
БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

5 (341)

1992

Журнал ежемесячный,
издается с 1958года

ПУТИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ЛЕСНЫХ ДЕМУТАЦИОННЫХ КОМПЛЕКСАХ

О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк, Т. О. Яницкая, В. Н. Коротков

В статье предпринята первая попытка разработать подходы к ординации лесных сообществ разной степени нарушенности по оси собственного времени восстановления элементарных демографических единиц древесных эдификаторов. Рассмотрены демутационные процессы в модельных лесных массивах.

The first attempt to develop some approaches to the ordination of the forest communities with different degree of disruption by axis of own time in restoration of minimal demographic units of the dominant trees is undertaken. The demutation processes in the model forests are considered.

Растительный покров, с позиций популяционной биологии, представляет собой систему взаимодействующих элементов популяционного уровня. Поиск элементарной популяционной структуры в растительном покрове позволяет предложить в качестве рабочего варианта понятие элементарной демографической единицы (ЭДЕ). ЭДЕ у растений можно определить как множество особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений. Размер занимаемого ЭДЕ пространства и продолжительность цикла оборота поколений видоспецифичны (табл. 1). По этим двум характеристикам ЭДЕ у растений разных жизненных форм отличаются на несколько порядков величин. Непрерывность оборота

Таблица 1. Размеры элементарных демографических единиц (ЭДЕ) и продолжительность оборота поколений растений широколиственных лесов

Вид	Продолжительность оборота поколений, годы	Размеры ЭДЕ, м ²
Герань Роберта	1	1
Хохлатка плотная	10	0,25
Сочевичник весенний	20	1
Лещина обыкновенная	80	$2,5 \cdot 10^3$
Грав обыкновенный	120	$1,2 \cdot 10^4$
Клен остролистный	180	$1,8 \cdot 10^4$
Липа сердцевидная	180	$2,7 \cdot 10^4$
Ясень обыкновенный	250	$1,3 \cdot 10^5$
Дуб черешчатый	350	$4,2 \cdot 10^5$

поколений в ЭДЕ обеспечивается равновесным балансом между рождаемостью и смертностью на разных этапах онтогенеза, что проявляется в устойчивом возрастном спектре популяции, ранее названном базовым [20].

В лесных биогеоценозах популяционная жизнь одного или многих древесных эдификаторов организует популяционную жизнь подчиненных видов растений (возможно, и большинства мелких животных) [10, 18, 23-27]. На площади, занятой ЭДЕ вида с самыми крупными особями, также размещается множество ЭДЕ видов с более мелкими особями.

С демографических позиций в качестве элементарной единицы растительного покрова ненарушенных лесов выступает территория, по площади равная или кратная размеру ЭДЕ одного или нескольких эдификаторов. При этом в ненарушенных лесах любого типа ЭДЕ имеет достаточно четко отграниченные в пространстве возрастные локусы, их размеры также видоспецифичны.

Влияние антропогенных или иных катастрофических процессов на сообщества как множества взаимодействующих популяций может быть различным, и это весьма существенно для понимания хода демутиаций растительности [7]. В популяциях могут наблюдаться следующие явления: 1) полное уничтожение популяций; 2) увеличение размеров возрастных локусов эдификаторов (при длительном однородном воздействии на площадях, превышающих природные размеры локусов); 3) уменьшение размеров локусов эдификаторов (при неоднородном воздействии); 4) разрыв циклов оборота поколений (т. е. образование неполночленных возрастных спектров, резко отличающихся от базового).

Демутации, которые начинаются после прекращения или ослабления воздействий, можно рассматривать в качестве процессов восстановления видоспецифичных размеров ЭДЕ и отдельных возрастных локусов как всех сохранившихся в лесном массиве компонентов флоры, так и тех видов потенциальной (в трактовке Д. Н. Цыганова [21]) флоры, зачатки которых могут быть занесены в достаточном количестве на территорию данного массива в период восстановления ЭДЕ древесных видов.

Длительное и повсеместное антропогенное воздействие на лесные сообщества европейской части нашей страны привело к тому, что почти не сохранились лесные массивы, где хорошо выражены ЭДЕ древесных эдификаторов. Это относится и к имеющимся лесным заповедникам, время существования которых в несколько раз меньше времени оборота поколений деревьев. Вот почему представления исследователей об общих закономерностях демутиационных процессов в лесных сообществах умеренного климата, по нашим оценкам, очень неполны. В связи с этим был предпринят углубленный поиск модельных объектов, представляющих лесные сообщества разных стадий восстановления после сильных и слабых нару-

шений. Результаты этого поиска частично отражены в опубликованных работах [13—18, 22].

Задачи и методика исследования

В настоящем исследовании мы попытались разработать подходы к ординации лесных сообществ разной степени нарушенности по осям собственного времени восстановления ЭДЕ древесных эдификаторов, а также видового разнообразия сообществ. Задачи работы можно сформулировать следующим образом: 1) рассмотреть демутиации как процесс восстановления ЭДЕ всех видов потенциальной флоры и выделить конечное число этапов; 2) сравнить пути восстановления сообществ после различных нарушений: а) полного разрушения лесного сообщества (сельхозугодья на месте леса), б) сильного нарушения лесного сообщества при частичном сохранении нижних ярусов (сплошные рубки, верховые пожары и т. п.), в) слабого нарушения лесного сообщества при частичном сохранении всех ярусов (выборочные рубки, низовые пожары и т. п.); 3) проследить закономерности восстановления видового состава в различных синузиях и восстановления ЭДЕ эдификаторов; 4) показать зависимость демутиационных процессов от характера заноса зачатков растений.

Найти в каком-либо одном массиве полный набор демутиационных этапов для всех типов нарушений не представилось возможным. Поэтому в данной статье отдельные этапы иллюстрируются на примерах, взятых из разных массивов: 1) Памятник природы Калужские засеки (Калужская обл.); 2) Каневский заповедник (Черкасская обл.), 3) ГИЗЛ «Горки Ленинские» (Московская обл.), 4) Приокско-Террасный заповедник (Московская обл.).

