

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК
“БРЯНСКИЙ ЛЕС”
ПУЩИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**



ПРЕПРИНТ

**О. И. Евстигнеев, В.Н. Коротков, К. В. Беляков,
Т. Ю. Браславская, А. М. Романовский, Г. Е. Рубашко,
Е. П. Сарычева, Ю. П. Федотов**

**БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПОКРОВ
НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ:
МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ**

Ответственный редактор
профессор О. В. Смирнова

Работа выполнена при содействии
Глобального Экологического Фонда

Брянск
1999

УДК 581.524: 632, 837.2

Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья:
механизмы поддержания биологического разнообразия /

О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, К. В. Беляков, Т. Ю.
Браславская, А. М. Романовский, Г. Е. Рубашко, Е. П. Сарычева,
Ю. П. Федотов. Брянск, 1999. 176 с.

В книге анализируются механизмы поддержания структурного и таксономического разнообразия на ландшафтном, ценоценозном и внутривидовом уровнях организации биогеоценозического покрова.

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

Табл. 35. Рис. 13. Схем 7. Библиогр.: 115 назв.

© Евстигнеев О. И.

© Государственный природный заповедник «Брянский лес»

© Пушинский государственный университет

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Биогеоценология зародилась в недрах отечественной фитоценологии и лесоведения благодаря трудам В. Н. Сукачева, его предшественников и последователей. Она испытала период бурного развития в 50-70-е годы и затем спада в связи с неразвитостью теоретических представлений о механизмах функционирования биогеоценозов и биогеоценотического покрова в целом.

В настоящее время отмечается новый подъем интереса к биогеоценологии (экологии экосистем). Он иницируется крупными достижениями синэкологии, такими как мозаично-циклическая концепция организации экосистем, концепция типов стратегии и ключевых видов (средообразователей), концепция *gap-mosaics* в лесной экологии и, что особенно важно, осознанием специалистами-экологами необходимости использования представлений популяционной биологии для выяснения механизмов функционирования биогеоценозов и поддержания биологического разнообразия.

Дальнейшее развитие биогеоценологии (экологии экосистем), в первую очередь, зависит от того, насколько полно существующие теоретические разработки будут реализованы при решении конкретных задач оценки состояния, мониторинга, составления прогнозов и разработки мер по сохранению биологического разнообразия конкретных биогеоценологических объектов. Такие исследования – необходимый этап и материальная основа для дальнейшего развития теоретических представлений биогеоценологии.

В предлагаемой читателям книге коллектив авторов под руководством Евстигнеева Олега Ивановича провел достаточно полный анализ биогеоценотического покрова целостной в ландшафтном отношении территории Неруссо-Деснянского по-лесья.

Использование иерархического подхода позволило авторам выстроить последовательные ряды природных объектов (от природно-территориальных комплексов до микрогруппировок) и для каждого типа объектов выяснить основные механизмы его

устойчивого существования и движущие силы его развития. Чрезвычайно ценным является то, что в пределах анализируемой территории не осталось не исследованных биогеоценозов. Следует подчеркнуть огромный объем представленного материала, многосторонность методов и тщательность обработки данных.

Учитывая невероятное видовое разнообразие биоценозов в целом, авторы, в первую очередь, в каждом конкретном случае анализировали особенности существования и средообразующий эффект эдификаторов (ключевых видов). Это дало возможность выявить основные механизмы функционирования биогеоценозов и поддержания биологического разнообразия, не проводя тотальной инвентаризации и оперируя, в основном, данными о сосудистых растениях и некоторых позвоночных и беспозвоночных животных. Весьма результативной для выяснения механизмов поддержания биологического разнообразия, темпов и направлений восстановительных сукцессий на заповедной территории оказалась тотальная оценка онтогенетической структуры популяций деревьев и кустарников – основных средообразователей лесных территорий. В то же время – это одна из немногих работ, где в равной мере оценивается средообразующая роль не только растений, но и животных-эдификаторов. Следует также особо отметить глубокий анализ биологии и экологии не только растений-эдификаторов, но и практически всех компонентов фитоценозов.

Несмотря на огромные возможности дальнейшего совершенствования такого рода исследований, в том числе и в направлении увеличения числа анализируемых видов и их совокупностей, проведенное исследование знаменует новый этап развития биогеоценологии. Здесь мы видим реальное воплощение системного подхода к природным объектам, который достаточно долго декларируется, но редко воплощается в конкретных разработках. Созданная авторами книга будет весьма полезным в методическом и практическом плане примером для решения задач оценки состояния биогеоценозов и их комплексов, для мониторинга природных объектов, для решения задач охраны и восстановления биологического разнообразия.

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени попытки сохранить исчезающие остатки природных сообществ, с одной стороны, и необходимость удовлетворять растущие потребности в ресурсах, с другой стороны, оценивались как альтернативные подходы в общении человека с природой. Сейчас проявляется тенденция к сближению этих подходов, и необходимым условием сохранения биологического разнообразия считается наиболее полное использование природных закономерностей в процессах воспроизводства ресурсов. Идеальными природными объектами для выявления механизмов поддержания биологического разнообразия могут послужить климаксовые ценозы доагрикультурного периода. К сожалению, в настоящее время из-за хозяйственной деятельности человека аналоги климаксовых сообществ практически не сохранились на территории Европы. Однако отечественные популяционные фитоценологи сумели теоретически реконструировать состав и структуру ненарушенных широколиственных лесов (Восточноевропейские ..., 1994). Дальнейшее развитие этого направления видится в создании вербальных моделей биогеоценотического покрова¹ доагрикультурного типа.

Теоретической основой для решения проблем сохранения видового и структурного биоразнообразия биогеоценотического покрова, а также для реконструкции его доагрикультурного облика, могут послужить: 1) представление об иерархической организации природных комплексов разного пространственно-временного масштаба (Allen, Starr, 1982); 2) концепция мозаично-циклической организации экосистем (The mosaic-cycle ..., 1991).

Представления об иерархической организации экосистем позволяют выделить в биогеоценотическом покрове Земли несколько уровней пространственной неоднородности (мозаичности), необходимые и достаточные для выяснения механизмов

¹ Термин “биогеоценотический покров” впервые предложен В. Н. Сукачевым (1947), под которым понимается совокупность биогеоценозов какого-то участка земной поверхности или всей Земли (Реймерс, 1990).

поддержания его структурного и видового разнообразия: 1) зональный, 2) ландшафтный; 3) ценотический; 4) внутриценотический. Анализ литературы показывает, что эти уровни различаются между собой по ведущим факторами дифференциации биогеоценотического покрова. На зональном уровне дифференциация покрова определяется в основном климатом (Вальтер, 1968), на ландшафтном – экотопом (Заугольнова, 1994), на ценотическом – хозяйственной деятельностью человека, популяционной жизнью деревьев-эдификаторов и крупных млекопитающих (Восточноевропейские ..., 1994; Смирнова, 1998), а на внутриценотическом – популяционной жизнью подчиненных растений и животных (Торопова, 1994). При этом пространственные структуры каждого уровня мозаичности испытывают на себе средообразующее влияние выше и ниже лежащих факторов дифференциации.

Согласно мозаично-циклической концепции организации экосистем устойчивое поддержание максимального разнообразия сообществ возможно, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания разного пространственного масштаба, соответствующие экологическим потребностям большинства видов. Дальнейшее развитие этой концепции и ее применение в природоохранной практике тормозится отсутствием детальных сведений о механизмах поддержания биоразнообразия на всех уровнях организации биогеоценотического покрова.

В связи с этим в работе поставлена цель – опираясь на концепцию мозаично-циклической организации экосистем, проанализировать механизмы поддержания структурного и видового разнообразия на ландшафтном, ценотическом и внутриценотическом уровнях организации биогеоценотического покрова целостного физико-географического района².

Для достижения поставленной цели мы руководствовались следующим положением, которое считаем принципиальными в

² Физико-географический район: 1) часть территории, обладающая некоторой общностью природных условий и отделенная от соседних территорий какими-либо естественными границами; 2) низшая таксономическая единица во многих схемах физико-географического районирования (Географический ..., 1988).

этой работе: одним из способов познания механизмов поддержания биологического разнообразия живых систем является построение иерархических рядов природных объектов и исследование членов ряда по принципу элемент-система.

Предшествующая история фитоценологии и биогеоценологии показала, что функциональную организацию природных систем трудно понять, используя только один иерархический ряд. В этой работе использовано три фрагмента иерархических рядов, которые включают биогеоценоз как обязательный элемент: 1) эколого-демографический ряд: организм – популяция – биогеоценоз – ... (Заугольнова и др., 1988); 2) биогеоценотический ряд: микрогруппировка – парцелла – биогеоценоз – группа биогеоценозов – биогеоценотический покров – ... (Сукачев, 1972; Дылис, 1978); 3) физико-географический ряд природных территориальных комплексов (ПТК³): фация (биогеоценоз) – урочище – местность – ландшафт – район – ... (Исаченко, 1965).

Все ряды являются пространственно-функциональными. Особенность биогеоценоза как системы состоит в том, что она оказывается как бы на “перекресте” трех иерархических рядов. Этим обусловлены разные определения этого понятия (Сукачев, 1972; Географический ..., 1988; Смирнова, 1998), и различные методы исследования этой системы.

Рассмотрим соотношения иерархической системы биогеоценотического покрова с иерархическими системами ПТК и популяций, которые используются в книге. Соотношения систем ПТК и биогеоценотического покрова показаны в таблице.

Биогеоценоз. Иерархический ряд ПТК начинается с фации. Фация – это простейший ПТК, на всем протяжении которого сохраняются один литологический состав, характер рельефа и увлажнения, микроклимат, почвенный покров и биотический компонент (Географический ..., 1988). Термины “фация” и “биогеоценоз” можно рассматривать как синонимы, исходя из пояснений даваемых разными авторами (Наливкин, 1956; Солнцев, 1967; Сукачев, 1972).

³ ПТК – сочетание природных компонентов, составляющих иерархическую лестницу географических образований – от фации до географической оболочки планеты (Географический ..., 1988).

Соотношения иерархических систем ПТК
и биогеоценотического покрова

Иерархия ПТК (Исаченко, 1967)	Иерархия биогеоценотического покрова
Фация	Биогеоценоз (БГЦ)
Урочище	Группа БГЦ
Местность	БГЦ покров местности
Ландшафт	БГЦ покров ландшафта
Физико-географический район	БГЦ покров района

С популяционных позиций биогеоценоз – это совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средообразователей. Средообразователи (ключевые виды) – это виды, формирующие наиболее крупные и длительно существующие популяционные мозаики, включающие в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества и производящие наибольшие преобразования в экотопе в результате своей жизнедеятельности (Смирнова, 1988). Исследования, проведенные на организменном уровне, дают возможность объяснить специфику популяционной жизни любого вида. Если же анализируется популяционная жизнь эдификатора (средообразователя), то ее особенности позволяют вскрыть специфику структуры и динамики биогеоценозов в целом. В связи с этим исследование любого ценоза целесообразно начинать с анализа индивидуальной жизни (онтогенеза) основных средообразователей, для лесных ценозов – с древесных видов.

Изучение механизмов поддержания биологического разнообразия на уровне биогеоценозов невозможно без выяснения его внутренней организации. Среди структурных элементов биогеоценоза выделяются парцеллы и микрогруппировки, для которых свойственны особые динамические процессы и факторы их вызывающие.

Парцелла. В этой работе понятие “парцелла” используется в биогеоценотической трактовке Н. В. Дылиса (1978). В настоящее время отечественные популяционные фитоценологи (Смирнова и др., 1988, 1990, 1993; Коротков, 1991; Чистякова, 1991; Восточноевропейские ..., 1994; Смирнова, 1998; Popadyouk et al.,

1995), анализируя парцеллярную организацию восточноевропейских широколиственных лесов, достигли существенных успехов в познании механизмов поддержания видového и структурного разнообразия лесных ценозов, а также четко сформулировали положения новой парадигмы (Gap-парадигмы) в лесной биогеоценологии. В перечисленных работах показано: 1) устойчивое существование сообществ с максимально возможным видовым разнообразием достигается за счет согласованного развития биогеоценологических мозаик (парцелл), имеющих разное пространственное и временное выражение; 2) ведущее значение в поддержании мозаичности (парцеллярной организации) естественных лесов имеет онтогенез древесных видов, включающий стадии молодости, зрелости, старения и смерти; 3) онтогенез древесных видов в лесных ценозах определяет популяционную жизнь видов подчиненных синузидий автотрофов и в некоторой степени популяционную жизнь гетеротрофов.

Микрогруппировка. Более мелким элементом внутренней неоднородности биогеоценозов выступает мозаика, которая создается подчиненными растениями и роющими животными. В лесных сообществах эта неоднородность дополняется ветровально-почвенными комплексами (ВПК). ВПК, возникающие в результате падения взрослых или старых деревьев, представлены выворотами корневой системы, вывальными ямами, буграми и валежинами (Скворцова и др., 1983). Порои животных и элементы ВПК – это своеобразные микроместообитания (microsites), на которых формируются оригинальные комплексы растений и животных - микрогруппировки (Гиляров, 1951; Быков, 1973; Абатуров, 1986; Яницкая, 1994; Смирнова, 1998), для которых свойственны особые динамические процессы – микро-сукцессии (Куркин, 1976; Скворцова и др., 1983; Федосов, 1999).

Группа биогеоценозов. Фации, или биогеоценозы, объединяются в урочища. Урочище – система генетически, динамически и территориально связанных фаций (Географический ..., 1988). Урочище занимает обычно целиком одну форму мезорельефа (Жучкова, 1977). В такой трактовке урочище соответствует группе биогеоценозов, которые сукцессионно связаны между собой. Приведем примеры. Ранее было показано (Евстигнеев и

др., 1995), что культуры сосны, сформированные на месте рубок и пожаров, в пределах одного мезорельефа отличаются по видовому составу. Так, на повышенных элементах мезорельефа зандровых местностей формируются сосняки зеленомошники, а на склоновых – сосняки долгомошники. Однако в ходе демутиаций на всем пространстве мезорельефа формируется один тип сообщества – елово-широколиственный лес с доминированием неморальных видов в травяном покрове. Аналогичные закономерности в сукцессионных преобразованиях сообществ одного мезорельефа описаны для хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала (Самохина, 1997) и для северотаежных лесов Костомукшского заповедника (Кулешова и др., 1997).

Биогеоценотический покров. В работе под биогеоценотическом покровом понимается совокупность биогеоценозов, которые ограничиваются в пространстве одной местностью, одним ландшафтом, или одним физико-географическим районом.

С физико-географической точки зрения местность – это часть ландшафта с определенным соотношением одних и тех же типов урочищ (Географический ..., 1988). На уровне местности неоднородность биогеоценотического покрова представляет собой экотопически обусловленную мозаику групп биогеоценозов. Другими словами, в разных экотопических условиях местности формируются разные группы биогеоценозов, между которыми отсутствуют сукцессионные связи, например – на территории зандровой местности в межгрядных понижениях выделяются группы болотных биогеоценозов, а на гривах – группы борových биогеоценозов.

В пределах одного физико-географического района можно выделить биогеоценотический покров пойменного, террасного и других ландшафтов.

Таким образом, в иерархической системе физико-географического района можно выделить 2 группы ПТК. К первой группе относятся фация и урочище, в организации которых существенная роль принадлежит биотическому компоненту - биогеоценозам. Во вторую группу объединяются местность и ландшафт, пространственная организация биогеоценотического покрова которых в основном определяется экотопом.

В качестве модельного объекта выбран биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья.

Неруссо-Деснянское полесье – это физико-географический район, который является составной частью пояса низменных равнин, протянувшихся на юге нечерноземной полосы через всю Русскую равнину от Польши до Предуралья. В западной части этого пояса расположено Припятско-Деснянское полесье, в пределах которого размещен исследуемый физико-географический район, в центральной части - Мещера и Верхне-Волжская низина, к востоку – цепь низин лесного Поволжья, Поветлужья и Вятско-Камского края.

Полесья расположены в понижениях рельефа дочетвертичных (древнеморских) пород. Они представляют собой крупные геоморфологические провинции, обусловленные геологической структурой Русской равнины. Территория полесий слагается породами различных геологических систем, начиная от древнейшей протерозойской до четвертичной. Существенное геоморфологическое и в целом ландшафтное значение имеют четвертичные породы, залегающие в полесьях сплошным покровом. Мощность этих отложений достигает обычно несколько десятков метров, но иногда превышает 100 м. Дочетвертичные меловые карбонатные отложения подстилают четвертичные породы и оказывают влияние на ландшафт лишь в тех участках полесий, где залегают довольно близко от поверхности (Абатуров. 1968).

В строении четвертичной толщи преобладают водноледниковые и ледниковые породы, связанные с древними оледенениями Русской равнины. В эпоху максимального (днепровского) оледенения ледник распространялся на все полесья и оставил в них горизонт валунных суглинков донной морены. При отступлении днепровского ледника полесские низины покрывались талыми ледниковыми водами и заполнялись песчаными наносами.

С московским оледенением связаны весьма значительные изменения в рельефе полесских низин. Последние явились ареной деятельности талых ледниковых вод, распространявшихся по всей территории полесий и отложивших здесь массу песча-

ного материала. Ко времени этого оледенения относится формирование вторых надпойменных террас многих полесских рек.

Граница более позднего, валдайского, оледенения находилась севернее пояса полесий. Во время этого оледенения происходило формирование аллювия первых надпойменных террас рек полесий. От этого периода полесские низины унаследовали массу озер и болот (Абатуров, 1968).

Анализ литературы показывает, что особенности природных условий и единство происхождения полесий Русской равнины обуславливают большое сходство их растительного покрова и животного населения (Абатуров, 1968; Березинский заповедник, 1975; Растительность ..., 1980; Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983; Определитель ..., 1986, 1987; Позвоночные ..., 1992; Редкие ..., 1997 и др.). Можно ожидать, что и механизмы поддержания биоразнообразия в биогеоценологическом покрове, выявленные при изучении Неруссо-Деснянского полесья, будут аналогичными для большей части полесий Русской равнины.

В работе поставлены следующие задачи:

1. Описать ландшафтную структуру и лесную растительность Неруссо-Деснянского полесья в качестве основы для дальнейших биогеоценологических исследований.

2. Выяснить механизмы поддержания видового разнообразия лесных сообществ на водоразделах и проанализировать их демулационные смены.

3. Проанализировать роль эрозионно-аккумулятивной деятельности реки в поддержании флористического и ценологического разнообразия пойменной растительности.

4. Оценить роль бобров в поддержании флористического и ценологического разнообразия растительного покрова в долинах малых водотоков.

5. Описать пространственную структуру черноольшаников и оценить вклад элементов пространственной структуры в поддержание видового разнообразия в этих сообществах.

6. Выяснить роль кабанов в поддержании флористического разнообразия травяного покрова широколиственных лесов.

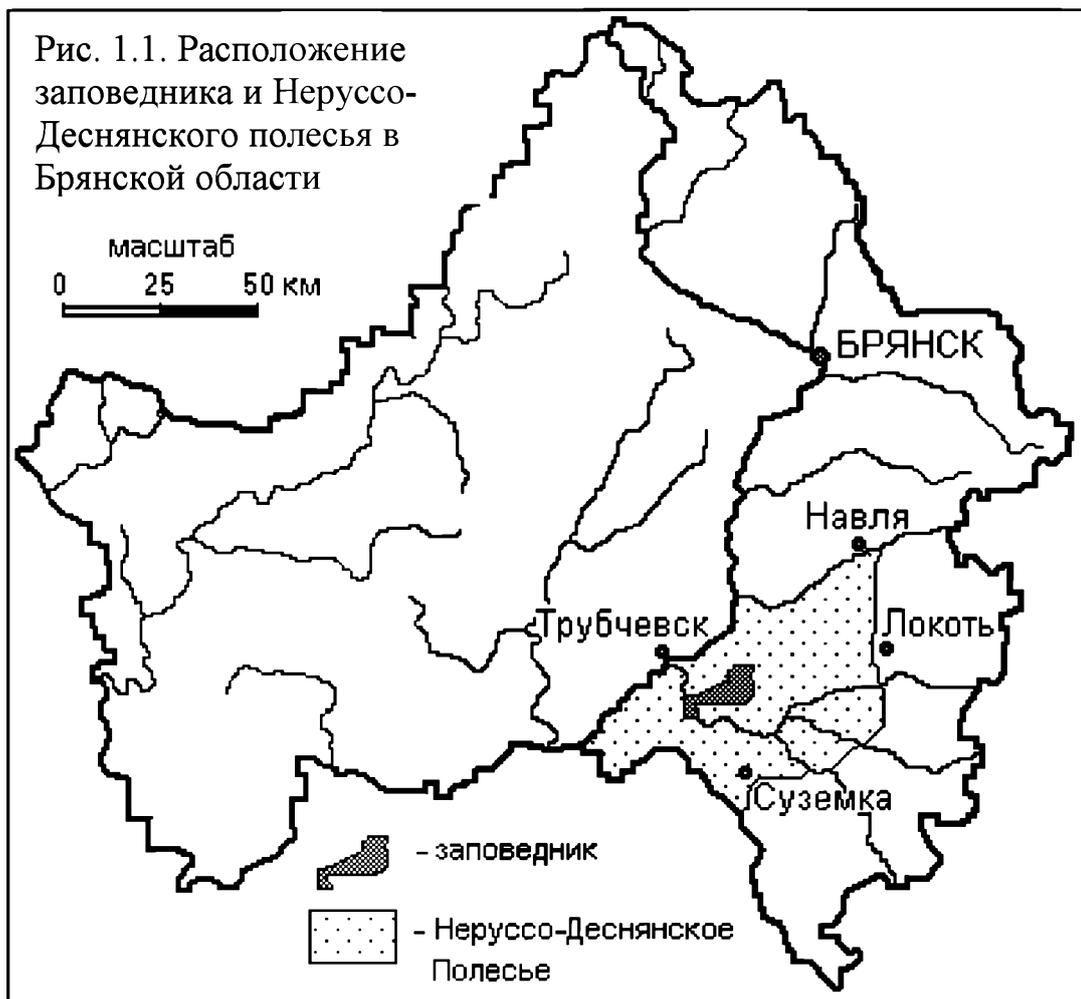
7. Показать роль муравьев (на примере черного садового муравья) в поддержании флористического разнообразия травяного покрова полей.

Авторы признают, что в книге отражены не все механизмы поддержания видового и структурного разнообразия биогеоценотического покрова, поэтому мы постарались показать, что последовательное использование иерархического подхода к анализу природных объектов позволяет, с одной стороны, выяснить на каждом уровне организации природных объектов основные механизмы устойчивого существования, а, с другой стороны, выделить ведущие силы их развития. Такое системное видение объекта – это необходимое и достаточное условие для начального этапа реконструкции биогеоценотического покрова доагркультурного облика.

ГЛАВА 1

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА

1.1. Район исследования. Неруссо-Деснянское полесье находится в бассейне среднего течения Десны (левый приток Днепра) в юго-восточной части Брянской области (рис. 1.1).



На западе Неруссо-Деснянское полесье ограничено Десной, на севере – рекой Навля, на востоке граница проходит по линии поселений Навля, Погребы, Красный Колодезь, Лагеревка, Игрицкое, Селечня, Негино, Суземка и Зерново, на юге район примыкает к Украинской границе. Площадь Неруссо-Деснянского полесья – 250 000 га, географические координаты: 52° 18' – 52°

50' с. ш., 33° 28' – 34° 40' в. д. В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность ..., 1980). В центральной части Неруссо-Деснянского полесья находится государственный природный заповедник “Брянский лес” (рис. 1.1). Площадь заповедника составляет 12 186 га.

Климат Неруссо-Деснянского полесья умеренно континентальный. Среднегодовая температура составляет +5.4° С. Средняя температура самого холодного месяца –8.4° С, а самого теплого - +18.2° С. Продолжительность теплого времени года (Т > 0° С) составляет 217-234 суток, вегетационного периода (Т > 5° С) – 180-190 суток. Годовое количество осадков – 550-590 мм (Природное ..., 1975; Редкие ..., 1997).

1.2. Объекты исследования. Наименьшей единицей при характеристике ландшафтной структуры Неруссо-Деснянского полесья выбрана местность. Это связано с тем, что, если на уровне фации и урочища проявляется существенная роль живых организмов в организации ПТК, то на уровне местности ведущая роль в дифференциации растительности и, соответственно, биогеоценотического покрова принадлежит экотопу¹ (см. введение). Особое внимание при характеристике ландшафтов уделено литологическому основанию, рельефу и гидрологическому режиму. Одновременно для каждой местности дан эколого-ценотический анализ флоры и перечислены преобладающие сообщества.

Для изучения механизмов поддержания биологического разнообразия на уровне биогеоценозов выбраны:

1. Водораздельные леса в пределах зандровых и моренно-зандровых местностей.

2. Слабонарушенные пойменные сообщества средней реки (Нерусса) в пределах прирусловых, центрально-пойменных и пойменно-притеррасных местностей.

¹ Экотоп – местообитание организмов (особей, популяций), характеризующееся определенным сочетанием экологических факторов (Географический ..., 1999). В работе экотопы рассматриваются как иерархия: экотоп особи и популяции; экотоп биогеоценоза, занимающего фацию; экотоп группы биогеоценозов, занимающих урочище; экотоп биогеоценотического покрова, занимающего местность или ландшафт.

Нерусса - это равнинная и свободно меандрирующая река третьего порядка, имеющая сегментно-гвивистую пойму. Она берет начало на юго-западном склоне Среднерусской возвышенности и впадает в Десну - левый приток Днепра. Длина Неруссы - 185 км, площадь бассейна – 5570 км², а ширина русла в среднем течении – 20-25 м. Скорость боковой эрозии рек, подобных Неруссе, колеблется от 0,6 до 2,8 м в год (Камалова, 1988). Основной материал собран на охраняемых территориях: 1) в 10 км от устья - заповедник “Брянский лес”; 2) в 20 км от устья – заказник “Колодезь”; 3) в 30 км от устья – Неруссо-Севный заказник. Ширина поймы на всех участках составляет 4-5 км.

3. Комплексы лесных и нелесных сообществ в пойменных местностях долин малых рек, освоенных бобрами (*Castor fiber* L.).

По отношению к реке 1 порядка (Днепру) малые водотоки заповедника распределяются следующим образом: Солька и Злимля - речки 4 порядка; Скутянка, Дяблик и Драготинец - речки 5 порядка. Истоки всех рек связаны с низинными болотами, расположенными у подошвы моренно-зандровых образований. Скутянка и Драготинец впадают в Сольку, а Дяблик в Злимлю. Устья Злимли и Сольки теряются в пойменных местностях реки Нерусса (3 порядок), которая является левым притоком Десны (2 порядок). Питание рек смешанное - грунтовое и атмосферное. Гидрологический режим Злимли, Скутянки, Дяблика и Драготинца в основном зависит от атмосферных осадков, поэтому они периодически пересыхают, не имеют постоянных русел и характеризуются слабо выработанными пологими долинами. Стабильным гидрологическим режимом отличается только Солька. Она подпитывается грунтовыми водами, поэтому для нее свойственно постоянное русло, хорошо выработанная долина с относительно крутыми берегами. В пределах этих рек исследовано 15 жилых и 11 заброшенных поселений бобра (табл. 1.1).

Во всех ценозах основное внимание уделялось движущим факторам сукцессионных преобразований сообществ: на водоразделах – хозяйственной деятельности человека и популяционной жизни древесных эдификаторов, в пойме Неруссы – эрози-

онно-аккумулятивной деятельности реки, а в долинах малых рек – деятельности бобра.

ТАБЛИЦА 1.1
Общая характеристика малых рек заповедника

Характеристики	Реки				
	Солька	Злимля	Ску- тянка	Дяблик	Драго- тинец
1. Порядок реки по отношению к реке 1 порядка – Днепру	4	4	5	5	5
2. Общая протяженность, км	29	18	8	5	3
3. Протяженность в заповеднике, км	6	18	5	5	3
4. Ширина долины в среднем течении, м	500- 1250	250- 1250	225- 500	125- 375	125- 375
5. Ширина поймы в среднем течении, м	100- 375	75-750	30-350	50-350	50-250
6. Ширина русла в среднем течении, м	2-4	1-2	1-1.5	0.5-2	0.5-2
7. Глубина реки в среднем течении, м	0.3-0.5	0.2-0.5	0.1-0.3	0.1-0.3	0.1-0.3
8. Относительное превышение бортов над днищем, м	5-8	2-3	1-2	1-2	2-3
9. Число жилых поселений бобров в пределах заповедника	4	8	2	-	1
10. Число заброшенных поселений бобров в пределах заповедника	3	2	3	3	-

Примечание. Число жилых и заброшенных поселений по данным 1995 г.

На внутриценотическом уровне в качестве модельных объектов для изучения механизмов поддержания биологического разнообразия сообществ выбраны:

- 1) парцеллы в лесных сообществах на водоразделах;
- 2) микросайты черноольховых лесов – валеж, осоковые и черноольховые кочки, сплавинки, переувлаженная почва и мелководья;
- 3) микрогруппировки растительности на порогах кабанов (*Sus scrofa L.*) в широколиственном лесу;

4) микрогруппировки растительности на постройках черного садового муравья (*Lasius niger L.*) на внутрисельских полях.

Детальная характеристика сообществ дана в конкретных главах.

На популяционном уровне в центре внимания были демографические процессы в популяциях растений. Это связано с тем, что в основе устойчивого существования лесных ценозов лежит круговорот поколений составляющих его видов (Восточноевропейские ..., 1994). В работе изучение демографических процессов базируется на представлениях о биологическом возрасте (Заугольнова и др., 1988). Согласно этим представлениям индивидуальное развитие организма – это непрерывный процесс, который можно разделить на довольно крупные периоды, которые, в свою очередь, подразделяются на онтогенетические состояния (табл. 1.2; рис. 1.2, 1.3, 1.4, 1.5). Биологический возраст всегда связан с календарным, поскольку последовательность онтогенетических процессов протекает во времени.

ТАБЛИЦА 1.2
Онтогенетические периоды и состояния
у семенных растений (Заугольнова и др., 1988)

Период	Онтогенетическое состояние	Индексы
I. Латентный	1. Семена	sm
II. Прегенеративный	2. Проросток (всход)	pl
	3. Ювенильное	j
	4. Имматурное	im (im1, im2)
	5. Виргинильное	v (v1, v2)
	6. Молодое	g1
III. Генеративный	7. Зрелое	g2
	8. Старое	g3
	9. Субсенильное	ss
IV. Постгенеративный	10. Сенильное	s
	11. Отмирающее	sc

Для популяционных и ценологических исследований определение онтогенетического состояния имеет несравненно большее значение, чем определение календарного возраста. Это обусловлено следующими обстоятельствами: 1) разные особи одного и

того же вида достигают определенного онтогенетического состояния в разные календарные сроки, но поскольку они находятся на одном и том же этапе индивидуального развития, роль их в популяции и ценозе одинакова; 2) особи разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, поэтому сравнительная оценка их роли в сообществе может быть проведена только на основе определения биологического возраста (Заугольнова и др., 1988).

Нами принята классификация онтогенетических состояний, разработанная Т. А. Работновым (1950) и дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Заугольнова и др., 1988) – табл. 1.2. Применительно к деревьям учтены признаки, предложенные Л. Б. Заугольновой (1968), А. А. Чистяковой (1979) и И. В. Полтинкиной (1985). Ниже в качестве примера приведены основные критерии выделения онтогенетических состояний деревьев (Диагнозы ..., 1989). Критерии выделения онтогенетических состояний у кустарников даны в работе И. И. Истоминой и Н. Н. Богомоловой (1991), а также в книге “Восточноевропейские широколиственные леса” (1994).

Латентный период, или покоящиеся семена.

Прегенеративный период – от прорастания семени до вступления в пору плодоношения².

Проросток (всход) – *p* – неветвящееся растения, сформировавшиеся из семени (плода) в год его прорастания и имеющие семядольные (при надземном прорастании) или чешуевидные (при подземном прорастании) листья. Корневая система, как правило, состоит из главного и бокового корней.

Ювенильные особи (*j*) – небольшие неветвящиеся одноосные растения, размеры и длительность жизни которых определяется спецификой вида и уровнем жизненности. Имеют листья ювенильного типа, отличающиеся от взрослых размерами и формой, а у растений со взрослыми листочками – еще и числом листочков. В составе корневой системы помимо главного и боковых формируются придаточные корни.

² Иллюстрации онтогенетических состояний деревьев и кустарников см. на рисунках 1.2, 1.3., 1.4, 1.5.

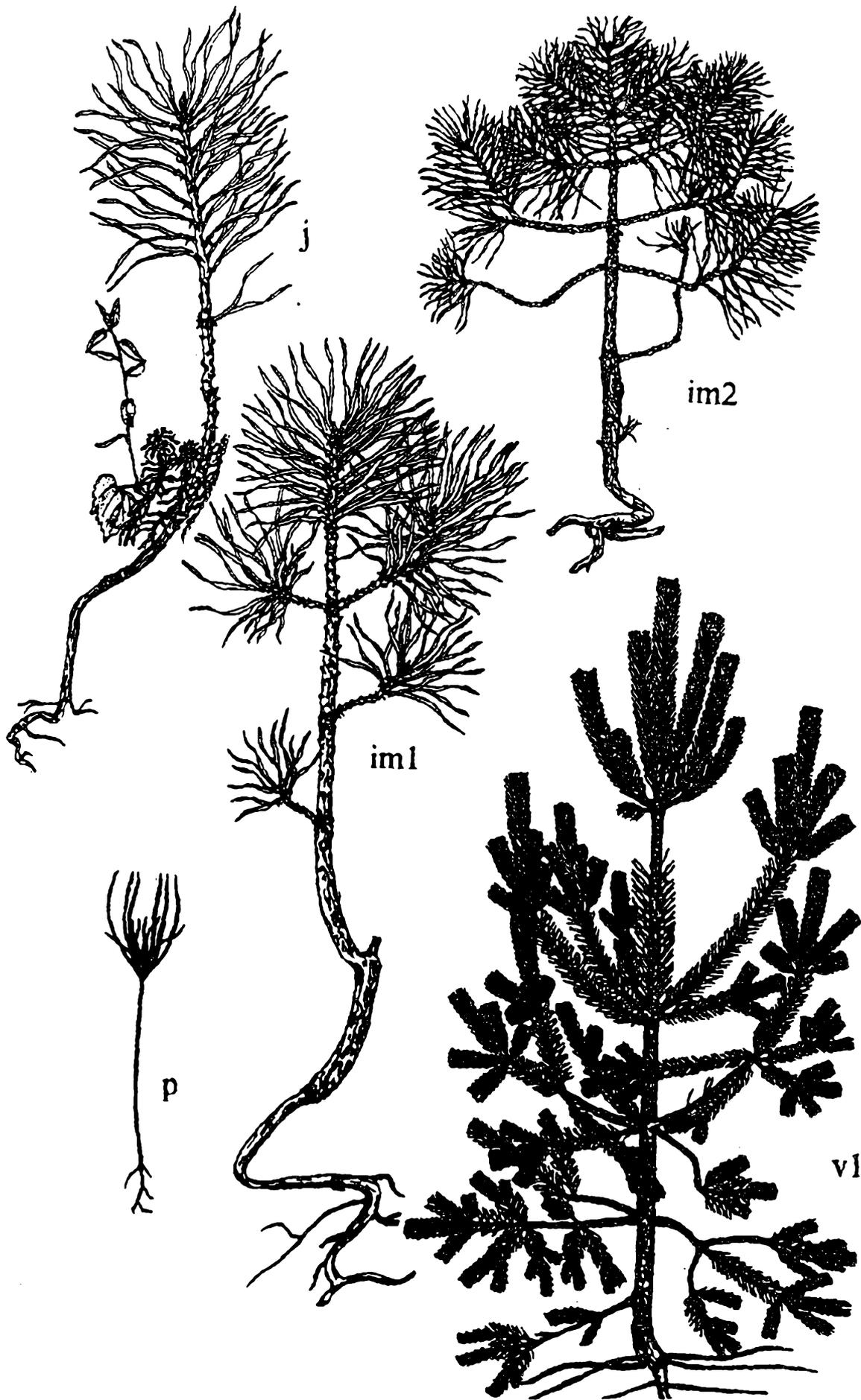


Рис. 1.2. Онтогенетические состояния сосны обыкновенной: p – проросток (масштаб 1:2), j – ювенильное (1:2), im1 – имматурное 1-й подгруппы (1:2), im2 – имматурное 2-й подгруппы (1:20), v1 – виргинильное 1-й подгруппы (1:20).

