть 40–50 лет. Емкость верхушечной почки достигает 24–30 зачатков и улиток вай. Почка плотно закрыта основаниями недоразвившихся вай и содержит будущие приросты корневища на два года вперед. Детерминация вайи (определение того, будет это спорносящая или фотосинтезирующая вайя) происходит на втором году жизни, т.е. на заключительных этапах морфогенеза, и сильно зависит от действия внешних факторов – весенних заморозков, механических повреждений, иссушения почвы и т.д.

Вегетативно разрастается страусник за счёт длинных столоновидных гипогеегенных корневищ. Эти корневища растут под землей 2–3 года (редко 4) и достигают длины 1,0–1,5 м (редко до 3 м – Prange, Aderkas, 1985, цит. по М.В. Нехлюдовой и В.В. Филину, 1993). К осени второго–третьего года верхушка корневища меняет направление роста и формирует молодой, подземный розеточный побег страусника. В его основании этой же осенью начинают расти 2–3 новых молодых столона, продолжающих захват жизненного пространства. Когда весной следующего года на розеточном побеге развернутся пластинки первых вай, молодые горизонтальные отбеги уже достигнут длины 30–60 см, а старое столоновидное корневище превратится в коммуникационное. На 12–13-й год своей жизни коммуникационное корневище разрушается и происходит вегетативное размножение страусника. Способность именно молодых розеток формировать отбеги и тем закладывать основу будущего вегетативного размножения гарантирует страуснику максимальное омоложение вегетативного потомства. У взрослых розеток столоновидные корневища развиваются только в условиях пойм: при регулярном отложении наилка их длина достигает 30–80 см.

Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – короткокорневищный розеточный спорофит. Тип клона диффузный. В целом популяции страусника представляют собой сеть переплетенных плагиотропных длинных корневищ, в «узлах» которых размещаются вертикальные «стволики». Поддержание популяции происходит исключительно вегетативно. Онтогенетические спектры рамет в ценопопуляциях страусника, как правило, левосторонние (т.е. в них преобладают молодые раметы) и часто неполночленные (т.е. в них отсутствуют сенильные раметы).

Виды, растущие в больших окнах на богатой почве

В третью группу входят вегетативно подвижные виды, которые быстро реагируют на появление больших окон и могут довольно долго удерживать это пространство. Это малина, иван-чай и крапива двудомная.

Малина (*Rubus idaeus*) – многолетнее корнеотпрысковое поликарпическое растение с дициклическими побегами. Взрослое растение представляет собой систему кустов разного возраста, связанных горизонтальными корнями. Одни скелетные корни нарастают, другие, старые – отмирают, в результате чего длительность полного онтогенеза малины установить невозможно (Давлетшина, Уланова, 1996). В благоприятных условиях растение семенного происхождения достигает генеративного состояния за четыре года, причём первые корневые отпрыски появляются уже на втором году жизни (Барыкина, 1964).

Элемент популяции – «парциальный куст» – возникает как корневой отпрыск. Взрослый куст состоит из базальных частей побегов прошлых лет и нескольких побегов первого и второго года. Хорошо развитый куст четырех–семи лет состоит в среднем из четырех–десяти одно- и двулетних побегов. Побеги следующего порядка образуются из придаточных почек, которые закладываются на стеблевой подземной части вегетирующего однолетнего побега. Таких почек возникает больше у молодых кустов первого–третьего года хорошей жизнеспособности до 4 штук на один побег. Некоторые из этих почек, не реализуясь в следующем сезоне, остаются спящими. Максимальная длительность жизни элемента популяции 12 лет, причём всё это

время связь с корнем, на котором возник корневой отпрыск, не теряется, хотя куст имеет собственную придаточную корневую систему. Расстояние между двумя соседними кустами, возникшими из почек на одном корне, может варьировать от 1,5 до 93,5 см (в среднем 38,1 см). Изучение малины в культуре показало, что у некоторых сортов число придаточных корневых почек весьма велико и достигает 263 штук на 1 м корня (Гришина, 1952). Однако, в условиях ценоза реализуется лишь небольшая часть. Реальная семенная продуктивность не очень велика (семена вызревают в небольшом количестве и только в условиях хорошего освещения). Однако всхожесть сохраняется десятками лет (Петров, 1989). В естественных условиях всходы малины можно обнаружить на нарушенных участках, где по каким-либо причинам удалена подстилка: на буграх ветровалов, в окнах, на кучах валежа (Давлетшина, Уланова, 1996). Семена малины распространяются птицами, и именно в желудке птиц проходит необходимая скарификация семян. Повышенные участки с большим количеством сучьев привлекательны для лесных птиц в качестве присады.