В работе использованы следующие методы: сплошное или выборочное картирование в масштабах 1 : 200 — 1 : 5000; описание возрастной* и пространственной структуры популяций основных ценообразователей на постоянных и временных площадях разных размеров (по опубликованным ранее методикам [18]); геоботанические описания по Браун-Бланке [6]. В геоботанических описаниях принята следующая шкала ярусности: ярус А — генеративные и семянные деревья высотой 15 м и более, ярус В — виргинильные деревья, виргинильные и генеративные особи кустарников высотой более 1 м, ярус С — имматурные и ювенильные особи деревьев, и кустарников, кустарнички, травы, мохообразные. Участие видов оценивали по ярусам с использованием следующей шкалы: проективное покрытие 75—100 % — балл 5, 50—75 % — балл 4, 25—

* В работе использовалась следующая возрастная периодизация онтогенеза: j — ювенильные, im₁, im₂ — имматурные особи первой и второй подгрупп, v₁v₂ — виргинильные особи первой и второй подгрупп, g₁, g₂, g₃ — соответственно молодые, средневозрастные и старые генеративные, S — семянные.

50 % — балл 3, 5—25 % — балл 2, 1—5 % — балл 1, менее 1 % — балл +.

Для разделения списков видов по эколого-ценотическим группам использовали (в несколько измененном виде) свиты А. А. Ниценко [8]. Нами была принята огрубленная классификация: свиты 1—3 отнесены к бореальной группе, 4—7 — неморальной, 8—10 — опушечной, 11, 24—26 и 30 — нитрофильной, 12—14 — боровой, 15—28 — луговой, 36—44 — сорной. Виды, которые отсутствуют у А. А. Ниценко, мы относили к указанным группам в соответствии с собственными представлениями об их экологии. Принадлежность нескольких видов к той или иной группе была изменена. Виды свит 29—35 (за исключением нескольких видов, отнесенных нами к другим группам) в наших описаниях отсутствуют.

Особенности демутиаций в конкретных массивах

1. Калужские засеки. Изучался массив Ягодненского лесничества Дудоровского леспромхоза (Ульяновский район Калужской обл.) и прилегающие территории других землепользователей. С начала XVI в. массив входил в Дубенскую засеку и имел фактически заповедный режим охраны (в современном смысле слова). С конца XVIII в. большая часть засечных лесов испытала воздействие сплошных рубок и частично территория была распахана (Г. Ю. Офман, устное сообщение). Однако в массиве сохранились слабо нарушенные участки площадью 50—60 га, которые по составу растительности и почвам являются уникальными остатками широколиственных лесов дославянского периода.

Эталонный участок этого массива описан в предыдущих публикациях [14, 18, 22]. Его основные особенности: сложная иерархическая мозаично-ярусная структура древесного полога, которая включает ЭДЕ 18 видов деревьев и кустарников; видовой состав сообщества в целом формируют травянистые виды неморальной группы с участием видов бореальной, нитрофильной и опушечной групп (рис. 1, Е).

В этом же массиве описаны сообщества, которые демонстрируют начальные этапы демутиаций после полного уничтожения лесной растительности (на бывших сеяных пастбищах), но в условиях хорошей обеспеченности зачатками многих древесных видов.

З а р а с т а н и е п а с т б и щ. Было выбрано 5 участков: современное пастбище и 4 заброшенных в разное время пастбища — 5—6, 10—12, 30—40 и 50—60 лет назад. Все участки занимают плакорные местообитания и расположены на расстоянии до 50 м от засечного массива.

На нулевом этапе (пастбище) древесная синузия представлена ювенильными и иматурными особями ивы козьей, березы бородавчатой и осины. В травяном покрове господствует луговая группа (рис. 1, А, 2, а).

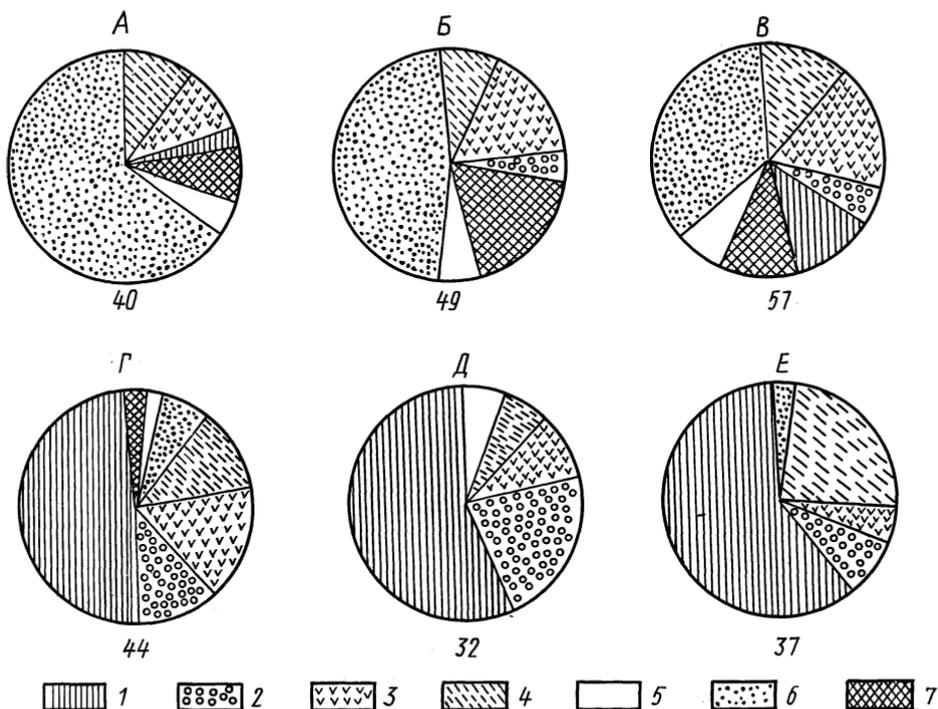


Рис. 1. Соотношение эколого-ценотических групп видов в травяном покрове на разных этапах демукации (Калужские засеки). А—Д — последовательные этапы зарастания пастбищ, цифры под диаграммами показывают общее число травянистых видов:

эколого-ценотические группы: 1 — неморальная, 2 — бореальная, 3 — опушечная, 4 — нитрофильная, 5 — боровая, 6 — луговая, 7 — сорная

На первом этапе демукации (5—6 лет) синузия деревьев включает уже 7 видов и образует двухъярусную структуру: в нижнем ярусе — С — находятся береза бородавчатая, ива козья, ива чернеющая, осина, клен остролистный, дуб, ясень; в ярусе В — те же виды, но в иматурном состоянии, за исключением ясеня и клена остролистного, а дуб присутствует единично. Лесные кустарники представлены лещиной (рис. 2, б). Видовой состав трав серьезных преобразований, по сравнению с нулевым этапом, не претерпевает (рис. 1, Б). Колебания количества сорных видов в первой половине ряда скорее всего носят случайный характер.

