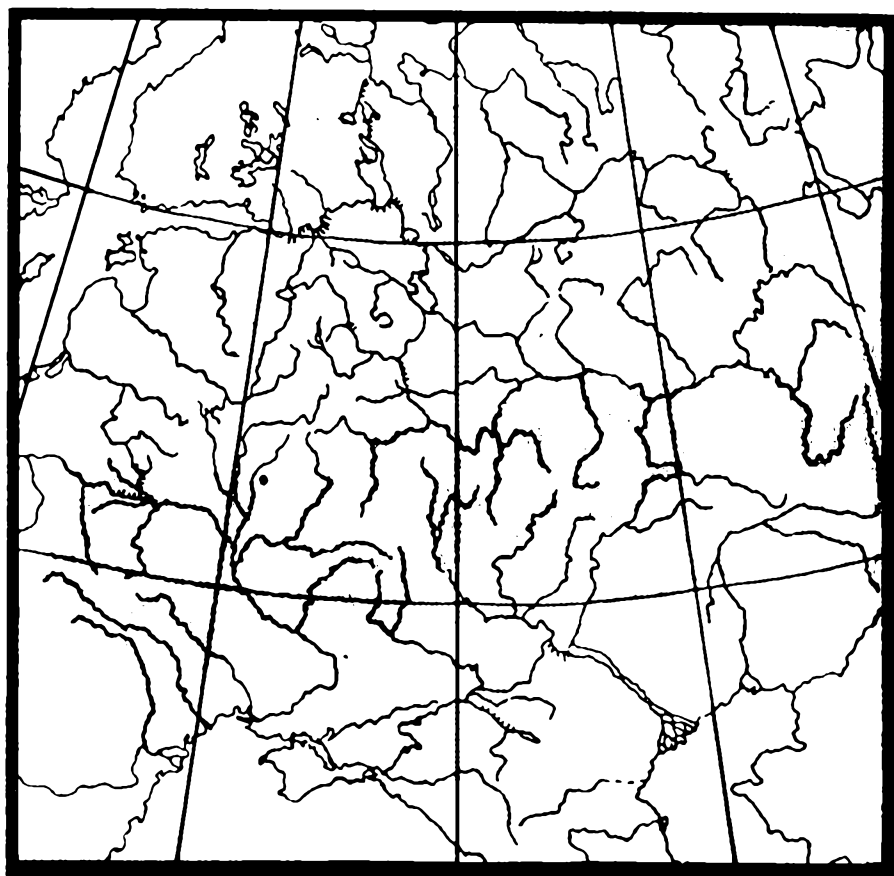


ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА



• НАУКА •

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА



МОСКВА
"НАУКА"
1994

УДК 581.526:837.2:34.29

Авторы: Р.В.Попадюк, А.А.Чистякова, С.И.Чумаченко, О.И.Евстигнеев, Л.Б.Заугольнова, И.И.Истомина, Л.А.Киселева, С.А.Костяев, О.В.Смирнова, Н.А.Торопова, А.В.Французов, Л.Г.Ханина, Н.И.Чернов, Т.О.Яницкая

Восточноевропейские широколиственные леса /Р.В.Попадюк, А.А.Чистякова, С.И.Чумаченко и др.; Под ред. О.В.Смирновой - М.: Наука, 1994 - 364 с. -ISBN 5- 02- 004556-Х

В книге дан популяционно-демографический анализ синузид деревьев, кустарников и трав в широколиственных лесах. Показана специфика популяционного поведения видов в зависимости от типов стратегий. Предложен новый подход к оценке устойчивого состояния популяций эдификаторов сообществ. Проведена теоретическая реконструкция состава и структуры ненарушенных широколиственных лесов и предложена имитационная модель разновозрастного многовидового сообщества.

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

Табл.43. Ил.58. Библиогр..448 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук О.В.СМИРНОВА

Рецензенты доктора биологических наук
Т.А.РАБОТНОВ, Н.В.ТРУЛЕВИЧ

Редактор издательства Р.А.ЦЫБУЛЬСКАЯ

Издание частично оплачено фондом Сороса

1906000000-164

В 323-94-1

042(02)-94

© Коллектив авторов, 1994

© Российская академия наук, 1994

ISBN 5-02-004556-Х

1.2. Флористический и эколого-ценотический анализ широколиственных лесов

В настоящее время остатки широколиственных лесов, уцелевшие под мощным антропогенным прессом, согласно последней версии ботанико-географического районирования СССР (Растительность европейской части СССР, 1980), занимают собственно зону широколиственных лесов и зону луговых степей (на рис. 1,6 - полоса, ограниченная северными границами широколиственных лесов и разнотравно-ковыльных степей). Как видно из сравнения рис. 1,а и 1,б эта территория составляет незначительную часть ареала дуба черешчатого. Сходная картина проявляется при сравнении современного распространения широколиственных лесов с ареалами большинства видов ценозообразователей (Ареалы деревьев и кустарников, 1977, 1980, 1986).