По всем показателям (см. табл. 3.19) малина занимает промежуточное положение. Для малины характерны средняя биомасса, невысокая семенная продуктивность, большая, но не максимальная, вегетативная подвижность. Самый яркий отличительный признак – огромная потенциальная вегетативная продуктивность, которая реализуется в больших световых окнах. Здесь плотность популяции может достигать 22 кустов (42 элементарных побега) на 1 м².

Общими для видов этой группы – малины, крапивы и иван-чая – являются большая вегетативная подвижность, дальность заноса семян, а также свойства, характеризующие стратегию этих видов как реактивную. Малина и иван-чай вегетативно разрастаются и захватывают территорию посредством корневых отпрысков, крапива разрастается благодаря образованию удлиненных корневищ. Все эти виды образуют колонии и наилучшим образом развиваются в больших окнах. Скорость вегетативной подвижности колонии иван-чая 1 м/год (Забелкин, Уланова, 1996), элемента популяции крапивы – до 1,5 м/год (Смирнова, 1987). Особь малины семенного происхождения способна уже к третьему году жизни образовывать корневые отпрыски на расстоянии до 1,6–1,7 м от материнского куста (Гришина, 1956). Кроме того, реактивность стратегии малины и иван-чая обусловлена дальностью заноса семян (семена малины распространяются птицами, иван-чая – ветром), которая может измеряться километрами, например, более 10 км для иван-чая (Забелкин, Уланова, 1996). У этих трёх видов значительно варьирует время удержания территории элементом популяции: от одного года у побегов иван-чая и одного–двух лет у кустов крапивы, до 12 лет у кустов малины.

Виды, растущие в больших окнах с проточным увлажнением

Таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*). В отличие от рассмотренных ранее видов высокотравья, высокие, хорошо развитые заросли таволги образуются вдоль ручьёв и по долинам небольших речек в условиях постоянного и хорошего увлажнения. Здесь побеги таволги достигают высоты 270 см, а их плотность – до 100 штук на 1 м². На водоразделах она встречается значительно реже, лишь по окраинам западин ВПК, в переувлажнённых условиях. Таволга вегетативно малоподвижна – это короткорневищ-

ное растение, гемикриптофит. Корневище нарастает симподиально. У взрослых генеративных особей элемент популяции – парциальный побег. Из почек на базальной части побега предыдущего порядка возникают укороченные корневища, развивающиеся в дальнейшем по схеме «почка–розеточный побег–удлинённый ортотропный генеративный побег». Приросты корневища сохраняются 5–7 лет. В основании цветущего парциального побега может закладываться до 11 почек возобновления. Особи хорошей жизнеспособности образуют до четырех парциальных побегов. Морфологически целостная особь обычно состоит из 8 парциальных побегов (от 2 до 14), физически связанных до среднего генеративного состояния. После перегнивания старых частей корневища, в среднем и старом генеративном состоянии происходит вегетативное размножение, без омоложения особей. Общая длительность онтогенеза особи составляет 25 лет, из них 15 приходится на генеративное состояние (Григорьева, 1996), при этом всхожесть семян очень низкая – 8% при специальной обработке.

Ещё одна особенность *Filipendula ulmaria* – образование придаточных почек на утолщённой части корней. В случае повреждения растения подземными роющими животными из этих почек появляются ювенильные корневые отпрыски, которые располагаются не далее, чем в 15 см от материнской особи. Однако, в современных южно-таёжных лесах роющие животные встречаются редко, и эта особенность не вносит ощутимого вклада в самоподдержание популяции таволги вязолистной.