На втором этапе (10—12 лет) древесная синузия включает 8 видов (появился клен полевой) (рис. 2, в). Среди деревьев доминируют типичные эксплеренты (раннесуццессивные виды): береза бородавчатая и ива козья, которые представлены особями всех прегенеративных групп (от ювенильной до виргинильной). Из кустарников добавляется крушина ломкая. Видовое разнообразие трав

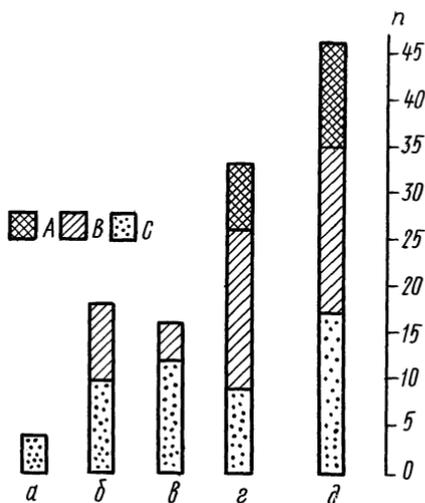


Рис. 2. Изменение видового разнообразия деревьев и кустарников по ярусам А, В и С в ходе демутации на залежах (Калужские засеки):

а — 2—3 года, б — 5—6 лет, в — 10—12 лет, г — 30—40 лет, д — 60 лет. n — число видов во всех ярусах на площади 100 м^2

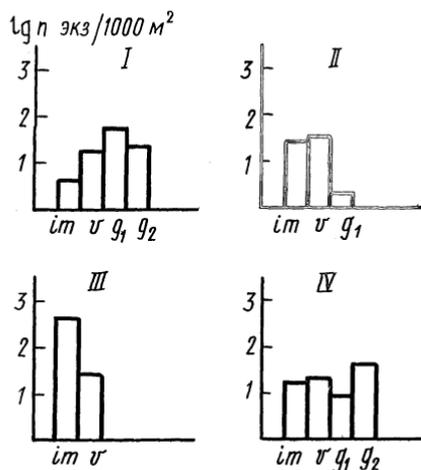


Рис. 3. Возрастные спектры доминирующих древесных видов на 30—40-летней залежи. I — береза бородавчатая + осина + ива козья; II — дуб черешчатый; III — клен остролистный; IV — лещина обыкновенная. Возрастные группы: *im* — имматурные, *v* — виргинальные, *g₁* — молодые генеративные, *g₂* — средневозрастные генеративные особи

несколько увеличивается за счет внедрения таких дубравных видов, как сныть обыкновенная, щитовник мужской, мятлик дубравный, звездчатка ланцетная. На этой стадии травяной покров имеет наиболее пестрый характер (рис. 1, В) — долевое участие видов всех эколого-ценотических групп сравнимо друг с другом, хотя и сохраняется преобладание луговой группы.

На третьем этапе (30—40 лет) древесная синузия включает уже 12 видов. Здесь появляются яблоня лесная, черемуха, ильм, рябина. По сравнению с эталонным участком в древесной синузии отсутствуют вяз и клен полевой. Группа лесных кустарников представлена лещиной, крушиной, жимолостью и бересклетом бородавчатым. Структура древесной синузии становится трехъярусной (рис. 2, г). Группа эксплерентов имеет заметную фракцию генеративных особей. Максимум в суммарном возрастном спектре березы бородавчатой, осины и ивы козьей приходится на молодые генеративные особи (рис. 3, I). В виргинильной группе особей по численности преобладает дуб (рис. 3, II), а в имматурной — клен остролистный (рис. 3, III). Среди трав большинство видов относится к неморальной группе. Доминантом в травяном покрове становится вид с

эксплерентными чертами — зеленчук желтый. Видовое разнообразие трав заметно снижается, главным образом вследствие уменьшения числа видов луговой группы; опушечная группа сохраняет свои позиции (рис. 1, Г).

На четвертом этапе (около 60 лет) разнообразие в древесной синузии близко к таковому на эталонном участке (рис. 2, д). Однако возрастная структура популяций разных видов резко различна. В группе эксплерентных видов отсутствуют ювенильные и имматурные особи и крайне мало виргинильных, в то же время многочисленны генеративные особи, среди которых уже есть даже старые генеративные. Фактически эксплерентные виды деревьев имеются только в ярусе А. За 60 лет до яруса А уже «доросли» дуб, ильм и клен остролистый. В ярусе В представлено 6 видов деревьев и 2 вида кустарников, в ярусе С — почти все виды деревьев и кустарников (14 видов), из эксплерентов есть только осина. В травяном покрове больше половины видов принадлежит к неморальной группе, возросла доля бореальных видов, луговые виды выпали совсем. Общее видовое разнообразие сильно уменьшилось (с 44 до 32), при этом оно стало ниже, чем в эталонном участке (рис. 1, Д, Е).

Таким образом, в условиях свободного заноса зачатков к моменту формирования взрослого поколения светолюбивыми древесными эксплерентами в составе сообщества имеют почти все виды древесной и кустарниковой синузий и основной набор травянистых видов. В дальнейшем видовое богатство может увеличиваться лишь незначительно, только после существенного увеличения емкости местообитания вследствие значительного развития гар-мозаики* (рис. 1, Е). Таким образом, в условиях свободного заноса зачатков восстановление флористического состава начинается достаточно быстро, причем быстрее восстанавливаются синузии деревьев, затем — кустарников и лишь потом — трав. Следует отметить, что восстановление флористического состава синузий деревьев и кустарников на этом этапе еще не сопровождается восстановлением ЭДЕ образующих эти синузии видов.

2. Каневский заповедник. Лесной массив заповедника расположен на территории древнейших поселений [2, 9]. Его территория неоднократно распахивалась и вновь зарастала лесом. Существующий в настоящее время массив грабового леса (площадь более 650 га) возник вследствие многократных рубок дубово-грабовых лесов. В 1968 г. после введения заповедного режима рубки ухода и выбо-

* Гар-мозаика (от англ. гар — брешь, окно, прогалина) представляет собой мозаику «окон» в верхнем пологе леса различного размера, ориентации, формы и возраста, которые возникают в результате естественных нарушений (в основном отмирания старых деревьев и вывалов). В широком смысле эта мозаика включает разные стадии регенерации постоянно образующихся «окон» возобновления. На внутрипарцеллярном уровне гар-мозаика представлена различными элементами ветровально-почвенных комплексов разного возраста (см. обзоры [5, 10, 18, 24, 26]).