В предыдущем разделе мы пытались показать, что разрывы ареалов популяций мощных средообразователей (прежде всего дуба черешчатого), способных произрастать в широком диапазоне экологических условий, в значительной степени обусловлены хозяйственной деятельностью человека, начиная со среднего или позднего голоцена. При локальных ослаблениях антропогенного пресса биоэкологические возможности древесных видов позволяют расширять площади их популяций, что засвидетельствовано на территориях степных заповедников, где после запрета сенокосения и выпаса луговые степи зарастают лесом (Комаров, 1951; Дохман, 1968). К настоящему времени сокращение площадей широколиственных лесов зонального типа усилило фрагментацию популяций, но не привело к сильному сокращению видовых ареалов (по крайней мере у значительной части видов-ценозообразователей). Свидетельством этому служат данные о стабильности ареалов широколиственных деревьев, начиная со среднего голоцена (Нейштадт, 1957). Различная степень нарушенности зонального растительного покрова и флоры связана с тем, что многие виды, предельно сократив свое участие в преобразованных сообществах, заняли интразональные позиции или же прижились в антропогенно нарушенных местообитаниях.

Антропогенное преобразование лесных территорий охватило огромную территорию. Здесь возникли новые антропогенно-зональные типы растительности (например, северные анклавы луговых степей), которые увеличили число видов с сильно фрагментированными ареалами. Учитывая малые радиусы репродуктивной активности большинства видов растений, спонтанное восстановление доагрикультурного растительного покрова зоны широколиственных лесов в настоящее время практически невозможно на сколько-нибудь значительных площадях. В связи с этим для решения задач реконструкции структуры растительного покрова зонального типа весьма перспективным представляется использование понятия "потенциальная флора" (Цыганов, 1983). Иерархичность организации биологических систем (см.гл. 2) делает логичным рассмотрение и этого понятия на нескольких уровнях пространственной иерархии, т. е. говорить о зональной, региональной и локальной потенциальной флоре.

Для выделения потенциальных флор Д.Н.Цыганов (1983) предлагает следующий критерий: сравнение экологических режимов территорий с диапазонами видов по соответствующим экологическим факторам. Из десяти предложенных им шкал четыре пригодны для анализа на зональном и региональном уровнях (термоклиматическая, шкала континентальности климата, шкала аридности-гумидности и криоклиматическая шкала). Остальные шкалы отражают экологическую неоднородность территории локального масштаба: по увлажнению, богатству, солевому режиму почв, освещенности местообитаний и т. п. При таком подходе, естественно, в потенциальную флору локального уровня не попадут виды, ареалы которых существенно сократились. Хорошим примером тому служит граб обыкновенный. Его современный ареал на востоке заканчивается в среднем и нижнем течении р.Днепр, а еще совсем недавно (в прошлом веке) он был отмечен в описаниях растительности Северного Прикаспия за сотни километров от современных грабовых лесов (Горчаковский, 1968). Кроме того, невозможно учесть сколько видов флоры широколиственных лесов

исчезло с той или иной территории в более отдаленные от нас промежутки последних 5000 лет.

Здесь следует подчеркнуть, что антропогенные воздействия довольно часто превращают хорологический (пространственный) континуум популяций множества видов в дискретные совокупности локальных популяций лишь части видов отобранных и поддерживаемых разными способами хозяйствования.

Исходя из сказанного, проблематика реконструкции ненарушенного растительного покрова на крупных территориях оказывается сильно зависимой от глубины и разносторонности знаний о флоре зоны или региона. Наиболее полный анализ флоры восточноевропейских широколиственных лесов был проведен Ю.Д.Клеоповым в сороковых годах текущего столетия. В 1990 г. вышла из печати подготовленная им в 1941 г. диссертация под заглавием "Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР", которая до сих пор не имеет равных себе аналогов по объему и широте рассмотрения материала. Приводимое ниже подробное рассмотрение вопросов, поднятых Ю.Д.Клеоповым, неслучайно. Наше детальное изучение популяционных закономерностей в восточноевропейских широколиственных лесах территориально практически совпало с флорогенетическим исследованием Ю.Д.Клеопова. Анализируемые пространства он отнес к лесостепной зоне, или лесостепи. Северная граница лесостепи совпадает с северным пределом распространения лессов и лессовидных суглинков, а также южным пределом ареала *Picea abies*. Южная граница лесостепи проходит по южному пределу простираения мощных тучных черноземов и южной границе широколиственных лесов на плакорных местообитаниях.

Насколько обозначенные границы климатически и экотопически обусловлены в настоящее время определить невозможно, однако внутри зоны лесостепи (по: Клеопов, 1990) не выявлены экотопические запреты для нормального развития широколиственных лесов практически на всех ныне безлесных местообитаниях, за исключением локальных выходов каменистых пород, солонцов и солодей, мощных песчаных отложений (последние характерны для Украинского и Деснянского Полесий). Косвенным

доказательством вторичности островного распространения лесов на юге Украины может служить хорошее состояние популяций основных ценозообразователей, т.е. даже на южной периферии современного ареала широколиственных лесов не наблюдается признаков сильного угнетения роста и ослабления темпов развития в популяциях широколиственных деревьев (подробнее см. гл. 3).