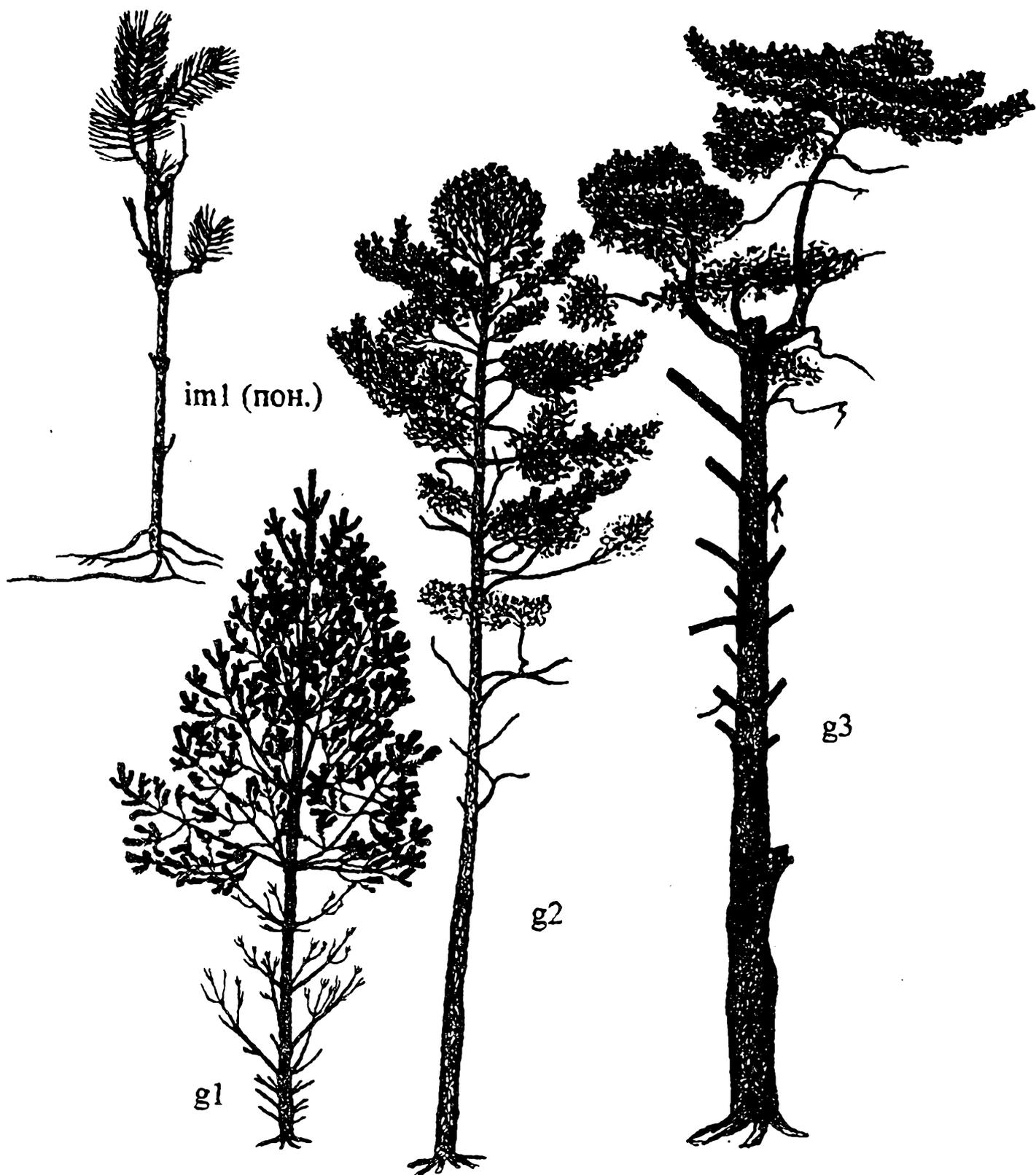


Рис. 1.2 (продолжение). Онтогенетические состояния сосны обыкновенной: im1 (пон.) – пониженное im1 растение (1:3), g1 – молодое генеративное (1:60), g2 – средневозрастное генеративное (1:120), g3 – старое генеративное (1:150) (Евстигнеев, Татаренкова, 1995).

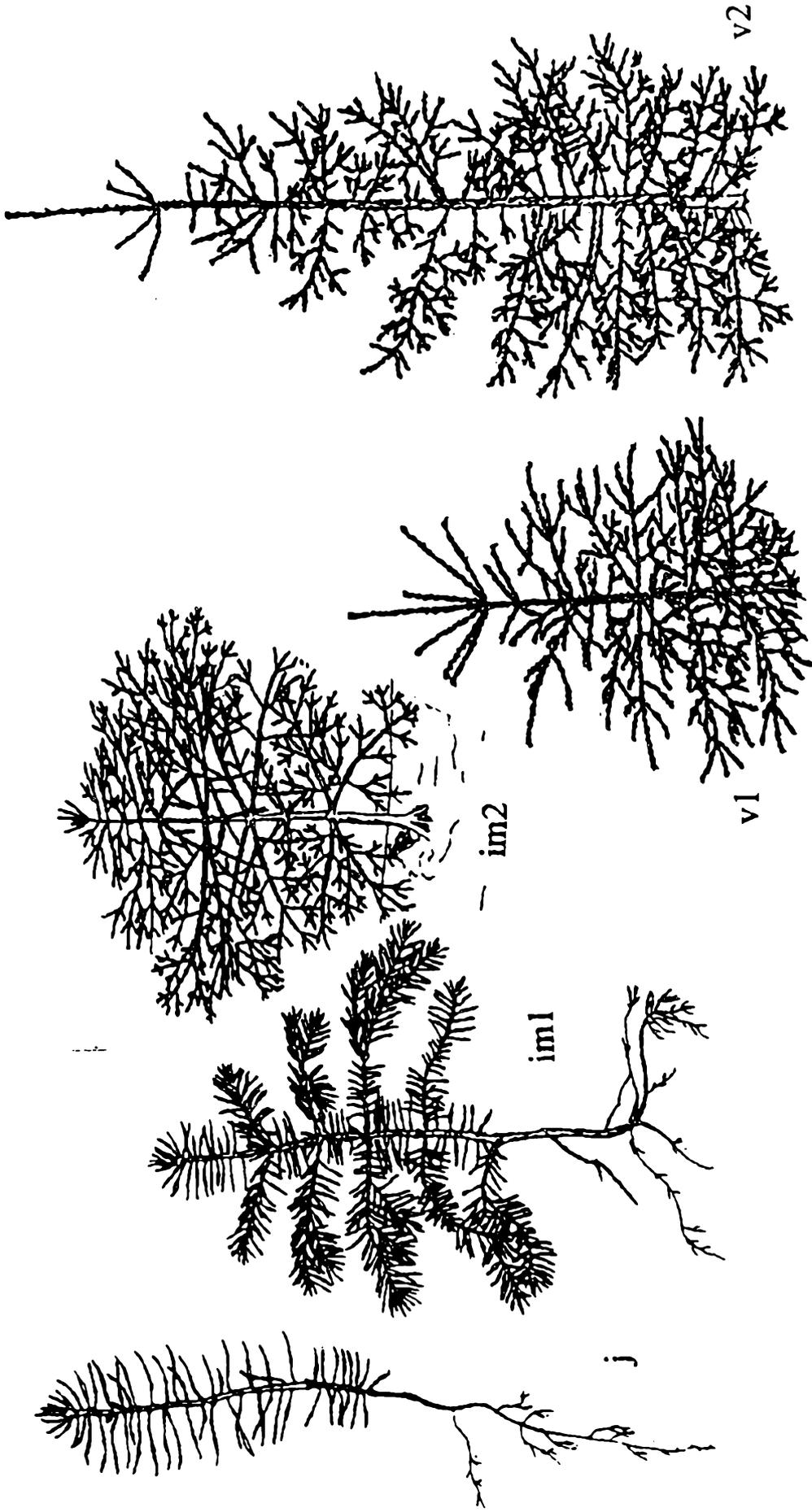


Рис. 1.3. Онтогенетические состояния ели обыкновенной: j – ювенильное (масштаб 1:1.5), im1 – иммагурное первой подгруппы (1:3), im2 – иммагурное второй подгруппы (1:15), v1 – виргинильное первой подгруппы (1:25), v2 – виргинильное второй подгруппы (1:40).

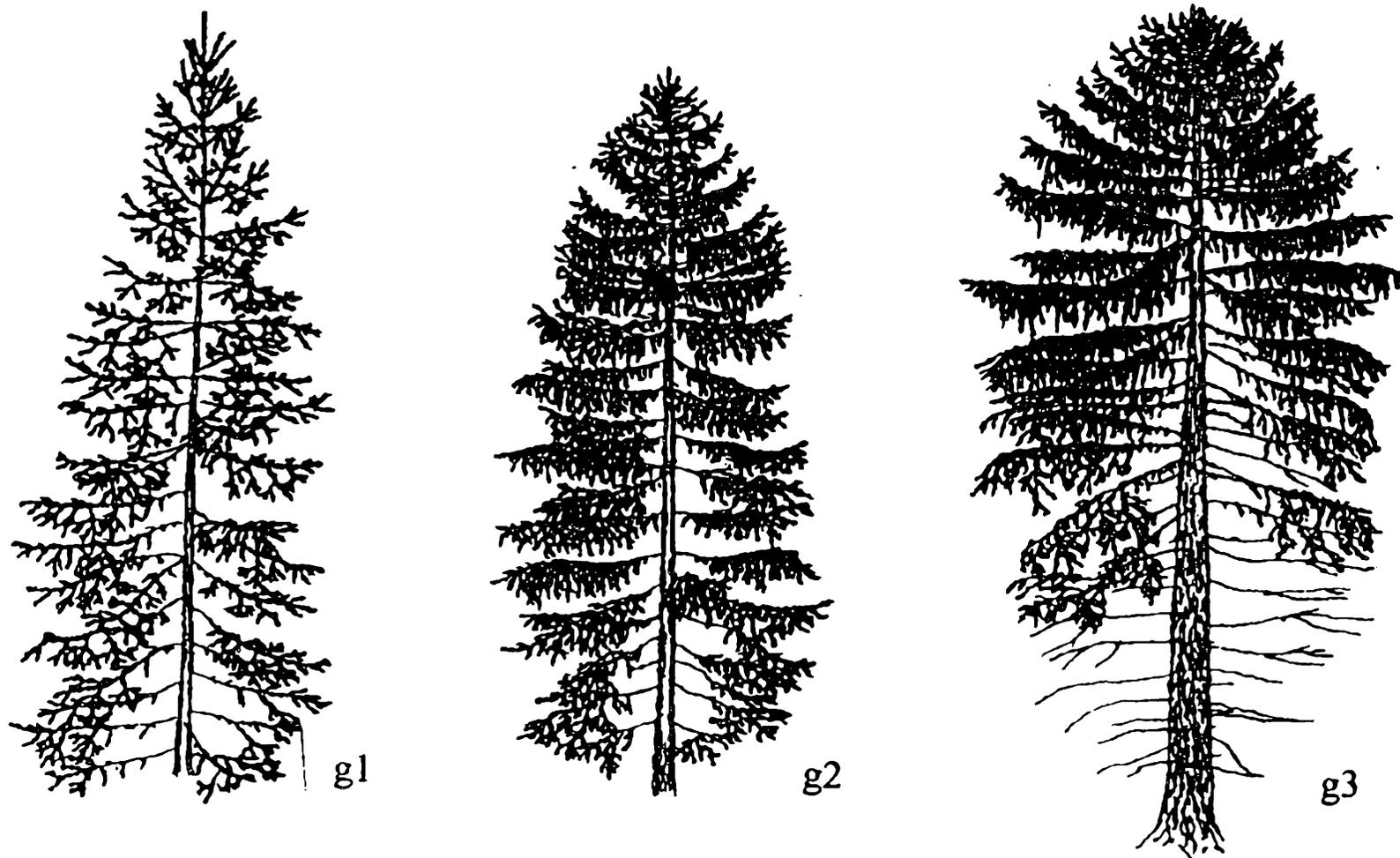


Рис. 1.3 (продолжение). Онтогенетические состояния ели обыкновенной: g1 – молодое генеративное (1:60), g2 – средневозрастное генеративное (1:220), g3 – старое генеративное (1:220) (рисунки выполнены А. М. Романовским).

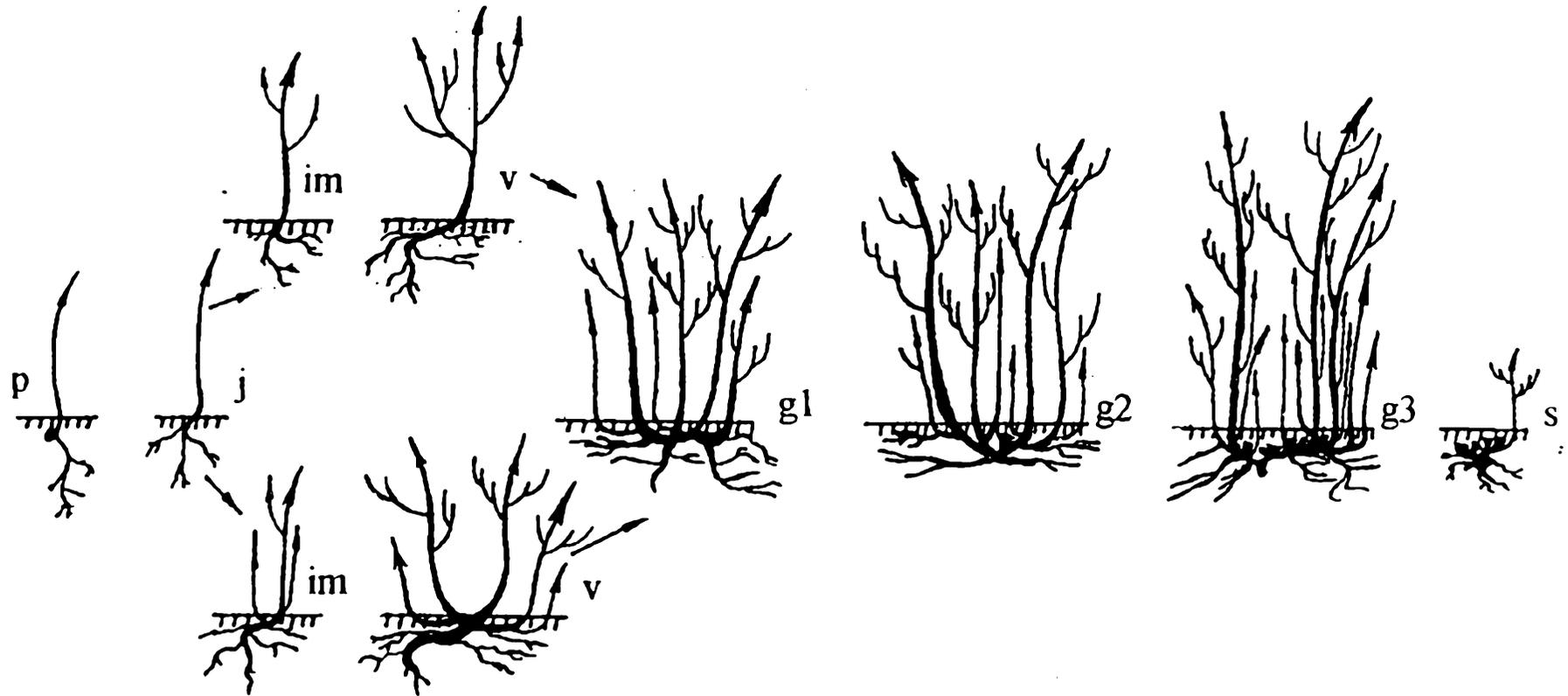


Рис. 1.4. Онтогенез гипогегенно-геоксилъного куста – лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.). Обозначения: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g1* – молодое генеративное, *g2* – средневозрастное генеративное, *g3* – старое генеративное, *s* – сенильное (рисунки выполнены И. И. Истоминой).

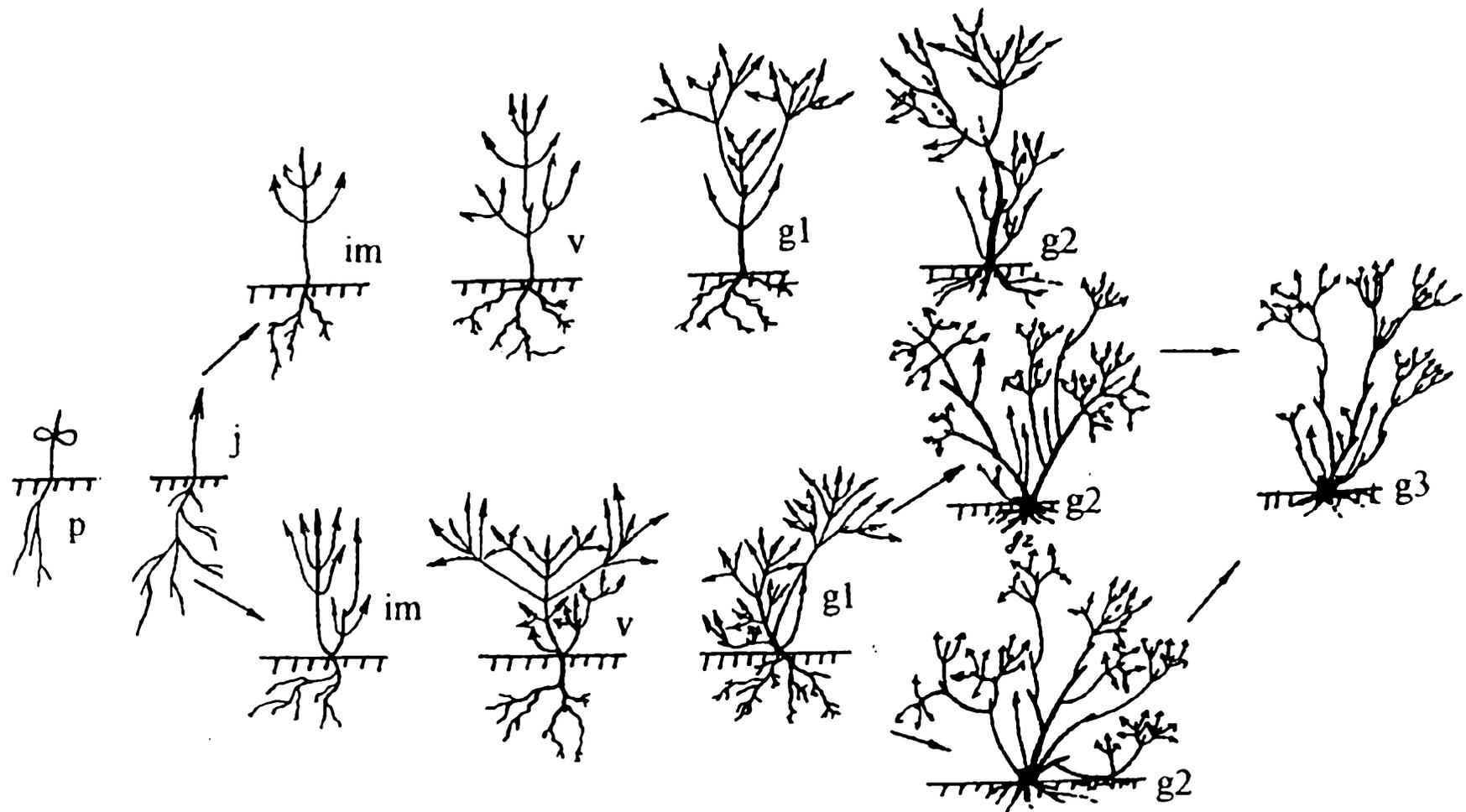


Рис. 1.5. Онтогенез аэроксильного куста - жимолости лесной (*Lonicera xylosteum* L.). Обозначения см. рис. 1.4 (рисунки выполнены Е. Г. Диденко).

Имматурные (полувзрослые) растения (*im*) имеют сравнительно небольшие размеры (0.1-4.5 м) и небольшой порядок ветвления. По мере разветвленности побеговой системы растения подразделяются на 2 подгруппы. *Имматурные 1-й подгруппы (im1)* – небольшие (0.1-2.5 м), мало ветвящиеся растения (II-III порядки ветвления) с листьями полувзрослого типа. В корневой системе боковые и главные корни, как правило, по размерам уступают главному. *Имматурные 2-й подгруппы (im2)* характеризуются III-V порядками ветвления. В корневой системе усиливается рост боковых и придаточных корней.

Виргинильные (взрослые вегетативные) особи (*v*) – молодые узкокронные деревья с очистившейся, как правило, от боковых веточек базальной частью ствола и листьями взрослого типа. В корневой системе хорошо выделяется вертикально и горизонтально растущие скелетные корни. *Виргинильные 1-й подгруппы (v1)* имеют III-VI порядки ветвления, сравнительно большие темпы прироста по высоте. *Виргинильные 2-й подгруппы (v2)* – хорошо разветвленные (IV-VII порядки ветвления) молодые деревья, имеют максимальные приросты по высоте, полностью готовы к плодоношению.

Генеративный период включает следующие онтогенетические состояния.

Молодые генеративные деревья (g1) – вступившие в пору плодоношения растения с островершинной кроной, большими приростами по высоте, листья взрослого типа. Плодоношение, обычно в верхней части кроны, нестабильное и нерегулярное.

Средневозрастные генеративные особи (g2) – обильно плодоносящие деревья с хорошо сформированной туповершинной (у лиственных деревьев) кроной, сравнительно небольшими годовыми приростами по высоте и большими годовыми приростами по диаметру ствола. Поверхность ствола большинства видов покрыта трещиноватой коркой почти до половины его длины или, по крайней мере, в его основании (у гладкоствольных видов). Корневая система полностью сформирована.

Старые генеративные деревья (g3) способны к плодоношению от обильного до незначительного к концу состояния; лиственные деревья, а также сосна имеют плосковершинную крону в связи с прекращением роста по высоте. Прирост ствола в

толщину продолжается, его поверхность покрывается коркой с трещинами почти на всю (у большинства видов) или хотя бы на одну треть длины (у гладкоствольных деревьев). Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и верхушки кроны, из спящих почек базальных участков ветвей и ствола формируется вторичная крона. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему.

Сенильный период.

Сенильные растения (s), формирующиеся из генеративных деревьев, имеют полностью отмершую первичную крону, сухую или сломанную верхушку, местами отслаивающуюся корку, живую древесину только по периферии ствола. Крона небольшая, вторичная, сформированная из спящих почек средней и базальной части ствола. Она горизонтально уплощена, ее проекция имеет разнообразные очертания. Плодоношения нет. Листья ювенильного или полувзрослого типа. В корневой системе идет отмирание крупных скелетных корней. Продолжительность пребывания в этом состоянии небольшая (10-50 лет).

1.3. Методы исследования. При изучении биогеоценотического покрова Неруссо-Деснянского полесья использовались следующие методы.

Ландшафтные методы. Исследование ландшафтов Неруссо-Деснянского полесья проводилось по ранее разработанным методикам (Видина, 1963; Исаченко, 1976, 1980). Для выделения ландшафтных подразделений использованы данные дешифровки крупномасштабных аэрокосмоснимков, обработки топографических карт, анализа геоморфологических условий, бурения скважин, почвенных разрезов и детальных геоботанических описаний. Исследование литологического состава почвообразующих пород проводилось по 15 скважинам глубиной до 10 м и по 40 почвенным разрезам до 3 м глубиной. Скважины и почвенные разрезы были равномерно заложены в разных ландшафтных подразделениях.

Геоботанические методы. В работе применялось 2 варианта геоботанических описаний. При описании лесных ценозов закладывались площадки по 100 м² в 10-11 кратной повторности. Для описания внутриценотической неоднородности - микрогруппировок растительности - закладывались площадки раз-

мером по 0.25 м². Каждый вариант микрогруппировок растительности описан в 30 кратной повторности.

На всех площадках составлялся полный флористический список, оценивалась ценотическая значимость каждого вида в баллах по шкале обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (по: Миркин, Розенберг, 1983). Постоянство видов в сообществах выражали баллами с равными классами (по 20 % для 5 классов). Названия видов растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Названия сообществ даны по доминантному (Работнов, 1983; Нешатаев, 1987) и флористическому принципам (Александрова, 1968). Флористическая принадлежность сообществ определялась по работам Ю. Балявичене (1991), О. В. Морозовой (1999) и Ю. П. Федотова (1999).

Геоботанические описания использовались для оценки основных экологических режимов разных ландшафтов, сообществ и микрогруппировок по шкалам Д. Н. Цыганова (1983). При этом использовались специально разработанные компьютерные программы (Комаров и др., 1991). Для флористического анализа сообществ каждый вид сосудистых растений относился к определенной жизненной форме в понимании И. Г. Серебрякова (1962), к экобиоморфе по А. Д. Булохову (1996), а также к определенной эколого-ценотической свите в понимании А. А. Ниценко (1969). В последнем случае использовался аннотированный список сосудистых растений Неруссо-Деснянского полесья (Федотов, Евстигнеев, 1997). Следуя этой работе, все виды сосудистых растений были разделены на 15 свит: водная, прибрежно-водная, болотно-травяная, черноольховая, опушечно-черноольховая, гипновая (болотно-ключевая), сфагновая, боровая, неморальная (широколиственная), опушечно-широколиственная, темнохвойная, влажнолуговая, сухолуговая, аллювиальная и адвентивная. Для оценки флористического сходства растительности использовались коэффициенты Жаккара и Сьеренсена (Нешатаев, 1987). Оценка видового разнообразия сообществ и микрогруппировок проводилась с использованием индексов разнообразия, выровненности и доминирования (Одум, 1975).

Для оценки сукцессионных смен растительности использовались пространственные ряды сообществ, которые рассматри-

вались как временные. Это связано с тем, что при изучении сукцессий в лесах возникает сложность, связанная с их большой длительностью во времени, значительно превышающей жизнь исследователя. Часто бывает сложно обеспечивать преемственность постоянных наблюдений, обычно проводящихся на ограниченных в пространстве пробных площадях. Поэтому лесные экологи, как правило, проводят не только детальные исследования на постоянных пробных площадях, но и подбирают пространственные ряды сообществ, позволяющие им выделить длительные динамические тенденции развития биоты (Коротков, 1987; Смирнова и др., 1990; Евстигнеев и др., 1992; 1993). Такой перенос закономерностей пространственной сопряженности сообществ на их временную последовательность получил название принципа эргодичности (Исаков и др., 1986).

В работе при выборе пространственных рядов подбирались варианты сообществ, сформировавшиеся в результате сходных по характеру и интенсивности нарушений различной давности. Важным критерием при выборе пространственных рядов является сходство экотопических условий, поэтому сообщества подбирались со сходным положением в рельефе, литологическим составом подстилающих пород и гидрологическим режимом. При этом в качестве пространственных рядов выступали возрастные ряды древостоев. Это позволяло проследить смены, связанные с возрастными изменениями популяций эдификаторных видов. Дополнительным признаком в этом служил также онтогенетический состав популяций древесных видов.

Демографический анализ популяций древесной и кустарниковой синузий. Для выяснения демографической структуры древесных видов закладывались временные пробные площади, их величина зависела от размеров и контуров сообществ. В ценозах большого размера применялся метод увеличивающихся площадок, при котором пробные площади наращивались до выяснения всего онтогенетического состава деревьев и кустарников в сообществе. Например, величина площадей в мелкоконтурных пойменных ценозах с гривистым рельефом составляла от 0.1 до 0.3 га, а на плоских водоразделах – до 1 га. Общее число пробных площадей, достаточное для решения поставленных задач – 100 шт.

На каждой площадке определялась плотность деревьев и кустарников. При этом все древесные растения по высоте были разделены на 2 фракции: 1 – до 50 см; 2 – более 50 см. Учет численности особей первой фракции проводили на площадках 100 м² в 5-кратной повторности, второй фракции – сплошным пересчетом на всей площади пробы. У всех особей определялось онтогенетическое состояние с использованием специальных методик (Диагнозы ..., 1989). У части особей определяли абсолютный возраст с помощью возрастного бура. Все данные пересчитаны на 1 га.

Картирование растительности. В работе проводилось выборочное картирование демулационных парцелл и микрогруппировок растительности.

При разработке методики картирования парцелл мы исходили из представлений о климаксовом лесном ценозе как мозаике разновозрастных разновидовых парцелл, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Ведущим фактором в организации каждой парцеллы выступает один или несколько онтогенетических популяционных локусов древесных видов (Смирнова и др., 1991). Понятие «парцелла» используется здесь в трактовке Н. В. Дылиса (1978). Внесены только уточнения, связанные с характеристикой преобладающих онтогенетических состояний в популяционных локусах древесных видов.

В процессе деградации климаксовых ценозов прерывается нормальный оборот поколений, прежде всего видов древесной синузии, что проявляется в изменении онтогенетического состава популяций в целом, а также в изменении плотности, состава, строения, размеров и взаимного размещения популяционных локусов. Такие преобразования популяций в древесной синузии приводят к принципиальным изменениям парцеллярной организации лесного ценоза. В крайних вариантах деградации лесной ценоз может быть представлен искусственно созданным относительно однородным крупным контуром. Состоит такой контур из одного, реже немногих, популяционных локусов древесных видов. По основным признакам он соответствует возрастной парцелле, которая, однако, имеет несравненно большие размеры, обусловленные площадью лесосек и прочих воздействий.

При введении заповедного режима начинаются процессы демутаций, которые (при отсутствии пожаров, массовых эпифитотий, эпизоотий, ветровалов и прочего) обычно приводят к появлению мелкоконтурности вследствие асинхронного развития, старения и отмирания деревьев. Членение древесной синузии на возрастные (онтогенетические) популяционные локусы является основой для выделения возрастных парцелл. Подчеркивая естественный процесс фрагментации однородных нарушенных ценозов, мы назвали возрастные парцеллы демутационными (термин Н. В. Дылиса, 1978). Демутационной парцеллой считали контур лесного массива с одинаковыми доминантами и содоминантами во всех ярусах. В такой трактовке демутационная парцелла соответствует ценозу с точки зрения доминантного подхода к классификации растительности (Работнов, 1983). В лесных массивах, относимых лесоводами к категории условно разновозрастных и разновозрастных (практически весь заповедный фонд европейской части России состоит из таких лесов), в качестве наиболее информативной единицы целесообразно использовать демутационную парцеллу как элементарную структуру в демутационных процессах.

В работе картирование демутационных парцелл осуществлялось маршрутным методом по ходовым линиям на площади 1-2 га. Расстояние между ходовыми линиями - 10 м. На карту наносили однородные контуры растительности. Для каждого контура составляли списки деревьев, кустарников по ярусам, а также кустарничков и трав. У деревьев и кустарников определяли господствующее онтогенетическое состояние (по ярусам) и количественное участие каждого в каждом ярусе в баллах по шкале покрытия-обилия Ж. Браун-Бланке. Доминирующими считались виды с покрытием 50 % и более (баллы 4 и 5), содоминирующими – с покрытием более 5 % (баллы 2 и 3). В травяном покрове определяли общее проективное покрытие и количественное участие видов по той же шкале.

Ярусное членение сообществ проводили с учетом онтогенетического состояния древесных растений. Ярус А составляют молодые ($g1$), средневозрастные ($g2$) и старые генеративные деревья ($g3$); ярус Б – виргинильные (v) и имматурные особи второй подгруппы ($im2$) деревьев, а также генеративные и виргин-

нильные особи кустарников; ярус С – имматурные особи первой подгруппы (*im1*) и ювенильные (*j*) особи деревьев и кустарников. Сюда же включены все кустарнички и травы; Д – ярус мхов и лишайников.

Микрогруппировки растительности, создаваемые пороями кабанов, валежом, осоковыми и черноольховыми кочками, а также колониями муравьев, картировались на площади от 100 до 500 м². Эти площадки разбивались веревками на квадраты по 2 м. На карту наносились однородные контуры растительности, для которых составлялся полный список сосудистых растений, и отмечалось их количественное участие по шкале покрытия-обилия.

ГЛАВА 2

ЛАНДШАФТНАЯ СТРУКТУРА И ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Выяснение механизмов поддержания биологического разнообразия отдельных сообществ и выявление движущих факторов их развития в разных экотопических условиях невозможно без анализа ландшафтной структуры и современной растительности. Решение этого вопроса позволит также выделить сообщества со сходными динамическими тенденциями и дать прогнозы развития ценозов при антропогенном влиянии и при заповедании.

Ландшафты Неруссо-Деснянского полесья представлены пойменными, террасными, полесскими и предполесскими ПТК.

Пойменный ландшафт

Пойменный ландшафт занимает 15-20 % территории района и 15 % территории заповедника. В составе пойменного ландшафта Десны и Неруссы выделяются 6 местностей: прирусловые супесчаные, центрально-пойменные суглинистые, гривистые супесчаные, центрально-пойменные иловатые и пойменно-притеррасные торфяные, а также к этой группе ПТК отнесены пойменные местности долин малых рек (табл. 2.1; рис. 2.1, 2.2).

Прирусловые супесчаные местности (табл. 2.1; рис. 2.1, 2.2 - № 1) подняты в среднем на 2.0-2.5 метра над меженным уровнем рек и отличаются краткопоемным режимом. Местности покрыты кустарниковыми (*Saliceta*) и лесными (*Querceta*) формациями. Их экотопы по сравнению с другими местностями характеризуются повышенным богатством почв (табл. 2.2). Формация *Saliceta* представлена в основном сообществами с господством *Salix viminalis*, *S. triandra* и *S. alba*. Во флористическом составе ивняков преобладают сухолуговые и влажнолуговые виды. Сообщества формации *Querceta* представлены молодыми ясеневыми дубравами. Травяной покров этих ценозов формируется неморальными видами (табл. 2.3). По эколого-флористической классификации ивняки относятся к асс.