рочные санитарные рубки не были отменены и проводятся относительно регулярно до сих пор.

Около 50 % площади массива представлено сообществами с господством одновозрастных особей граба обыкновенного в ярусе А. В травяном покрове есть только виды неморальной группы в сильно обедненном наборе [3, 4, 12]. Такое состояние леса — результат сплошных рубок на больших площадях, которые сформировали возрастные локусы деревьев значительно больших размеров, чем в разновозрастных лесах. На остальной части массива вследствие распада яруса А начали формироваться окна возобновления и ветровально-почвенные комплексы. В окнах возобновления размером от 70 до 100 м² (площадь кроны взрослого граба) возникли имматурные, виргинильные и молодые генеративные возрастные локусы других видов, главным образом кленов (остролистного и полевого) [3, 4]. Однако заметного увеличения видового разнообразия в естественных окнах не наблюдается. Минимальное количество плодоносящих особей дуба, ясеня, липы, ильма в составе массива не обеспечивает достаточного количества зачатков для появления многочисленного подроста этих видов (табл. 2). Отсутствие подроста большинства видов делает невозможным заметное увеличение видового состава древесной синузии даже на более поздних этапах демутации. Кроме того, массив окружен сельхозугодьями, и на занос зачатков из других массивов трудно рассчитывать. Вероятнее всего, здесь в будущем сформируются моно- или олигодоминантные кле-

Таблица 2. Площади, занятые особями разных видов и разных возрастных состояний в грабовых лесах Каневского заповедника*

Вид	Площадь под деревьями в возрастных состояниях							
	i m ₂		v		g ₁		g ₂ +g ₃	
	га	%	га	%	га	%	га	%
Дуб черешчатый	3,2	0,49	1,0	0,15	39,4**	5,99	100,3	15,24
Ясень обыкновенный	15,8	2,40	2,9	0,44	6,1**	0,93	6,2	0,94
Липа сердцевидная	2,1	0,32	13,9	2,11	12,4**	1,88	7,6	1,16
Ильм шершавый	42,2	6,41	11,8	1,79	1,0	0,15	1,2	0,18
Береза бородавчатая	3,2	0,49	2,2	0,33	1,4	0,21	36,9	5,61
Осина	7,1	1,08	—	—	—	—	21,9	3,33
Граб обыкновенный	10,9	1,66	36,6	5,66	19,3	2,93	596,3	90,61
Клен остролистный	205,9	31,29	62,5	9,50	22,2	3,37	94,1	14,30
Клен полевой	137,7	20,92	31,3	4,76	3,7	0,56	2,0	0,30
Лещина обыкновенная	—	—	—	—	—	—	20,7	3,15

* Площадь, занятую особями каждого вида в каждом возрастном состоянии, рассчитывали вне зависимости от присутствия других видов; % вычислен от закартированной площади размером 658,1 га.

** Культуры.

ново-грабовые субклимаксные сообщества с весьма неполным флористическим набором во всех синузиях.

Таким образом, в Каневском заповеднике представлены 2 этапа демутиаций после сплошных рубок на больших площадях. Первый этап — завершение формирования первого (после очередной рубки) одновозрастного поколения, второй — начало распада первого поколения и появление гар-мозаики из молодых локусов популяций некоторых видов (наиболее теневыносливых и в то же время многочисленных).

3. Государственный исторический заповедник-лесопаркхоз (ГИЗЛ) «Горки Ленинские». На этой территории на сходных элементах рельефа и близких почвенных разностях находится три массива: Сьяновский, Коробовский и Богдановский лесопарки. В настоящее время в них по площади преобладают березовые леса возрастом 60—80 лет. Первые два лесопарка имеют сообщества с преобладанием липы и дуба в древесном ярусе, а в Богдановском их практически нет. Такое различие связано с историей хозяйства в этих массивах. Согласно карте генерального межевания на 1784 г., эта территория была более безлесна чем сейчас*. В XVII в. лес был лишь на территории центральных частей современных лесопарков (Сьяновского и Коробовского, соответственно — половина и две трети площади современных лесов). Территория современного Богдановского лесопарка 200 лет назад была полностью безлесной. К середине XIX в., согласно карте окрестностей Москвы 1852 г.*, контуры лесов приобрели очертания, очень близкие к современным. Фактически последние 100 лет здесь существуют лесные сообщества, хотя и испытавшие 1—2 приема сплошной рубки. С 1975 г. на территории лесопарков ведутся только рубки ухода и выборочные санитарные рубки.

Исследования этих массивов представляют особый интерес с точки зрения оценки скорости инвазионных процессов в популяциях растений. Для многих видов древесных и травянистых растений каждый из лесопарков создает свой градиент по удаленности от существующих источников семян.

Сьяновский лесопарк (площадь 609 га, диаметр около 2,5 км) имеет в центре липовые насаждения 70—80-летнего возраста, занимающие по площади 11 % массива. Возрастной состав популяционных локусов видов древесной и кустарниковой синузий и их ярусное членение в «липовом» ядре массива иллюстрирует рисунок 4, I, на котором видно, что в центре массива липа присутствует во всех ярусах (господствуя в ярусах А и С), однако возрастная

* Центральный государственный архив древних актов, фонд 1356, оп. 1, дело 2364.

* Центральный государственный архив древних актов, фонд 192, оп. 1, дело 30.