Как уже отмечалось выше, современное чередование лесных и безлесных участков в лесостепи во многих местах обусловлено былой историей их хозяйственного освоения. Кроме того, антропогенный фактор внес существенные изменения не только в структуру, но и видовое разнообразие сообществ, поскольку различными были способы и интенсивность использования растительных и животных ресурсов. Виды, ныне приуроченные к разным типам сообществ (лесным, луговым, стелным или остепненным), оказываются не так уж сильно различными по своим биоэкологическим свойствам. На основании анализа ареалов около тысячи видов Ю.Д.Клеопов (1990) показал, что они находятся "в более или менее тесной связи с широколиственными лесами" (с. 53).

Флорогенетическим анализом лесов Восточной Европы выявлены несколько типов геоэлементов (Клеопов, 1990). По численности преобладают виды, относящиеся к европейскому типу геоэлемента (34,7%), значительно меньшую долю составляют виды субсредиземноморского (11,2%) и бореального (10,3%) типов, еще меньшую - евразийского (7,8%) и южносибирского (6,6%) типов геоэлементов. Среди связующих видов (всего 16,5%) наибольшее участие имеют виды, тяготеющие к европейскому (5,0%) и номадийскому (7,4%) типам геоэлементов. Столь разнообразный состав геоэлементов во флоре широколиственных лесов позволяет представить их формирование как последовательное наложение разных миграционных потоков.

Ю.Д.Клеопов (1990) считал, что широколиственные леса состоят по крайней мере из трех эколого-исторических групп (ценоэлементов): фагетальной плиоценовой, возникшей на основе европейского типа геоэлемента; бетулетальной плейстоценовой, имеющей в основе южносибирский и уральский типы геоэлементов;

и кверцетальной межледниковой, основанной на субсредиземноморском типе геоэлемента. Анализ геоэлементов по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова подтверждает выводы Ю.Д.Клеопова об экологической неоднородности флоры (табл.1.3).

Несмотря на значительный диапазон экологических различий между видами, наиболее многочисленные геоэлементы и вся флора широколиственных лесов в целом состоят преимущественно из мезофитных растений со средней требовательностью к богатству почв. Наиболее узкий диапазон наблюдается в отношении световых потребностей, причем во всей флоре отсутствуют стенофитные виды теневых местообитаний (сциофиты).

Более поздними эколого-фитоценотическими исследованиями Г.М.Зозулин (1955) и А.А.Ниценко (1969) было несколько трансформировано понятие ценоэлемента. В их трактовке ценоэлемент - совокупность видов, связанных с определенным типом растительного сообщества. При такой постановке вопроса объем ценоэлемента оказывается сильно зависимым от объема типологической категории в синтаксономии растительности.

Ю.Д.Клеопов был сторонником флористического подхода классификации растительности по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), и поэтому объем выделяемых им ассоциаций, цено- и геоэлементов оказался большим. В состав двух последних категорий попали виды как современных теневых (антропогенно преобразованных), так и световых местообитаний (антропогенно сохраняемые опушки, суходольные и пойменные луга), занимающих несколько различающиеся по режимам увлажнения и почвенному богатству позиции в ландшафте.

Г.М.Зозулин и А.А.Ниценко, будучи сторонниками доминантного подхода к классификации растительности, значительно сузили понятие и ассоциации (типа сообщества), и ценоэлемента. Сравнение видовых списков неморальной свиты (основы широколиственных лесов), по Г.М.Зозулину (1955), и флоры широколиственных лесов, по Ю.Д.Клеопову, показывает весьма малое их совпадение. Общими оказались лишь 8 % видов, хотя видовые списки всех свит в совокупности почти на 60 % совпадают с флорой.

Таблица 1.3

Распределение числа видов по экологическим группам

шкала Д.Н.Цыганова

Геоэлемент и свита	Шкала увлажнения почв (Hd)					
	Ксеро-	Пр.1	Мезо-	Пр.2	Гигро-	Пр.3
	фиты 1-9*		фиты 10-15		фиты 16-19	
Евразийский геоэлемент	3	33	7	33	1	0
Европейский "	3	59	134	48	1	2
Южносибирский "	1	22	25	9	0	0
Бореальный "	0	10	38	41	1	0
Субсредиземноморский "	1	16	17	3	0	0
Номадийский "	6	19	0	2	0	0
Вся флора	28	243	294	202	3	2
Неморальная свита	0	13	36	14	0	0
Березняковая "	1	9	5	1	0	0
	Шкала солевого режима почв (Tr)					
	Олиго-	Пр.1	Мезо-	Пр.2	Мега-	Пр.3
	трофы 1-5		трофы 6-10		трофы 11-19	
Евразийский геоэлемент	2	33	14	15	0	0
Европейский "	14	127	79	10	2	0
Южносибирский "	1	34	18	1	1	0
Бореальный "	12	71	6	0	0	0
Субсредиземноморский "	4	16	14	1	0	0
Номадийский "	2	5	11	8	0	0
Вся флора	40	424	193	61	3	0
Неморальная свита	2	31	27	0	1	0
Березняковая "	0	8	6	0	0	0
Луговая "	0	15	7	3	0	0
	Шкала освещенности-затенения (Lc)					
	Гелио-	Пр.1	Семн-	Пр.2	Сцио-	Пр.3
	фиты 1-3		гелио- фиты 4-6		фиты 7-9	
Евразийский геоэлемент	26	47	5	1	0	0
Европейский "	48	119	36	43	0	0
Южносибирский "	12	35	5	5	0	0
Бореальный "	3	44	16	26	0	0
Субсредиземноморский "	10	22	5	1	0	0
Номадийский "	22	5	0	0	0	0
Вся флора	188	382	93	111	0	0
Неморальная свита	2	33	17	15	0	0
Березняковая "	2	11	2	1	0	0

* Здесь указан балловый диапазон экологических групп по соответствующей шкале; если экологическая амплитуда вида более чем на треть выходит за пределы экологической группы, то он относится к промежуточной группе.