Salicetum triandro-viminalis Lohm. 1952 и *Salicetum albae* Jssl. (1924) 1926, а дубравы – к *Tilio-Carpinetum* Tračzyć 1962 (Морозова, 1999).

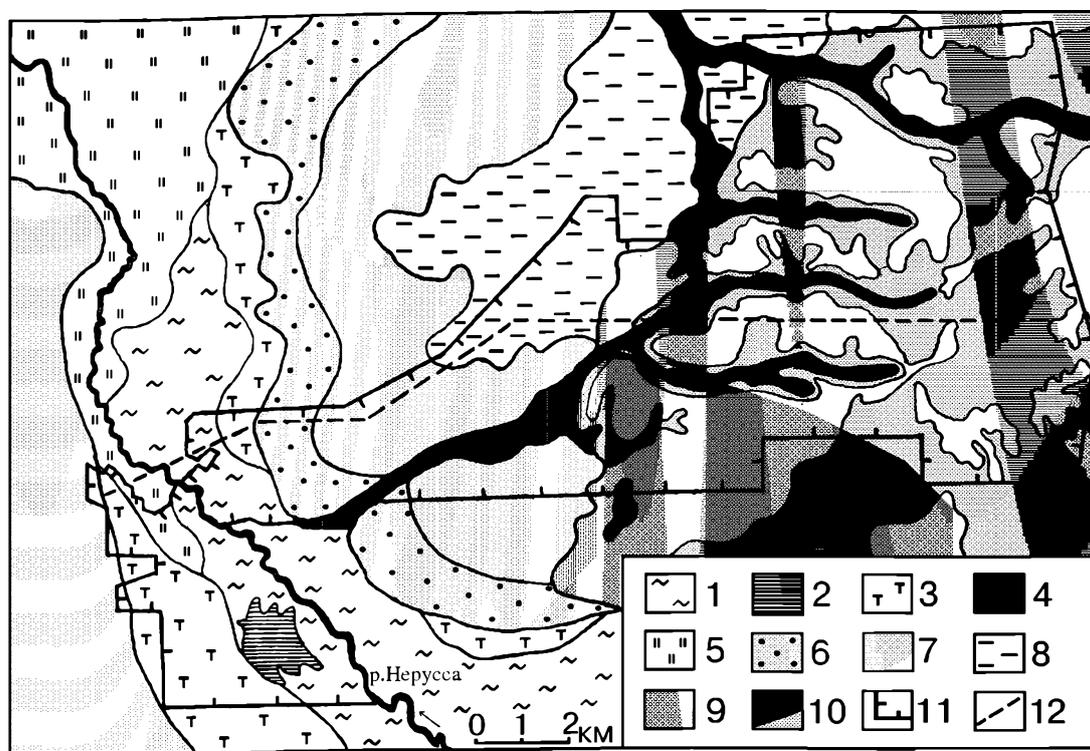


Рис. 2.1. Ландшафтная структура Неруссо-Деснянского поleshья (на примере заповедника "Брянский лес").

Пойменный ландшафт: 1, 2 - прирусловые супесчаные местности и центрально-пойменные суглинистые местности с широколиственными лесами; 3 - гривистые супесчаные местности с хвойно-широколиственными лесами и их производными вариантами; 4 - пойменно-притеррасные торфяные местности с черноольховыми лесами; 5 - пойменные местности долин малых рек с черноольховыми лесами; 12 - иловатые низкие центрально-пойменные местности с лугами и травяными болотами. Террасный ландшафт: 6 - местности первой песчаной террасы с сосновыми лесами; 7 - местности второй песчаной террасы с сосновыми лесами; 8 - местности третьей супесчаной террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Полесский ландшафт: 9 - зандровые песчаные местности с сосновыми лесами; 10 - моренно-зандровые супесчано-суглинистые местности с хвойно-широколиственными лесами. 11 - границы заповедника. 12 - геоботанический профиль (см. рис. 2.2).

Центрально-пойменные суглинистые местности имеют плоские или полого-волнистые поверхности и подняты в среднем до 2 м над меженным уровнем рек (табл. 2.1, № 2). В их

ландшафтной структуре доминируют среднепойменные урочища, экотопы которых характеризуются высокими баллами переменности увлажнения, почвенного богатства и увлажнения почв (табл. 2.2). В пойме Десны центрально-пойменные местности заняты лугами. В пойме Неруссы преобладают лесные формации *Querceta*, *Fraxineta* и *Tremuleta*. Основу флоры этой местности составляют виды черноольховой, неморальной и болотно-травяной свит (табл. 2.3). Среди редких растений, которые охраняются в большинстве областей центральной России, здесь встречаются *Matteuccia struthiopteris* и *Allium ursinum*. Дубравы представлены ассоциациями *Fraxineto-Quercetum urticosum*, *Fraxineto-Quercetum aegopodiosum*, среди ясеневых лесов - *Fraxinetum urticosum*, а среди осинников - *Tremuletum urticosum*. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциациям *Ficario-Ulmetum Knapp 1941 em. J. Mat. 1976* и *Tilio-Carpinetum* (Морозова, 1999).

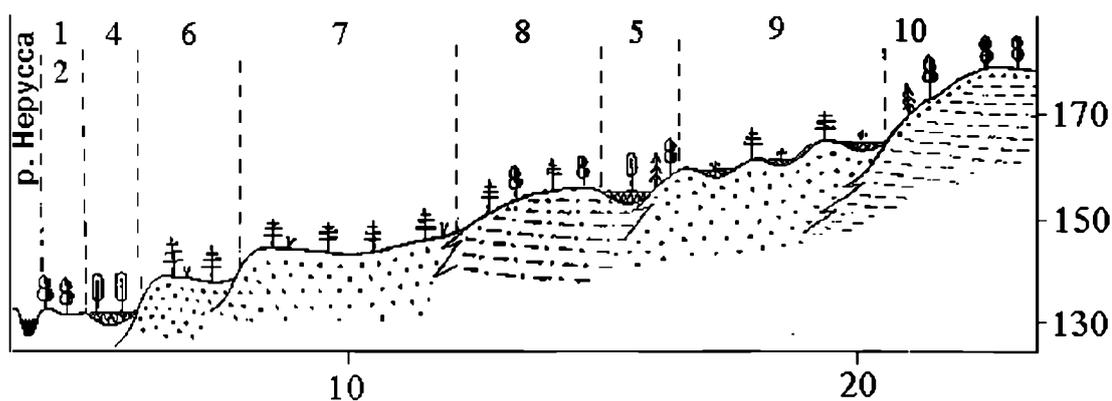


Рис. 2.2. Геоботанический профиль заповедника "Брянский лес".

Пойменный ландшафт: 1, 2 - прирусловые супесчаные местности валов и центрально-пойменные суглинистые местности с широколиственными лесами; 4 - пойменно-притеррасные торфяные местности с черноольховыми лесами; 5 - пойменные местности долины малой реки с черноольховыми лесами. Террасный ландшафт: 6 - местности первой песчаной террасы с сосновыми лесами; 7 - местности второй песчаной террасы с сосновыми лесами; 8 - местности третьей супесчаной террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Полесский ландшафт: 9 - зандровые песчаные местности с сосновыми лесами; 10 - моренно-зандровые супесчано-суглинистые местности с хвойно-широколиственными лесами. По горизонтали - протяженность геоботанического профиля в км, по вертикали - высота над уровнем моря в метрах.

ТАБЛИЦА 2.1

Характеристика ландшафтов и местностей Неруссо-Десняцкого полесья (по профилю Трубчевск-Локоть)

Характеристики	Пойменный ландшафт					Террасный ландшафт			Полесский ланд-т		Предпо-лесский ланд-шафт
	Прирус-ловые	Цен-траль-но-пой-менные	Гриви-стые поймы	Пой-менно-притер-расные	Поймы малых	Первая терраса	Вторая терраса	Третья терраса	Зандро-вые	Мо-ренно-зандро-вые	
Номер местности	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Абсолютные высо-ты, м.	132-133				133-175	135-140	140-145	145-155	155-175	175-190	185-210
Относительные высоты мезорельефа, м	2-2.5	1-2	4-5	0,5	0,5	1-3	2-3	1-3	1-5	5-20	10-20
Глубина залегания дочетвертичных пород, м	25-30				1-20	15-20		10-15		1-5	
Глубина УПГВ, м	1-2	0.5-1.5	2.5-3.5	0-0.5	0-0.5	1.0-2.5		Более 4	1.0-3.5	1.5-8.0	1.0-8.0
Заболоченность, %	-	5-10	0-5	100	40-60	15-20	15-25	0-5	15-25	0-5	0-5
Преобладающая почвообразующая порода	Пески, супеси	Су-глинки	Супеси	Торф	Пески, суглин-ки, торф	Пески		Супеси	Пески	Супеси, пески, су-глинки	Супеси, мергели
Характерные фло-ристические ассо-циации	<i>Tilio-Carpine-tum, Sa-licetum albae</i>	<i>Ficario-Ulme-tum</i>	<i>Quercoroboris-Pinetum</i>	<i>Carici elongatae-Alnetum</i>	<i>Molinio-Pinetum, Peucedano-Pinetum</i>		<i>Serratulo-Pinetum</i>	<i>Molinio-Pinetum</i>	<i>Tilio-Carpi-netum</i>	<i>Potentillo albae-Quer-cetum</i>	

Примечание. УПГВ – уровень поверхности грунтовых вод.

Гривистые супесчаные местности представляют собой серии высоких грив и межгривных понижений и характерны в основном для поймы Неруссы (табл. 2.1; рис. 2.1 - № 3). Вершины грив подняты над меженным уровнем реки на 4-5 м и фактически находятся вне поемного режима. Они характеризуются умеренным увлажнением и относительно невысоким богатством почв (табл. 2.2). В растительном покрове грив представлены формации *Pineta*, *Pineto-Querceta* и *Betuleta*. Во флоре преобладают виды растений неморальной, опушечно-неморальной, сухолуговой и бореальной свит (табл. 2.3). Сообщества сосняков представлены ассоциациями *Querceto-Pinetum varioherbosum*, *Pinetum pteridoso-convallariosum* и *Pinetum stellariosum*. Иногда встречаются сообщества ассоциации *Pinetum pleuroziosum*. Среди березняков доминируют сообщества *Tremuleto-Betuletum varioherbosum* и *Betuletum varioherbosum*. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциации *Quercu roboris-Pinetum* J. Mat. 1981, *Tilio-Carpinetum* и *Peucedano-Pinetum* Mat. (1962) 1973.

ТАБЛИЦА 2.2

Диапазоны варьирования экологических факторов в ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского полесья по шкалам Д. Н. Цыганова (1983)

Номера ландшафтных подразделений даны по табл. 2.1	Баллы экологических режимов по шкалам				
	Переменности увлажнения почв (fH)	Увлажнения почв (Hd)	Богатства почвы азотом (Nt)	Солевого режима почв (Tr)	Кислотности почв (Rc)
1.	5.0-6.2	11.8-13.1	6.3-7.2	6.6-7.8	6.5-7.7
2.	5.2-6.4	12.1-14.6	5.9-7.1	6.4-7.7	6.4-7.9
3.	4.4-5.5	12.2-13.1	4.8-6.3	4.9-6.3	5.9-6.9
4.	4.4-5.8	14.0-16.5	5.4-6.9	5.5-6.9	5.8-7.0
5.	4.6-6.2	14.2-17.9	5.8-7.1	6.0-7.1	6.2-7.4
6.	3.3-4.8	11.8-14.4	4.0-5.1	4.9-5.7	4.9-6.4
7.	4.4-6.0	11.7-13.2	4.7-6.5	5.1-6.5	5.6-6.8
8.	4.4-5.4	11.8-12.7	5.0-6.8	5.2-6.5	6.2-7.1
9.	3.0-4.6	12.0-15.0	3.3-5.2	4.8-5.4	3.7-5.6
10.	4.5-5.7	11.8-12.8	5.6-7.1	5.8-7.4	6.4-7.2
11.	4.7-5.7	11.8-12.7	5.6-6.2	5.4-6.5	6.2-6.9

Пойменно-притеррасные торфяные местности широко распространены в районе. В поймах Неруссы и Навли их ширина достигает 1-2 км (рис. 2.1, 2.2 - № 4). Эти местности незначительно подняты над меженным уровнем рек (табл. 2.1 - № 4) и отличаются длительным поемным режимом, а также высокой обводненностью за счет выхода грунтовых вод. Эти местности характеризуются относительно высоким почвенным богатством и застойным увлажнением (табл. 2.2). Абсолютное господство в лесном покрове этих местностей принадлежит формации *Alneta glutinosae*. Ее флористическое ядро составляют черноольховые, болотно-травяные, влажнолуговые и неморальные растения (табл. 2.3). Среди ольшаников преобладают сообщества асс. *Alnetum phragmitosum*, *Alnetum variocaricosum* и *Alnetum urticosum*. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциациям *Carici elongatae-Alnetum Koch 1926* и *Circaeo-Alnetum Oberd. 1953* (Морозова, 1999).

Иловатые низкие центрально-пойменные местности (рис. 2.1 - № 12) незначительно подняты над меженным уровнем реки (до 1.5 м), что обуславливает их длительный поемный режим. Здесь доминируют травяные болота формаций *Phragmiteta australis*, *Glycerieta maxima*, *Cariceta acuta*, а также широко представлены кустарниковые сообщества (*Salix triandra*, *S. cinerea*). Лесные сообщества отсутствуют. В составе травянистых и кустарниковых сообществ низкой иловатой поймы преобладают виды болотно-травяной свиты. По эколого-флористической классификации растительности травяные сообщества относятся к ассоциациям класса *Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941*, а кустарниковые - к ассоциации *Salicetum pentandro-cinereae (Almq. 29) Pass. 1961* класса *Alnetea glutinosae Br.-Bl. Et Tx. 1943* (Федотов, 1999).

Пойменные местности долин малых рек (Сольки, Коломины, Теребушки, Княжны, Бетчи, Злимли, Дяблика, Скютянки, Колодезя и др.) имеют ширину в пределах 100-300 м и протяженность порядка 10-30 км (рис. 2.1, 2.1; табл. 2.1 - № 5). Экологические условия пойм малых рек близки по своим характеристикам к пойменно-притеррасным местностям долин крупных рек района (табл. 2.2). Растительный покров представлен в основном формациями черноольшаников (*Alneta glutinosae*).

Флора включает преимущественно болотно-травяные, черноольховые, неморальные и влажнолуговые виды (табл. 2.3). В формации черноольшаников преобладают *Alnetum phragmitosum*, *Alnetum variocaricosum* и *Alnetum urticosum*. По эколого-флористической классификации эти сообщества близки к ассоциациям *Carici elongatae-Alnetum* и *Circaeo-Alnetum* (Морозова, 1999; Федотов, 1999).

ТАБЛИЦА 2.3

Доля участия видов разных эколого-ценотических свит во флористическом составе местностей Неруссо-Деснянского полесья, в %.

Эколого-ценотическая свита	Номера местностей см. табл. 2.1										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Водная	>1	1	-	2	4	-	-	-	-	-	-
Аллювиальная	9	1	1	1	3	1	-	1	-	1	2
Прибрежно-водная	3	2	-	4	4	-	1	>1	1	1	>1
Болотно-травяная	9	12	3	21	15	3	7	3	10	3	5
Черноольховая	8	11	7	12	10	4	2	3	1	7	4
Опушечно-черноольховая	6	6	3	5	6	4	2	3	3	4	3
Боровая	2	2	10	4	2	9	16	7	15	5	5
Темнохвойная	3	5	8	5	3	9	11	5	14	9	5
Сфагновая	-	1	-	3	1	1	6	>1	8	1	>1
Неморальная	20	34	34	20	17	28	20	21	20	46	22
Опушечно-неморальная	5	6	14	4	5	13	11	19	10	8	16
Влажнолуговая	13	9	6	12	15	9	6	12	7	6	12
Сухолуговая	21	9	13	7	12	19	18	25	10	8	25
Гипновая	-	-	-	-	2	-	-	>1	-	1	-
Адвентивная	1	1	1	-	1	-	-	1	1	-	1
Общая сумма долей, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Террасный ландшафт

Террасный ландшафт занимают около 30 % территории Неруссо-Деснянского полесья и 25 % территории заповедника (рис. 2.1, 2.2). Общая ширина надпойменных террас долины Десны достигает 10-15 км, а ее крупных притоков (рек Нерусса и Навля) - 2-3 км. В террасном ландшафте выделяется 3 мест-

ности - песчаные местности I террасы, песчаные местности II террасы и супесчаные местности III террасы.

Местности первой аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой на 2-5 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощностью более 15 м. (табл. 2.1 - № 6). Глубина уровня поверхности грунтовых вод (УПГВ) – 1.0-2.5 м. Экологические условия I террасы отличаются низким почвенным богатством и повышенной кислотностью почв (табл. 2.2). Лесная растительность террасы представлена сообществами формаций *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе велика доля видов темнохвойной и боровой свит (табл. 2.3). В связи с этим на первой террасе преобладают асс. *Pinetum molinosum*, *Betuletum varioherbosum* и *Betuletum molinosum*. По эколого-флористической классификации растительности эти сообщества относятся к ассоциациям *Molinio-Pinetum Mat. (1973) 1981*, *Peucedano-Pinetum*, *Quercus roboris-Pinetum* (Морозова, 1999).

Местности второй аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой в среднем на 6-10 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 15-20 м (табл. 2.1 - № 7).

В рельефе II террасы преобладают пологие плохо дренируемые участки с УПГВ 1-2 м. Экологические условия террасы характеризуются низким богатством и повышенной кислотностью почв (табл. 2.2). Лесная растительность представлена формациями *Pineta* и *Betuleta*. В их флоре также значительна доля темнохвойных и боровых видов (табл. 2.3). В формации *Pineta* преобладают асс. *Pinetum pleuroziosum*, *Pinetum myrtilloso-pleurosiosum*, *Pinetum myrtilloso-molinosum* и *Pinetum molinoso-sphagnosum*, а в формации *Betuleta* - асс. *Betuletum molinosum*. Леса II аллювиальной террасы могут быть отнесены к флористическим ассоциациям *Molinio-Pinetum*, *Peucedano-Pinetum* и *Quercus roboris-Pinetum* (Морозова, 1999).

Местности третьей надпойменной террасы среднечетвертичного возраста подняты над поймой на 10-15 м. Терраса очерчивается в пространстве изогипсами 145-155 м. (рис. 2.1; табл. 2.1 - № 8). Литологический состав террасы имеет супесчаный характер, что отличает ее от позднечетвертичных террас.

На отдельных участках террасы близко залегают суглинки, являющиеся непосредственно почвообразующими породами. В рельефе преобладают повышенные хорошо дренируемые поверхности с глубиной УПГВ более 4 м. Терраса отличается повышенным почвенным богатством (табл. 2.2). В лесной растительности преобладают формации *Querceta*, *Pineta*, *Tilieta* и *Tremuleta*. Для флористического состава растительности характерно преобладание сухолуговых (25 %), неморальных (21 %) и опушечно-неморальных (19 %) видов (табл. 2.3). Среди редких растений центральной России здесь встречаются виды, принадлежащие к степному (*Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla patens*, *Scorzonera humilis*, *S. purpurea*, *Scutellaria hastifolia* и др.) и центральноевропейскому (*Carex montana*, *Cervaria rivinii*, *Genista germanica*, *Laserpitium latifolium*, *Potentilla alba*, *Platanthera chlorantha* и др.) флористическим комплексам (Федотов, Евстигнеев, 1997).

Сообщества дубрав и суборей представлены ассоциациями *Quercetum stellariosum*, *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum* и *Pineto-Quercetum stellariosum*. Среди сосняков преобладают сообщества ассоциации *Pinetum varioherbosum*, *Querceto-Pinetum stellariosum*. Сообщества липняков представлены в основном ассоциацией *Querceto-Tilietum caricosum pilosae*. Осинники относятся к асс. *Tremuletum caricosum pilosae*, *Tremuletum aegopodiosum* и *Tremuletum stellariosum*. По эколого-флористической классификации эти сообщества близки к ассоциациям *Serratulo-Pinetum* J. Mat. 1981, *Tilio-Carpinetum*, *Peucedano-Pinetum* и *Quercu roboris-Pinetum* (Морозова, 1999).

Полесский ландшафт

В типологической структуре полесского ландшафта выделяются зандровые и моренно-зандровые местности. Они расположены в центральной части Неруссо-Деснянского полесья и занимают около 40 % площади района и 60 % территории заповедника (рис. 2.1, 2.2).

Зандровые местности представляют собой песчаные волнисто-западинные приводораздельные равнины с абсолютными

высотами 155-175 м (рис. 2.1, 2.2; табл. 2.1 - № 9). Относительные превышения рельефа обычно составляют 1-3 м, реже встречаются гривы с превышением до 5 м. Для задров характерен мозаично-пятнистый рисунок ландшафта, обусловленный облием западин и котловин. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 10-15 м. УПГВ - 1,0-3,5 м. Экоотопы задровых местностей отличаются минимальным почвенным богатством и высокой кислотностью почв (табл. 2.2). В растительном покрове господствуют сообщества формации *Pineta* и *Betuleta*. В их флористическом составе велика доля боровых и темнохвойных растений (табл. 2.3). Среди редких растений центральной России здесь встречаются виды, принадлежащие к таежному флористическому комплексу - *Goodyera repens*, *Linnaea borealis*, *Carex globularis*, *C. disperma*, *Chimaphila umbellata*, *Epipogium aphyllum*, *Daphne mezereum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Dryopteris expansa*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Moneses uniflora*, *Pyrola chlorantha* и др. (Федотов, Евстигнеев, 1997).

Сообщества формации *Pineta* представлены доминантными ассоциациями *Pinetum pleurosiosum*, *Pinetum vaccinoso-pleurosiosum*, *Pinetum myrtilloso-pleurosiosum*, *Pinetum molinosum*, *Pinetum molinoso-sphagnosum* и *Pinetum sphagnosum*. В составе формации *Betuleta* преобладают асс. *Betuletum callunosum*, *Betuletum calamagrostiosum*, *Betuletum varioherbosum*, *Betuletum molinosum* и *Betuletum sphagnosum*. Сообщества обеих формаций близки к эколого-флористическим асс. *Molinio-Pinetum* и *Peucedano-Pinetum* (Морозова, 1999).

По литологическому составу, флористической структуре (табл. 2.4) и ценолитическому составу задровые местности сходны с аллювиальными позднечетвертичными террасами.

Моренно-задровые местности представляют собой волнистые супесчаные и суглинистые равнины (рис. 2.1, 2.2; табл. 2.1 - № 10). Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175-190 м. Рельеф местностей повышенный и пологоволнистый. Литологической основой ландшафта являются супеси и моренные суглинки. На водоразделах УПГВ расположен ниже 6-8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием

грунтовых вод. Экотопы моренно-зандрового ландшафта характеризуются повышенным богатством и слабокислыми почвами (табл. 2.2). Лесная растительность представлена формациями *Piceeto-Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*, *Betuleta* и *Pineta*. Во флористическом составе всех формаций преобладает неморальная группа видов (46%) (табл. 2.3). Среди редких растений центральной России здесь встречаются: *Anemonoides nemorosa*, *Botrychium virginianum*, *B. lunaria*, *B. multifidum*, *Carex brizoides*, *Cephalanthera rubra*, *Cypripedium calceolus*, *Dentaria bulbifera*, *Festuca altissima*, *Neottianthe cucullata*, *Listera ovata*, *Platanthera chlorantha* и др. (Федотов, Евстигнеев, 1997).

Хвойно-широколиственные леса представлены асс. *Piceeto-Quercetum stellariosum*, *Pineto-Quercetum stellariosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodioso-stellariosum*, *Piceeto-Quercetum stellarioso-caricosum pilosae*, *Tilieto-Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum aegopodiosum*, *Quercetum mercurialiosum*, липняки - асс. *Tilietum stellariosum*, *Acereto-Tilietum stellariosum*, *Tremuleto-Tilietum stellariosum*, *Tilietum caricosum pilosae*, *Tremuleto-Tilietum caricosum pilosae* и *Acereto-Tilietum aegopodiosum*, осинники - асс. *Betuleto-Tremuletum stellarioso-caricosum*, *Tremuletum stellariosum*, *Tilieto-Tremuletum stellariosum*, *Tremuletum caricosum*, *Betuleto-Tremuletum aegopodiosum* и *Tremuletum aegopodiosum*, березняки - асс. *Betuletum stellarioso-caricosum pilosae*, *Tilieto-Betuletum aegopodioso-stellariosum*, сосновые леса - асс. *Pinetum varioherbosum*, *Pinetum stellariosum*, *Querceto-Pinetum stellariosum*. Большая часть сообществ моренно-зандровых местностей относится к эколого-флористической ассоциации *Tilio-Carpinetum*, меньшая - к *Quercus roboris-Pinetum* (Морозова, 1999).

Предполесский ландшафт

Предполесский ландшафт представлен местностями с близким залеганием дочетвертичных карбонатных пород. Они занимают не более 10 % территории района. Предполесья расположены на восточных окраинах района, и их ПТК не представлены в заповеднике. В рельефе это склоновые и полого-выпуклые водораздельные равнины с абсолютными высотами 185-210 м.

Литологической основой местностей являются породы верхнего мела, перекрытые маломощным четвертичным чехлом. УПГВ водоразделов местностей находится на глубине 8 м (табл. 2.1 - № 11). В подошвах склонов встречаются восходящие родники. Экотопы местностей отличаются почвенным богатством (табл. 2.2). Лесная растительность представлена сообществами формаций *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*, *Betuleta* и *Pineta*. Во флористическом составе преобладают сухолуговые (25 %), неморальные (22 %) и опушечно-неморальные (16 %) виды (табл. 2.3). Среди редких растений центральной России здесь встречаются виды, принадлежащие к степному (*Anemone sylvestris*, *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Carex hartmanii*, *Centaurea marschalliana*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Dianthus superbus*, *Gladiolus imbricatus*, *Helianthemum nummularium*, *Iris aphylla*, *I. sibirica*, *Jurinea cyanoides*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla patens*, *Salvia pratensis*, *Scorzonera humilis*, *S. purpurea*) и центрально-европейскому (*Carex montana*, *Cervaria rivinii*, *Digitalis grandiflora*, *Genista germanica*, *Laserpitium latifolium*, *Potentilla alba*, *Platanthera chlorantha*) флористическим комплексам (Евстигнеев, Федотов, 1999).

Дубравы представлены сообществами ассоциаций *Quercetum varioherbosum*, *Pineto-Quercetum varioherbosum*, *Betuleto-Quercetum varioherbosum*, *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*, липняки – сообществами асс. *Tilietum varioherbosum* и *Tilietum aegopodiosum*, осинники - сообществами асс. *Tremuletum varioherbosum* и *Tremuletum aegopodiosum*, березняки – сообществами асс. *Betuletum varioherbosum* и *Querceto-Betuletum varioherbosum*, сосновые леса - асс. *Pinetum varioherbosum* и *Querceto-Pinetum varioherbosum*. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциациям *Potentillo albae-Quercetum Libbert 1933*, *Tilio-Carpinetum* и *Querceto-Pinetum* (Морозова, 1999).

По диапазону экологических факторов, флористическому составу, соотношению эколого-ценотических свит (табл. 2.2, 2.3, 2.4) и набору сообществ предполесский ландшафт близок к местностям 3 надпойменной террасы.

ТАБЛИЦА 2.4

Парные коэффициенты флористического сходства ландшафтных подразделений Неруссо-Деснянского полесья по Жаккару (в %) (номера ландшафтов см. в табл. 2.1)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		50	40	30	20	30	20	30	10	40	20
2			40	40	30	30	20	30	10	40	20
3				30	20	40	30	40	20	50	30
4					40	30	20	30	20	30	30
5						20	20	30	10	30	30
6							30	40	30	40	30
7								30	40	30	20
8									30	40	50
9										30	20
10											30
11											

Заключение к главе 2. Современная структура растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья обусловлена разнообразием экотопических условий ПТК – местностей, которые отличаются гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород.

В Неруссо-Деснянском полесье наибольшее флористическое и ценозитическое сходство лесной растительности характерно для зандровых местностей и I - II аллювиальных террас, для III надпойменной террасы и предполесских местностей, для моренно-зандровых местностей и повышенных элементов рельефа центрально-пойменных местностей, для пойменно-притеррасных местностей и пойм в долинах малых водотоков. Так, для I – II аллювиальных террас и зандровой местности характерны сосновые, сосново-еловые и еловые сообщества, большая часть которых относится к флористическим ассоциациям *Molinio-Pinetum* и *Peucedano-Pinetum*. В этих ценозах поддерживаются темнохвойные и боровые флористические комплексы видов. Для III супесчаной террасы и для карбонатных местностей свойственны светлые дубравы, сосняки и березняки, представленные ассоциациями *Serratulo-Pinetum* и *Potentillo albae-Quercetum*. Эти сообщества создают условия для суще-

ствования сухолуговых и опушечно-неморальных растений, большая часть которых относится к степному и центрально-европейскому флористическим комплексам. Для суглинистых моренно-зандровых образований на водоразделах и для короткопоемных грив в поймах характерны елово-широколиственные и широколиственные леса ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Здесь преобладает неморальный комплекс видов. В пойменных местностях долин малых рек и в притеррасных понижениях формируются черноольшаники, основная часть которых близка к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Здесь преобладают черноольховые и болотно-травяные комплексы видов. Таким образом, растительность Неруссо-Деснянского полесья, в которой на площади в 250 тыс. га чередуются темнохвойные, неморальные, степные и другие флоро-ценотические комплексы видов, в сущности своей полизональна.

Однако на мозаику растительности Неруссо-Деснянского полесья, определяемую особенностями почвообразующих пород, рельефа и гидрологического режима отдельных местностей, накладывается мозаика, которая определяется хозяйственной деятельностью человека, популяционной жизнью древесных эдификаторов и крупных животных. Рассмотрим вклад этих факторов в дифференциацию растительного покрова отдельных местностей.

ГЛАВА 3

МЕХАНИЗМЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ДЕМУТАЦИОННЫХ СМЕН ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВОДОРАЗДЕЛАХ¹

Во второй главе была показана взаимосвязь растительности и других элементов ландшафта – рельефа, подстилающих пород и уровня грунтовых вод. Более детальный анализ показывает, что не только природные, но и антропогенные факторы вносят существенный вклад в состав и структуру биогеоценотического покрова. Особенностью заповедных территорий центральной России, испытавших тысячелетние антропогенные преобразования, является появление восстановительных смен (демутаций) в связи с прекращением локальных антропогенных воздействий. Следует отметить, что в пределах одного и того же заповедника можно найти участки, где в разное время прекратилось хозяйственное воздействие человека – задолго до заповедания и во время заповедания. Это позволяет проанализировать направления и механизмы восстановительных смен лесной растительности. Методы описания демутационных смен описаны в главе 1.

Лесные сообщества водоразделов испытали на себе наибольшее влияние хозяйственной деятельности человека, поэтому рассмотрение динамических процессов начнем с водоразделов.

Судя по материалам Брянского областного архива (фонд 554) и Российского государственного архива древних актов (фонд 1356), по лесотаксационным картам разного времени (1960, 1989 гг.), а также по литературным источникам (Военно-статистическое..., 1852; Рудзский, 1899), на водоразделах Неруссо-Деснянского полесья с давних времен проводились рубки различных видов, а также часто случались пожары, провоцируемые человеком. При рубках в первую очередь истребляли дуб черешчатый. На песчаных почвах при проведении лесокультурных работ широко использовалась сосна обыкновенная (Рудзский, 1899; Цветков, 1957). В результате на большей части со-

¹ С этой главы рассматриваются динамические процессы в биогеоценотическом покрове, то более, то менее детально.

временного Неруссо-Деснянского полесья начали преобладать сосновые сообщества. О нарушенности лесных сообществ свидетельствует также отсутствие нормального оборота поколений в популяциях древесных эдификаторов (табл. 3.2, 3.5).

На территории заповедника “Брянский лес”, который был организован в 1987 году, начались восстановительные процессы. Механизмы и направления демулационных смен рассмотрим на примере сообществ зандровых и моренно-зандровых местностей, которые преобладают по площади в Неруссо-Деснянском полесье (см. главу 2).

3.1. Демулационные смены лесной растительности зандровых местностей

На территории зандровых местностей в настоящее время господствуют сосновые леса. Их объединяет бедность песчаного субстрата и преобладание во флористическом составе темнохвойной и бореальной групп видов (см. главу 2). Абсолютное господство сосны на зандровых местностях определено двумя обстоятельствами. Во-первых, частые пожары, провоцируемые человеком, в сочетании с рубками практически полностью уничтожили перегнойно-аккумулятивный горизонт. Оставшийся песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом стал недоступен для поселения видов с высокой требовательностью к богатству почвы. Во-вторых, в лесопосадки на песках, согласно циркулярам Лесного департамента XIX века, активно вводится сосна (Цветков, 1957). Олиготрофные свойства сосны (Санников, 1992) оказались полезными в современную эпоху при ее разведении на больших песчаных площадях.

Напомним, что зандровые местности отличаются волнисто-западинным рельефом, который существенно сказывается на структуре лесной растительности. Относительные превышения положительных форм рельефа над отрицательными составляют 1-5 м. (табл. 2.1). Площадь понижений (западин) варьирует от 400 до 2500 м². На 100 га зандровых местностей насчитывается от 10 до 25 таких понижений. Считается, что западины на слоистых безвалунных песках полесья образованы текущей водой (Абатуров, 1968). Разные элементы мезорельефа зандровых

местностей отличаются друг от друга экотопическими условиями. Для повышенных частей характерны песчаные дерново-подзолистые почвы с глубиной грунтовых вод до 1.5-2.5 м, для склоновых – песчаные почвы, перекрытые 5-20 см слоем торфа с глубиной грунтовых вод от 0.2 до 0.7 м, западины выстланы торфянистыми почвами с мощностью торфа от 30 до 70 см, а грунтовые воды выходят на поверхность.

Демутационные смены в сосняках зандровых местностей рассмотрим на примере восстановления мозаично-ярусной структуры сообществ, их почвенного покрова, экологического режима, флористического состава, популяционной структуры древесных растений и структуры птичьего населения.