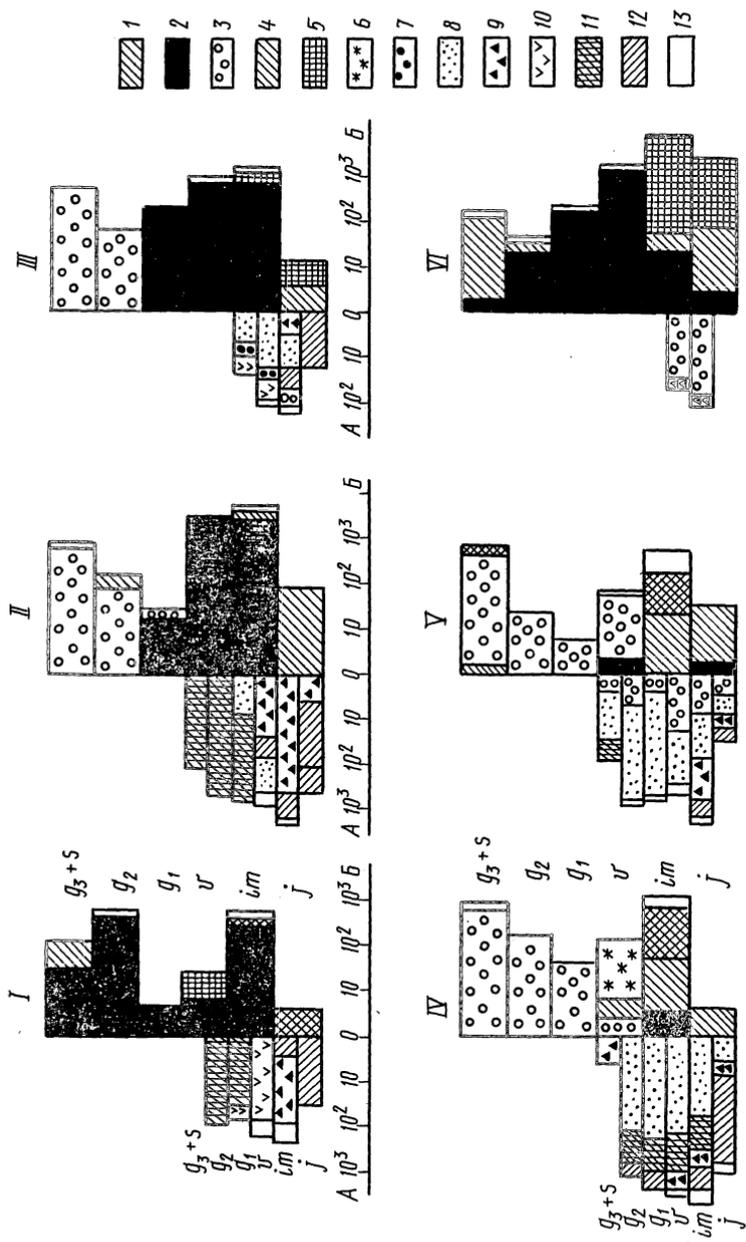


Рис. 4. Возрастной состав популяционных локусов видов древесной и кустарниковой синузлы и их ярусное членение в ГИЗЛ «Горки Ленинские». I — липняк зеленчуково-волосоосококовый, 70 лет; II — березняк сытево-волосоосококовый, 60 лет; III — березняк сытево-волосоосококовый, 80 лет; IV — березняк разноотравный, 60 лет; V — березняк зеленчуково-волосоосококовый, 70 лет; VI — липо-дубняк сытево-зеленчуковый, 100 лет. По оси ординат — возрастные состояния, по оси абсцисс — численность кустарников, экз/га; по оси абсцисс вправо (Б) — численность деревьев, экз/га. Для каждой возрастной группы показано процентное соотношение счетных единиц деревьев и кустарников различных видов: I — дуб черешчатый, 2 — липа сердцевидная, 3 — березы бородавчатая и пушистая, 4 — осина, 5 — клен остролистный, 6 — ель обыкновенная, 7 — лещина обыкновенная, 8 — крушина ломкая, 9 — рябина обыкновенная, 10 — бересклет бородавчатый, 11 — жимолость лесная, 12 — калина обыкновенная, 13 — прочие виды.

структура популяций этого вида еще далека от нормальной [15]. В сообществах «липового» ядра массива достаточно хорошо выражена синузия кустарников, а в травяном покрове абсолютное господство принадлежит видам неморальной группы (табл. 3). Эти сообщества представляют собой мощный источник распространения семян липы (и других неморальных видов). Анализ нескольких центробежно расположенных пробных площадей показывает, что наиболее активно инвазия липы происходит на расстоянии 100—300 м от «липового» ядра (рис. 4, II, III). Это хорошо согласуется с данными о дальности диссеминации липы [19]. На расстоянии 900 м от ядра (рис. 4, IV) участие липы становится весьма незначительным. Ярусы В и С заняты кустарниками, у которых разное зачатков осуществляется на большие расстояния [1, 19]. В таких сообществах древесные виды не смогут нормально возобновляться еще достаточно долго и после распада верхнего яруса. Особенно часто нет возобновления под пологом лещины.

Богдановский лесопарк (площадь 856 га, диаметр около 4 км) в отличие от Сьяновского не имеет насаждений с господством липы, и занос семян этого вида происходит из участков, удаленных на расстояние более 5 км. В связи с этим восстановление липы в березняках лесопарка находится на самых ранних этапах (так же, как в березняках на периферии Сьяновского массива), а демулационные процессы наиболее активно происходят в синузии кустарников (рис. 4, V). В травяном покрове наиболее многочисленна неморальная группа; сохраняется значительное количество видов луговой и опушечной групп. Суммарное число видов двух последних групп несколько больше числа видов неморальной группы (табл. 3).

Коробовский лесопарк (площадь 662 га, диаметр 3 км) имеет в центре массива липово-дубовые и липовые насаждения 70—100-летнего возраста, занимающие 30 % площади массива. Сообщества в этом широколиственном ядре характеризуются относительно полночленными популяциями липы, инвазионно-регрессивными популяциями дуба и инвазионными популяциями клена остролистного (рис. 4, IV). Усиление роли клена и липы в ярусах В и С неблагоприятно сказывается на синузии кустарников (рис. 4, VI). Многие виды кустарников при отсутствии гар-мозаики не находят благоприятных условий для приживания зачатков. В травяном покрове как по числу видов, так и по количественному участию господствующие позиции занимают неморальные виды (табл. 3). Березняки Коробовского лесопарка по популяционной структуре и видовому составу сходны с березняками Сьяновского лесопарка, расположенными в непосредственной близости от «липового» ядра (рис. 4, II, III). Основное отличие состоит в активной инвазии клена остролистного, представленного ювенильными и имматурными особями.

Таким образом, в Сьяновском и Коробовском лесопарках начинается формирование моно- и олигодоминантных субклимаксовых

Т а б л и ц а 3. Соотношение основных эколого-ценотических групп видов и доминанты травяного покрова на пробных площадях в заповеднике «Горки Ленинские»

Показатели	I	II	III	IV	V	VI
	56 (4)	56 (28)	53 (2)	58 (2)	26 (13)	14 (12)
Доминанты травяного покрова	Осока волосистая, зеленчук желтый, щитовник мужской	Осока волосистая, сныть, зеленчук желтый	Осока волосистая, сныть, зеленчук желтый	Живучка ползучая, ландыш майский	Осока волосистая, зеленчук желтый, сныть обыкновенная	Зеленчук желтый, лютик шубский
Число видов по эколого-ценотическим группам	17	19	20	13	16	14
неморальная	1	3	2	6	5	2
бореальная	1	5	4	5	5	5
нитрофильная	2	7	3	13	11	6
опушечная		2		10	10	1
луговая				1		
сорная						
Общее число видов	21	36	29	48	47	29

Пр и м е ч а н и е. Номера пробных площадей (I—VI) соответствуют номерам диаграмм на рисунке 3, под номерами указан квартал, в скобках — выдел.