В европейском типе геоэлемента неморальная свита представлена шире, но и здесь общих видов всего 24%. Экологический анализ свит демонстрирует интересную закономерность (табл.1.3). Общие с европейским типом геоэлемента виды неморальной свиты представляют центральную тенденцию в распределении экологических групп по шкале увлажнения почв, т.е. максимальное число видов этой свиты относится к группе мезофитов. Виды березняковой свиты в большинстве своем попадают в промежуточную группу между ксерофитами и мезофитами: происходит смещение максимума в сторону ксерофитных видов и эта свита как бы собирает растения более сухих местообитаний. Фактически, разнося виды по свитам, Г.М.Зозулин фиксирует небольшие различия в их экологии, что и проявляется в смещениях максимумов то в одну, то в другую сторону от центральных тенденций при анализе по разным факторам (экологическим шкалам).

Акцент на исследования выровненных по составу и структуре сообществ, характерный для типологов доминантного подхода (Воробьев, 1953; Курнаев, 1980; Дыренков, 1984), позволил вычленить экологически однородные группировки растений. Однако это не означает, что однородные сообщества были типичными изначально, до активного хозяйственного освоения растительности зоны широколиственных лесов.

На примере экологического анализа доминантных и константных видов (наиболее консервативной части состава ассоциаций) четырех ассоциаций восточноевропейских широколиственных лесов можно продемонстрировать отчетливую тенденцию сужения экологических диапазонов совокупностей этих видов по сравнению с европейским типом геоэлемента и тем более флоры целиком (табл.1.4).

Основу ассоциаций создают виды наиболее представительных групп по каждому фактору, их распределение не совсем повторяет картину распределения видов всей флоры и европейского типа геоэлемента. Так, по шкале увлажнения почв у части ассоциаций максимум числа видов смещается к группе промежуточной между мезофитами и гигрофитами. По шкале освещенности: во многих ассоциациях реобладают виды теневых местообитаний и совершенно

Таблица 1.4

**Распределение числа доминантных и константных видов ассоциаций
Ю.Д.Клеопова по экологическим группам шкал Д.Н.Цыганова**

Ассоциация	Шкала увлажнения почв (Hd)					
	Ксеро- фиты 1-9	Пр.1	Мезо- фиты 0-15	Пр.2	Гигро- фиты 16-19	Пр.3
N2.Carpinetum-Nemoretum ucrainicum	0	9\5*	20\26	10\10	0	0
N5.Tilieto-Nemoretum okense	0	1\-	8\-	10\-	0	0
N6.Tilieto-Nemoretum volgtense	0	2\1	7\8	7\12	0	0
N7.Mixto-Nemoretum praeuralense	0	2\0	8\8	12\8	0	0
	Шкала солевого режима почв (Тг)					
	Олиго- трофы 1-5	Пр.1	Мезо- трофы 6-10	Пр.2	Мера - трофы 11-19	Пр.3
N2.Carpinetum-Nemoretum ucrainicum	0\1	24\29	13\10	0	0	0
N5.Tilieto-Nemoretum okense	1\-	13\-	4\-	0	0	0
N6.Tilieto-Nemoretum volgtense	0	13\17	2\2	0	0	0
N7.Mixto-Nemoretum praeuralense	1\1	16\12	4\2	0	0	0
	Шкала освещенности-затенения (Lc)					
	Геллио- фиты 1-3	Пр.1	Семин- геллио- фиты 4-6	Пр.2	Сцио- фиты 7-9	Пр.3
N2.Carpinetum-Nemoretum ucrainicum	0	18\18	6\8	15\15	0	0
N5.Tilieto-Nemoretum okense	0	6\-	4\-	9\-	0	0
N6.Tilieto-Nemoretum volgtense	0	5\5	5\7	6\8	0	0
N7.Mixto-Nemoretum praeuralense	0	6\4	9\7	7\6	0	0

* Число видов - доминантов \ константов; 0 обозначает отсутствие видов в данной экологической группе.

отсутствуют виды гелиофитной группы. По шкале солевого режима почв: постоянная часть видовых списков не включает растений характерных для наиболее богатых местообитаний. По сравнению со всей флорой смещения максимума в распределении по группам не произошло, но из состава ассоциаций полностью выпали виды определенной экологии, т.е. предпочитающие наиболее богатые почвы.

Картина распределения доминантных и константных видов по экологическим группам будет неполной, если не сказать, как соотносятся виды с разным диапазоном экологической толерантности по каждому из факторов (табл.1.5).