Восстановление мозаично-ярусной структуры. Первый этап развития сосняков представлен, в основном, *v – g1* культурами (20-40 лет), которые неоднократно испытали влияние низовых пожаров. В напочвенном покрове этих сообществ абсолютное доминирование принадлежит мхам. Эти виды благодаря обильному спороношению первыми осваивают обнаженный субстрат. В результате на первом этапе развития сосняков во всех частях волнисто-западного рельефа формируются сообщества одного класса доминантных ассоциаций - *Pineta bryophytosa*. Волнисто-западный мезорельеф зандровой местности вносит в сообщества экотопически обусловленную мозаику парцелл. На повышенных участках рельефа преобладают сосняки зеленомошники со сплошным покровом *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, на склоновых гидроморфных частях - сосняки долгомошники (*Polytrichum commune*), а в заболоченных низинах - сосняки пушицево-сфагновые (*Sphagnum fallax*, *S. flexuosum*) (рис. 3.1). В первом случае парцеллы близки к сообществам, которые по эколого-флористической классификации относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum*, во втором – к *Molinio-Pinetum*, а в третьем – к *Pino-Ledetum palustris* (схема 3.1, этапы 1П, 1С, 1З). Каждая выделенная парцелла также соответствует ценозу с точки зрения доминантного подхода к классификации сообществ (Работнов, 1983). В разреженном покрове трав с покрытием не более 10 % на повышенных элементах рельефа часто встречаются *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Peucedanum oreoselinum*, *Genista*

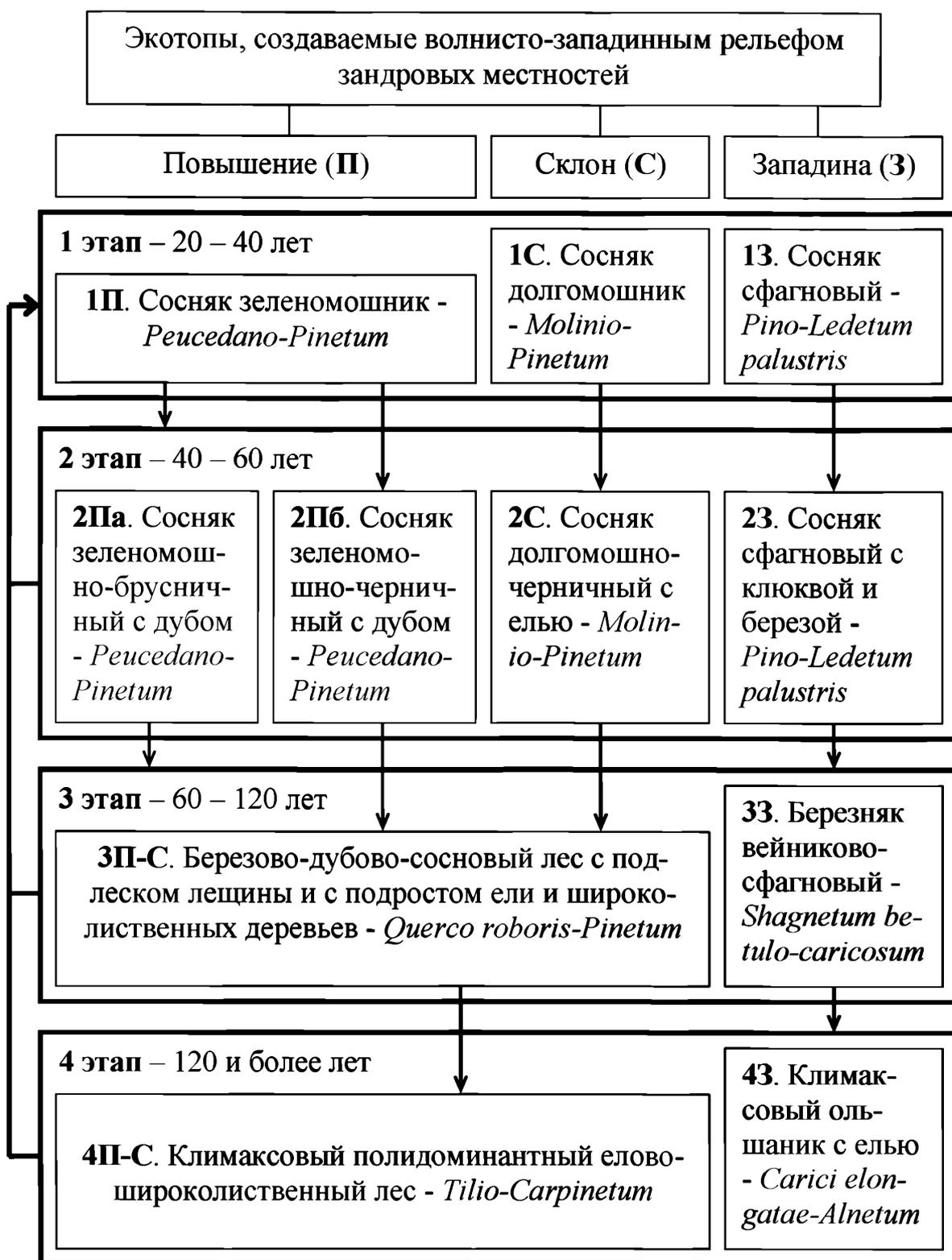


Схема. 3.1. Направления циклического развития сосняков по элементам мезорельефа задровых местностей. Тонкие стрелки – направления развития сообществ, определяемые древесными растениями. Толстые стрелки – преобразования сообществ при пожарах и рубках с последующей посадкой сосны. Курсив – названия флористических ассоциаций.

tinctoria, *Convallaria majalis*, на склоновых частях - *Molinia caerulea*, *Rubus nessensis*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *C. globularis*, *Carex nigra*, а в западинах - *Eriophorum vaginatum*, *Carex lasiocarpa*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*. Этот набор видов показывает, что на повышенных элементах рельефа в травяном покрове преобладают виды темнохвойной и бореальной свит, а в пониженных – растения сфагновой свиты (табл. 3.1). Подрост древесных растений представлен немногочисленными особями березы бородавчатой и пушистой, дуба, ели, крушины и рябины с сомкнутостью до 5 %. В первые годы после низового пожара в их популяциях представлены преимущественно *im* особи, порослевого происхождения. На этом этапе развития сообществ также встречаются единичные *v* особи дуба и берез, которые смогли пережить низовой пожар, сохранив камбий в основании ствола, благодаря относительно толстой коре. Таким образом, на первом этапе развития сообществ ведущая роль в парцеллярной организации ценозов принадлежит экотопу.

Второй этап развития сосняков (40-60 лет), представленный *g1* и *g2* деревьями, связан с увеличением участия в сообществе видов, семена которых разносятся животными и ветром. В напочвенном покрове содоминантами становятся эндозоохорные виды - брусника, черника и клюква. Их покрытие увеличивается до 60-90 %. В результате от повышенных участков и до заболоченных низин формируется континуум парцелл: сосняк бруснично-зеленомошный, сосняк чернично-зеленомошный, сосняк чернично-долгомошный и сосняк пушицево-сфагновый с клюквой (рис. 3.1). Первые две парцеллы близки к ассоциации *Peucedano-Pinetum*, третья – к *Molinio-Pinetum*, а четвертая – к *Pino-Ledetum palustris* (схема 3.1, этапы **2Па**, **2Пб**, **2С**, **2З**). По истечении 40-60 лет после последнего низового пожара формируется второй ярус из анемохорных (ель, березы) и зоохорных видов (дуб, рябина, крушина) с сомкнутостью до 20-30 %. На относительно сухом и бедном субстрате зеленомошников чаще приживаются дуб, береза бородавчатая и рябина, на влажном и более богатом субстрате долгомошников - ель, крушина, а среди сфагновых мхов низин - береза пушистая. При этом в популяциях берез и крушины большая часть особей достигает *g1* состоя-

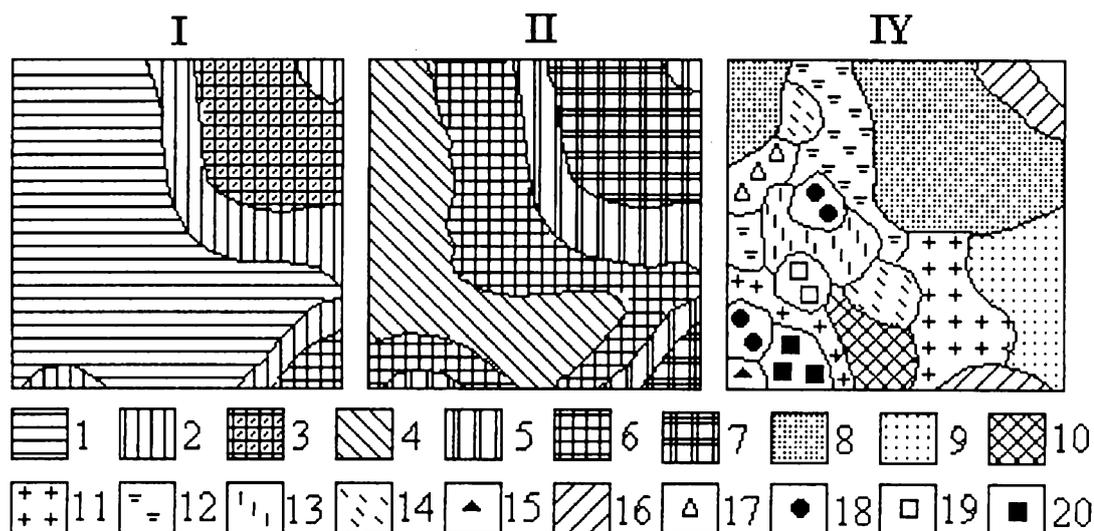


Рис. 3.1. Парцеллярная структура сосняков зандровой местности на трех этапах восстановительной смены. Этапы восстановительной смены: I - 35-летние сосновые культуры (кв. 76, выд. 2), II - 60-летние сосновые культуры (кв. 76, выд. 1), IV - 120-летний елово-широколиственный лес (кв. 95, выд. 9). Парцеллы: 1 - *Pinus sylvestris* - *Pleurozium schreberi*, 2 - *Pinus sylvestris* - *Polytrichum commune*, 3 - *Pinus sylvestris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 4 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*, 5 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Polytrichum commune*, 7 - *Pinus sylvestris* - *Oxycoccus palustris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 8 - *Alnus glutinosa* - *Carex acuta*, 9 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Tilia cordata* - *Convallaria* + *Vaccinium myrtillus*, 10 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Acer platanoides* - *Convallaria majalis* + *Stellaria holostea*, 11 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa* + *Convallaria majalis*, 12 - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 13 - *Quercus robur* - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Stellaria holostea*, 14 - *Quercus robur* + *Tilia cordata* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 15 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 16 - *Pinus sylvestris* - *Quercus robur* + *Picea abies* + *Betula pendula* - *Carex pilosa* + *Stellaria holostea*, 17 - "окно" с подростом *Quercus robur* + *Picea abies* + *Fraxinus excelsior*, 18 - "окно" с подростом *Quercus robur* + *Picea abies*, 19 - "окно" с подростом *Tilia cordata* + *Picea abies*, 20 - "окно" с подростом *Picea abies* + *Betula pendula* + *Corylus avellana*. Площадь - 1 га.

ния, в популяциях дуба и ели – в состоянии, а в популяциях рябины происходит резкое увеличение численности j и it особей.

Таким образом, на этом этапе развития сообщества проявляется существенная роль животных в организации видового состава парцелл.

ТАБЛИЦА 3.1

Основные показатели флористического разнообразия сосняков и их экологических режимов на разных этапах развития. Повышенные элементы мезорельефа задровых местностей.

Параметры	Возраст сосняков. годы			
	20-40	40-60	60-100	100-200
Число площадок	41	13	10	10
Видовое разнообразие				
Число видов на 100 м ²	13-24	18-27	20-30	24-33
Индекс Симпсона	1.3	2.5	2.9	4.0
Концентрация доминирования (индекс Симпсона)	0.8	0.5	0.5	0.4
Выровненность (индекс Пиелу)	0.3	0.7	0.6	0.6
Соотношение эколого-ценотических свит в %:				
Темнохвойная	44	29	16	14
Боровая	32	34	19	3
Неморальная	16	14	41	58
Опушечно-неморальная	4	9	8	8
Черноольховая	4	-	-	5
Опушечно-черноольховая	-	3	3	-
Влажнолуговая	-	3	5	3
Гипновая	-	-	-	2
Болотно-травяная	-	-	3	2
Сухолуговая	-	9	5	3
Аллювиальная	-	-	-	2
Диапазоны экологических режимов по шкалам Д. Н. Цыганова (1983)				
шкала увлажнения почвы (Hd)	14.1-12.8	13.7-12.4	13.7-12.6	13.3-12.8
шкала солевого режима почвы (Tr)	4.7-5.5	4.5-5.9	4.6-6.2	5.9-6.2
шкала богатства почвы азотом (Nt)	4.2-4.9	4.5-5.4	4.6-5.3	5.2-5.8
шкала кислотности почвы (Rc)	4.9-5.7	4.9-6.3	5.0-6.7	6.4-7.3
шкала затенения (Lc)	4.4-4.5	4.5-5.5	4.6-5.5	5.1-5.3

К 60-120 годам начинается *третий этап* развития сообществ. Верхний ярус представлен в основном g_2 деревьями сосны и березы. Одновременно в напочвенном покрове повышенных элементов рельефа значительно увеличивается доля неморальных видов и существенно сокращается доля темнохвойных и боровых (табл. 3.1). Среди неморальных видов появляются *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Melica nutans*, *Lathyrus vernus* и др. Моховой покров, как правило, не развит и представлен единичными куртинами *Pleurozium schreberi*. Такое изменение в синузии мхов и перераспределение участия эколого-ценотических свит в синузии трав связано с формированием в сообществе сомкнутых (до 60-80 %) ярусов подлеска и подроста. Подрост дуба, ели, клена остролистного, липы и яблони достигает g_1 состояния. При этом максимум численности особей у дуба приходится на $v - g_1$ онтогенетические состояния, а у яблони, ели, клена остролистного и липы - на im состояние. В подросте появляются также j и im особи осины. В кустарниковой синузии появляются лещина и бересклет бородавчатый. Лещина на этом этапе успевает сформировать выраженный подлесок, состоящий из g_2 и g_3 особей, а бересклет - полночленные популяции. Сомкнутый подрост деревьев существенно уменьшает численность популяции светолюбивой крушины.

На третьем этапе восстановительные смены на повышенных элементах рельефа зандровых местностей формируют сообщества, которые относятся в соответствии с эколого-флористической классификации растительности к ассоциации *Quercus robur-Pinetum*, а по доминантной - к ассоциации *Betuleto-Querceto-Pinetum varioherbosum* (схема 3.1, этап 3П).

В западинах зандровых местностей береза пушистая к третьему этапу достигает g_2 и g_3 состояния, а большая часть сосны из-за переувлажненности экотопа выпадает. В травяном покрове получают развитие *Calamagrostis canescens*, *Carex lasiocarpa*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*, *Thyselium palustre*. Среди травяного покрова на сосновом и березовом валеже появляется подрост *Alnus glutinosa*. В результате в западинах сообщества ассоциации *Pino-Ledetum palustris* к 60-120 годам преоб-

разуются в ценозы ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* (схема 3.1, этап 33).

ТАБЛИЦА 3.2

Изменение онтогенетической структуры популяций древесных растений в ходе демутационных смен в сосняках. Повышенные элементы мезорельефа зандровых местностей

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
Первый этап демутации (35 лет) - кв. 76, выд. 2							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	133	1556	666	-	2355
<i>Betula pubescens</i>	-	267	89	-	-	-	356
<i>Betula pendula</i>	-	622	222	-	-	-	844
<i>Picea abies</i>	-	178	-	-	-	-	178
<i>Quercus robur</i>	44	2133	133	-	-	-	2310
<i>Frangula alnus</i>	-	178	-	89	-	-	267
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	89	-	-	-	-	89
Второй этап демутации (60 лет) - кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	222	533	-	755
<i>Betula pubescens</i>	-	756	178	89	-	-	1023
<i>Betula pendula</i>	-	89	44	267	-	-	400
<i>Picea abies</i>	-	311	222	-	-	-	533
<i>Quercus robur</i>	44	667	222	89	-	-	1022
<i>Frangula alnus</i>	267	2000	978	1378	533	-	5156
<i>Sorbus aucuparia</i>	489	2444	-	-	-	-	2933
Четвертый этап демутации (120 лет) - кв. 95, выд. 9							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	6	-	-	11	28	45
<i>Betula pubescens</i>	203	113	25	10	20	20	391
<i>Picea abies</i>	25	266	311	74	20	10	706
<i>Quercus robur</i>	74	25	49	24	35	15	223
<i>Acer platanoides</i>	42953	4489	10	10	10	-	47472
<i>Tilia cordata</i>	30	269	103	5	-	-	407
<i>Malus sylvestris</i>	250	412	6	-	12	-	680
<i>Populus tremula</i>	200	74	-	-	7	-	281
<i>Fraxinus excelsior</i>	15	89	-	-	-	-	104
<i>Euonymus verrucosa</i>	84	859	183	69	548	35	1779
<i>Corylus avellana</i>	119	286	123	99	262	128	1017
<i>Frangula alnusa</i>	272	123	79	20	-	-	494
<i>Sorbus aucuparia</i>	242	247	-	-	10	-	499
<i>Viburnum opulus</i>	153	168	-	-	-	-	321
<i>Padus avium</i>	-	74	-	-	-	-	74

Однако на территории Неруссо-Деснянского полесья нередки случаи, когда развитие сообществ может задержаться на первых трех стадиях на неопределенно долгое время. Это происходит при периодически повторяющихся низовых пожарах, которые провоцируются человеком при весенних палах прошлогодней травы на внутрилесных сенокосных полянах. Огонь нередко упускается и полностью уничтожает в лесу мохово-кустарничковый покров, а также подрост ели и других древесных растений. При этом формируются укороченные циклы развития растительности, обусловленные человеком (схема 3.1). Маршрутные наблюдения показывают, что низовые пожары определяют формирование чистых зеленомошников и долгомошников в сосняках более зрелого возраста – от 60 до 120 лет. В этом случае сукцессионное развитие синузий мхов, кустарничков и травы не зависит от возрастного развития древостоя сосны и целиком определяется частотой низовых пожаров.

При длительном отсутствии пожаров достигается четвертый этап в развитии ценозов. Наиболее ранний срок наступления четвертого этапа на территории заповедника отмечены в 120-летних сообществах. На этом этапе интенсивно разреживается сосновый полог, а дуб, ель и березы выходят в верхний ярус. С этого момента ведущая роль в парцеллярной организации сообществ переходит от экотопа к древесным эдификаторам. Это связано с тем, что в сообществе появляется мозаика "окон" возобновления, возникновение которой связано с формированием прорывов ("gaps") в верхнем пологе леса на месте гибели старых деревьев. Появляющиеся прогалины зарастают молодыми деревьями и кустарниками. Асинхронность появления "окон" приводит к тому, что в вертикальной структуре лесного сообщества становится трудно выделить четкие ярусы.

В результате на месте однородного монодоминантного соснового сообщества в ходе демутиаций постепенно формируется полидоминантный ценоз с множеством парцелл, которые образуют в совокупности сложную мозаику. Так, если на начальном этапе восстановления растительности выделяется всего три варианта парцелл, то на последующих - более 20 (рис. 3.1). В первом случае количество парцелл и их размеры определяются экотопом, во втором - популяционной жизнью дерева. Площадь

большой части парцелл на третьем этапе развития растительности соответствуют размерам прогалин в верхнем ярусе. Таким образом, на повышенных элементах рельефа экотопические границы парцелл практически полностью исчезают и сменяются на фитогенные. Экотопические границы сохраняются только между сообществами заболоченных низин и повышенных элементов мезорельефа.

Анализ пространственных рядов показывает, что восстановительные процессы, видимо, приведут к существенным преобразованиям растительности. На повышенных элементах рельефа сосновые леса постепенно сменяются на хвойно-широколиственные ценозы, которые будут представлены классом ассоциаций *Piceeto-Querceta herbosa* по доминантной классификации и сообществами ассоциации *Tilio-Carpinetum* по флористической (схема 3.1, этап 4П-С). В таких сообществах, благодаря развитию оконной структуры, формируются полночленные популяции у большинства древесных растений - дуба, березы, ели, клена, лещины и др. В эти сообщества внедряются древесные растения, требовательные к богатству субстрата - ясеня, ильма, черемухи и калины (табл. 3.2). В травяном покрове абсолютное доминирование по числу видов принадлежит неморальным растениям, среди которых можно встретить *Festuca altissima*, *Dentaria bulbifera*, *Carex brizoides*, *Listera ovata*, *Lathraea squamaria*. Одновременно в структуре травяного покрова по сравнению с начальными этапами сукцессионного развития сообществ расширяется эколого-ценотический спектр видов (табл. 3.1). Здесь появляются *Viola riviniana* (опушечно-неморальный), *Equisetum pratense* (влажнолуговой), на кабаньих пороях - *Polygonum dumetorum* (аллювиальный), на перегнивающих колодах - *Solanum dulcamara*, *Athyrium filix-femina* (черноольховые) и *Epilobium palustre* (болотно-травяной), а ближе к западинам - *Corallorhiza trifida* (гипновый), и др.

В небольших заторфованных низинах сосняки сфагновые преобразуются в ольшаники, относящиеся к классу ассоциаций *Alneta herbosa* по доминантной классификации и к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum* по флористической (рис. 3.1; 4.2, этап 4З). Древесная синузия представлена полночленными популяциями ольхи, березы пушистой и ели, а также фрагментарными

популяциями дуба и ясеня, которые приживаются на ольховых кочках. В кустарниковой синузии полночленные популяции характерны для смородины черной, крушины и черемухи, фрагментарные – для лещины, калины, ивы пепельной и рябины. В травяном покрове обычны *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Caltha palustris*, *Urtica dioica*, *Stachys palustris*, *Carex acuta*, *C. elongata*, *Cicuta virosa*, *Circaea alpina*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Solanum dulcamara*, *Thyselium palustre*.

Восстановление структуры почвенного покрова. По мере формирования популяционного потока древесных растений в напочвенном покрове создается поверхностная мозаика ветровально-почвенных комплексов (ВПК).

ВПК формирует внутрипарцеллярную мозаику. Она возникает в том случае, если смерть дерева сопровождается пертурбацией почвы и созданием специфических структур в виде западин, комлей и валежа. Со временем почвенный покров лесного ценоза полностью покрывается ВПК. При этом создаются разнообразные ниши для возобновления видов с разными экологическими потребностями.

После прохождения каждого участка лесной поверхности через вывалы в почвенном профиле формируется рисунок со следами разновозрастных вывалов и системой корневых ходов (ризотектоникой). Особенно ярко ризотектоника прослеживается в том месте, где вместо вывала был ветролом. Вывальная мозаика и ризотектоника, сформированные после отмирания предшествующего поколения леса, используется корнями молодых деревьев для глубинного разрастания. При этом каждое последующее поколение расширяет, углубляет и разветвляет корневые ходы, а также усложняет узор почвенного профиля.

Исследования Е. В. Пономаренко (см. Смирнова и др., 1990) показали, что подобный узор с вывальной мозаикой и ризотектоникой увеличивает емкость каналов миграции растворенных веществ, способствует увеличению почвенной органики, сохраняет более длительное время влагу и усиливает вертикальное перераспределение веществ мезофауной.

Однако при рубках, раскорчевках, распашках и при пожарах утрачивается ветровально-почвенная мозаика, а корневые ходы

предшествующего поколения заплывают песком и уплотняются. На этих субстратах могут существовать только относительно олиготрофные виды со значительной механической силой роста корней - например, дуб и береза среди растений древесной синузии (Погребняк, 1968).

Восстановление экологического режима. Структурные преобразования растительного и почвенного покрова приводят к изменению экологического режима сообществ. Как показывают результаты обработки геоботанических описаний по шкалам Д. Н. Цыганова (табл. 3.1), при демутационных преобразованиях песчаные почвы становятся менее кислыми и гидроморфными, а также обогащаются азотом и солями. В то же время с появлением в верхнем ярусе лиственных деревьев повышается затенение наземного покрова. Таким образом, восстановление лесной среды создает благоприятные условия для внедрения тенелюбивых и более требовательных к почвенному богатству видов.

Восстановление флористического состава. По мере формирования полночленных популяций древесных растений и оконной структуры ценоза увеличивается его видовое богатство. Это проявляется в возрастании значений индексов видового разнообразия, а также числа видов, встреченных на учетных площадках (табл. 3.1). Так, на площадке размером 100 м² в сосняках начального периода развития насчитывается от 14 до 24 видов, а в сообществах на последующих этапах развития - от 20 до 33 видов. Одновременно при демутациях происходит выравнивание проективного покрытия разных видов. Об этом свидетельствует уменьшение коэффициента доминирования и возрастание коэффициента выровненности.

В ходе сукцессии с увеличением почвенного плодородия меняется соотношение видов разных эколого-ценотических свит. В составе молодых сосняков доминируют виды темнохвойной и боровой свит. В старых сосняках с хорошо развитыми ВПК господствующее положение в сообществе постепенно приобретают виды неморальной свиты (табл. 3.1).

Восстановление полночленной структуры популяций древесных растений. В древесной и кустарниковой синузиях выделяются две группы видов по характеру поведения популяций в сукцессионных рядах. К первой относятся дуб, ель, бере-

зы, крушина и рябина. Популяции этих видов внедряются в сосняки на начальных этапах развития (20-40 лет). Представители этой группы, благодаря низкой потребности в почвенном богатстве (Погребняк, 1968) и значительной толерантности к высокой плотности почвы (Коротаев 1992), способны первыми приживаться на бедном субстрате нарушенных сообществ, и их существование в рассматриваемых ценозах относительно слабо зависит от популяционной жизни древесного эдификатора (сосны). С течением времени онтогенетическая структура популяций дуба, ели, березы и крушины меняется от инвазионной до полночленной (табл. 3.2).

Вторую группу образуют мезо- и мегатрофные виды - лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый, калина обыкновенная, черемуха обыкновенная, клен остролистный, липа сердцелистная, осина, ольха черная, яблоня лесная, вяз шершавый и ясень обыкновенный. Их активное внедрение в деградационные сообщества происходит после того как дуб, ель и береза, которые первыми внедряются в культуры сосны, сформируют устойчивый популяционный поток и создадут благоприятные условия для их приживания (табл. 3.2). В лесных сообществах это обычно случается на 100-200 год восстановления растительности.

Сукцессионные преобразования сообществ, обусловленные популяционной жизнью древесных эдификаторов, сказывается и на гетеротрофном блоке биогеоценозов. Рассмотрим это на примере структуры птичьего населения.

Восстановление структуры птичьего населения. В 65-летнем сосняке с выровненной структурой всех ярусов общая плотность населения гнездящихся птиц составила 35.4 пары на 10 га. Всего за период учетов на пробной площадке отмечено 24 вида птиц, принадлежащих к 13 семействам и 4 отрядам. Однако лишь 13 видов имели на площадке гнездовые территории. Птичье население этой площадки отличается олигодоминантной структурой - доминируют всего 3 вида (зяблик - *Fringilla coelebs* L., пеночка-трещотка - *Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.) и конек лесной - *Anthus trivialis* (L.)). На их долю приходится 84 % пар от всего гнездящегося населения птиц.

ТАБЛИЦА 3.3

Основные параметры структуры орнитокомплексов на разных этапах развития сосняков (данные С. М. Косенко, см. Евстигнеев и др., 1995)

Параметры	Возраст сосняков	
	65 лет	125 лет
Квартал (выдел)	76 (1)	95 (9)
Общая плотность населения		
Гнездящихся птиц (пар на 10 га)	35.4	68.9
Видовое богатство:		
Общее количество видов	24	36
Число гнездящихся видов	13	22
Индекс Маргалефа	2.68	4.48
Видовое разнообразие:		
Индекс Шеннона-Уивера	1.61	2.39
Концентрация доминирования:		
Индекс Симпсона	0.30	0.16
Выровненность:		
Индекс Пиелу	0.63	0.76
Экологические группы гнездящихся птиц:		
Гнезда открытого типа, %	72.2	58.2
Гнезда закрытого типа, %	20.4	16.5
Дуплогнездники, %	7.4	25.3

На второй площадке в зрелом 125-летнем сообществе с развитой горизонтально-ярусной мозаичностью общая плотность населения гнездящихся птиц составила 68.9 пар на 10 га. На этой площадке отмечено 36 видов из 5 отрядов и 18 семейств, причем 21 вид - гнездящиеся. Птичье население старовозрастного леса характеризуется полидоминантной структурой - доминируют 6 видов (зяблик, пеночка-трещотка, зарянка - *Erithacus rubecula* (L.), теньковка - *Phylloscopus collybita* (Vieill.), славка черноголовая - *Sylvia atricapilla* (L.) и поползень - *Sitta europaea* L.) На их долю приходится 73 % от общего числа пар, гнездящихся на площадке.

Таким образом, по мере усложнения ярусной структуры сообщества общая плотность населения гнездящихся птиц возрастает в 2 раза, а количество видов в 1,5 раза. На возрастание видовой насыщенности сообщества птицами в ходе демулационных процессов указывают также основные индексы видового богатства и разнообразия (табл. 3.3). Одновременно уменьшает-

ся индекс доминирования и увеличивается индекс выровненности, что свидетельствует о выравнивании ценотической значимости видов.

Приведенные факты показывают, что на изменение структуры населения птиц в ходе демутиационных процессов существенное влияние оказывает возрастание мозаичности ценоза, при котором увеличивается количество ресурсов. Так, многочисленные "окна", заросшие молодыми деревьями и кустарниками, дупла на старых деревьях и вывалы служат в качестве дополнительных мест для укрытия и гнездования птиц. Одновременно с появлением перегнивающих колод и плодоносящих кустарников (лещины, калины и др.) расширяется спектр пищевых ресурсов для птиц.

Заключение к разделу 3.1. Анализ сообществ зандровых местностей показал, что в ходе восстановительных смен ведущая роль в организации ценоза постепенно переходит от условий экотопа к популяционной жизни дерева-эдификатора. Специфика демутиационных смен зандровых местностей проявляется в следующем: 1) на начальных этапах восстановительных смен из-за бедности песчаного субстрата доминирующие позиции принадлежат темнохвойным и борovým растениям, особенно мхам и кустарничкам; 2) периодически провоцируемые человеком низовые пожары способны полностью уничтожить мохово-кустарничковый покров, а также перегнойно-аккумулятивный горизонт, и задержать восстановительные процессы на неопределенно долгое время на начальных этапах сукцессии; 3) при отсутствии пожаров и по мере восстановления устойчивого оборота поколений в популяциях ели, дуба и других лиственных видов, сосновые сообщества зандровых местностей способны постепенно преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса с вкраплениями ольшаников в пониженных частях мезорельефа. При этом ведущая роль в почвенном покрове переходит от моховой и кустарниковой синузий к травянистой; 4) усложнение мозаично-ярусной структуры сообществ при сукцессионных преобразованиях определяет увеличение флористического и фаунистического разнообразия сообществ.

Однако не все монодоминантные сосняки зандровых местностей способны при демутиациях преобразоваться в полидоминантные климаксовые ценозы. Это возможно только в том случае, если в сообщество с окружающих территорий поступает достаточное количество зачатков ценозообразователей елово-широколиственного леса. В другом случае, при отсутствии зачатков каких-либо ценозообразователей, может сформироваться диаспорический субклимакс (термин С. М. Разумовского, 1999).

3.2. Демутационные смены лесной растительности моренно-зандровых местностей

Эта группа местностей характеризуется более богатым суглинистым субстратом, повышенным полого-склоновым рельефом, в котором отсутствуют западины, характерные для зандровых местностей (см. раздел 4.2). В современном растительном покрове моренно-зандровых местностей также широко представлены сосновые леса, сформированные из культур на месте пожаров и неоднократных рубок. В их подросте на всем пространстве моренно-зандровых местностей присутствуют дуб и ель. В последовательном развитии сосняков выделяется несколько этапов.

На первом этапе демутиации (35 лет), в отличие от зандровых местностей, развиваются сосняки разнотравные (*Pinetum varioherbosum*), которые по эколого-флористической классификации относятся к ассоциации *Quercus roboris-Pinetum*. В их напочвенном покрове делят господство виды темнохвойной, боровой и неморальной свит (табл. 3.4). Верхний ярус - А – сформирован, в основном, молодыми генеративными особями сосны и березы, ярус В - инвазионными популяциями дуба и ели. С первых этапов развития в составе древесной синузии появляется клен остролистный. Его популяции представлены *j* подростом. Кустарниковая синузия, помимо типичных видов зандровых местностей (крушины и рябины), включает лещину. Однако ее популяции характеризуются низкой численностью и инвазионной онтогенетической структурой (табл. 3.5).

На втором этапе (55 лет) развития разнотравных сосняков, близких также к ассоциации *Quercus roboris-Pinetum*, отмечаются

следующие изменения. Во-первых, во флористическом составе доля неморальных видов возрастает с 30 % до 48 %, а доля темнохвойных уменьшается до с 30 до 20 %. (табл. 3.4). Во-вторых, спектр деревьев расширяется до 8 видов, кустарников - до 4. Появляются липа, осина, яблоня и бересклет бородавчатый. В-третьих, происходит существенное увеличение численности подроста деревьев. Так, по сравнению с первым этапом, плотность популяций клена остролистного возрастает в 23 раза. В этих условиях от полночленных и многочисленных популяций крушины остается только небольшое число *j* и *im* особей. Однако мощный полог подроста не мешает теневыносливому бересклету сформировать популяции с устойчивым оборотом поколений (табл. 3.5).

ТАБЛИЦА 3.4

Эколого-ценотический спектр флоры сосудистых растений в сосновых и березовых сообществах моренно-зандровых местностей на разных этапах восстановительных смен.