сообществ с господством липы сердцевидной. В Богдановском лесопарке восстановление популяционных локусов липы задерживается в связи с недостатком семян данного вида и активным формированием яруса из кустарников. Несмотря на периодическое поступление желудей, подрост дуба часто не выдерживает конкуренции с подростом липы или кустарников и погибает. Однако, вероятно, роль дуба будет возрастать в Богдановском лесопарке при активизации распада верхнего яруса.

Анализ представленного материала позволяет сделать вывод, что в островных лесных массивах, выведенных из интенсивного хозяйственного использования, направление демулационных смен в лесах определяется возможностями заноса зачатков и приживания видов всех синузид.

Сравнение процессов восстановления ЭДЕ древесных видов в массивах, где верхний ярус образован видами с сильно затеняющим пологом (Каневский заповедник), и в сообществах, где верхний ярус образуют деревья с ажурными кронами, выявляет четкие различия. В первом случае возникновение «окоп» распада приводит к появлению хорошо обособленных в пространстве молодых локусов древесных и кустарниковых видов. Видовой состав и состояние подростка сильно зависят от размеров нарушения в верхнем ярусе. В светлых лесах формирование нового поколения несколько опережает распад верхнего яруса и локусы возобновления не столь строго приурочены (локализованы) к местам вывалов старых деревьев; гар-мозаика здесь носит несколько размытый в пространстве характер.

4. Приокско-Террасный заповедник. Лесной массив заповедника расположен на территории, многократно пройденной подсечно-огневым земледелием. Здесь отсутствуют участки, которые бы на протяжении нескольких последних поколений деревьев не распаивались или не горели. В последние два столетия современная территория заповедника состояла из нескольких мелкопоместных владений, включавших в себя поля, сенокосы и преимущественно мелколиственный лес, рубившийся на дрова в 30—40-летнем возрасте (А. И. Каляев, устное сообщение). К настоящему времени здесь сформировалась весьма пестрая мелкоконтурная мозаика демулационных сообществ. Следует отметить, что разновременность сильных нарушений на небольших участках определила хорошую сохранность (а может, способствовала и увеличению) видового разнообразия на территории заповедника [11].

Достаточно сложная история хозяйственного использования земель современного заповедника не позволяет проследить те или иные особенности демулационных процессов в «чистом виде». Однако на примере этого заповедника можно рассмотреть ситуации, наиболее часто встречающиеся в лесных массивах, недавно выведенных из хозяйственного использования.

В лесах заповедника восстановление ЭДЕ древесных эдифика-

торов происходит по-разному. Это зависит от последовательности сильных и слабых нарушений на каждом конкретном участке. Один вариант представляют сообщества, верхний ярус которых образован особями разных поколений: 120—140 (150) лет, 90—100 (70) лет и 40—50 лет. Все участки возникли после сильных нарушений (верховые пожары или сплошные рубки). В их составе в верхнем ярусе участвуют сосна, березы бородавчатая и пушистая и/или осина. В настоящее время здесь идет восстановление популяций основных ценозообразователей: липы, дуба, ели и, в меньшей степени, других деревьев и кустарников. При этом в сообществах с более молодым поколением взрослых деревьев (70 и 40—50 лет), не испытавших воздействия выборочных рубок, восстановление напоминает демутации березняков ГИЗЛ «Горки Ленинские», т. е. формируется относительно одновозрастное поколение ели, липы, дуба, в котором возрастные локусы не имеют достаточно четких границ. Второй вариант представляют сообщества со зрелым и стареющим поколением светолюбивых видов (120—150 и 90—100 лет), где уже прошло несколько приемов выборочных рубок и теневыносливые виды представлены особями разных поколений (табл. 4). Такие искусственно сформированные фрагменты разновозрастных популяций ели и липы имеют полночленную возрастную структуру на площадях 0,08—0,1 га, что в несколько раз меньше размеров ЭДЕ этих видов в

Т а б л и ц а 4. Возрастной состав популяций и средний возраст (в скобках) поколений древесных видов на временных площадях в Приокско-Террасном заповеднике

Квар- тал — выдел	Вид	Численность особей (экз/га) в возрастных состояниях					
		im ₂	v ₁	v ₂	g ₁	g ₂	g ₃
24—22	Ель обыкновенная	25 (20)	—	50 (46)	75 (46)	225 (102)	—
	Дуб черешчатый	—	50	175 (35)	100 (39)	—	—
	Сосна обыкновенная	—	—	—	—	50 (120)	25 (124)
40—4	Ель обыкновенная	25	50	75 (51)	25 (83)	150 (89)	—
	Липа сердцевидная	300	425	325 (40)	375 (100)	150 (125)	—
	Сосна обыкновенная	—	—	—	—	—	25 (137)
12—1	Липа сердцевидная	400	325	475 (30)	200 (34)	325 (63)	—
	Сосна обыкновенная	—	—	—	—	—	50 (114)
	Береза бородавчатая	—	—	—	—	—	50 (90)
16—10	Береза пушистая	—	—	—	—	—	75 (70)
	Береза пушистая	100	125	250 (22)	50 (74)	—	—
	Береза бородавчатая	—	—	25	50 (51)	50 (65)	—
	Сосна обыкновенная	—	—	—	100	450 (57)	—