Захват новых территорий происходит преимущественно семенным путём. В поймах ручьёв и небольших речек таволга обнаруживает исключительные конкурентные свойства: здесь образуются столь плотные и высокие заросли, что другие виды высокотравья, для которых эти местообитания также могли бы быть подходящими, не встречаются. При этом невысокая всхожесть семян при длительности полного онтогенеза в 25 лет оказывается достаточной для устойчивого поддержания потока поколений.

* * *

Краткий анализ популяционной биологии некоторых константных видов травяного покрова восточноевропейских лесов выявил большое разнообразие сочетаний биологических свойств видов, обитающих совместно в одних и тех же сообществах лесного пояса Восточной Европы. Несомненно, это разнообразие будет возрастать по мере роста числа подробно изученных видов.

Такое большое разнообразие способов существования совместно обитающих видов могло сформироваться только в условиях значительной гетерогенности среды их обитания. Современные концепции теоретической экологии (“gap mosaic concept” и “mosaic cycle concept of ecosystems”), изложенные в первой главе, показывают, что внутренне обусловленная гетерогенность климаксовых сообществ есть следствие популяционной жизни ключевых видов.

Детальное описание популяционной биологии большинства видов, обитающих в современных квазиклимаксовых сообществах лесного пояса (см. главы 6–8, книга 2), можно рассматривать как актуальную задачу. Ее решение позволит более полно понять механизмы сосуществования экологически близких видов и реконструировать все разнообразие природных микро-

сайтов, некогда стабильно поддерживавшихся в результате популяционной жизни всего набора ключевых видов лесного пояса. Одновременно, используя те или иные виды как индикаторы среды обитания, можно подойти к выявлению экологических аналогов природных микроместообитаний в антропогенно преобразованных лесах. Отсутствие таких аналогов для многих видов может рассматриваться как одна из основных причин бедности видового состава и моно- или олигодоминантной структуры травяно-кустарничкового яруса в антропогенно преобразованных лесных сообществах.

3.6. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп

3.6.1. Подходы и методы

В основе методологии выделения экологических шкал лежат возможности фитоиндикации условий среды с использованием сообществ или их компонентов в качестве фитометров, способных более интегрально, чем инструментальные методы, оценивать изменение экологической обстановки. В частности, надежными фитометрами могут служить эколого-ценотические группы.

Выделение эколого-ценотических групп вызвано необходимостью уточнения экологических свойств видов в сочетании с их фитоценотической приуроченностью. Это своеобразная экспертная интегральная оценка приспособленности конкретных видов (популяций) к комплексному воздействию экологических факторов, определяющих специфику экотопа, и биотических факторов, создающих при воздействии на экотоп своеобразный биотоп. Рассматривая биоценозы как совокупность популяций или фрагментов популяций разных видов, мы в настоящее время реально не можем учесть все возникающие взаимодействия со средой обитания на популяционном и организменном уровнях. Поэтому столь существенной оказывается индикаторная роль различных наборов элементов в биосистемах надорганизменного уровня: группы биоморф, феноритмогрупп, экологических и эколого-ценотических групп (ЭЦГ).

В разделе 3.2 представлено разделение видов лесного пояса Восточной Европы на ЭЦГ. В разделе 3.5 описаны особенности биологии некоторых константных видов из разных ЭЦГ: бореальной, неморальной и др. В разделе 3.6 продолжается обсуждение ЭЦГ для того, чтобы решить, насколько экологически сходны виды, обитающие в одном сообществе или в пределах его структурного элемента (микроценозы, микроместообитания).

Цель проведенного анализа – выявление специфики экологического предпочтения отдельных видов и разных эколого-ценотических групп в целом, разработка методики определения экологических валентностей, степени выраженности стено-эврибионтности (толерантности) константных видов лесных и опушечных фитоценозов Восточной Европы.

Задачи исследования:

- уточнение понятий: экологическая позиция, экологическая валентность, стено-эврибионтность и толерантность видов, разработка методов их