Сообщества и эколого-ценотические свиты	Стадии восстановления растительности		
	1 этап	2 этап	3 этап
Сосняки:			
Боровая	25	24	3
Темнохвойная	30	20	20
Неморальная	30	48	70
Опушечно-неморальная	10	4	5
Черноольховая			2
Опушечно-черноольховая	-	4	-
Влажнолуговая	5	-	-
Березняки:			
Боровая	11	4	6
Темнохвойная	11	8	7
Неморальная	73	67	74
Опушечно-неморальная	-	2	5
Черноольховая	-	9	-
Опушечно-черноольховая	5	2	2
Болотно-травяная	-	2	2
Влажнолуговая	-	4	2
Сухолуговая	-	2	2

Примечание. Описание этапов см. в тексте

ТАБЛИЦА 3.5

Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников на разных этапах развития сосняков. Моренно-зандровые местности.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
1 этап - <i>Pinetum varioherbosum</i> (35 лет). Кв. 46, выд. 17.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	656	268	-	923
<i>Betula pubescens</i>	-	89	133	178	133	44	578
<i>Quercus robur</i>	356	400	267	-	-	-	1022
<i>Acer platanoides</i>	178	-	-	-	-	-	178
<i>Picea abies</i>	-	44	89	89	-	-	222
<i>Corylus avellana</i>	44	89	-	-	-	-	133
<i>Frangula alnus</i>	2267	2311	1911	1600	356	17	8462
<i>Sorbus aucuparia</i>	844	1778	-	-	-	-	2622
2 этап - <i>Pinetum varioherbosum</i> (55 лет). Кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	44	311	-	355
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	42	180	-	222
<i>Quercus robur</i>	-	178	89	133	-	-	400
<i>Acer platanoides</i>	2000	1956	45	43	-	-	4044
<i>Picea abies</i>	-	-	89	-	-	-	89
<i>Tilia cordata</i>	89	5867	490	42	-	-	6489
<i>Populus tremula</i>	59	307	-	-	-	-	366
<i>Malus sylvestris</i>	968	3578	87	-	-	-	4625
<i>Frangula alnus</i>	311	133	-	-	-	-	444
<i>Corylus avellana</i>	-	133	-	-	222	222	577
<i>Sorbus aucuparia</i>	2089	1600	-	-	-	-	4845
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1556	222	49	47	36	2043
3 этап - <i>Querceto-Pinetum convallarioso-stellariosum</i> (135 лет).							
Кв. 41, выд. 6							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	111	111
<i>Betula pendula</i>	-	22	-	22	-	-	44
<i>Quercus robur</i>	-	44	-	89	44	22	200
<i>Acer platanoides</i>	1511	733	244	-	-	-	2489
<i>Picea abies</i>	-	44	289	22	-	-	356
<i>Tilia cordata</i>	22	1444	200	-	-	-	1667
<i>Populus tremula</i>	67	489	-	-	-	-	556
<i>Frangula alnus</i>	467	622	689	244	22	-	2044
<i>Corylus avellana</i>	44	111	89	67	22	22	356
<i>Sorbus aucuparia</i>	133	1178	22	-	-	-	1333
<i>Euonymus verrucosa</i>	67	244	67	22	-	-	400

Третий этап демуляции (135 лет) знаменуется преобразованием сообществ ассоциации *Quercus roboris-Pinetum* в сообщества ассоциации *Tilio-Carpinetum*. В травяном покрове сообщества доминирование переходит к неморальной группе видов (табл. 3.4). Состав древесных растений сохранился на прежнем уровне. При этом популяции сосны представлены только g_3 деревьями. В онтогенетической структуре популяций дуба появляются g_2 и g_3 . К этому времени существенно сокращается численность популяций березы. В ярусе подроста сохраняется высокая численность популяций клена и липы, а также представлены в небольшом количестве особи ели. У части кустарников уже сформировались полночленные популяции (табл. 3.5).

Таким образом, судя по набору видов, участвующих в сукцессионных преобразованиях, сосновые леса моренно-зандровых местностей заповедника способны со временем преобразоваться в климаксовые елово-широколиственные леса.

Однако до заповедания развитие сосновых сообществ часто прерывалось сплошными рубками. В результате на их месте в настоящее время сформировались березово-осиновые сообщества (рис. 3.3). Особенности демуляционных преобразований послерубочных сообществ рассмотрим на примере сообществ, относящихся к флористической ассоциации *Tilio-Carpinetum*.

На первом этапе восстановления (до 30 лет) сообщества представлены ассоциацией *Tremuleto-Betuletum caricostellariosum*. Верхний ярус этих сообществ сформирован, главным образом, быстрорастущими деревьями – осинкой, березами бородавчатой и пушистой. К 25 годам в генеративной фракции популяций осины и березы бородавчатой доминируют g_2 деревья, а у березы пушистой – g_1 растения. В составе древостоя также есть примесь $v - g_2$ особей дуба и липы порослевого происхождения, а также плодоносящие ели, которые сохранились от прежних поколений леса. В подросте, помимо липы и клена, в небольших количествах присутствуют инвазионные популяции ильма, которые поддерживаются постоянным заносом зачатков из сообществ долин малых рек, где сохранились плодоносящие особи. Из таблицы 3.6. видно, что в послерубочных сообществах ведущая роль в восстановительных сменах принад-

лежит конкурентам дуба - вегетативно-подвижной липе и теневыносливому клену остролистному. Подрост дуба не способен противостоять затеняющему влиянию этих видов и отличается низкой численностью. Плотность семенного подростка дуба составляет всего 15 экз на 1 га (табл. 3.6). В кустарниковой синузии присутствуют полночленные популяции лещины и крушины ломкой, а также инвазионные популяции черемухи и бересклета бородавчатого. Суглинистый состав почвообразующих пород моренно-зандровых местностей определяет доминирование в синузии широкоотравья с начальных этапов демуляции неморальных видов (табл. 3.4). Здесь обычны *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Polygonatum odoratum*, *Convallaria majalis* и *Galium odoratum*. Таким образом, на первом этапе восстановительных смен в древесной и кустарниковой синузиях уже представлен набор основных ценозообразователей.

Второй этап развития послерубочных сообществ (до 70 лет) также представлен ассоциацией *Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum*. Однако в сообществах происходят следующие изменения. В древесной синузии большая часть осины, березы бородавчатой и порослевого дуба перешла в g_3 состояние, а береза пушистая – в g_2 состояние. К древостою примешиваются g_2 особи липы, которые сформировались из подростка. В подросте появляется ясень, семена которого заносятся из ольшаников малых рек и эрозионных лощин, где сохранились популяции этого вида. В кустарниковой синузии продолжается увеличение численности теневыносливых видов - лещины и бересклета бородавчатого. Если на прежнем этапе развития (в 25-летнем сообществе) в полночленных популяциях лещины господствовали g_3 особи, которые начали развиваться сразу после рубки, то на втором этапе в ее онтогенетических спектрах доминируют *im* и *v* растения, численность которых поддерживается вегетативными и семенными зачатками (табл. 3.6). В синузии широкоотравья увеличивают участие *Glechoma hederacea*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*, *Polygonatum multiflorum* и сокращается обилие *Convallaria majalis* и *Polygonatum odoratum*.

На третьем этапе (70 и более лет) осина и березы практически полностью выпадают из сообщества, часть ослабленного порослевого дуба переходит в g_3 онтогенетическое состояние, а

ТАБЛИЦА 3.6

Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га) на разных этапах развития сообществ, сформированных на месте сплошной рубки. Моренно-зандровые местности

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	Im	v	g_1	g_2	g_3	
Акц. Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum (25 лет). Кв. 47, выд. 7							
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	15	30	30	75
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	59	30	-	89
<i>Populus tremula</i>	74	15	-	178	770	311	1348
<i>Quercus robur</i>	15	-	163	30	30	-	238
<i>Tilia cordata</i>	89	978	2622	104	30	-	3823
<i>Acer platanoides</i>	3585	1111	252	44	-	-	4992
<i>Ulmus glabra</i>	15	326	178	30	-	-	549
<i>Picea abies</i>	-	-	-	-	15	-	15
<i>Corylus avellana</i>	74	119	44	30	29	296	592
<i>Euonymus verrucosa</i>	17	13	15	-	-	-	45
<i>Padus avium</i>	341	978	-	-	-	-	1319
<i>Frangula alnus</i>	80	107	71	9	19	17	303
Акц. Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum (45 лет). Кв. 46, выд. 14							
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	-	53	338	391
<i>Betula pubescens</i>	9	-	62	18	80	53	222
<i>Populus tremula</i>	489	-	10	8	79	348	934
<i>Quercus robur</i>	71	107	9	9	36	89	321
<i>Tilia cordata</i>	356	2302	818	400	151	53	4080
<i>Acer platanoides</i>	1778	756	364	44	-	18	2960
<i>Ulmus glabra</i>	100	96	36	-	9	-	241
<i>Fraxinus excelsior</i>	9	36	-	-	-	-	44
<i>Picea abies</i>	-	9	-	-	-	-	9
<i>Malus sylvestris</i>	18	116	18	-	-	-	151
<i>Corylus avellana</i>	53	204	302	36	44	9	648
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1147	62	-	-	-	1342
<i>Padus avium</i>	-	80	-	-	-	-	80
<i>Sorbus aucuparia</i>	142	27	18	43	11	8	249
Акц. Tilieto-Querceto-Aceretum aegopodioso-caricosum (85 лет). Кв. 47, выд. 33							
<i>Quercus robur</i>	51	-	-	-	122	46	222
<i>Acer platanoides</i>	1289	-	889	222	44	-	2444
<i>Tilia cordata</i>	-	356	267	-	89	-	711
<i>Ulmus glabra</i>	89	441	346	-	-	14	890
<i>Populus tremula</i>	1200	214	-	-	-	-	1414
<i>Sorbus aucuparia</i>	23	-	-	-	-	-	23
<i>Corylus avellana</i>	-	153	93	-	-	-	246
<i>Euonymus verrucosa</i>	188	112	99	-	-	-	399

липа и клен выходят в верхний ярус. При этом сообщества ассоциации *Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum* преобразуются в *Tilieto-Querceto-Aceretum aegopodioso-caricosum*. С выходом липы и клена в верхний ярус происходят следующие изменения в сообществе. Во-первых, темный полог липы и клена сокращает численность собственного подроста и молодого поколения дуба. Подрост дуба представлен только единичными *j* особями, которые не доживают до следующего онтогенетического состояния. В результате у дуба формируются инвазионно-регрессивные популяции, которые со временем исчезнут из сообщества. Из-за низкой освещенности в ценозе полностью исчезают популяции ясеня. Во-вторых, под пологом клена и липы деградируют популяции кустарниковой синузии. Это проявляется в существенном сокращении численности бересклета, в преобразовании полночленных популяций лещины и рябины во фрагментарные, а также в полном исчезновении черемухи (табл. 3.6). В-третьих, в синузии широколиствя уменьшается участие *Stellaria holostea*, а доминантом, помимо *Carex pilosa*, становится *Aegopodium podagraria*.

Изучение восстановительных смен в послерубочных сообществах на суглинистом субстрате моренно-зандровых местностей показывает, что рубки существенно ослабляют позиции светолюбивых деревьев (дуб, ясень) и препятствуют семенному возобновлению ели, а также усиливают позиции теневыносливых (клен) и вегетативно-подвижных видов (липа). Эти преобразования древесной синузии со временем приведут к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксального типа с отсутствием популяций дуба, ясеня, ели и других видов.

Заключение к разделу 3.2. Во флористическом составе сообществ моренно-зандровых местностей с начальных этапов демутационных смен господствующее положение принадлежит видам неморальной свиты (табл. 3.4). Это, видимо, связано с более богатым субстратом моренно-зандровой местности, литологической основой которой являются супеси и моренные суглинки (см. главу 2). Согласно выявленным динамическим тенденциям, сосновые сообщества способны постепенно преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса. Это-

му благоприятствует светлый полог сосны, который не препятствует приживанию семенного поколения дуба и ели, а также их выходу в верхний ярус. Однако, поскольку на суглинистых почвах в подросте сосновых лесов сохранились в значительном количестве конкуренты дуба - липа и клен остролистный, то при рубках этих ценозов сукцессионные преобразования приводят к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксного типа.

* *
*

Анализ демутационных смен в сообществах зандровых и моренно-зандровых местностей показал, что организующая роль в сукцессионных преобразованиях принадлежит древесным эдификаторам. Направления восстановительных смен зависят от характера лесокультурных работ и особенностей экотопа. Например, культуры сосны, имеющие светлый полог, способствуют восстановлению полидоминантных елово-широколиственных лесов как на песчаных почвах, так и на суглинистых. Рубки леса на моренно-зандровых местностях чаще приводят к дигрессии сообществ и развитию олигодоминантных ценозов с усеченным видовым составом. Однако в любом случае при восстановительных сменах происходит “неморализация” ценозов. Маршрутные исследования за пределами заповедника показывают, что развитие сообществ часто прерывается рубками и пожарами, которые провоцируются человеком. При этом формируются укороченные и удлиненные циклы развития растительности (схема 3.1). Укороченные циклы возникают, если рубками и пожарами затрагиваются раннесукцессионные ценозы (сосняки, березняки и осинники), а удлиненные – если хозяйственная деятельность уничтожает зрелые елово-широколиственные и широколиственные сообщества.

ГЛАВА 4

ЭРОЗИОННО-АККУМУЛЯТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СРЕДНЕЙ РЕКИ И ЦИКЛИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Среди закономерностей функционирования рек, выявленных Е. В. Шанцером (1951), для пойменных сообществ значимы следующие моменты: 1) деятельность реки, которая подмывает и разрушает один берег с позднесукцессионными ценозами и намывает другой берег в виде прирусловых отмелей с пионерными группировками; 2) продольное и поперечное блуждание (меандрирование) русла по ложу реки. При этом каждый участок поймы периодически подвергается эрозионно-аккумулятивной деятельности русла. Под влиянием этих закономерностей растительный покров в пойме развивается циклически. В этой главе анализируются сукцессионные преобразования пойменной растительности средней реки (на примере р. Неруссы) с использованием представлений Е. В. Шанцера о закономерностях эрозионно-аккумулятивной деятельности реки. Описание р. Неруссы см. в главе 1.

В пойме Неруссы своеобразие пространственной структуры растительного покрова определяется ее мезорельефом. Он представляет собой чередование грив и межгривных ложбин. Эта скульптура возникает в результате меандрирования русла (Шанцер, 1951). В гривистом рельефе поймы выделяются следующие элементы: 1) среднепойменные экотопы на фронтальных частях грив. Они расположены со стороны современного русла. Десятилетние наблюдения за пойменным режимом Неруссы показали, что эти экотопы обычно заливаются на 15-30, иногда - до 60 дней; 2) краткопойменные экотопы на вершинах грив, заливаемые только в отдельные годы до 10-15 дней; 3) среднепойменные экотопы на тыльных фрагментах грив. Они размещены на противоположной от русла стороне и заливаются также на 15-30 (60) дней; 4) межгривные понижения (заброшенные русла) с длительным застойным увлажнением (схема 4.1).

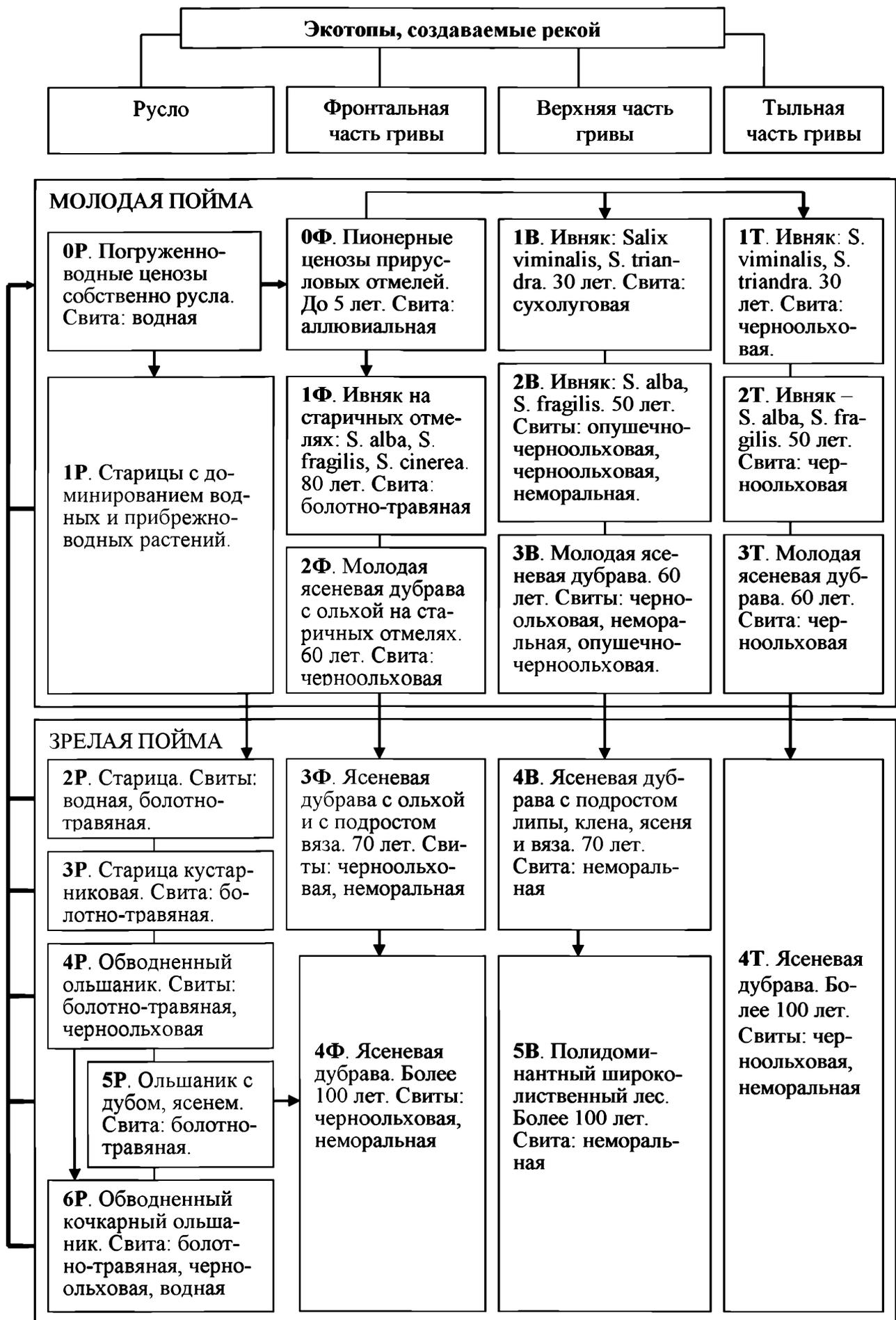


Схема 4.1. Циклическое развитие растительности в пойме Неруссы. Тонкие стрелки – направления сукцессий, определяемых растительностью, толстые – направления сукцессий, определяемые эрозионно-аккумулятивной деятельностью реки. Экотопы: Р – длительнопоемные в руслах и межгривных понижениях, Ф – среднепоемные на фронтальных частях грив, В – краткопоемные на верхних частях грив, Т – среднепоемные на тыльных частях грив. 1-6 – этапы сукцессионного развития сообществ. В годах указана длительность этапа. Для травяного покрова отмечены только доминирующие свиты.

В геоморфологической литературе не существует однозначной границы между молодой и зрелой поймой. В работе в качестве такого рубежа принят факт смены раннесукцессионных ивовых сообществ на позднесукцессионные зрелые широколиственные ценозы. Для молодой поймы свойственны новообразования рельефа. Здесь, помимо поёмности, ведущим фактором формирования растительности выступает русловой аллювиальный процесс. В зрелой пойме с ослабленной аллювиальной деятельностью и с отсутствием новообразований в рельефе характер растительности в основном определяется длительностью затопления экотопа.

Молодая пойма

В пределах молодой поймы, благодаря русловой деятельности, непрерывно появляются новые местообитания суши в виде прирусловых отмелей и межгривных понижений (заброшенных участков русел). Отмели и заброшенные русла – это инициали, которые дают начало сукцессионному вееру пойменных сообществ. Отмели постепенно покрываются наносами, образуя береговые валы, а межгривные понижения по мере геоморфологического развития заиливаются и мелеют. Сообщества на фронтальных, верхних и тыльных частях валов, а также в межгривных понижениях, отличаются направлениями сукцессионных преобразований (схема 4.1). Рассмотрим эти направления.

Растительность прирусловых отмелей размещена на фронтальных частях новообразующихся валов. Средняя ширина отмелей Неруссы в меженный период составляет 5-15 м, а длина – до 50 м. Они периодически перестилаются русловым аллюви-

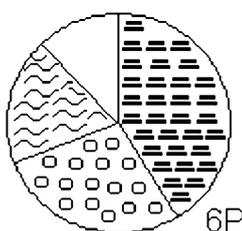
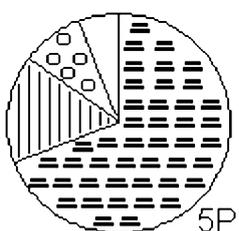
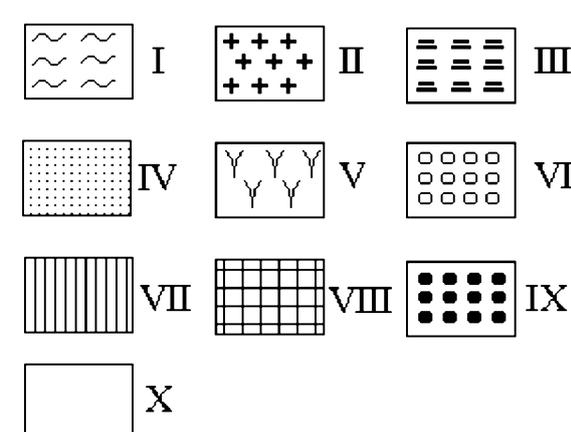
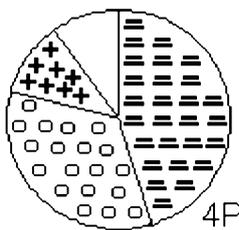
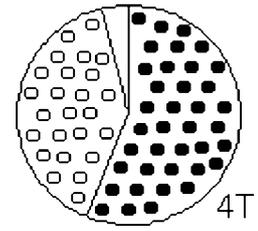
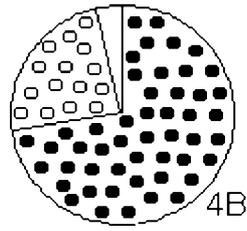
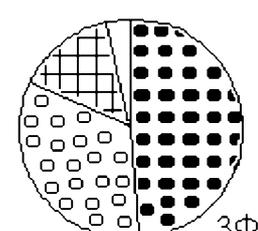
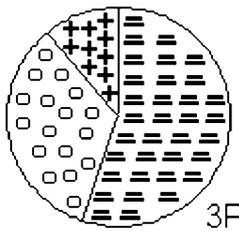
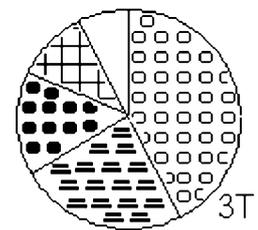
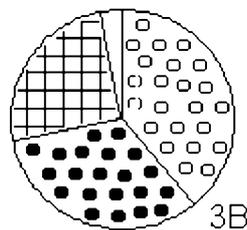
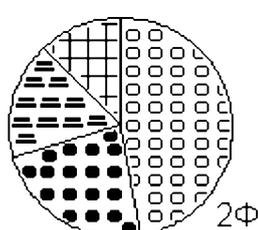
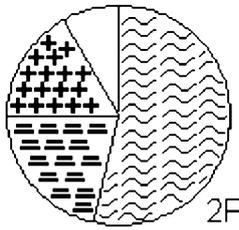
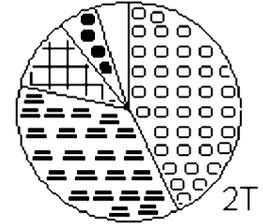
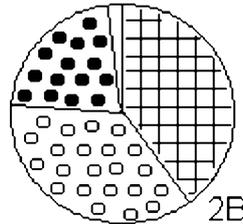
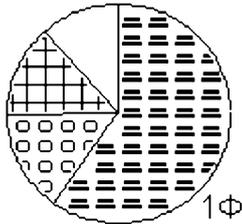
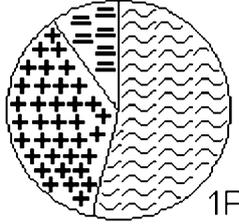
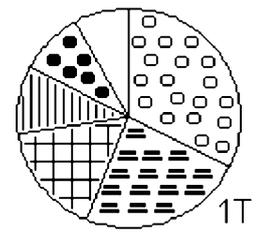
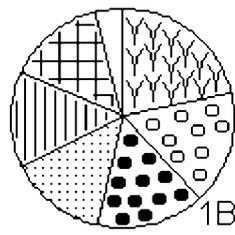
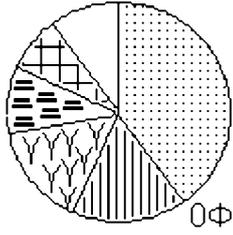
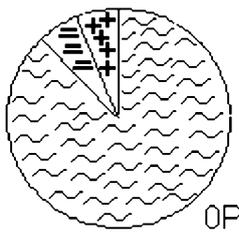


Рис. 4.1. Соотношение покрытия растений разных эколого-ценотических свит в травяном покрове на разных этапах развития пойменной растительности. Эколого-ценотические свиты: I – водная, II – прибрежно-водная, III – болотно-травяная, IV – аллювиальная, V – сухолуговая, VI – черноольховая, VII – влажнолуговая, VIII – опушечно-черноольховая, IX – неморальная, X – виды прочих свит. P – русло и межгрядные понижения, Ф – фронтальные части гряд, В – верхние части гряд, Т – тыльные части гряд. 1-6 – этапы сукцессионного развития сообществ.

ем. Заиление отмелей минимально. Это связано с тем, что значительная часть бассейна Неруссы расположена в области мощных четвертичных песков. Выраженная аллювиальная деятельность решающим образом влияет на характер растительности.

Из-за периодического обновления субстрата на отмелях формируются пионерные, ценотически незамкнутые группировки с общим покрытием не более 45 %. Наиболее активны в этих группировках аллювиальные виды. Их проективное покрытие в 2.5-4 раза выше сухо-, влажнолуговых и болотно-травяных растений. Ценотическое значение видов прочих свит невелико (рис. 4.1). Другая черта отмелей - существенное участие малолетников. Видимо, короткий онтогенез является адаптивным приспособлением к подвижности субстрата и отражением слабой конкуренции на первых этапах сукцессии. Наибольшее участие видов со сжатым циклом развития характерно для аллювиальной свиты (58 %). К этим растениям относятся *Atriplex calotheca*, *Chenopodium polyspermum*, *C. declinatum*, *Corispermum orientale*, *Cyperus fuscus*, *Echinocystis lobata*, *Erysimum cheiranthoides*, *Filaginella uliginosa*, *Psammophiliella muralis*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica*, *Polygonum lapathifolium* и *Xanthium albinum*. В сухолуговой свите также велика доля малолетников (40 %). Здесь встречаются *Barbarea vulgaris*, *Berteroa incana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cerastium holosteoides*, *Chenopodium album*, *Coryza canadensis*, *Echinochloa crusgalli*, *Oenothera biennis* и *Phalocroloma annuum* и др. Среди малолетников прочих свит высокое постоянство присуще *Bidens tripartita* (болотно-травяная свита) и *Rorippa palustris* (прибрежно-водная).

Древесные растения отмелей представлены аллювиальными видами, предпочитающими хорошо аэрируемый субстрат и точное увлажнение. Это быстрорастущие ивы - *Salix alba*, *S.*

triandra, *S. fragilis* и *S. viminalis*. На влажном субстрате отмелей их мелкие семена с хорошо сформированным зеленым зародышем и с легкопроницаемой оболочкой прорастают в первые сутки после отступления весеннего паводка. Из проростков к концу августа формируются популяции инвазионного типа с высокой численностью *j* и *im* особей. Так, плотность подроста *S. viminalis* составляет более 2 тыс., *S. triandra* – более 15 тыс., а *S. alba* – около 300 тыс. особей на 1 га. Однако их ценотическая значимость в группировках отмелей еще невелика, поскольку проективное покрытие не превышает 10%. По существу, пионерные группировки растительности на прирусловых отмелях с *j* и *im* популяционными локусами ив – это инициальный (нулевой) этап формирования лесных сообществ поймы (схема 4.1, 0Ф).

К 5-6 годам ивы начинают плодоносить и формируют сомкнутые ценозы, с высотой древесно-кустарникового яруса до 2-4 м. К этому времени ивы, благодаря своему влиянию на аккумулятивную деятельность русла, топографически уже размещены на верхних и на внутренних (тыльных) частях растущих отмелей. С этого момента песчаные отмели фактически превращаются в прирусловые валы, и сообщества вступают в следующую фазу развития.

Растительность верхних частей прирусловых валов. Аллювиальные ивы, отличаясь интенсивным вегетативным разрастанием, насыщают песчаные отложения густой сетью из побегов и придаточных корней. С появлением новых наносов корни и побеги формируют дополнительные ярусы, а базальная часть стволиков и первичная корневая система остаются на прежнем уровне (Денисов, 1963; Рубцов, Салмина, 1982). Это закрепляет песок, уменьшает его дефляцию, задерживает течение полых вод и усиливает отложение руслового аллювия. В результате отмели, покрытые ивняками, постепенно вырастают до уровня наивысших разливов, выходят из зоны длительного затопления и преобразуются в береговые валы.

Период жизни ивняков на прирусловых валах можно подразделить на этапы, отличающиеся онтогенетическим состоянием древостоя и подроста. На первом этапе (схема 4.1, 1В) с превращением отмелей в береговые валы, ведущая роль в ценозах, относящихся к ассоциации *Salicetum triandro-viminalis*, принад-

лежит кустарниковым ивам – *S. viminalis* и *S. triandra*. Они формируют сомкнутый полог высотой 8-14 м и с плотностью кустов от 400 до 1100 шт. на га. Средний диаметр куста достигает 10 м. Аллювиальные ивы, из-за своеобразия ниши приживания семенного поколения (Бокк, 1993) и высокого светолюбия (Погребняк, 1968), не способны в собственных сообществах сформировать устойчивый оборот поколений - онтогенетический состав популяции представлен только генеративными особями. На этом этапе структура плодоносящей фракции ив зависит от жизненной формы: в популяциях кустарниковых ив (*S. viminalis*, *S. triandra*) подавляющая часть особей представлена g_3 растениями, у коротко живущего дерева (*S. fragilis*) большинство растений перешло в g_2 состояние, а у длительно живущего дерева (*S. alba*) плодоносящие растения в основном представлены g_1 особями. Под полог ивняков активно внедряется относительно теневыносливый подрост поймостойких деревьев и кустарников (*Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Padus avium* и др.), его плотность достигает 4 тыс. экз. на 1 га. Он представлен j и im особями (табл. 4.1).

Известно, что благодаря росту валов и дренирующему влиянию ивовых корней существенно снижается глубина грунтовых вод (Денисов, 1963). Это определяет следующие изменения в синузии трав: 1) в общем проективном покрытии преобладание переходит от аллювиальных к сухолуговым видам (рис. 4.1) - *Achillea millefolium*, *Agrimonia eupatoria*, *Agrostis tenuis*, *Bromopsis inermis*, *Pimpinella saxifraga*, *Poa angustifolia* и др.; 2) если на отмелях трудно выделить доминанты, то на вершинах валов четко выделяются виды с высоким покрытием - *Bromopsis inermis* (сухолуговой вид), *Agrostis gigantea* (влажнолуговой), *Glechoma hederacea* (неморальный), *Rubus caesius* (опушечно-черноольховый) и *Urtica dioica* (черноольховый). Сомкнутость этих растений достигает 90-100 %; 3) ценотически замкнутые группировки *Bromopsis inermis*, *Agrostis gigantea*, *Rubus caesius* и *Urtica dioica* вытесняют малолетники из синузии трав. Большинство малолетников, встреченных в сообществе, редко доживают до генеративного состояния и существуют на низком уровне жизненности и численности. К этим растениям относятся *Angelica archangelica*, *Arctium lappa*, *Atriplex calotheca*, *Berteroa*

incana, *Bidens tripartita*, *Cerastium holosteoides*, *Cirsium palustre*, *Echinocystis lobata*, *Polygonum convolvulus*, *Galium aparine*, *Heracleum sibiricum*, *Oenothera biennis*, *Phalocroloma annuum*, *Torilis japonica*.

Продолжительность первой стадии развития ивняков соизмерима с длительностью жизни *S. viminalis* и *S. triandra* и составляет около 30 лет.

На втором этапе (схема 4.1, **2В**) развития ивняков на вершинах прирусловых валов доминирование в древесном ярусе переходит от кустарниковых к древовидным ивам, а сообщества ассоциации *Salicetum triandro-viminalis* сменяются сообществами ассоциаций *Salicetum albae* и *Salicetum fragilis*. При этом особи в популяциях *S. viminalis*, *S. triandra* достигают предельного онтогенетического состояния (*g3*), поэтому их древостой распадается, и плотность кустов уменьшается до 70-30 шт. на 1 га. Популяции древовидных ив (*S. alba* и *S. fragilis*) достигают апогея в своем развитии – в их онтогенетической структуре преобладают *g2* растения. В этих сообществах продолжается поступательное развитие подроста широколиственных деревьев и кустарников. Так, *im* популяционные локусы ясеня преобразуются в *v* с единичными *g1* деревьями, *j* локусы дуба – в *im*, в популяциях *Ribes nigrum* появляются *g1* особи, а *Padus avium* к этому времени успевает сформировать полночленный онтогенетический спектр. Одновременно в сообществе отмечается внедрение слабопоймостойких деревьев и кустарников (*Acer platanoides*, *A. campestre*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Euonymus europaea*). Их популяции, как правило, малочисленны и фрагментарны (табл. 4.1). При этом общая сомкнутость подроста достигает 70 %.

Затеняющее влияние подроста определяет изменение видового состава в синузии трав - резко сокращается покрытие сухолуговых растений (рис. 4.1). Их доминирование сменяется травами черноольховой (*Filipendula ulmaria* и *Urtica dioica*), неморальной (*Glechoma hederacea*, *Geum urbanum*, *Festuca gigantea*, *Lamium maculatum* и др.) и опушечно-черноольховой (*Rubus caesius*, *Angelica archangelica*, *A. sylvestris*, *Galium aparine*, *Eupatorium cannabinum*, *Calystegia sepium* и др.) свит.

ТАБЛИЦА 4.1

Онтогенетическая структура популяций древесных растений на вершинах валов на разных этапах развития ивняков. Молодая пойма Неруссы. Неруссо-Севный заказник, кв. 14.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего, шт./га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	
Этап 1В – ивняк с <i>S. viminalis</i> и <i>S. triandra</i> .							
<i>Salix viminalis</i>	-	17	-	17	357	731	1122
<i>Salix triandra</i>	-	-	-	17	51	340	408
<i>Salix alba</i>	-	-	-	102	34	-	136
<i>Salix fragilis</i>	-	-	-	34	68	-	102
<i>Fraxinus excelsior</i>	1055	2586	-	-	-	-	3641
<i>Quercus robur</i>	119	-	-	-	-	-	119
<i>Padus avium</i>	17	68	-	-	-	-	85
<i>Ribes nigrum</i>	68	34	17	-	-	-	119
<i>Acer negundo</i>	17	-	-	-	-	-	17
Этап 2В – ивняк с <i>S. alba</i> и <i>S. fragilis</i> .							
<i>Salix viminalis</i>	-	-	-	-	-	74	74
<i>Salix triandra</i>	-	-	-	-	-	27	27
<i>Salix alba</i>	-	-	-	54	148	-	202
<i>Salix fragilis</i>	-	-	-	54	145	120	405
<i>Fraxinus excelsior</i>	239	1546	642	26	-	-	2453
<i>Quercus robur</i>	126	13	-	-	-	-	139
<i>Ulmus laevis</i>	-	34	-	-	-	-	34
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	-	13	-	-	13
<i>Acer platanoides</i>	-	27	-	-	-	-	27
<i>Acer campestre</i>	-	26	39	27	-	-	92
<i>Padus avium</i>	86	615	135	45	19	13	913
<i>Euonymus europaea</i>	388	499	46	14	-	-	947
<i>Ribes nigrum</i>	26	116	45	7	-	-	194
<i>Corylus avellana</i>	-	7	-	-	-	-	7
Этап 3В - молодая ясеневая дубрава.							
<i>Salix alba</i>	-	-	-	-	-	16	16
<i>Salix fragilis</i>	-	-	-	-	-	80	80
<i>Salix triandra</i>	-	-	-	-	-	48	48
<i>Fraxinus excelsior</i>	208	1616	544	464	64	-	2896
<i>Quercus robur</i>	192	48	32	48	16	-	336
<i>Ulmus laevis</i>	-	64	-	-	-	-	64
<i>Acer platanoides</i>	-	32	-	-	-	-	32
<i>Padus avium</i>	1008	1952	1184	496	192	48	4880
<i>Euonymus europaea</i>	288	832	80	32	-	-	1232
<i>Ribes nigrum</i>	-	16	-	-	-	-	16
<i>Corylus avellana</i>	-	-	16	-	-	-	16

Примечание. 1В - 3В - наименование этапов (см. схему).