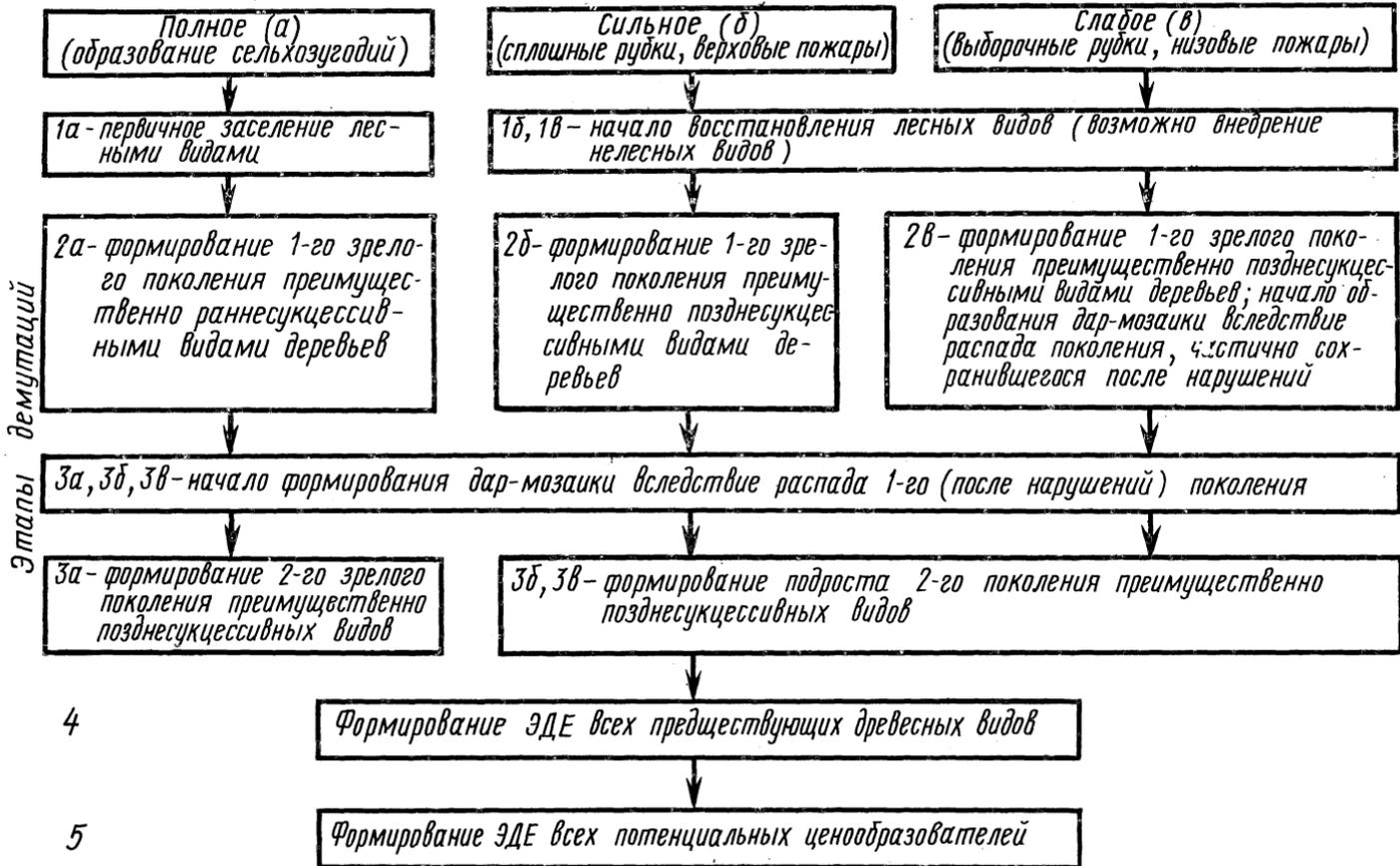
малонарушенных лесах [17, 18]. Очевидно, что восстановление эндогенно обусловленной пространственной структуры ЭДЕ этих видов произойдет на следующих этапах демуляции.

В массиве заповедника, как и в ГИЗЛ «Горки Ленинские», четко проявляется связь процессов восстановления ЭДЕ древесных видов с возможностями заноса зачатков. В березняках, возникших на горях 70 лет назад и удаленных от источников семян других древесных видов на расстояние 500—800 м, идет восстановление ЭДЕ только берез (табл. 4). Других видов древесной синузии практически нет.

Обсуждение результатов исследования

Выявленные нами общие черты демуляционных процессов в древесной синузии и их специфика в зависимости от предшествующих нарушений (рис. 5) показывают, что наиболее существенно отличаются первые этапы демуляций. Это в первую очередь связано с разной интенсивностью и характером нарушений. При полном разрушении лесного сообщества происходит инвазия видов всех синузий (деревьев, кустарников, трав). При сильном, как и при слабом нарушении, основным является процесс восстановления лесных видов (отрастание поврежденных особей, развитие растений из почвенного банка семян), процесс же инвазии лесных и/или нелесных видов становится факультативным. Как было показано выше, при полном разрушении лесного сообщества обычно быстрее восстанавливается видовой состав синузии деревьев, несколько медленнее — кустарников и медленнее всего — трав. На первом этапе восстановления при любых типах нарушений начинается формирование нового поколения древесных видов. При слабом нарушении это новое поколение сочетается с частично сохранившимися, обычно взрослым поколением, образованным уцелевшими после выборочной рубки или низового пожара генеративными деревьями. Вновь возникшие особи могут быть как семенного происхождения (например, зарастание пастбищ в Калужской обл.), так и вегетативного (Каневский заповедник). Некоторые участки заселяются деревьями и семенного, и вегетативного происхождения (Приокско-Тerrasный заповедник). В демуляциях основную роль могут играть и раннесукцессионные виды, не образующие темного полога (заповедник «Горки Ленинские»), и позднесукцессионные виды, формирующие сильно сомкнутый полог (Каневский заповедник). Появление в сукцессионных рядах сообществ с доминированием позднесукцессионных видов существенно сказывается на ходе восстановления, так как поселение следующего поколения деревьев становится возможным лишь в конце онтогенеза материнских деревьев. В остальных случаях новое поколение начинает формироваться задолго до распада материнского.

Предшествующие типы нарушений лесных сообществ



В целом первый этап демутиаций характеризуется появлением фрагментарных популяционных локусов древесных видов, размеры которых обусловлены предшествующей хозяйственной деятельностью. Кроме того, увеличивается видовое разнообразие сообществ за счет внедрения лесных видов на залежи или за счет внедрения сорных видов, луговых и опушечных видов в лесные сообщества на вырубках.

Развитие особей деревьев нормальной жизненности происходит относительно синхронно, поэтому на втором этапе демутиаций первое древесное поколение, сформировавшееся в результате инвазии и/или отрастания, образует относительно выровненный древесный полог. Эта выровненность в значительной степени усиливается продолжающимся в таких лесах выборочным хозяйством. Сильный средообразующий эффект выровненного древесного полога приводит к заметному уменьшению общего видового разнообразия в сильно сомкнутых сообществах.