Экологическая толерантность основных видов по разным факторам оказалась сходной. Различие состоит в том, что по отношению к почвенным характеристикам подавляющее большинство видов имеет узкий диапазон, а по отношению к световому режиму значительное количество видов толерантно к самым разным условиям освещенности.

Из приведенных данных можно заключить, что экологическая однородность (стенотопность) достигается за счет массовых (фоновых видов) или, другими словами, диагностических видов доминантных классификаций. "Типичная" выровненность маловидовых, сомкнутых лесных сообществ порождает экологическую выровненность как артефакт за счет выпадения многих видов асектаторов из состава сообществ и усугубляется последующей редукцией обработок, игнорирующих полные видовые списки натурных описаний. К тому же из анализа "выпадают" всевозможные промежуточные варианты, связанные с экотонными сообществами.

Чтобы увидеть характерные ситуации в современных восточноевропейских широколиственных лесах, приведем более подробные характеристики ассоциаций, выделенных Ю.Д.Клеоповым.

Флористическое богатство ассоциаций широколиственных лесов в пределах их европейского ареала увеличивается с севера на юг и с востока на запад. Так:

Таблица 1.5

Распределение числа доминантных и константных видов ассоциаций
Ю.Д.Клеопова по ширине экологической амплитуды в шкалах Д.Н.Цыганова

Ассоциация	Шкала увлажнения почв (Hd)		
	А м п л и т у д а		
	узкая	промежуточная	широкая
N2.Carpineto-Nemoretum ucrainicum	30\33*	8\8	1\0
N5.Tilieto-Nemoretum okense	12\-	8\-	0\-
N6.Tilieto-Nemoretum volgtne	12\13	4\8	0\0
N7.Mixto-Nemoretum praeuralense	16\12	6\5	0\0
	Шкала солевого режима почв (Tr)		
	А м п л и т у д а		
	узкая	промежуточная	широкая
N2.Carpineto-Nemoretum ucrainicum	33\34	7\6	0\0
N5.Tilieto-Nemoretum okense	13\-	6\-	1\-
N6.Tilieto-Nemoretum volgtne	12\14	3\5	1\1
N7.Mixto-Nemoretum praeuralense	16\11	6\3	1\2
	Шкала освещенности-затенения (Lc)		
	А м п л и т у д а		
	узкая	промежуточная	широкая
N2.Carpineto-Nemoretum ucrainicum	5\9	22\24	12\8
N5.Tilieto-Nemoretum okense	3\-	14\-	3\-
N6.Tilieto-Nemoretum volgtne	1\3	8\10	7\8
N7.Mixto-Nemoretum praeuralense	1\2	13\8	8\7

* Число видов - доминантов \ константов; величина амплитуды: узкая - виды с диапазоном в пределах одной экологической группы, промежуточная - в пределах двух, широкая - в пределах трех экологических групп из таблицы 1.4.

1) подольские бучины (*Fagetum podolicum*) включают 111 111 видов;

2) лесостепные грабовые широколиственники украинские (*Carpineto-Nemoretum ucrainicum s.l.*) - лесостепь между Днестром и Ворсклой, 236 видов;

3) полесские грабовые широколиственники (*Carpineto-Nemoretum polassicum*) - Правобережное Полесье Украины, 150 видов;

4) донские смешанные широколиственники (*Mixto-Nemoretum tanaiticum s.l.*) - лесостепь бассейна р.Дона с Северским Донцом от р.Ворсклы до р.Хопра, 160 видов;

5) северные приокские липовые широколиственники (*Tilieto-Nemoretum okense*) - Тульские засеки, 127 видов;

6) приволжские липовые широколиственники (*Tilieto-Nemoretum volgense*) - лесостепное правобережье Волги от Жигулей до Саратова, 103 вида;

7) предуральские смешанные широколиственники (*Mixto-Nemoretum praeuralense*) - Южное Предуралье, 100 видов;

8) уральские липняки (*Tilietum uralense*) - западные предгорья Южного Урала, 82 вида;

9) молдавские горнодубовые дубравы (*Quercetum Petraeae caricosum moldavicum*) - южная часть Бутско-Днестровского водораздела), 123 вида;

10) колючекустарниковые дубравы *Spinoso-Fruticeto-Quercetum herbosum thutaico-borysthenicum*) - южная окраина Правобережной Лесостепи Украины, 181 вид;

11) кустарниковые дубравы байрачные Молдавии (*Fruticeto-Quercetum vallense moldavicum*) - левобережье Днестра в Молдавии, 88 видов;

12) кустарниковые дубравы байрачные Донецкого бассейна (*Fruticeto-Quercetum vallense donetzicum*) - Донецкий бассейн, 172 вида;

13) кустарниковые дубравы осоковые донские (*Fruticeto-Quercetum caricosum tanaiticum*) - лесостепь бассейна Дона, 99 видов;

14) приволжские кустарниковые дубравы разнотравные (*Fruticeto-Quercetum herbosum volgense*) - лесостепь правобережья Волги от

Жигулей до Саратова, 104 вида; 15) предуральские дубравы разнотравные (*Quercetum herbosum praeuralense*) - Южное Предуралье, 106 видов. Во всех ассоциациях присутствуют *Quercus robur* L. *, *Tilia cordata* Mill. *, *Stellaria holostea* L. *, *Orobus vernus* L. *, *Dactylis glomerata* L. Виды, помеченные значком (*), в большинстве случаев либо имеют значительное обилие в сообществах, либо высокую степень постоянства присутствия в описаниях.