Продолжительность второго этапа соизмерима со временем, которое необходимо особям ясеня для достижения *v2* и *g1* состояния, и составляет 50 лет.

На третьем этапе (схема 4.1, **ЗВ**) ивняки сменяются молодыми ясеневыми дубравами, которые близки к ассоциации *Ficario-Ulmetum campestris*. В этих сообществах особи ясеня и дуба формируют молодую генеративную фракцию, выходят в верхний ярус и затеняют кроны светолюбивых ив. От ив остаются только наиболее высокие и мощные g_3 деревья. В синузии кустарников отмечаются 2 тенденции: 1) увеличивается плотность популяций теневыносливых видов - *Padus avium* и *Euonymus europaea*; 2) деградируют популяции светолюбивого вида *Ribes nigrum* - сохраняются только единичные особи начальных этапов онтогенеза (табл. 4.1). В синузии трав по-прежнему содоминируют опушечно-черноольховые, черноольховые и неморальные виды. При этом покрытие растений опушечно-черноольховой свиты уменьшается, а неморальной увеличивается (рис. 4.1). Продолжительность третьего этапа равна длительности перехода ясеня из g_1 в g_2 состояния и составляет 60 лет.

Растительность тыльной части прирусловых валов. Тыльный фрагмент прирусловых валов, который обычно полого опускается в сторону поймы, отличается среднепоемным режимом затопления. Это связано с тем, что тыльная часть валов ограждена от реки густыми ивняками на их вершинах, которые аккумулирует основную массу руслового аллювия. Незначительные ежегодные отложения пойменного аллювия определяют чрезвычайно медленное повышение тыльной части.

Сравнение среднепоемных сообществ тыльной части валов с краткопоемными ценозами на их вершинах позволяет выявить как общие закономерности, так и частные различия. Их объединяет происхождение – и те, и другие начинают развиваться с пионерных группировок на прирусловых отмелях (схема 4.1, **0Ф**). В связи с этим, сообщества характеризуются близким видовым составом верхнего яруса и сходной последовательностью ценологических смен. Так, с течением времени первый этап развития сообществ, представленный кустарниковыми ивами *S. viminalis* и *S. triandra*, на втором этапе замещается сообществами древоидных ив *S. alba* и *S. fragilis*, а на третьем – молодыми сообществами ясеня и дуба. Продолжительность каждой из стадий близка к длительности одноименных этапов на вершинах при-

русловых валов (схема 4.1, 1Т-3Т). Однако есть и отличия. Они касаются нижних ярусов. На всех этапах развития подрост деревьев и кустарники сформированы исключительно поймостойкими видами - *Ribes nigrum*, *Padus avium*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus laevis*. Последний вид представлен только единичными особями. Следует отметить появление среди кустарников *Salix cinerea* - евтрофного и неаллювиального вида. В синузии трав на протяжении всего периода жизни ивняков доминируют черноольховые и болотно-травяные растения (рис. 4.1). С высоким постоянством здесь встречаются *Lycopus europaeus*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica* (черноольховая свита), *Galium palustre*, *Lythrum salicaria*, *Mentha arvensis*, *Scutellaria galericulata*, *Stachys palustris* (болотно-травяная), *Calystegia sepium* (опушечно-черноольховая), *Echinochloa crusgalli*, *Senecio tataricus* (аллювиальная), *Glechoma hederacea* (неморальная), *Phalaroides arundinacea*, *Ptarmica cartilaginea* (влажнолуговая) и *Rorippa amphibia*. (прибрежно-водная свита).

Сообщества первого этапа развития растительности на тыльных фрагментах прирусловых валов относятся к гидрофильному варианту ассоциации *Salicetum triandro-viminalis*, а сообщества второго и третьего этапов - к гидрофильным вариантам ассоциаций *Salicetum albae* и *Salicetum fragilis*.

Растительность заброшенных прирусловых отмелей. Во время прорыва шейки меандра русло реки резко меняет положение. Брошенная излучина оказывается внутри поймы и превращается в озеро-старицу, а прирусловые отмели – в мелководья староречий. При удалении действующего русла на значительное расстояние от старицы дренаж поймы в ее соседстве ухудшается и уровень воды в старице повышается, а отмели староречий затопливаются на длительный период.

Такое изменение экологической ситуации на отмелях сказывается на видовом составе сообществ. Маршрутные исследования показали, что с преобразованием прирусловых отмелей в старичные из сообществ быстро выпадают *S. viminalis*, *S. fragilis* и сохраняются только поймостойкие *S. triandra* и *S. alba*. Одновременно на мелководьях староречий появляется *S. cinerea*. Исследования Ю. П. Бялловича (1957) показали, что *S. triandra* и *S. alba* способны выдерживать затопление до 6 месяцев, а *S.*

cinerea – до 1 года. По мере накопления старичного и пойменно-го аллювия отмели выходят из зоны постоянного затопления и под пологом ивняков появляется подрост менее поймостойких деревьев – сначала *Alnus glutinosa*, а затем *Fraxinus excelsior* и *Quercus robur*. Эти виды постепенно выходят в верхний ярус. Таким образом, на заброшенных прирусловых отмелях на первом этапе развития растительности формируются сообщества ивняков из *S. triandra*, *S. cinerea* и *S. alba*. Продолжительность этой стадии соответствует времени, которое необходимо подросту ясеня и дуба для внедрения в сообщество и для достижения v2-g1 состояния и составляет в среднем 80 лет. На втором этапе они преобразуются в молодую ясеневую дубраву с ольхой (схема 4.1, **1Ф-2Ф**). Продолжительность этапа - 60 лет. Если в этом ряду на стадии ивняков в синузии трав доминируют виды болотно-травяной свиты, то на втором этапе господство переходит к растениям черноольховой свиты (рис. 4.1).

Сообщества первого этапа развития растительности на заброшенных прирусловых отмелях можно отнести к ассоциации *Salici-Populetum*, а на втором этапе сообщества приобретают некоторые черты ассоциации *Circaeo-Alnetum*.

Растительность межгривных понижений. Инициальной (нулевой) стадией развития сообществ в межгривных понижениях являются собственно сообщества русла реки (схема 4.1, **0Р**). Они представлены почти полностью погруженно-водными ценозами (рис. 4.1), состоящим из *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. natans*, *P. crispus*, *P. pectinatus* и *Sagittaria sagittifolia*. Эти сообщества близки к ассоциации *Potamogetonum pectinati*. У берегов встречаются отдельные прибрежно-водные растения - *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sium latifolium*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga* и др.

С отшнуровыванием старицы от русла реки начинается первая стадия развития сообществ в межгривных понижениях (схема 4.1, **1Р**). Уменьшение проточности определяет следующие изменения в составе ценозов: 1) если в русле на долю водных растений приходится 88% проективного покрытия, то в молодой старице – всего 53 %. При этом доминирование переходит к свободноплавающим видам *Hydrocharis morsus-ranae*, *Spirodela*

polyrrhiza, *Lemna minor*, *L. trisulca* и *Utricularia vulgaris*; 2) если в действующем русле прибрежно-водные растения единичны, то на мелководьях молодой старицы они формируют сообщества с покрытием до 36% (рис. 4.1). В составе этих сообществ обычны *Glyceria maxima*, *Oenanthe aquatica*, *Phragmites australis*, *Rorippa amphibia*, *Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium erectum*. Таким образом, первый этап развития растительности стариц представлен водными и прибрежно-водными сообществами. Сообщества центральных частей стариц близки к ассоциации *Spirodeletum polyrrhizae*, а мелководий – к ассоциации *Oenantho-Rorippetum*.

Анализ растительности в молодой пойме показал, что с пионерных группировок на песчаных отмелях начинается развитие серии лесных сообществ, а в заброшенных руслах, превращенных в межгривные понижения, создаются условия для формирования старичных ценозов. Если в качестве границы между молодой и зрелой поймой принять факт смены раннесукцессионных сообществ, представленных ивняками и молодыми ясеневыми дубравами, на позднесукцессионные ценозы, представленные лесами со взрослым поколением широколиственных деревьев, то общая длительность развития растительности в молодой пойме составляет около 150 лет.

Зрелая пойма

С отступлением русла реки лесные ценозы на прирусловых валах и сообщества межгривных понижений пополняют сформировавшуюся и успокоившуюся зрелую часть поймы, которая обычно занимает большую долю поперечника речной долины, затопляемой водой при разливе. Здесь аллювиальные процессы, определяющие ход сукцессии на молодой пойме, ослабевают, и новообразования в рельефе прекращаются. Однако на поверхности поймы по-прежнему сохраняется чередование грив и межгривных понижений как результат былой деятельности русла (рис. 4.2). Разные элементы мезорельефа в зрелой пойме отличаются по высоте над меженным уровнем реки, по дренированности и, как следствие, по длительности затопления, а их сообщества – по освещенности. Гетерогенность экологических усло-

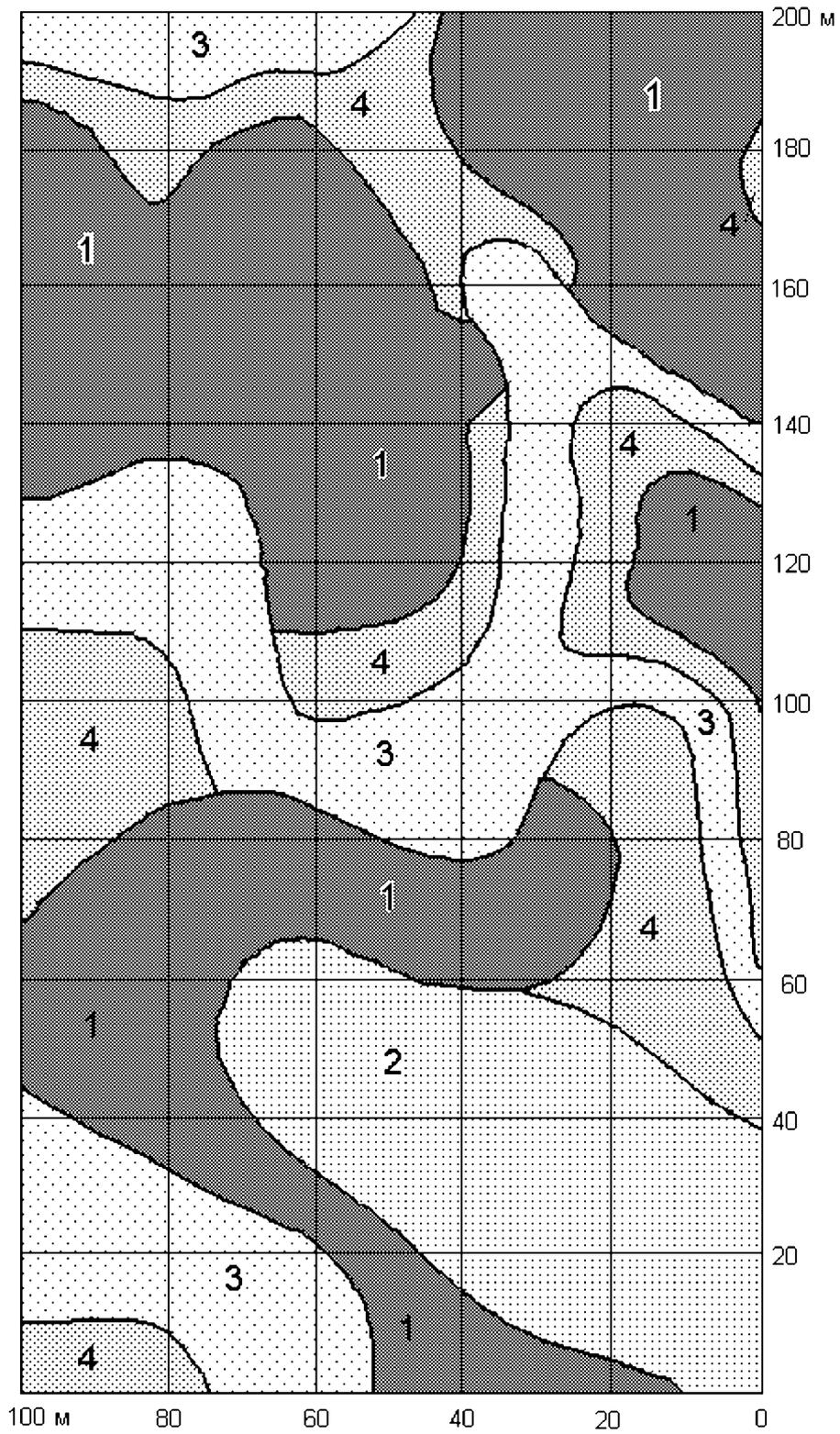


Рис. 4.2. Мозаичность растительности в зрелой пойме. Неруссо-Севный заказник, кв. 14. Сообщества: 1 – краткопоемная ясеневая дубрава на вершинах грив с неморальным покровом травы (4В); 2 – среднепоемная ясеневая дубрава на тыльных склонах грив с черноольховой и неморальной травой (4Т); 3 – длительнопоемные водные и травяно-болотные сообщества в межгривных понижениях (2Р); 4 – ясеневая дубрава с ольхой на фронтальных склонах грив с черноольховой и неморальной травой (3Ф). Закартированная площадь – 2 га. Индексы сообществ см. в схеме 4.1.

вий отражается на особенностях организации растительного покрова в зрелой пойме. Рассмотрим эти особенности.

Растительность верхней части грив поднята на 150-160 см над уровнем воды в ближайшей проточной старице. Экотопы этих сообществ, занимая относительно повышенные элементы поймы, характеризуются краткопоемным режимом увлажнения. С перемещением в зрелую пойму молодые сообщества (ассоциации *Salicetum albae* и *Salicetum fragilis*) верхних частей прирусловых валов сменяются ценозами с доминированием g_2 и g_3 особей в популяциях дуба и ясеня. Эти зрелые сообщества близки к ассоциации *Tilio-Carpinetum*. и представляют собой четвертый этап развития растительности на вершинах грив (схема 4.1, 4В, рис. 4.3).

Возрастные изменения в популяциях дуба и ясеня сказываются следующим образом на структуре сообщества. Во-первых, если в молодых ясеневых дубравах на вершинах прирусловых валов популяции *Acer platanoides*, *Ulmus laevis* и *Corylus avellana* представлены только отдельными экземплярами подроста, то с переходом в зрелую часть поймы они формируют полночленные популяции. Во-вторых, из-за относительно низкой освещенности под пологом леса (2-4 % от полной), состав древесных растений полностью утрачивает светолюбивые виды рода *Salix* и *Ribes nigrum*. В сообществах появляются относительно теневыносливые деревья и кустарники - *Tilia cordata*, *Populus tremula*, *Swida sanguinea* и *Viburnum opulus* (табл. 4.2). В-третьих, в синузии трав доминирование переходит к видам неморальной свиты. Здесь чаще встречаются *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, *Scrophularia nodosa*, *Paris quadrifolia*, *Festuca gigantea*, *Geum*

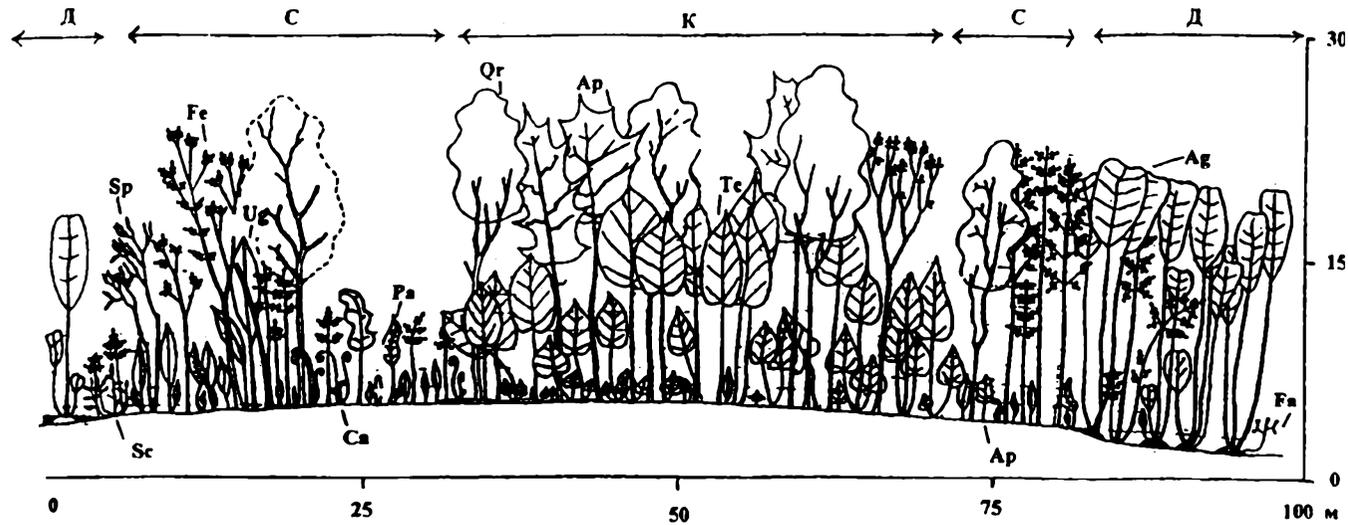


Рис. 4.3. Вертикальная структура лесной растительности в пойме. Заповедник "Брянский лес", кв. 113, выд. 2. Виды растений: Qt – дуб черешчатый, Fe – ясень обыкновенный, Ap – клен остролистный, Ag – ольха черная, Sp – ива пятитычинковая, Pa – черемуха птичья, Sc – ива пепельная, Ca – лещина обыкновенная, Fa – крушина ломкая. Пунктиром обозначены мертвые деревья. Экотопы: К – краткопоемный на верхней части гривы (флористическая ассоциация - *Tilio-Carpinetum*), С – среднепоемные экотопы на склоновых частях грив (асс. *Ficario-Ulmetum campestris*), Д – длительнопоемные экотопы в межгривных понижениях (асс. *Carici elongatae-Alnetum*). По горизонтали – длина профиля (в м), по вертикали – высота профиля (в м). Глубина профиля – 5 м.

urbanum, *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*. На их долю проективного покрытия приходится 73 %. Это в 3 раза превышает покрытие растений черноольховой свиты (рис. 4.1, 4В).

Продолжительность четвертого этапа в развитии растительности на вершинах грив соответствует времени, которое необходимо большинству особей *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и *Ulmus laevis* для достижения *g1* состояния, и составляет в среднем 70 лет.

Судя по усилению роли неморальных элементов в составе древесной, кустарниковой и широколиственной синузий, лесные сообщества на вершинах гривистого мезорельефа поймы способны постепенно приобрести черты зонального типа растительности – полидоминантных широколиственных лесов (схема 4.1, 5В).

Растительность тыльных частей грив. Пологие и широкие склоны грив с геоморфологической точки зрения являются производными от тыльной части прирусловых валов (рис. 4.2). Их плоскость поднята над уровнем воды в ближайшей проточной старице на 50-70 см. В связи с этим экотопы характеризуются среднепоемным режимом увлажнения. Ясеновые дубравы этих местообитаний по флористическому составу близки к ассоциации *Ficario-Ulmetum campestris*. Это четвертый этап развития сообществ на тыльных среднепоемных частях грив (схема 4.1, 4Г).

В отличие от предыдущего этапа здесь отмечаются следующие изменения: 1) древесный ярус сообществ сформирован *g2* и *g3* деревьями дуба и ясеня; 2) происходит активное внедрение популяции *Ulmus laevis*, плотность которых достигает максимальных значений – более 6 тыс. особей на 1 га, а онтогенетическая структура постепенно превращается из фрагментарной в полночленную; 3) в составе кустарниковой синузии появляется *Viburnum opulus*; 4) внедряется подрост относительно слабопоймостойких деревьев и кустарников. Однако их популяции, не смотря на относительно высокую освещенность внутри сообщества (7-12 %), малочисленны и характеризуются или инвазионной (*Acer platanoides*) или фрагментарной структурой - *Corylus avellana*, *Euonymus europaea* (табл. 4.2). Маршрутные исследования показали, что на среднепоемных частях грив эти виды

ТАБЛИЦА 4.2

Онтогенетическая структура популяций древесных растений
в сообществах зрелой поймы. Нерусса. Неруссо-Сеvный заказник, кв. 14.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего, шт/га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	
Этап 4В - ясеновая дубрава на вершинах гpив							
<i>Quercus robur</i>	64	-	-	-	-	45	109
<i>Fraxinus excelsior</i>	35400	209	55	18	36	45	35763
<i>Ulmus laevis</i>	9	600	9	9	9	-	636
<i>Acer platanoides</i>	15400	236	55	9	9	9	15718
<i>Tilia cordata</i>	9	182	118	-	-	-	309
<i>Acer campestre</i>	9	473	9	-	-	-	491
<i>Populus tremula</i>	64	36	-	-	-	-	100
<i>Padus avium</i>	645	3945	45	18	-	-	4653
<i>Corylus avellana</i>	36	73	45	9	36	9	208
<i>Swida sanguinea</i>	82	382	73	-	-	-	537
<i>Euonymus europaea</i>	164	1200	-	-	-	-	1364
<i>Viburnum opulus</i>	82	118	-	-	-	-	200
Этап 3Ф - ясеновая дубрава с ольхой на фронтальных частях гpив							
<i>Quercus robur</i>	-	-	-	-	9	27	36
<i>Fraxinus excelsior</i>	13933	245	245	73	45	18	14559
<i>Ulmus laevis</i>	255	5840	136	55	-	-	6286
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	-	-	9	-	9
<i>Acer platanoides</i>	8233	73	27	-	-	-	8333
<i>Padus avium</i>	227	1136	55	36	9	-	1463
<i>Corylus avellana</i>	-	55	18	-	-	-	73
<i>Euonymus europaea</i>	36	55	9	-	-	-	100
<i>Viburnum opulus</i>	36	100	-	-	-	-	136
<i>Ribes nigrum</i>	9	-	9	-	-	-	18
Этап 4Т - ясеновая дубрава на тыльных частях гpив							
<i>Quercus robur</i>	10	10	-	10	-	10	40
<i>Fraxinus excelsior</i>	20900	990	400	70	120	-	22480
<i>Ulmus laevis</i>	10	5430	160	30	-	-	5630
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	-	-	90	170	290
<i>Acer platanoides</i>	1000	710	20	-	-	-	1730
<i>Acer campestre</i>	110	210	20	-	-	-	340
<i>Padus avium</i>	170	1670	580	250	170	10	2850
<i>Corylus avellana</i>	20	30	50	40	40	-	180
<i>Swida sanguinea</i>	90	420	300	60	100	-	970
<i>Euonymus europaea</i>	70	440	10	10	-	-	530
<i>Viburnum opulus</i>	-	20	10	-	-	-	30
<i>Ribes nigrum</i>	-	20	110	30	10	20	190

П р и м е ч а н и е. 4В, 3Ф, 4Т - наименование этапов (см. схему).

редко доживают до плодоношения; 5) в синузии трав содоминантами растений черноольховой свиты становятся неморальные элементы (рис. 4.1). Среди черноольховых видов чаще

встречаются *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria* и *Impatiens noli-tangere*, а из неморальных - *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Milium effusum* и *Geum urbanum*.

Из-за особенностей экотопа флористический состав среднепоемных ясеневых дубрав при сукцессионных преобразованиях не способен в полной мере приобрести зональные черты. Даже в зрелых ценозах на среднепоемных участках сохраняется усеченный видовой состав древесной синузии, представленный в основном поймостойкими растениями. Олигодоминантные ясеневые дубравы без участия в древостое *Tilia cordata* и *Acer platanoides* представляют собой заключительные этапы формирования растительности на тыльных частях грив. Эти экотопически обусловленные сообщества при неизменном поемном режиме и без вмешательства человека, видимо, способны поддерживать свою структуру неопределенно долгое время.

Растительность заброшенных прирусловых отмелей. Геоморфологически сообщества размещены по берегам светлых стариц на коротких и крутых склонах выпуклой стороны грив (рис. 4.2), которые когда-то были прирусловыми отмелями. Здесь старичные и пойменные отложения значительно перекрыли толщу прирусловых отмелей и вывели экотоп из зоны длительного затопления. В результате эти местообитания оказываются примерно на одном уровне со склоновыми частями грив (60-80 см) и характеризуются среднепоемным режимом увлажнения.

Сообщества старичных отмелей, перемещенных в зрелую пойму, представляют собой третий этап развития растительности (схема 4.1, **3Ф**). Экотопические преобразования сказываются следующим образом на сукцессионных изменениях ценозов. Во-первых, сообщества *Salici-Populetum* окончательно преобразуются в ассоциацию *Circaeo-Alnetum*. Во-вторых, особи ольхи, дуба и ясеня достигли g_2 и g_3 онтогенетического состояния. В-третьих, в сообществе появляется *Ulmus laevis*, плотность которого превышает 5 тыс. особей на 1 га (табл. 4.2). В-четвертых, в синузии трав содоминантами становятся виды черноольховой и неморальной свиты (рис. 4.1). Благодаря высокой освещенности сообществ (6-16 %) к этим свитам примешиваются в большом количестве относительно светолюбивые опушечно-

черноольховые виды - *Rubus caesius*, *Galium aparine*, *Chelidonium majus*, *Carduus crispus*, *Calystegia sepium*, *Arctium lappa*, *Angelica archangelica*.

Длительность третьей стадии соответствует времени, которое необходимо *Ulmus laevis* для выхода в верхний ярус, и составляет около 70 лет. Следует отметить, что на третьей стадии развития в сообществах полностью отсутствует подрост в популяциях ольхи. В связи с этим ценозы на заброшенных прирусловых отмелях со временем, видимо, полностью утратят ольху и по видовому составу они будут близки к среднепоемным ясеневым дубравам на тыльных частях грив (схема 4.1, 4Ф).

Растительность в межгривных понижениях зрелой поймы – это сукцессионная серия сообществ, генетически связанная с ценозами в заброшенных руслах молодой поймы (схема 4.1). Она представлена водной, болотной и лесной стадиями развития растительности. Различия между стадиями связаны со степенью заполнения ложа стариц аллювием, а также с общим геоморфогенезом поймы. Рассмотрим эти стадии.

Второй этап - стадия водных и болотно-травяных сообществ (схема 4.1, 2Р). Сравнение этих сообществ с растительностью стариц молодой поймы показывает, что здесь по-прежнему господствуют растения водной свиты (рис. 4.1) - *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*, *Hottonia palustris*. Эти виды обычно занимают глубоководные части. Однако по мелководьям стариц доминирование постепенно переходит от прибрежно-водных видов к болотно-травяным растениям. Среди видов болотно-травяной свиты с высоким постоянством встречаются *Alisma plantago-aquatica*, *Galium palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Stachys palustris*, а среди прибрежно-водных - *Glyceria maxima*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia*, *Sagittaria sagittifolia* и *Sium latifolium*. К этим видам примешиваются черноольховые растения - *Iris pseudacorus* и *Solanum dulcamara*. На этом этапе развития сообщества в центральной части стариц близки к ассоциации *Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae*, а мелководий – по-прежнему близки к сообществам ассоциации *Oenantho-Rorippetum*.

Третий этап - стадия заболоченных кустарников (схема 4.1, 3Р). Растительность близка к сообществам ассоциации *Salicetum*

ТАБЛИЦА 4.3

Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников в меж-
грядных понижениях зрелой поймы на разных этапах зарастания стариц

Виды	Онтогенетические состояния						Всего, шт/га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	
Этап 3Р – старица кустарниковая							
<i>Alnus glutinosa</i>	260	333	100	13	-	-	706
<i>Salix cinerea</i>	-	300	133	267	513	507	1720
<i>Viburnum opulus</i>	-	-	20	7	7	-	34
<i>Betula pubescens</i>	-	-	7	-	-	-	7
<i>Salix pentandra</i>	-	-	-	-	-	13	13
<i>Frangula alnus</i>	100	20	-	-	60	13	193
<i>Swida sanguinea</i>	-	-	-	-	13	-	13
<i>Quercus robur</i>	-	40	-	-	-	-	40
<i>Ulmus laevis</i>	-	13	-	-	-	-	13
<i>Padus avium</i>	27	20	-	-	-	-	47
Этап 4Р – ольшаник с фрагментарными популяциями дуба и ясеня							
<i>Alnus glutinosa</i>	95	35	40	40	80	-	290
<i>Salix cinerea</i>	120	65	95	360	220	110	970
<i>Viburnum opulus</i>	-	-	-	-	5	-	5
<i>Betula pubescens</i>	60	30	5	-	15	-	110
<i>Salix pentandra</i>	-	5	5	-	-	10	20
<i>Quercus robur</i>	-	20	10	10	5	-	45
<i>Fraxinus excelsior</i>	10	27	4	-	-	-	41
<i>Ulmus laevis</i>	-	20	-	-	-	-	20
<i>Padus avium</i>	-	15	10	20	-	-	45
<i>Euonymus europaea</i>	-	-	-	-	5	-	5
<i>Sorbus acuparia</i>	5	-	-	-	-	-	5
Этап 5Р – ольшаник с инвазионными популяциями дуба и ясеня							
<i>Alnus glutinosa</i>	-	27	82	95	82	-	286
<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	82	41	136	259
<i>Viburnum opulus</i>	599	966	27	27	-	-	1619
<i>Betula pubescens</i>	-	14	27	82	163	-	285
<i>Salix pentandra</i>	-	-	-	-	-	27	27
<i>Quercus robur</i>	95	163	14	68	-	-	340
<i>Fraxinus excelsior</i>	23	114	473	85	-	-	695
<i>Ulmus laevis</i>	-	-	27	27	-	-	54
<i>Padus avium</i>	-	499	14	27	-	-	540
<i>Ribes nigrum</i>	-	-	-	27	-	-	27
<i>Frangula alnus</i>	205	-	14	14	41	54	328
Этап 6Р – кочкарный ольшаник							
<i>Alnus glutinosa</i>	256	189	233	111	278	122	1189
<i>Salix cinerea</i>	-	56	511	222	122	200	1111
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	-	11	-	11
<i>Quercus robur</i>	56	-	11	11	-	-	78
<i>Ulmus laevis</i>	-	22	-	22	-	-	44
<i>Padus avium</i>	44	-	22	33	11	-	110
<i>Ribes nigrum</i>	-	-	-	44	-	-	44
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	11	22	-	33

П р и м е ч а н и е. 3Р-6Р - наименование этапов (см. схему).

cinerea. Межгрядные понижения, заполняясь старичным аллювием, постепенно мелеют, и водные сообщества преобразуются в болотные. На этом этапе появляются отдельные деревья *Salix pentandra* и кусты *S. cinerea*. Известно, что эти виды терпят застойное увлажнение (Бяллович, 1957; Скворцов, 1968). Одновременно вдоль береговой полосы на обмелевших участках формируются инвазионные популяции ольхи и появляются отдельные особи дуба, вяза и черемухи (табл. 4.3). В травяном покрове доминирование переходит к видам болотно-травяной (проективное покрытие - 55 %) и черноольховой (20 %) свитам (рис. 4.1). В болотно-травяной свите чаще встречаются *Carex riparia*, *C. vesicaria*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Scutellaria galericulata* и *Stachys palustris*, а среди черноольховых - *Cardamine dentata*, *Carex elongata*, *Cicuta virosa*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris* и *Urtica dioica*.

Четвертый этап - стадия обводненного ольшаника (схема 4.1, 4P). Накопление аллювия определяет дальнейшие изменения в сообществах. Постоянное обводнение сменяется на периодическое – только во время паводков и в сезоны дождей. Снижение контролирующего влияния поемного режима над видами древесной синузии стимулирует поступательное развитие популяций *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Padus avium* и *Betula pubescens*. В их популяциях появляются плодоносящие особи (табл. 4.3). Структура синузии трав существенных изменений не претерпела. Здесь по-прежнему доминируют виды болотно-травяной и черноольховой свиты (рис. 4.1). Отметим только полное исчезновение водных растений. Сообщества на этом этапе развития растительности близки к ассоциации *Carici elongatae*–*Alnetum*.

Пятый этап - стадия ольшаника с подростом широколиственных деревьев (схема 4.1, 5P). Продолжающееся отложение старичного аллювия определяет дальнейшие преобразования сообществ. В верхнем ярусе древесной синузии содоминантом ольхи становится береза. Под этим пологом активно накапливается подрост широколиственных деревьев. Так, по сравнению с предыдущим этапом плотность молодого поколения дуба увели-

чивается в 8 раз, а вяза – в 3. В кустарниковой синузии из-за увеличения сомкнутости древесного яруса полночленные популяции светлюбивой *S. cinerea* превращаются в регрессивные. При этом плотность теневыносливых кустарников (*Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, *Padus avium*) увеличивается на 1-2 порядка. Их фрагментарные популяции постепенно преобразуются в инвазионные и полночленные (табл. 4.3). В синузии трав существенно ослабевают позиции видов черноольховой свиты (рис. 4.1). На долю их проективного покрытия приходится всего 9 %. Одновременно увеличивается покрытие растений болотно-травяной (с 45 до 69 %) и влажнолуговой (с 7 до 16 %) свит. Среди болотно-травяных растений с высоким постоянством встречаются *Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis canescens*, *Carex acuta*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Thyselium palustre*, а среди влажнолуговых - *Deschampsia cespitosa*, *Lythrum virgatum*, *Ranunculus repens*, *Symphytum officinale*. Эти преобразования в синузии деревьев, кустарников и трав определяют то, что сообщества становятся близки к ассоциации *Circaeo-Alnetum*.

Таким образом, сообщества в межгрядных понижениях, судя по накоплению широколиственного подроста под пологом ольхи и березы, могут со временем преобразоваться в ясеневую дубраву, близкую по видовому составу к сообществам на фронтальной части гряд (схема 4.1, 4Ф).