При слабом нарушении лесного сообщества второй этап демутиаций характеризуется существенными отличиями от описанного выше. Формирование древесного полога вновь возникшим поколением особей совпадает с началом распада остатков поколения существовавшего до нарушения, т. е. уже первое после нарушения поколение испытывает влияние гар-мозаики и развивается в неоднородной среде (по условиям освещенности). Кроме того, крупные вывалы от старых деревьев в таких сообществах появляются очень рано и ускоряют процесс инвазии многих видов на вывальных формах микрорельефа.

Таким образом, на втором этапе разные процессы в древесной синузии приводят как к уменьшению, так и возможному локальному увеличению видового разнообразия во всех синузиях. Результирующая (общее видовое разнообразие) может сильно отличаться в зависимости от выраженности того или иного процесса в древесной синузии. Следует подчеркнуть, что появление гар-мозаики знаменует первый шаг по пути формирования ЭДЕ древесных видов.

На третьем этапе древесный полог, сформированный первым, после нарушений, поколением, начинает распадаться и формируется гар-мозаика. При слабом исходном нарушении (этап Зв) образование гар-мозаики первым, после нарушения, поколением усиливает гар-мозаику, возникшую из-за распада существовавшего до нарушения поколения. Эти процессы в древесной и кустарниковой синузиях сопровождаются увеличением общего видового разнообразия.

На четвертом этапе, когда первое после нарушений древесное поколение полностью выпадет из сообщества, а для вариантов, где первое поколение составляют светолюбивые виды, выпадет и второе

Рис. 5. Основные этапы демутиаций древесной синузии широколиственных лесов (в условиях свободного заноса зачатков)

поколение, наступает новое качественное состояние древесной синузны, когда все присутствующие древесные виды имеют устойчивые ЭДЕ. Учитывая, что в лесах размеры ЭДЕ и длительность оборота поколений трав, кустарников и деревьев отличаются на много порядков (см. табл. 1), можно заключить, что к моменту восстановления ЭДЕ древесных видов ЭДЕ подчиненных видов будут полностью восстановлены. На этом этапе по мере формирования ЭДЕ древесных видов усиливается мозаичность лесного сообщества (образуются наиболее существенные типы гар-мозаики: мозаика окон возобновления и мозаика ветровально-почвенных комплексов), что приводит в свою очередь к увеличению общего видового разнообразия.

На четвертом этапе практически исчезают различия в составе и структуре сообществ, связанные с типами нарушений. Демутация может завершиться на четвертом этапе, так как все принципиальные структурно-функциональные черты сообщества уже сформированы: образовалась иерархическая система мозаично-ярусных структур с эндогенно обусловленными циклами развития. Однако, если общее видовое разнообразие существенно отличается от потенциально возможного, сформировавшееся лесное сообщество должно получить статус субклимакса. Переход к климаксу может произойти на следующем этапе, когда видовое разнообразие стабилизируется на уровне потенциальной флоры местообитания. В массивах островного типа, не имеющих в своем составе достаточно полного набора видов, достижение пятого этапа представляется весьма проблематичным.

В заключение следует подчеркнуть, что первая попытка разработать подходы к ординации лесных сообществ разной степени нарушенности по оси собственного времени восстановления ЭДЕ древесных эдификаторов (разных типов фитоценологических стратегий), дополненная анализом видового разнообразия сообществ, показывает еще не реализованные возможности популяционной биологии растений для оценки сукцессионного статуса сообществ. С учетом того, что в природе отсутствуют достаточно полные пространственно-временные ряды восстановления ЭДЕ, наиболее перспективным способом исследования демулационных процессов представляется имитационное моделирование сообществ и их совокупностей, составляющих демулационные комплексы. В основу построения модели могут быть положены изложенные выше закономерности.

Литература

1. Владышевский В. Д. Экология лесных птиц и зверей: кормодобывание и его биогеоценотическое значение. Новосибирск: Наука, 1980.
2. Кириков С. В. Человек и природа восточной лесостепи в X — начале XIX в. М.: Наука, 1979.
3. Коротков В. Н. Демулационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника. — Докл. МОИП за 1985 г. Зоология и ботаника. М.: Наука, 1987, с. 75—79.
4. Коротков В. Н. Опыты по ускорению демулационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1990, т. 95, вып. 2, с. 131—141.

5. Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии.— Биол. науки, 1991, № 8, с. 7—20.
6. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа, 1989.
7. Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности.— Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1984, т. 5, с. 139—232.
8. Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова.— Ботан. журн., 1969, т. 54, № 7, с. 1002—1013.
9. Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии. Киев: Наукова думка, 1980.
10. Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983.
11. Смирнов П. А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника.— Тр. Приокско-Террасного заповедника. М., 1958, вып. 2.
12. Смирнова О. В., Возняк Р. В., и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития лесных массивов (на примере Каневского заповедника).— Ботан. журн., 1991, т. 76: № 6, с. 956—966.
13. Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Чистякова А. А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза.— Ботан. журн., 1988, т. 73, № 10, с. 1423—1433.
14. Смирнова О. В., Попадюк Р. В., и др. Популяционная устойчивость лесных систем (на примере Калужских засек).— Фундаментальные основы лесоводства, 1991.
15. Смирнова О. В., Чистякова А. А. Сохранить естественные дубравы.— Природа, 1988, № 3, с. 52—56.
16. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Дробышева Т. И. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины.— Журн. общ. биологии, 1987, т. 48, № 2, с. 200—212.
17. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов.— Биол. науки, 1989, № 11, с. 45—58.
18. Смирнова О. В., Чистякова А. А. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушино, 1990.
19. Удра И. Ф. Расселение и миграции древесных растений в умеренном поясе Евразии. Науч. докл. на соискание уч. степ. докт. биол. наук, М., 1990.
20. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976.
21. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983.
22. Чистякова А. А. Мозаичные сукцессии в широколиственных лесах европейской части СССР.— Биол. науки, 1991, № 8, с. 30—45.
23. Falinski J. B. Uprooted trees, their distribution and influence on the primeval forest biotope.— Vegetatio, 1978, v. 38, N 3, p. 175—183.
24. Hubbel S. P., Foster R. B. Canopy gaps and dynamics of neotropical forest.— In: Plant Ecology. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1988, p. 77—96.
25. Martinez-Ramos, Sarukhan J., Pinero D. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest.— In: Plant Population Ecology. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1988, p. 293—313.
26. Special feature: treefall gaps and forest dynamics.— Ecology, 1989, v. 70, N 3, p. 535—576.
27. Whitmore T. C. The influence of tree population dynamics on forest species composition.— In: Plant Population Ecology. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1988, p. 273—292.