Перечисленные виды имеют региональные особенности, т.е. присутствуют постоянно в границах своих ареалов, но не встречаются в обозначенных в скобках местностях: *Acer platanoides* L.* (левобережье Днестра в Молдавии); *Geum urbanum** (на части Предуралья); *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (на юге Правобережной лесостепи Украины); *Poa nemoralis* L. (в Подолии и на Урале); *Pulmonaria officinalis* L.* (в части Предуралья и на Урале); *Aegopodium podagraria* L.* (на юге Правобережной лесостепи Украины, левобережье Днестра в Молдавии, лесостепном Поволжье); *Glechoma hederacea* L. (в лесостепном Поволжье и Предуралье); *Euonymus verrucosus* Scop.* (в подольских бучинах и в части Предуралья); *Milium effusum* L. (на левобережье Днестра в Молдавии, в лесостепном Поволжье и в части Предуралья); *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. (в подольских бучинах, лесостепном Поволжье и в части Предуралья); *Viola hirta* L. (в подольских бучинах, правобережном украинском Полесье, засеках, частично в Молдавии); *Campanula trachelium* L.* (в правобережном Полесье, южной части правобережной лесостепи, частично в Молдавии, в лесостепном Поволжье); *Scrophularia nodosa* L. (частично в донецком бассейне, лесостепном Поволжье и Предуралье); *Ulmus scabra* Mill. (в правобережной лесостепи); *Rutethrum scymbosum* (L.) Scop. (в подольских бучинах, правобережном Полесье, засеках и на Урале); *Corylus avellana* L.* (в Подолии, частично в донецком бассейне, на Урале, частично в Предуралье); *Melica nutans* L. (в Подолии, лесостепной Молдавии и частично Украине, лесостепном Поволжье, Предуралье); *Betula verrucosa* Ehrh.* (частично в Молдавии и лесостепной Украине); *Asarum europaeum* L.* (на юге Правобережья, части Поволжья и в

лесостепном Предуралье); *Campanula persicifolia* L. (в подольских бучинах, части Поволжья, части Предуралья); *Urtica dioica* L. (в Молдавии, лесостепи бассейна Дона, в Предуралье и на Урале); *Astragalus glycyphyllos* L. (в подольских бучинах, засеках, в Предуралье и на Урале); *Stachys officinalis* (L.) Trev. (в подольских бучинах, засеках, части Молдавии, в лесной зоне Поволжья); *Stachys sylvatica* L. (в правобережном Полесье, правобережной лесостепи, лесостепном Поволжье); *Poa pratensis* L. (в подольских бучинах, частично в правобережной лесостепи, в засеках, в Предуралье и на Урале); *Carex pilosa* Scop.* (частично в лесостепи Украины и Молдавии, отсутствует в Предуралье и на Урале); *Carex muricata* L. (в подольских бучинах, в засеках, в Молдавии, частично в Предуралье, на Урале); *Scutellaria altissima* L. (в подольских бучинах, в Полесье, в засеках, части Поволжья и Предуралья, на Урале); *Lysimachia nummularia* L. (частично в лесостепи Украины и Молдавии, в части Поволжья, в Предуралье и на Урале); *Fraxinus excelsior* L. (частично в лесостепи Украины и Молдавии, в части Поволжья, в Предуралье и на Урале); *Geranium robertianum* L. (отсутствует в Полесье, в Поволжье, Предуралье и на Урале); *Melica picta* C. Koch (в Подолии, Полесье, засеках, в Поволжье, Предуралье и на Урале).

Кроме перечисленных видов, на обозначенных в скобках частях ареала широколиственных лесов, постоянными компонентами сообществ являются следующие виды: *Aconitum excelsum* Rchb. (Поволжье, Урал); *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (Полесье, частично украинская лесостепь, Предуралье, Урал); *Ulmus scabra* Mill. (вся лесная зона, левобережная лесостепь Украины, Урал); *Euonymus europaеа* L. (лесная зона на восток до Волги, частично лесостепная зона Украины и Молдавии); *Acer campestre* L. (то же самое); *Galeobdolon luteum* Huds. (Правобережная лесная зона, лесостепь Украины и Молдавии, засеки); *Allium ursinum* L. (украинская лесная зона, засеки); *Carpinus betulus* L. (Правобережная Украина); *Fagus sylvatica* L. (Подолье, Покутье); *Quercus petraea* Leibl. (Покутье, часть Подолья, Молдавия); *Hedera helix* L. (часть лесной зоны Правобережья, Молдавия);

Acer tataricum L. (почти вся лесостепь, кроме Предуралья, частично - лесная зона Украины).