Однако не все старицы проходят такой последовательный путь развития. Нередко, из-за смещения русла реки, транзитные потоки весенних паводков меняют направление и прорываются в заброшенную старицу. При этом часть донных отложений выносятся, и ложе староречья обновляется. Если старица регулярно промывается на первых стадиях зарастания, то здесь долгое время поддерживаются водные и болотно-травяные сообщества. Если весенние потоки промывают старицы, заросшие лесом, то на их месте возникают своеобразные обводненные фитоценозы – “кочкарные” ольшаники (схема 4.1, 6Р). В этих сообществах ольха формирует особую жизненную форму – “кочку”. Кочка – это многоствольное образование, в основании которого из базальной части стволов и придаточных корней формируется мощный “пьедестал”. Возникновение кочки представляет собой адаптивное приспособление ольхи к избыточному увлажнению,

поскольку “пьедестал” предотвращает вымокание части корней и побегов. В этих сообществах от популяций березы, дуба и ясеня, а также от большинства кустарников остаются только единичные особи. Полночленные популяции формируются лишь у *Alnus glutinosa* и *Salix cinerea*, которые мирятся с застойным увлажнением (табл. 4.3). В синузии трав содоминантами вновь становятся болотно-травяные и черноольховые виды, появляются водные растения *Hottonia palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca* и *Utricularia vulgaris* (рис. 4.1). Одновременно в этих сообществах на кочках ольхи способны прижиться неморальные (*Dryopteris carthusiana*, *Mercurialis perennis*, *Scrophularia nodosa*), влажнолуговые (*Agrostis canina*, *Lythrum virgatum*), опушечно-черноольховые (*Eupatorium cannabinum*, *Rubus idaeus*) и другие растения. Кочкарные ольшаники возникают также в притеррасных старицах, постоянная обводненность которых поддерживается выклинивающимися грунтовыми водами, ручьями и малыми реками. “Пьедестал” кочки может нарастать вместе с накоплением старичного аллювия и с подъемом зеркала воды.

Заключение к главе 4. Исследование показало, что растительный покров поймы – это сукцессионный веер сообществ, отдельные ветви которого формируются в разных экотопических условиях. Инициалами веера являются отмели и заброшенные русла (межгрядные понижения, или старицы), созданные рекой.

Отмели заселяются аллювиальными ивами. Совместная деятельность ивняков и реки преобразует отмели в прирусловые валы. Анализ развития сообществ в молодой пойме показал, что популяции аллювиальных ив (*Salix alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*) не способны в собственных ценозах сформировать устойчивый оборот поколений. С течением времени ивняки деградируют и сменяются молодыми широколиственными лесами. Однако, благодаря аккумулятивной деятельности русла, непрерывно создаются новые местообитания в виде песчаных отмелей, на которых приживаются новые поколения ив. Иными словами, постоянное новообразование песчаных отмелей – это необходимое условие для существования популяций аллювиальных ив в растительном покрове пойм.

Другие древесные растения также отличаются по поведению популяций в сукцессионных рядах. Здесь выделяется 2 группы: 1) виды, популяции которых в молодой пойме фрагментарны и малочисленны, или вовсе отсутствуют, а в зрелой пойме принимают активное участие в формировании сообществ – *Acer campestre*, *A. platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Populus tremula*, *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *Swida sanguinea*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis* и *Viburnum opulus*; 2) виды, которые способны и в молодой и в зрелой поймах формировать многочисленные популяции – *Fraxinus excelsior*, *Euonymus europaea*, *Quercus robur*, *Padus avium* и *Ribes nigrum*.

Дифференциация заключительных стадий развития пойменных сообществ определяется особенностями экологического режима разных элементов гривистого рельефа. Так, конечными стадиями развития сообществ на краткопоемных вершинах грив являются полидоминантные дубравы с покровом из неморальных трав. По видовому составу они близки к зональному типу растительности. На фронтальных и тыльных частях грив со среднепоемным экотопом финальные стадии представлены олигодоминантными ясеновыми дубравами, древесная синузия которых ограничена поймостойкими видами (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus laevis*), а в синузии трав содоминируют черноольховые и неморальные растения. Ведущая роль в сукцессиях на гривах принадлежит древесным растениям: в молодой пойме – аллювиальным ивам с максимальным проявлением реактивных свойств, а в зрелой пойме конкурентным видам – дубу и ясеню.

Завершающими стадиями развития растительности в межгривных понижениях (старицах) являются или обводненные “кочкарные” ольшаники с почти равным доминированием болотно-травяных, черноольховых и водных растений или олигодоминантные ясеновые дубравы с черноольховым и неморальным травяным покровом. Накопление старичного аллювия – это определяющий фактор сукцессионного преобразования сообществ в межгривных понижениях. Сначала ведущее значение в формировании старичных осадков принадлежит травянистым растениям, а затем – кустарникам и деревьям.

Разработка речных долин - это непрерывный процесс. Береговая эрозия и внезапное спрямление меандров периодически прерывают описанные выше однонаправленные сукцессии. При этом формируются укороченные и удлиненные циклы развития растительности (схема 4.1). Укороченные циклы возникают в том случае, если недавно созданное русло, проторило себе дорогу в молодой пойме и ее боковое смещение принялось уничтожать берег с раннесукцессионными сообществами. В этом случае ивовые сообщества не успевают смениться широколиственными лесами. Удлиненные циклы образуются, если русло прокладывает новый путь в зрелой пойме, и латеральное смещение реки начинает разрушать берег с позднесукцессионными широколиственными лесами. В обоих случаях сообщества заново начинают путь развития с прирусловых отмелей.

Таким образом, эрозионно-аккумулятивная деятельность реки преобразует однонаправленные сукцессии в циклы. Благодаря циклическим сукцессиям поддерживается ценотическое разнообразие пойм на уровне типов растительности - водных, болотных, кустарниковых и лесных. Поддержание этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения типов растительности в пределах поймы.

ГЛАВА 5

РЕЧНОЙ БОБР И ЦИКЛИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ МАЛЫХ РЕК

Анализ литературы (Синицын, Русанов, 1989; Торопова, 1994; Завьялов, 1999 и др.) и предварительные исследования территории заповедника (Евстигнеев, 1995) показывают, что движущей силой сукцессионных процессов в долинах малых рек, в отличие от водоразделов и средних рек, выступает популяционная жизнь бобра. В начале XX века на территории Европейской России бобр находился на грани полного исчезновения. По литературе в Брянской области было известно только три очага аборигенных популяций: один на реке Судость (Манешин, 1976), два других - на притоках рек Ипуть и Беседь (Ватолин, 1969). Однако жители окрестностей заповедника помнят, что их отцы и деды охотились здесь на бобров еще в довоенные годы. Позднее, в 1947 году, на реке Нерусса (в 6 км от современной границы заповедника) была осуществлена первая в области и наиболее удачная реаклиматизация бобра (Жарков, 1969).

Для восстановления растительности малых водотоков наиболее значимы следующие моменты деятельности бобра: 1) строительство запруд, при которой изменяется почвенно-гидрологический режим территории (Синицын, Русанов, 1989; Завьялов, 1999) и создается наиболее крупная мозаика растительного покрова (Восточноевропейские..., 1994; Popadyuk et al., 1995; Смирнова, 1998); 2) использование территории по "переложной" системе, определяющая циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки (Евстигнеев, 1995). В этой главе анализируются сукцессионные изменения растительного покрова долин малых рек в связи с восстановлением нормального функционирования популяций бобра.

В поймах малых рек, перечисленных в 1 главе, преобладают черноольховые леса, а по бортам долин - хвойно-широколиственные. В сукцессионных преобразованиях растительности, вызванных бобровой деятельностью, выделяются

следующие этапы: 1) стадия действующих поселений; 2) луговая стадия на месте заброшенных поселений; 3) лесная стадия на месте заброшенных поселений.

Стадия действующих поселений. На этой стадии влияние бобровых поселений на растительный покров проявляется в строительстве запруд и в формировании особого режима береговой полосы. Строительство плотин обычно повышает уровень воды в долинах малых рек на 1,0-1,5 м. При этом формируются обширные бобровые затоны, водное зеркало которых достигает 2-6 га. Здесь преобладают водные сообщества двух ассоциаций - *Alnetum lemno-phragmitosum* и *Alnetum varioherbosum* (схема 5.1).

Сообщества первой ассоциации занимают центральные глубоководные участки затона с 1,5 м слоем воды. При таком уровне затопления происходит интенсивное разреживание верхнего яруса черной ольхи. Его средняя сомкнутость составляет всего 5 %. В видовом составе доминируют болотно-травяные, черноольховые, водные и прибрежно-водные растения. На их долю приходится 84 %. Среди этих групп растений с высоким постоянством (4-5 классы встречаемости) отмечены три свободно плавающих вида - *Lemna minor*, *Spirodella polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus ranae*, и два земноводных растения - *Phragmites australis* и *Carex riparia*. Несмотря на обводненность, в составе сообществ этой ассоциации присутствуют также влажнолуговые, сухолуговые, боровые, неморальные и опушечно-неморальные растения (табл. 5.1). Однако эти растения характеризуются низкими баллами встречаемости, поскольку их распространение в затоне ограничено верхними частями ольховых кочек (пьедесталов, кобл), которые расположены выше уровня затопления. Видовой состав древесной и кустарниковой синузий ограничен 5 видами: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea* и *Salix caprea*. Популяции ольхи можно назвать регрессивно-инвазионными, в них представлены в небольшом количестве j, im и g3 особи (табл. 5.2). Старые генеративные деревья сохранились от прежних сообществ. Они еще не погибли при затоплении. Другие древесные растения появляются только периодически, поскольку из-за регулярного повышения уровня воды они погибают.



Схема 5.1. Циклические сукцессии в растительном покрове малых рек. Тонкие стрелки – направления развития растительности, определяемые черной ольхой, толстые стрелки – направления развития растительности, определяемые бобрами. В годах указан возраст сообществ.

ТАБЛИЦА 5.1

Эколого-ценотический состав сообществ, сформированных на месте бобровых поселений (в %).

Эколого-ценотические свиты	Стадии и сообщества на бобровых поселениях								
	Стадия действующих затонов				Луговая стадия заброшенных затонов			Лесная стадия заброшенных затонов	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Болотно-травяная	38	33	22	24	34	29	18	22	18
Черноольховая	28	22	14	12	16	15	12	17	22
Влажнолуговая	6	6	10	11	7	17	17	14	7
Прибрежно-водная	8	6	2	5	16	4	5	4	1
Водная	10	8	5	5	25	7	3	4	-
Неморальная	4	11	26	17	-	7	12	18	37
Опущечно-неморальная	2	4	3	6	-	4	5	4	5
Опущечно-черноольховая	-	2	3	3	-	3	7	6	3
Сухолуговая	2	-	3	5	-	3	13	3	1
Боровая	2	1	3	3	-	1	2	2	-
Темнохвойная	-	6	6	5	-	4	2	4	6
Аллювиальная	-	-	2	3	2	2	4	1	-
Сфагновая	-	1	-	>1	-	2	>1	-	-
Гипновая	-	-	-	1	-	1	>1	1	-
Адвентивная	-	-	1	-	-	1	-	-	-

Примечание. Номера сообществ: 1 - обводненные редкоствольные ольшаники рясково-тростниковые, 2 - обводненные ольшаники разнотравные, 3 - неморальные поляны, 4 - лугово-опушечные поляны, 5 - водные многокоренниково-рдестовые сообщества, 6 - луговые сообщества с проточным длительнопоемным увлажнением, 7 - луговые сообщества со среднепоемным режимом увлажнения, 8 - ольшаник крапивовый, 9 – ольшаник ясенево-крапивовый

Сообщества второй ассоциации (*Alnetum varioherbosum*) расположены ближе к бортам бобрового затона. Здесь уровень воды не бывает выше 30-50 см. Это отражается на характере сообществ. Во-первых, отмирание генеративных особей ольхи менее интенсивно, поэтому сомкнутость верхнего яруса выше и составляет в среднем 30 %. Во-вторых, во флористическом составе доминируют 2 группы видов: болотно-травяная и черноольховая. Меньшим видовым составом отличаются неморальные, водные, прибрежно-водные, влажнолуговые, темнохвойные, опушечно-неморальные, опушечно-черноольховые и бороновые растения. Иногда встречаются виды из сфагновой группы, например – *Carex lasiocarpa* (табл. 5.1). С высоким постоянством здесь встречаются в основном земноводные растения, у которых значительная часть побеговой системы возвышается над поверхностью воды, а корни прикреплены ко дну водоема: среди прибрежно-водных растений - *Phragmites australis*, *Carex riparia* и *Oenanthe aquatica*, среди болотно-травяных - *Naumburgia thyrsiflora*, *Lysimachia vulgaris*, а также *Galium palustre* и *Scutellaria galericulata*. В черноольховой группе с высокой встречаемостью отмечено 10 видов - *Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *C. pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus* и *Solanum dulcamara*. Представители остальных свит оценены невысокими баллами встречаемости. Это связано с тем, что их приживание ограничено кочками ольхи и перегнивающими колодами. Состав древесных растений в этой ассоциации характеризуется высоким разнообразием (*Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Quercus robur*, *Padus avium*, *Picea abies*, *Ribes nigrum*, *R. spicatum*, *Salix aurita*, *S. cinerea*, *S. caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Viburnum opulus*). Однако это явление временное. Затопление со временем существенно сократит видовой состав древесных растений. Он будет представлен только малочисленными популяциями ольхи черной и немногочисленными сеянцами других видов. В результате на всем пространстве бобрового озера сформируется растительность только одной ассоциации - *Alnetum lemnoso-phragmitosum* (схема 5.1).

На берегу вдоль затонов бобры способны в течение нескольких лет практически полностью уничтожить древесную растительность, сосредоточенную в 10-15 метровой полосе. Со временем это приведет к резкому осветлению сообществ и к преобразованию прирусловых лесов в поляны. По характеру растительности выделяются 2 группы полян - неморальные и луговые (схема 5.1).

Прирусловые поляны первой группы чаще встречаются на территории недавних поселений - в первые три года. В этот период лесная среда береговой полосы еще не полностью уничтожена. Среднее проективное покрытие древесного яруса составляет 20 %, яруса подроста и подлеска - 40 %. Здесь формируются поляны, в растительном покрове которых сильны позиции неморальных растений. Проективное покрытие этих видов не уступает болотно-травяной и черноольховой группам и в 2 раза выше общего покрытия лугово-опушечных растений - опушечно-неморальных, опушечно-черноольховых, сухо- и влажнолуговых. Меньшим числом отличаются прибрежно-водные, боровые, темнохвойные и аллювиальные виды (табл. 5.1). Среди неморальных видов с высоким постоянством отмечены *Acer platanoides*, *Carex pilosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Quercus robur*, *Stellaria holostea* и *Tilia cordata*, среди черноольховых - *Alnus glutinosa*, *Carex elongata*, *Epilobium ciliatum*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus* и *Solanum dulcamara*. В группе темнохвойных растений высокая встречаемость характерна для *Betula pubescens*, *Maianthemum bifolium*, *R. saxatilis* и *Trientalis europaea*, среди болотно-травяных - для *Galium palustre*, *Juncus effusus*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, среди опушечно-неморальных - для *Rubus idaeus*, а в группе влажнолуговых - для *Deschampsia cespitosa*.

Прирусловые поляны второй группы чаще встречаются на территории старых бобровых поселений, возраст которых составляет не менее 4 лет. К этому времени бобры практически полностью уничтожают ярусы деревьев, подроста и подлеска. Проективное покрытие древостоя снижается до 5 %, а подлеска и подроста - до 10 %. Несмотря на интенсивную эксплуатацию прирусловых полян, здесь сохраняются единичные представители большинства видов древесных растений. Одновременно в

растительном покрове полян меняется ценотическая значимость отдельных групп растений: совокупное проективное покрытие лугово-опушечных растений становится равным черноольховым и в 7 раз превышает покрытие неморальных видов. Во флористическом составе возрастает общая доля лугово-опушечных (до 30 %) и сокращается доля неморальных растений (17 %). На долю болотно-травяных растений приходится 24 %, черноольховых - 12 %, прибрежно-водных, темнохвойных и борových – по 5 % (табл. 5.1). При этом практически полностью исчезают неморальные и бореальные растения с высокой встречаемостью. Среди черноольховых растений с высоким баллом постоянства отмечены *Carex pseudocyperus*, *Iris pseudacorus*, *Salix cinerea*, *Scirpus sylvaticus* и *Solanum dulcamara*, среди болотно-травяных - *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Juncus effusus* и *Scutellaria galericulata*. среди влажнолуговых - *Phalaroides arundinacea*, а среди прибрежно-водных - *Phragmites australis*.

ТАБЛИЦА 5.2

Онтогенетическая структура популяций древесных растений (штук особей на 1 га) в сообществах зоны затопления действующей плотины. Ассоциация - *Alnetum lemno-phragmitosum*. Заповедник "Брянский лес". Кв. 40, выд. 39.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	Im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	53	13	-	-	-	130	196
<i>Betula pubescens</i>	120	35	-	-	-	-	155
<i>Frangula alnus</i>	87	24	-	-	-	-	111
<i>Salix cinerea</i>	176	30	-	-	-	-	206

Поселение бобров обычно осваивает затон и прилегающую к нему территорию 5-10 лет. В течение этого времени они создают условия для формирования водно-болотных сообществ, держат под контролем популяции древесных растений, препятствуют зарастанию ими береговой полосы и поддерживают на ней режим поляны, необходимый для развития лугово-опушечных растений.

Луговая стадия заброшенных поселений. В условиях заповедника к 5-10 годам на территории поселения бобров полностью уничтожается древесная растительность. После этого боб-

ры забрасывают пруды и уходят в другие места, а плотина разрушается весенними паводками. Спад воды и полное отсутствие древесного яруса способствуют формированию лугов на большей части затона (схема 5.1). Экологические условия в пределах спущенного пруда характеризуются неоднородностью гидрологического режима.

В приплотинных понижениях, которые были сформированы бобрами при выгребании грунта для строительства плотин, возникают небольшие (200-600 кв. м) хорошо прогреваемые заводи. Здесь развивается водно-болотная растительность, представленная в основном ассоциацией *Spirodello-Potamagetosum*. Во флористическом составе содоминируют болотно-травяные и водные растения, в меньшем числе встречаются черноольховые, прибрежно-водные и влажнолуговые растения. Виды остальных свит полностью отсутствуют (табл. 5.1). В сообществах отмечено 20 постоянных видов растений, из которых 7 относятся к водной (*Hottonia palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Potamogeton gramineus*, *P. trichoides*, *Spirodela polyrrhiza*), 6 к болотно-травяной группе (*Agrostis stolonifera*, *Bidens cernua*, *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Oenanthe aquatica*), 6 - к черноольховой (*Alnus glutinosa*, *Calla palustris*, *Cardamine amara*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Lycopus europaeus*) и 1 вид - к влажнолуговой (*Alopecurus aequalis*).

На остальной территории заброшенных бобровых затонов формируются сообщества лугового типа: 1) непосредственно у русла реки развиваются длительнопоемные луга с проточным режимом увлажнения; 2) ближе к берегу - среднепоемные (схема 5.1).

Среди длительнопоемных лугов чаще встречается ассоциация *Phalaroidoso-Phragmitosum*. Во флористическом составе господствуют болотно-травяные растения, к которым примешиваются черноольховые и влажнолуговые виды. Приживание видов остальных свит ограничено старыми ольховыми кочками, поэтому они представлены единичными растениями. На этих лугах постоянными являются 11 видов: 5 принадлежат болотно-травяной группе (*Alisma plantago-aquatica*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Scutellaria galericulata*), 3

черноольховой (*Alnus glutinosa*, *Carex pseudocyperus*, *Solanum dulcamara*), 2 – влажнолуговой (*Alopecurus aequalis*, *Phalaroides arundinacea*), 1 вид - к прибрежно-водной (*Phragmites australis*).

Луга на среднепоемных участках представлены в основном ассоциацией *Scirposo-Urticoso-Phragmitosum*. Во флористическом составе содоминируют влажнолуговые и сухолуговые растения. К ним в значительном количестве примешиваются болотно-травяные, черноольховые, опушечно-черноольховые и неморальные растения (табл. 5.1). Постоянными являются 14 видов: 5 - черноольховые виды (*Filipendula ulmaria*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Scirpus sylvaticus*, *Urtica dioica*), 5 – болотно-травяные (*Galium palustre*, *Juncus effusus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Scutellaria galericulata*), 3 – влажнолуговые (*Lythrum virgatum*, *Ranunculus repens*, *Phalaroides arundinacea*), 1 – прибрежно-водный (*Phragmites australis*). В группе влажнолуговых растений также отмечены *Alchemilla vulgaris*, *Briza media*, *Carex lachenalii*, *Coccyanthe flos-cuculi*, *Dactylorhiza malulata*, *Equisetum pratense*, *Galium mollugo*, *Geranium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Phleum pratense*, *Ranunculus acris*, *R. auricomus*, *Stellaria graminea*, *Thalictrum lucidum*, *Tussilago farfara*, *Vicia cracca* и др. Среди сухолуговых растений встречаются *Achillea millefolium*, *Agrimonia eupatoria*, *Anthoxanthum odoratum*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Bromopsis inermis*, *Campanula patula*, *C. rotundifolia*, *Centaurea jacea*, *Dianthus deltoides*, *Festuca rubra*, *Knautia arvensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Lotus corniculatus*, *Poa angustifolia*, *Polygonum convolvulus*, *Prunella vulgaris*, *Rumex acetosella*, *R. thyrsiflorus*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium hybridum*, *T. medium* и др.

На этой стадии развития растительности происходят существенные изменения в кустарниковой и древесной синузиях. Во-первых, видовой спектр кустарниковой синузии расширяется до 16 видов, из которых 10 относятся к роду *Salix* (*S. alba*, *S. aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. phlycifolia*, *S. pentandra*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*). Однако во всех исследованных местообитаниях популяции кустарников малочисленны и фрагментарны. Это связано с высокой сомкнутостью травяного покрова, которая на спущенных затонах достигает 95-100 %. Во-вторых, появляются первые признаки восстановления лесной

растительности. С уходом бобров и со спадом воды активизируется возобновление ольхи черной. На всем протяжении спущенного затона формируются инвазионные популяции ольхи черной, численность которых существенно увеличивается и достигает 700-1500 экз. на га. Происхождение особей в популяциях - семенное. Сеянцы появляются на полуразрушенных ольховых кочках и на валеже. Численность популяций других деревьев чрезвычайно низка. В-третьих, бобровые поляны на берегу зарастают разнотравными березняками, осинниками и ольшаниками, которые со временем сменяются хвойно-широколиственными лесами (схема 5.1).

Таким образом, уход бобров, с одной стороны, определяет преобразование водных сообществ в луговые, а, с другой, снимает контроль над популяциями деревьев, которые со временем поменяют луговой тип растительности на лесной. Длительность существования лугов определяется временем, необходимым древесным растениям для формирования сомкнутого полога. В условиях заповедника длительность луговой стадии обычно составляет 30-40 лет.

Лесная стадия заброшенных поселений. На заросших лесом бобровых затонах формируются черноольховые сообщества двух ассоциаций - *Alnetum urticosum* и *Alnetum fraxineto-urticosum*. Они отличаются возрастом (схема 5.1).

К 30-40 годам на месте заброшенных бобровых затонов формируются сообщества ассоциации *Alnetum urticosum*. Они характеризуются выровненным верхним ярусом, проективное покрытие которого достигает 80-90 %. Высокая сомкнутость яруса эдификатора отражается на флористическом составе сообщества и на состоянии популяций подчиненных синузий.

В этих сообществах доля относительно светолюбивых лугово-опушечных видов сокращается в 1.5 раза. Количество видов черноольховых сообществ увеличивается до 17 %, а неморальных - до 18 %. Доля остальных свит остается на прежнем уровне (табл. 5.1). Постоянными являются 20 видов: по 1 виду относятся к неморальным (*Dryopteris carthusiana*), прибрежно-водным (*Phragmites australis*), опушечно-черноольховым (*Angelica sylvestris*) и влажнолуговым (*Ranunculus repens*) растениям, 5 видов - к болотно-травяным (*Caltha palustris*, *Galium palustre*,

Lysimachia vulgaris, *Persicaria hydropiper*, *Scutellaria galericulata*), 11 видов - к черноольховым (*Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*).

ТАБЛИЦА 5.3

Онтогенетическая структура популяций древесных растений (штук особей на 1 га) в сообществах зоны избыточного увлажнения. Заброшенная плотина. Ассоциация - *Alnetum urticosum* (30 лет).

Заповедник "Брянский лес". Кв. 22, выд. 6.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	42	-	778	1289	200	-	2309
<i>Betula pubescens</i>	-	35	-	-	-	-	35
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	18	-	-	-	-	18
<i>Padus avium</i>	22	289	156	44	-	-	511
<i>Viburnum opulus</i>	30	311	67	-	-	-	430
<i>Ribes nigrum</i>	-	45	66	-	-	-	111
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	-	22	-	22
<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	40	-	-	40

В древесной синузии абсолютное господство принадлежит популяциям ольхи, в которых преобладают по численности v и g₁ особи. Их плотность превышает 2000 особей на га. К 30-40 годам часть особей ольхи достигла g₂ состояния (табл. 5.3). Несмотря на регулярное плодоношение ольхи, под ее пологом практически полностью отсутствует подрост. На 1 га сообщества было встречено всего 42 j особи крайне низкой жизненности. Видимо, низкая освещенность, отсутствие колод и сырой субстрат торфяно-перегнойных почв препятствуют приживанию семян. Популяции других деревьев практически полностью отсутствуют в этих условиях (табл. 5.3). Полог ольхи также препятствует нормальному функционированию популяций кустарниковой синузии. Сообщества покинули наиболее светолюбивые виды рода *Salix* (*S. pentandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*, *S. alba*, *S. caprea*, *S. aurita*, *S. fragilis*). Часть сохранившихся кустарников имеют популяции инвазионного типа (*Padus avium*,

Viburnum opulus), другая - фрагментарного (*Salix cinerea*, *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*).

Таким образом, к 30-40 годам ведущая роль в организации сообществ заброшенных затонов переходит к дереву-эдификатору (ольхе черной). В это время эдификаторная роль ольхи проявляется: 1) в формировании выровненной структуры верхнего полога и в создании недостаточного светового режима для нижних ярусов; 2) в сдерживании развития популяций древесных растений и лугово-опушечных трав.

К 60-70 годам сообщество ассоциации *Alnetum urticosum* сменяется сообществом ассоциации *Alnetum fraxineto-urticosum*. В этот период в верхнем ярусе формируются окна и его сомкнутость снижается до 40 %. Формирование *gap*-мозаики связано с появлением в составе популяций ольхи старых генеративных деревьев. Эти особи, достигая предельного возраста (60-110 лет), постепенно вываливаются и формируют прогалины в верхнем ярусе. Одновременно в почвенном покрове появляются перегнивающие стволы деревьев и увеличивается мощность перегнойно-аккумулятивного горизонта.

На этом этапе развития сообществ, судя по общему проективному покрытию, ценотическая значимость видов неморальной группы возрастает в 5 раз по сравнению с предыдущим этапом, а черноольховых растений - в 3 раза. Одновременно доля видов неморальной группы увеличивается на 19 %, а черноольховой - всего на 5 %. На этом фоне процент лугово-опушечных (влажно-, сухолуговых, опушечно-черноольховых и опушечно-неморальных) растений сокращается почти в 2 раза, а совокупная доля болотно-травяных, водных и прибрежно-водных - в 1,6. Доля видов остальных свит остается на прежнем уровне (табл. 5.1). Постоянными являются 15 видов: по 1 виду среди опушечно-черноольховых (*Angelica sylvestris*), опушечно-неморальных (*Rubus idaeus*) и влажнолуговых (*Phalaroides arundinacea*) растений, 2 болотно-травяных (*Caltha palustris*, *Geum rivale*), 3 неморальных (*Dryopteris carthusiana*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*) и 7 черноольховых (*Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*).

ТАБЛИЦА 5.4

Онтогенетическая структура популяций древесных растений
в сообществах на стадии заброшенных бобровых поселений.

Ассоциация - *Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*.

Заповедник "Брянский лес". Кв. 3, выд. 12.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	364	184	149	114	811
<i>Fraxinus excelsior</i>	2375	374	271	13	-	-	3033
<i>Ulmus glabra</i>	2750	668	96	13	-	-	3527
<i>Acer platanoides</i>	2625	397	-	-	-	-	3022
<i>Tilia cordata</i>	-	-	18	-	-	-	18
<i>Quercus robur</i>	750	26	-	-	-	-	776
<i>Ribes nigrum</i>	-	14	31	-	-	-	45
<i>Padus avium</i>	125	17	4	-	-	-	146
<i>Corylus avellana</i>	-	-	4	-	-	-	4
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	4	-	-	-	4

Возрастные изменения сообществ определяют существенные преобразования в древесной синузии. К настоящему моменту в старых ольшаниках сформирован четкий ярус подроста, состоящий из ясеня обыкновенного, ольхи черной и вяза шершавого. Детальный анализ возраста подроста позволяет понять картину его появления в сообществе. Сначала появился подрост ясеня и ольхи. Это произошло 20-26 лет назад. Все особи развились из семян. Специфичность экологии ясеня и ольхи отразилась на характере их размещения в сообществе. Сеянцы ясеня предпочитали приживаться непосредственно на торфяно-перегнойном субстрате, а проростки ольхи - на колодах старых деревьев (табл. 5.5). При этом преимущество в развитии ольха получала в окнах, а ясень - под пологом верхнего яруса. Ко времени исследования все особи достигли *v* состояния, а некоторые стали генеративными (табл. 5.4). Различное отношение ясеня и ольхи к свету отразилось на современной онтогенетической структуре их популяций. У ольхи, из-за слабой теневыносливости, *j* и *im* фракция подроста полностью отсутствует, это свидетельствует о неустойчивости ее популяции в сообществе. У ясеня иная ситуация. Отличаясь высокой теневыносливостью на ранних этапах онтогенеза (Евстигнеев, 1991), ясень способен в большом числе экземпляров накапливаться среди высокотравья

ольшаников и длительное время (10-15 лет) ожидать улучшения световой обстановки. Так, плотность j и im подроста ясеня составляет около 3 тыс. особей на га. (табл. 5.4). Это залог нормального существования популяций ясеня на этой территории в будущем. Следующим в сообществе появился вяз. Его внедрение началось 16-19 лет назад. Семена вяза чаще прорастали на торфяно-перегнойном субстрате (табл. 5.5). Вяз, обладая высокой эффективностью использования света и значительной скоростью роста (Евстигнеев, 1991), в этом сообществе также достиг v состояния. Благодаря высокой теневыносливости вяза в его популяции формируется многочисленный j и im подрост, который позволит ему в будущем сформировать устойчивый оборот поколений. Одновременно в древесной синузии появляются клен, ель, дуб и липа. Их инвазионные популяции характеризуются фрагментарной структурой (табл. 5.4). Освоение дубом, елью, липой и кленом этих сообществ ограничено в основном старыми ольховыми кочками. Кустарниковая синузия на этом этапе развития сообщества, несмотря на сформированную мозаично-ярусную структуру, характеризуются дальнейшей деградацией. Ее видовой состав уменьшается до 5 видов (*Corylus avellana*, *Padus avium*, *Ribes nigrum*, *Salix cinerea*, *Sorbus aucuparia*), а плотность - до единичных особей (табл. 5.4).

ТАБЛИЦА 5.5

Распределение подроста деревьев по элементам почвенного покрова (в %) на лесной стадии заброшенных поселений.

Виды растений	Элементы почвенного покрова		
	Торфяно-перегнойный субстрат	Старые кочки ольхи	Перегнивающие колоды
<i>Alnus glutinosa</i>	13	35	52
<i>Fraxinus excelsior</i>	72	21	7
<i>Ulmus glabra</i>	58	15	27
<i>Acer platanoides</i>	-	100	-

В 70-80-летних ольшаниках ведущая роль эдификатора (ольхи черной) проявляется в создании оконной структуры и в преобразовании почвенного покрова. Эти изменения мозаично-ярусной структуры черноольховых лесов способствуют активному внедрению в сообщества ясеня, вяза и других неморальных

видов. Дальнейшее развитие может привести к формированию на заброшенных затонах ассоциации *Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum* с небольшим участием ели, дуба, клена и липы.

Заключение к главе 5. Движущей силой сукцессионных преобразований растительности в малых реках выступает популяционная жизнь ольхи черной и речного бобра. Благодаря функционированию популяций ольхи поддерживается магистральный путь развития растительности – от водно-болотных и опушечных сообществ на месте действующих поселений к луговым и лесным ценозам на месте заброшенных. Однако использование бобрами территории по "переложной" системе может прервать однонаправленное развитие сообществ. При этом формируются укороченные и удлиненные циклы развития растительности (схема 5.1). При укороченных циклах выпадает лесная стадия развития, поскольку бобры возвращаются на эту же территорию на стадии луга, а при удлиненных - сообщества достигают стадии ассоциации *Alnetum urticosum* или *Alnetum fraxineto-urticosum* и *Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum*. Последнее сообщество - редкое явление для малых водотоков, освоенных бобрами, которое появляется только в исключительных случаях, например при существенном изменении русла реки.

Таким образом, деятельность бобра и развитие популяций ольхи черной совместно определяют циклические изменения сообществ и поддерживает ценоотическое, а также флористическое разнообразие растительного покрова долин малых рек на уровне типов растительности (водных, луговых и лесных). Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения типов растительности по долине малой реки. Таким образом, ненарушенные сообщества малых рек с нормальным функционированием популяций бобра представляют собой климакс-мозаику (термин Р. Уиттекера, 1980).

Фактически популяции бобра формируют самый крупный уровень неоднородности растительного покрова малых водотоков, на который накладывается более мелкая. Так, в пределах луговой стадии развития сообществ эта неоднородность определяется характером гидрологического режима: в непосредственной близости от русла реки формируются длительнопоёмные

луга с проточным режимом увлажнения, а ближе к бортам заброшенного затона - среднепоемные. На лесной стадии развития ведущая роль в организации внутриценотической неоднородности принадлежит популяциям деревьев-эдификаторов. Например, смерть старых генеративных деревьев в черноольшаниках приводит к формированию окон и к преобразованию почвенного покрова. Эта внутриценотическая неоднородность дифференцированно используется растениями для приживания.

Анализ растительности малых рек выявил связь структуры растительных сообществ с популяционной жизнью эдификатора-гетеротрофа (бобра речного). Однако остался нерешенным ряд вопросов: 1) как "переложная" система использования территории бобрами сказывается на структуре почвенного покрова; 2) как на мозаику растительности малых рек, обусловленную жизнью бобра, накладывается популяционная мозаика других животных.