Среди перечисленных выше (49) видов 63,3% (наиболее постоянных и значимых) относятся к европейскому типу геоэлемента, в пределах типа к собственно европейскому элементу относится 14 из них, или 28,6%. Значительную роль играет европейский дизъюнктивный элемент - 9 видов, или 18,4%, это как раз те виды, которые, помимо основного европейского ареала, имеют изоляты в среднеазиатских горных системах, в Восточной Азии или в Северной Америке. Есть еще 5 видов (10, 2%), относящихся к связующему типу геоэлемента, тяготеющему к европейскому типу геоэлемента. Остальные типы геоэлементов представлены незначительно или вообще не представлены (атлантический, номадийский, уральский, горный типы, плюрирегиональные и адвентивные виды).

Похожая картина географического спектра характерна для всех ассоциаций. Основу составляют виды, относящиеся к европейскому типу геоэлемента. Роль видов остальных типов геоэлементов различна в разных частях территории и соответственно в разных ассоциациях.

Заметная бореальная примесь отмечена для подольских бучин, лесостепных грабовых широколиственников, донских кустарниковых осоковых дубрав, полесских грабовых широколиственников, донских смешанных широколиственников, северных приокских липовых широколиственников ("засек"), приволжских липовых широколиственников, предуральских смешанных широколиственников, уральских липняков - всех более северных ассоциаций в современной лесной и частично лесостепной зоны. Для более южных ассоциаций (молдавских горнодубовых и молдавских кустарниковых байрачных дубрав, колючекустарниковых дубрав и кустарниковых дубрав донецкого бассейна), наоборот, характерна значительная субсредиземноморская примесь. В некоторых спектрах присутствует номадийский тип геоэлемента. Субсредиземноморские виды постепенно выклиниваются к востоку (лишь единичные доходят до Поволжья и даже до Урала), зато закономерно появляется южносибирский тип геоэлемента. В двух из этих

ассоциаций - приволжских кустарниковых разнотравных дубравах и в предуральских разнотравных дубравах - присутствует довольно много видов номадийского типа геоэлемента.

Перечисленные часто встречающиеся виды представляют широкий спектр жизненных форм и в сообществах играют несколько различную функциональную роль (подробнее см. последующие главы). В связи с этим представляется необходимым Onаряду с обобщенным экологическим анализом доминантов и константов провести посинузальный анализ наиболее характерных видов. В состав синузий вошли следующие виды из числа приведенных Г.М.Зозулиным в соответствующих свитах: деревья таежной свиты - *Sorbus aucuparia* L., *Padus avium* Mill.; ольшанниковой свиты - *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn; неморальной свиты - *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Malus sylvestris* Mill., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill. *Ulmus glabra* Huds., *Acer tataricum* L., *Fraxinus excelsior* L., *Pyrus communis* L.; березняковой свиты - *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Betula pendula* Roth., *Betula pubescens* Ehrh; кустарники таежной свиты - *Lonicera xylosteum* L.; неморальной свиты *Corylus avellana* L., *Euonymus europaea* L., *Sambucus nigra* L., *Euonymus verrucosa* Scop. *Rosa canina* L.; березняковой свиты - *Rosa majalis* Herrm., *Frangula alnus* Mill., *Rhamnus cathartica* L.; широколистное таежной свиты - *Melica nutans* L., *Dryopteris filixmas* (L.) Schott, *Milium effusum* L., *Paris quadrifolia* L.; субксерофильно-дубравной свиты *Scutellaria altissima* L.; неморальной свиты *Chaerophyllum temulum* L.; *Lamium maculatum* (L.) L., *Mercurialis perennis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Scrophularia nodosa* L., *Stellaria holostea* L., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Ajuga genevensis* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Asarum europaeum* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub, *Campanula trachelium* L., *Carex digitata* L., *Carex pilosa* Scop., *Convallaria majalis* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Geranium robertianum* L., *Geum urbanum* L., *Lamium maculatum* (L.) L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Ranunculus cassubicus* L., *Scutellaria altissima* L., *Stachys sylvatica* L.; луговой свиты - *Chaerophyllum bulbosum* L.; березняковой свиты - *Angelica sylvestris*

L., *Geranium sylvaticum* L., *Poa nemoralis* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. *Dactylis glomerata* L., *Geranium sylvaticum* L., *Geum urbanum* L., *Orobus vernus* L., *Scrophularia nodosa* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Carex rhizina* Blytt ex Lindbl., *Chaerophyllum bulbosum* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz; бореально-ивняковой свиты - *Geum rivale* L.; эфемероиды субксерофильно-дубравной свиты - *Scilla sibirica* Haw.; неморальной свиты *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl., *Lathraea squamaria* L., *Corydalis marschalliana* Pers.; луговой свиты - *Ficaria verna* Huds. Отдельно для синузий деревьев, кустарников, широколиственных и эфемероидов были получены распределения числа видов по трем факторам (табл.1.6).

Как видно из данных распределения, разные синузии по-разному реагируют на усечение видового состава ассоциаций. Наиболее распространенные древесные виды представляют самую влаголюбивую часть синузии; мезофитные и ксерофитные деревья в нынешнем покрове встречаются значительно реже. Виды остальных синузий в целом повторяют распределение экологических групп по данному фактору, характерное для европейского типа геоэлемента.

По сравнению со всей флорой синузия широколиственных демонстрирует значительное отличие в распределении видов по шкале освещенности. Именно в этой синузии наиболее полно представлены виды, толерантные к низкой освещенности, но и среди кустарников практически отсутствуют виды с самыми высокими требованиями к освещенности. По шкале богатства почв произошло наибольшее выравнивание экологических свойств. Во всех синузиях основные потери приходятся на олиго- или мегатрофные растения. Все три экологические шкалы показывают, что в современном растительном покрове восточноевропейских широколиственных лесов практически отсутствуют благоприятные условия для существования видов, экологические оптимумы которых приходятся на крайние позиции по разным факторам.

Потеря благоприятных условий для произрастания и соответственно, низкая встречаемость многих видов имеет не столь давнюю историю. Косвенными, но достаточно убедительными доказательствами могут служить данные о характере распределения массовых видов всех синузий по геоэлементам и свитам. В синузии

деревьев есть представители пяти типов геоэлементов (43% видов приходится на европейский тип); в синузии широколиственных - представлено семь типов геоэлементов (63% видов европейского типа). Аналогичная картина и по представленности разных свит. В синузии деревьев есть виды четырех свит (около 60% - виды неморальной свиты); в синузии широколиственных - шесть свит (55% -

Таблица 1.6

Распределение числа видов основных синузий по экологическим группам шкал
Д.Н.Цыганова

Синузия	Шкала увлажнения почв (Hd)					
	Ксеро-фиты	Пр.1	Мезо-фиты	Пр.2	Гигро-фиты	Пр.3
Деревья	0	2	5	14	0	0
Кустарники	0	2	5	3	0	0
Широколиственные	0	6	36	8	0	0
Эфемероиды	0	1	15	0	0	0
	Шкала солевого режима почв (Tr)					
	Олиго-трофы	Пр.1	Мезо-трофы	Пр.2	Мегатрофы	Пр.3
Деревья	0	14	7	0	0	0
Кустарники	0	7	2	0	0	0
Широколиственные	0	35	14	0	0	0
Эфемероиды	0	6	9	0	0	0
	Шкала освещенности-затенения (Lc)					
	Гелио-фиты	Пр.1	Семигелио-фиты	Пр.2	Сцио-фиты	Пр.3
Деревья	0	13	4	4	0	0
Кустарники	0	5	3	1	0	0
Широколиственные	0	12	16	22	0	0
Эфемероиды	0	7	2	7	0	0

виды неморальной синузии) (см. перечень видов синузий). Таким образом, в составе всех синузий современных широколиственных лесов Восточной Европы сохранились виды большинства типов геоэлементов, но в то же время их экологическое разнообразие практически полностью утрачено, т.е. преобладают виды сравнительно узкого экологического диапазона по основным факторам. Причинами такого изменения флоры в зоне широколиственных лесов, на наш взгляд, явились: антропогенное преобразование растительности (состава и структуры сообщества) и

сокращение разнообразия экотопов, занимаемых лесными ценозами (см. гл. 1.1).

Весь приведенный выше эколого-флористический анализ восточноевропейских широколиственных лесов необходим для корректной постановки решаемых ниже задач реконструкции структуры и динамики растительного покрова. Современные натурные исследования проводятся в сильно преобразованных как лесных, так и нелесных сообществах. У нас нет возможности подобрать эталонные, ненарушенные человеком объекты и приходится как бы собирать их из множества разрозненных в пространстве, но взаимодополняющих друг друга вариантов. Для такой сборки нужна флористическая и экотопическая привязка. На сегодняшний день это довольно трудная задача, так как существующие лесотипологические и фитосоциологические классификации не могут быть применены в полном объеме. В классификационных процедурах типизации натуральных описаний выбраковывается значительное их количество, причем отбрасываются наиболее богатые видами варианты переходных состояний ценозов (эктонные сообщества, распадающиеся перестойные древостой и т.п.).

Для устранения имеющихся типологических пробелов наиболее полный исходный материал предоставляет регионально-флористическая схема деления растительности зоны широколиственных лесов на ассоциации, разработанная Ю.Д.Клеповым. В дальнейшем мы будем ею пользоваться как канвой, на которую накладывается более детальная информация, связанная с биологией и экологией популяций растений и отчасти позвоночных и беспозвоночных животных. Подробные популяционно - экологические исследования на сегодняшний день выполнены преимущественно в местах распространения ассоциаций "широколиственников" (в приведенном перечне - это первые восемь ассоциаций). За пределами анализа пока остались варианты более сухих дубрав, но неохваченные ситуации вряд ли принципиально изменят используемый нами подход к изучению структуры и динамики исходно лесных территорий.

Заключение. Флористический и эколого-ценотический анализ ныне существующих восточноевропейских широколиственных лесов в совокупности с данными по их истории показывает, что основные параметры зональной растительности не могут быть установлены прямым наблюдением в природе. Необходима их теоретическая реконструкция на основе флористических, геоботанических и популяционно-экологических исследований.

Сравнение потенциальной флоры с составом современных наиболее массовых видов демонстрирует тенденцию сильного сужения экологического разнообразия в растительном покрове. Антропогенная дигрессия не только сократила площади, но и разрушила многообразие ниш мозаично-ярусных биоценозов зонального типа.

На антропогенно нарушенных территориях восстановление природной эколого-ценотической мозаики во многих случаях невозможно даже при установлении заповедного режима .