ГЛАВА 6

РОЛЬ МИКРОСАЙТОВ В ПОДДЕРЖАНИИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЧЕРНООЛЬШАНИКОВ

В заболоченных евтрофных местообитаниях Неруссо-Деснянского полесья выделяется особая группа сообществ – обводненные “кочкарные” черноольшаники. Для этих ценозов характерен нормальный оборот поколений ольхи (табл. 4.3), они представляют собой один из заключительный этапов формирования растительности в долинах малых водотоков, в межгрядных понижениях пойм средних рек и в эрозионных лощинах стока на водоразделах. Финальными стадиями развития сообществ на повышенных элементах рельефа в поймах средних рек и на водоразделах являются широколиственные и елово-широколиственные леса (см. главы 3, 4, 5). Сравнение геоботанических описаний “кочкарных” черноольшаников и широколиственных лесов выявило следующие особенности. Во-первых, в ольшаниках встречается в 2,2 – 2,4 раза больше сосудистых растений, нежели в дубравах, а индекс разнообразия Симпсона выше почти в 3 раза. Во-вторых, если в широколиственных лесах синузия трав сложена видами 5-6 эколого-ценотических свит, то в черноольшаниках она представлена 9-12 свитами (табл. 6.1, 6.2). В-третьих, в черноольшаниках встречаются чрезвычайно контрастные по экологии виды – от гидроморфных (например, *Lemna minor*, *Sparganium minimum*) и геломорфных (*Carex elongata*) до мезоморфных (*Maianthemum bifolium*) и ксероморфных (*Calamagrostis epigeios*, *Vaccinium vitis-idaea*). Предварительные исследования показали, что высокое флористическое разнообразие “кочкарных” черноольшаников связано с их особой пространственной структурой (Сарычева, 1998).

В этой главе описывается пространственная структура “кочкарных” черноольшаников и оценивается вклад элементов пространственной структуры в поддержание видового разнообразия черноольшаников.

ТАБЛИЦА 6.1

Показатели разнообразия дубрав и “кочкарных” черноольшаников

Показатели разнообразия	Сообщества		
	Ясеновая дубрава пролесниково-снытевая (180 лет)	Ясеновая дубрава крапивовая (180 лет)	Обводненный “кочкарный” черноольшаник (90 лет)
Число видов на 10 площадках	35	34	55
Среднее число видов на 1 площадке	17	16	37
Минимальное число видов на площадке	13	10	29
Максимальное число видов на площадке	23	22	43
Индекс разнообразия Симпсона	5,1	4,0	12,5
Соотношение суммарного покрытия эколого-ценотических свит в %:			
Неморальная	73	56	3
Черноольшовая	23	40	28
Опушечно-черноольшовая	4	4	<1
Болотно-травяная	<1	<1	41
Сухолуговая	<1	<1	<1
Влажнолуговая	-	<1	2
Водная	-	-	19
Прибрежно-водная	-	-	6
Опушечно-неморальная	-	-	1

Примечание. Размер площадки – 100 м²

Маршрутное изучение растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья показало, что подавляющее большинство “кочкарных” черноольшаников по флористической классификации близки к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. В качестве основного объекта исследования выбран “кочкарный” ольшаник в эрозионной лощине с озеровидным расширением (заповедник, кв. 4, выдел 28). Древесный ярус этих сообществ составлен *Alnus glutinosa* с небольшой примесью *Betula*

pubescens. Сомкнутость крон – 40 %. Ярус подроста представлен в основном *Picea abies*. Подлесок развит слабо (сомкнутость 0,2) и состоит

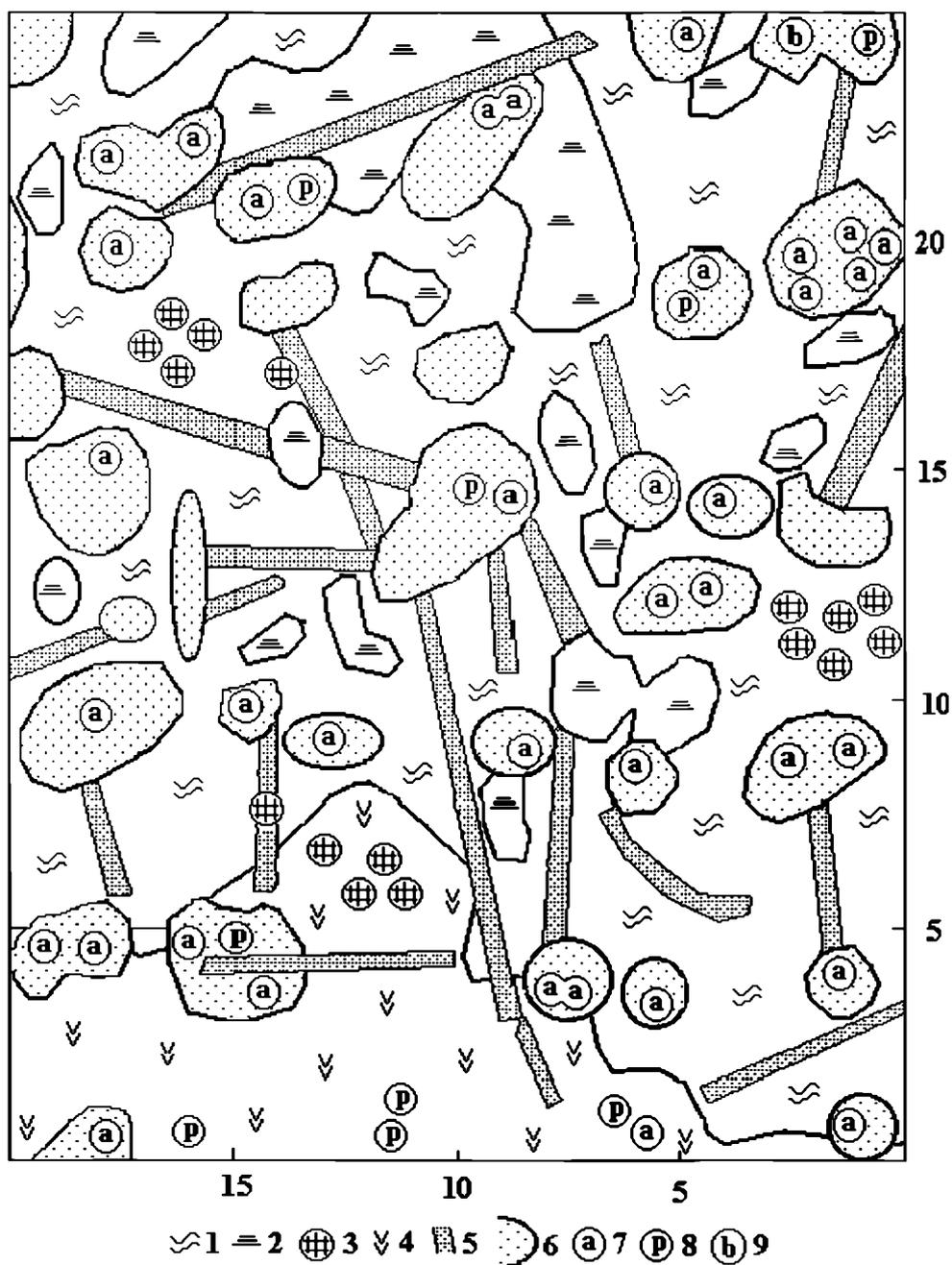


Рис. 6.1. Фрагмент горизонтальной структуры “кочкарного” черноольшаника. Заповедник, кв. 4, выд. 28. Условные обозначения: 1 – мелководье (затопляемые участки), 2 – сплавинки, 3 – осоковые кочки, 4 – переувлажненные (подтапливаемые) участки почвы, 5 – валеж, 6 – ольховые кочки, 7 – основания стволов ольхи черной, 8 – основания стволов ели обыкновенной, 9 – основания стволов березы пушистой. Площадь – 500 м². По горизонтали и вертикали – метры.

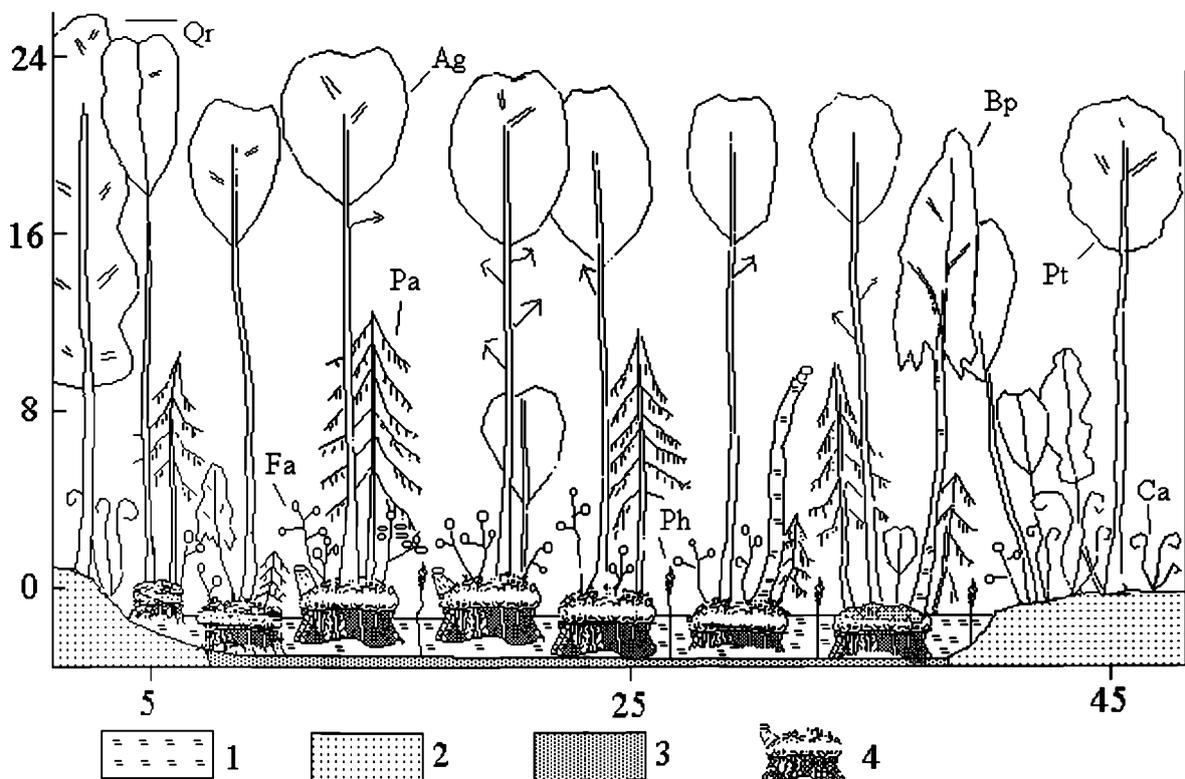


Рис. 6.2. Фрагмент вертикальной структуры “кочкарного” черноольшаника. Заповедник, кв. 4, выд. 28. Названия растений: Ag - *Alnus glutinosa*, Pa - *Picea abies*, Bp - *Betula pubescens*, Qr - *Quercus robur*, Pt - *Populus tremula*, Ca - *Corylus avellana*, Fa - *Frangula alnus*, Ph - *Phragmites australis*. Условные обозначения: 1 – вода, 2 – торфяно-глиевые почвы на суглинках, 3 – торфяно-перегнойные почвы, 4 – пьедестал черноольховой кочки. Глубина профиля – 5 м. По вертикали – высота сообщества в м, по горизонтали – протяженность профиля в м.

преимущественно из *Padus avium* и *Frangula alnus*. Травяной покров мозаичен. Его характеристика дана в таблице 6.3. Наземных мхов мало, в основном это влаголюбивые и водные виды: *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Plagiomnium medium* (B. S. G.) Kop., *Climacium dendroides* Web. et Mohr., *Brachythecium rivulare* (Bruch.) Bryol. eur. Для пространственной структуры этих черноольшаников характерен повторяющийся набор элементов пространственной структуры – микроместообитаний (microsites), которые и являются основными объектами исследования.

Картирование пространственной структуры черноольшаников показало, что в этих сообществах выделяется 6 микросайтов: 1) мелководья; 2) сплавинки; 3) переувлажненные участки; 4) валеж; 5) осоковые кочки; 6) черноольховые кочки (рис. 6.1, 6.2). Первые три микросайта имеют абиогенную природу происхождения, следующие три – биогенную. Абиогенные микросайты - это фоновые элементы мозаики черноольшаников, на которые накладывается мозаика биогенного происхождения (схема 6.1). Рассмотрим вклад этих мозаик в поддержании видового разнообразия черноольшаников.



Схема 6.1. Экопеты и вложенная мозаика микроместообитаний (microsites) черноольховых сообществ в Неруссо-Деснянском полесье. Жирными линиями выделены абиогенные микросайты, тонкими – биогенные. Стрелками указаны направления преобразования биогенных микросайтов, а цифрами - длительность их существования.

Абиогенные микросайты

Мелководья – это пониженные местообитания с проточным увлажнением, обводненность которых поддерживается грунтовыми водами, а также поверхностными стоками с местных водоразделов. Они занимают обычно центральную часть стариц, эрозионных лощин и малых водотоков. Уровень затопления местообитаний колеблется по сезонам и зависит от атмосферных осадков. Так, в исследуемом сообществе во время июльских дождей 1998 года глубина затопления пониженных участков достигала 50-70 см, а в период между дождями – от 20 до 40 см.

Постоянная обводненность затрудняет доступ кислорода в почву, что приводит к нарушению дыхания и синтезирующей деятельности корней, препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв. Это определяет чрезвычайно низкое флористическое разнообразие на мелководьях: 1) на площадках размером 0,25 м² в среднем встречаются 2 вида; 2) спектр жизненных форм растений ограничен 5 группами – плавающими (*Lemna minor*), длинно-, короткокорневищными, плотно- и рыхлодерновинными травами; 3) экобиоморфы растений на мелководьях представлены только гидроморфными и тремя вариантами геломорфных видов; 4) в проективном покрытии мелководий содоминируют виды 3 эколого-ценотических свит: черноольховой (*Carex elongata*, *C. pseudocyperus* и *Cicuta virosa*), прибрежно-водной (*Phragmites australis*) и болотно-травяной - *Carex appropinquata*, *C. cespitosa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris* и *Naumburgia thyrsoflora* (табл. 6.2, 6.3, 6.4).

Можно отметить, что на мелководьях встречаются, в основном, виды с явными адаптивными приспособлениями к устойчивому затоплению и анаэробным условиям (табл. 6.3). Например, у *Carex pseudocyperus*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Phragmites australis* и *Naumburgia thyrsoflora* в

многолетних частях развиваются воздухоносные ткани, а у *Carex appropinquata* и *C. cespitosa* формируются кочки с тонкими “воздушными” корнями. “Воздушные” корни, в отличие от почвенных, не прорывают влагалищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию (Алексеев, 1996).

ТАБЛИЦА 6.2

Характеристики разнообразия сосудистых растений на микросайтах в “кочкарном” черноольшанике. Заповедник - кв. 4, выд. 28.

Показатели	Типы микросайтов					
	Абиогенные			Биогенные		
	Мел- ко- водья	Сплав- инки	Пере- увлаж- ненные участки	Ва- леж	Осо- ковые кочки	Оль- ховые кочки
Число видов на 23 пло- щадках	11	21	33	35	22	39
Среднее число видов на 1 площадке	2,0	6,0	9,3	10,5	8,7	11,7
Минимальное число ви- дов на площадке	1	2	6	6	5	7
Максимальное число видов на площадке	4	10	14	15	12	15
Индекс разнообразия Симпсона	1,8	4,3	5,9	8,0	4,5	8,4
Соотношение суммар- ного покрытия эколо- го-ценологических свит в %:						
Черноольховая	35	54	45	44	21	13
Болотно-травяная	30	24	31	36	28	29
Прибрежно-водная	34	22	5	1	47	23
Неморальная	-	-	16	7	4	20
Темнохвойная	-	-	2	10	-	12
Опушеч- но-черноольховая	-	-	1	1	-	1
Боровая	-	-	<1	<1	-	<1
Опушечно-неморальная	-	-	-	1	<1	1
Влажнолуговая	-	-	-	-	-	1
Гипновая	-	<1	-	-	-	-
Сфагновая	-	-	<1	-	-	-
Водная	1	-	-	-	-	-

Примечание. Размер площадки – 0,25 м²

Сплавинки – это местообитания на поверхности воды. Они формируются двумя способами: 1) при отрыве корненосного слоя грунта от дна водоема; 2) при скапливании детрита на по-

верхности затонувших стволов и ветвей. Их существование поддерживается благодаря скрепляющему действию разрастающихся корней и корневищ растений, поселившихся на плавающем грунте. Сплавинки в исследуемом ценозе невелики – от 1 до 10 м² (рис. 6.1). Однако в ольшаниках Неруссо-Деснянского полесья иногда встречаются сплавинки площадью до 100 м².

Улучшение условий аэрации субстрата определяет резкое повышение флористического разнообразия микрогруппировок растительности на сплавинках по сравнению с мелководьем. Так, среднее число видов на учетных площадках возрастает в 3 раза, а индекс разнообразия Симпсона в 2,4 раза (табл. 6.2). В спектре жизненных форм исчезают плавающие травы (*Lemna minor*), и появляются травянистые лианы (*Solanum dulcamara*) и древесные формы - сеянцы ольхи. Однако развитие сеянцев ольхи из-за переувлажненности субстрата завершается на стадии *p* или *j* растения. Состав экобиоморф на сплавинках отличается появлением мезогеломорфных и гелогигроморфных растений (табл. 6.3, 6.4). В общем проективном покрытии на сплавинках по-прежнему преобладают растения черноольховой, болотно-травяной и прибрежно-водной свит. При этом покрытие черноольховых растений в 2-2,5 раза выше остальных свит. Черноольховые растения, помимо *Alnus glutinosa* и *Solanum dulcamara*, представлены *Lycopus europaeus*, *Scirpus sylvaticus*, и *Thelypteris palustris*. Болотно-травяная свита дополняется новыми видами - *Calamagrostis canescens*, *Carex cinerea*, *C. riparia*, *Epilobium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Thyselium palustre*. Прибрежно-водная свита представлена только одним видом - *Phragmites australis*. Следует отметить появление на сплавинках вида гипновой свиты *Cardamine pratensis*.

Переувлажненные участки почвы расположены по краю эрозионных лощин, ширина которых составляет от 2 до 5 м (рис. 6.1). Этим местообитаниям свойственно: близкое к поверхности стояние грунтовых вод, торфяно-глеевые почвы и периодическое затопление – во время паводков и в продолжительные периоды дождей. Это следующим образом сказывается на микрогруппировках растительности: 1) появляются растения 5 новых свит – неморальной (*Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Radus avium*), темнохвойной (*Maianthemum bifolium*, *Orthilia*

secunda, *Pyrola rotundifolia*, *Sorbus aucuparia*), боровой (*Vaccinium vitis-idaea*), опушечно-черноольховой (*Rubus caesius*) и сфагновой (*Carex lasiocarpa*); 2) болотно-травяную свиту по-полняют *Caltha palustris*, *Carex vaginata*, *Equisetum palustre* и

ТАБЛИЦА 6.3

Встречаемость растений по микросайтам черноольшаника.
Заповедник – кв. 4, выд. 28.

Виды	Типы микросайтов						Жиз- ненная форма	Эко- био- морфа	Свита
	1	2	3	4	5	6			
<i>Acer platanoides</i>	-	-	-	-	-	I	D	m	Нем.
<i>Alnus glutinosa</i>	-	II	III	V	II	V	D	m/he	Черн.
<i>Angelica sylvestris</i>	-	-	-	I	-	-	Ck	m	О.-Ч.
<i>Athyrium filix-femina</i>	-	-	I	-	-	I	Kk	hg	Черн.
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	IV	-	IV	D	m/he	Тем.
<i>Bidens cernua</i>	-	-	-	-	I	-	Mo	m/he	Б.-Т.
<i>Calamagrostis canescens</i>	-	I	II	I	-	I	Dk	m/he	Б.-Т.
<i>Caltha palustris</i>	-	-	I	-	-	-	Kc	hg/he	Б.-Т.
<i>Cardamine pratensis</i>	-	I	-	-	-	-	Dk	he/hg	Гип.
<i>Carex appropinquata</i>	II	-	-	-	V	-	Pd	he	Б.-Т.
<i>C. cespitosa</i>	I	I	-	I	-	I	Pd	k/he	Б.-Т.
<i>C. cinerea</i>	-	I	II	II	-	-	Rd	he	Б.-Т.
<i>C. elongata</i>	I	IV	III	V	I	IV	Rd	he	Черн.
<i>C. lasiocarpa</i>	-	-	I	-	-	-	Rd	k/he	Сф.
<i>C. pseudocyperus</i>	II	I	-	I	II	-	Rd	he	Черн.
<i>C. riparia</i>	-	I	II	-	-	-	Pd	he	Б.-Т.
<i>C. rostrata</i>	I	-	-	-	-	-	Dk	he	Б.-Т.
<i>C. vaginata</i>	-	-	I	-	-	-	Rd	m/hg	Б.-Т.
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	-	-	-	I	-	-	Dk	hg/m	О.-Н.
<i>Cicuta virosa</i>	II	IV	I	IV	I	II	Kk	he	Черн.
<i>Cirsium oleraceum</i>	-	-	-	-	I	-	Dk	m/he	Черн.
<i>Comarum palustre</i>	III	I	I	I	III	I	Dk	he	Б.-Т.
<i>Corylus avellana</i>	-	-	-	-	-	I	K	k/m	Нем.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	-	-	II	III	II	V	Kk	m	Нем.
<i>D. cristata</i>	-	-	-	I	-	I	Kk	he/hg	Б.-Т.
<i>Epilobium palustre</i>	-	II	I	IV	V	I	Dk	he	Б.-Т.
<i>Equisetum palustre</i>	-	-	I	-	-	-	Dk	k/he	Б.-Т.
<i>Filipendula ulmaria</i>	-	-	-	-	I	-	Kk	he/m	Черн.
<i>Frangula alnus</i>	-	-	III	-	I	IV	K	m	Нем.
<i>Galeopsis bifida</i>	-	-	-	-	-	I	Mo	m	Нем.
<i>Galium palustre</i>	I	IV	V	IV	IV	II	Dk	hg/he	Б.-Т.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	-	-	-	-	-	I	Dk	hg	Тем.
<i>Humulus lupulus</i>	-	-	-	-	-	I	Li	m/he	Черн.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	-	-	-	I	-	-	Mo	hg	Черн.
<i>Lemna minor</i>	I	-	-	-	-	-	P	hd	Вод.
<i>Luzula pilosa</i>	-	-	-	I	-	-	Pd	m	Тем.
<i>Lycopus europaeus</i>	-	III	II	IV	IV	II	Dk	hg/he	Черн.

Таблица 6.3 (продолжение)

Виды	Типы микросайтов						Жиз- ненная форма	Эко- био- морфа	Свита
	1	2	3	4	5	6			
<i>Lysimachia vulgaris</i>	I	I	III	I	V	III	Dk	he	Б.-Т.
<i>Lythrum salicaria</i>	-	-	I	-	-	-	Kk	he	Б.-Т.
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	-	I	I	-	I	Dk	m	Тем.
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	II	III	IV	III	III	IV	Dk	he	Б.-Т.
<i>Orthilia secunda</i>	-	-	I	-	-	-	Pk	k	Тем.
<i>Oxalis acetosella</i>	-	-	-	I	-	I	Dk	hg	Тем.
<i>Padus avium</i>	-	-	II	-	-	-	K	m	Нем.
<i>Phragmites australis</i>	III	II	IV	I	IV	V	Dk	k/he	П.-В.
<i>Picea abies</i>	-	-	-	III	-	IV	D	m	Тем.
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	I	-	I	D	k	Бор.
<i>Poa trivialis</i>	-	-	-	-	-	I	Dk	hg/m	Вл.
<i>Populus tremula</i>	-	-	-	I	-	-	D	m	Нем.
<i>Pyrola rotundifolia</i>	-	-	I	-	-	-	Dk	k/m	Тем.
<i>Quercus robur</i>	-	-	-	-	-	I	D	m	Нем.
<i>Rubus caesius</i>	-	-	I	-	-	-	Pk	m	О.-Ч.
<i>R. idaeus</i>	-	-	-	I	I	I	K	m	О.-Н.
<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	I	-	-	K	m/he	Черн.
<i>Scirpus sylvaticus</i>	-	I	-	I	-	I	Dk	m/he	Черн.
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	IV	III	V	III	IV	Dk	he	Б.-Т.
<i>Solanum dulcamara</i>	-	I	I	I	I	I	Li	m/he	Черн.
<i>Sonchus asper</i>	-	-	-	I	-	I	Mo	m	О.-Ч.
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	I	-	-	I	K, D	m	Тем.
<i>Thelypteris palustris</i>	-	I	V	I	II	I	Dk	hg/he	Черн.
<i>Thyselium palustre</i>	-	I	IV	V	III	IV	Kk	m/he	Б.-Т.
<i>Trientalis europaea</i>	-	-	II	-	-	I	Dk	m/hg	Тем.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	-	I	-	II	Ks	m	Тем.
<i>V. vitis-idaea</i>	-	-	I	-	-	-	Ks	k	Бор.
<i>Viburnum opulus</i>	-	-	-	-	-	I	K	m/hg	Нем.

Примечание. Типы микросайтов: 1 – мелководье; 2 – сплавина; 3 – переувлажненные участки, 4 – валеж, 5 – осоковые кочки, 6 – ольховые кочки. Жизненные формы: P – плавающие, Sk – стержнекорневые, D – деревья, Dk – длиннокорневищные, K – кустарники, Kk – короткокорневищные, Ks – кустарнички, Kc – кистекорневые, Li – травяные лианы, Mo – монокарпические малолетники, Pk – полукустарнички, Pd – плотнодерновинные, Rd – рыхлодерновинные. Экобиоморфы: hd – гидроморфные, hg/he – гигрогеломорфные, he/hg – гелогигроморфные, he – геломорфные, k/he – ксерогеломорфные, he/m – геломезоморфные, m/he – мезогеломорфные, m – мезоморфные, k/m – ксеромезоморфные, k – ксероморфные, hg – гигроморфные, m/hg – мезогигроморфные, hg/m – гигромезоморфные.

Эколого-ценотические свиты: Нем – неморальная, О.-Н. – опушечно-неморальная, Бор – боровая, Тем – темнохвойная, Б.-Т. – болотно-травяная, Черн. – черноольховая, О.-Ч. – опушечно-черноольховая, П.-Б. – прибрежно-водная, Вл. – влажнолуговая, Вод – водная, Гип. – гипновая, Сф – сфагновая.

Lythrum salicaria, в черноольховой появляется папоротник *Athyrium filix-femina*. В спектре жизненных форм микрогруппировок сплавинок появляются кустарнички, полукустарнички и кистекорневые травы, а в спектре экобиоморф – геломезоморфные, гигроморфные, мезогигроморфные, ксеромезоморфные и ксероморфные растения (табл. 6.3, 6.4). Благодаря этим флористическим изменениям сходство видового состава со сплавинками составляет всего 40 %, а с мелководьем – только 10 % (табл. 6.2, 6.3).

Биогенные микросайты

Валеж. В сообществах с избыточным увлажнением поваленные стволы деревьев содержат меньше влаги, чем окружающая почва, поэтому субстрат колод защищает корневую систему от чрезмерного вымокания. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных, плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах на мелководье и в торфяно-глеевых почвах на переувлажненных участках. Органический субстрат валежа обладает плохой теплопроводностью, поэтому растения не выжимаются морозами (Скворцова и др., 1983). Имеются данные, показывающие большую роль аминокислот в питании самосева на колодах (Мелехов, 1980). Время существования валежа в условиях повышенного увлажнения составляет 10-15 лет. Количество валежа разной степени разложения в исследуемом сообществе составляет около 100 экз. на 1 га (рис. 6.1).

Благоприятные условия, создаваемые валежом для приживания растений, поддерживают высокое разнообразие микрогруппировок не только в числе учтенных видов на площадках, но и в спектрах эколого-ценотических свит, жизненных форм и экобиоморф (табл. 6.2, 6.4). При этом сходство видового разно-

образия растительных микрогруппировок на валеже с растительностью на сплавинках составляет всего 40 %, на переувлажненных участках – 30 %, а на мелководьях – только 20 % (табл. 6.5). В составе темнохвойной свиты появляются *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, в боровой – *Pinus sylvestris*, в неморальной – *Populus tremula*, в черноольховой - *Impatiens noli-tangere* и *Salix cinerea*, в опушечно-черноольховой - *Angelica sylvestris* и *Sonchus asper*, в болотно-травяной - *Dryopteris cristata* и в опушечно-неморальной - *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*. Если в структуре прежних растительных микрогруппировок преобладали в основном геломорфные растения, то на валеже происходит смещение в сторону мезоморфных видов. В спектре жизненных форм появляются стержнекорневые травы и монокарпические малолетники, а также существенно увеличивается доля деревьев (табл. 6.3, 6.4).

Валеж – это благоприятный субстрат для приживания ольхи. Об этом свидетельствуют относительно большая плотность и высокая встречаемость сеянцев ольхи на колодах (табл. 6.3). Кроме того, маршрутные наблюдения показали, что сеянцы кочкообразующих осок приурочены исключительно к валежу. Это свидетельствует о том, что перегнивающие стволы деревьев являются основой для формирования черноольховых и осоковых кочек в переувлажненных местообитаниях (схема 6.1).

Осоковые кочки. Среди геломорфных осок Неруссо-Деснянского полесья кочку формируют *Carex appropinquata*, *C. cespitosa*, *C. juncella*, *C. omskiana* и *C. paniculata*. У этих видов выражены 2 морфологические особенности, позволяющие создать кочку: отсутствие удлиненных междоузлий в зоне кущения и “связующее действие” придаточных корней. Это исключает полегание побегов. Биологический смысл формирования кочки – вынести почки возобновления выше уровня затопления. Так, “тело кочек” имеет форму усеченного конуса высотой от 30 до 50 см, обращенного основанием вверх. Поперечник их внизу – около 20 см, а сверху – 30-35 см. В отдельных случаях длительность жизни кочкообразующих осок превышает 50-100 лет (Алексеев, 1996). В исследуемом сообществе кочки приурочены к осветленным участкам, где плотность их размещения достига-

ет 80 экз. на 100 га (рис. 6.1). Здесь продолжительность существования кочек определяется временем, которое необходимо ольхе для формирования сомкнутого полога. Это обычно случается на 20-30 год после поселения ольхи на осветленных участках.

ТАБЛИЦА 6.4

Соотношение (в %) сосудистых растений разных жизненных форм и экобиоморф в микрогруппировках растительности разных микросайтов

Показатели	Типы микросайтов					
	Абиогенные			Биогенные		
	Мел- ко- водья	Сплав инки	Переувлаж- ненные участки почвы	Ва- леж	Осо- ковые кочки	Оль- ховые кочки
Жизненные формы						
Плавающие	9	-	-	-	-	-
Длиннокорневищные	46	56	43	40	45	41
Плотнoderновинные	18	10	3	3	5	3
Рыхлoderновинные	18	14	12	11	9	3
Короткорневищные	9	10	15	11	18	13
Травянистые лианы	-	5	3	3	5	5
Деревья	-	5	3	14	5	15
Кустарники	-	-	9	6	9	13
Монокарпические мало- летники	-	-	-	6	5	5
Кустарнички	-	-	3	3	-	3
Полукустарнички	-	-	6	-	-	-
Кистекорневые	-	-	3	-	-	-
Стержнекорневые	-	-	-	3	-	-
Экобиоморфы:						
Гидроморфные	8	-	-	-	-	-
Геломорфные	67	48	31	26	41	18
Гигрогеломорфные	8	14	12	-	14	7
Мезогеломорфные	-	24	12	20	23	18
Ксерогеломорфные	17	9	9	6	4	5
Гелогигроморфные	-	5	-	11	-	3
Геломезоморфные	-	-	21	-	4	-
Гигроморфные	-	-	3	6	-	7
Мезогигроморфные	-	-	3	-	-	5
Гигромезоморфные	-	-	-	3	-	3
Мезоморфные	-	-	-	26	14	28
Ксеромезоморфные	-	-	3	-	-	3
Ксероморфные	-	-	6	3	-	3

Основная масса кочки состоит преимущественно из отмерших частей побегов и минеральных веществ почвы, заносимых сюда водой и роющими насекомыми (главным образом муравьями). Верхняя часть кочек, постоянно нарастающих в высоту, не подвержена длительному переувлажнению и представляет собой благоприятный субстрат для приживания растений. Осоковые кочки по общему и среднему числу обнаруженных на них сосудистых растений, по значению индекса разнообразия Симпсона, а также по набору доминирующих свит, близки к сплавинкам (табл. 6.2). Однако расчеты парных коэффициентов Жаккара показывают, что видовой состав на осоковых кочках обновляется на 60 % по сравнению со сплавинками (табл. 6.5). Это связано с тем, что черноольховая свита пополняется *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria*, а среди болотно-травяных растений появляется *Bidens cernua*. Одновременно на кочках приживаются неморальные (*Frangula alnus*, *Dryopteris carthusiana*) и опушечно-неморальные (*Rubus idaeus*) виды. Нетрудно заметить, что эти растения обогащают спектры экобиоморф и жизненных форм в растительных микрогруппировках на кочках: здесь приживаются геломезоморфные и мезоморфные виды, а также кустарники и монокарпические малолетники (табл. 6.3, 6.4).

В условиях избыточного увлажнения осоковые кочки, как и валеж, являются подходящим местом для возобновления древесных растений. Недаром, на этих кочках были обнаружены не только p и j особи ольхи, но и более взрослые растения. Таким образом, древесные кочки (см. ниже) способны возникать также на основе осоковых кочек и представляют собой как бы вторую фазу их развития (схема 6.1).

Ольховые кочки - это многоствольное образование, в основании которого из базальной части стволов и придаточных корней формируется мощный "пьедестал". Возникновение кочек - это адаптивное приспособление ольхи к избыточному увлажнению, поскольку формирующийся "пьедестал" выносит основания стволов и часть корневой системы выше уровня застаивающихся вод и предотвращает их вымокание. Одновременно между корнями и основаниями стволов накапливается опад, который со временем перерабатывается в гумус. Благодаря этому субстрат ольховых кочек активно используется другими расте-

ниями для приживания. Живой ольховый “пьедестал” постоянно наращивается. Это стабилизирует экологическую ситуацию на кочках. Над поверхностью избыточно увлажненных низин кочки выступают в виде бугров около 1 м высоты при диаметре 1,5-3 м (рис. 6.2). На 1 га сообщества насчитывается от 150 до 200 кочек. Длительность существования черноольховых кочек достаточно велика, если учесть, что у ольхи порослеобразование, в результате которого образуются “пьедесталы”, отмечается даже в 200-летнем возрасте (Капустинская, 1959).

ТАБЛИЦА 6.5

Сходство видового состава растительности микросайтов в черноольшанике (%): жирный шрифт - коэффициенты Жаккара без учета облилия, курсив - коэффициенты Сьеренсена

	Мелководья	Сплавинки	Осоковые кочки	Переувлажненная почва	Валеж	Ольховые кочки
Мелководья		30	20	10	20	10
Сплавинки	<i>50</i>		40	40	40	30
Осоковые кочки	<i>40</i>	<i>60</i>		40	30	30
Переувлажненная почва	<i>20</i>	<i>50</i>	<i>50</i>		30	40
Валеж	<i>20</i>	<i>50</i>	<i>50</i>	<i>50</i>		50
Ольховые кочки	<i>30</i>	<i>60</i>	<i>50</i>	<i>50</i>	<i>70</i>	

Специфичность субстрата ольховых кочек - отсутствие переувлажнения (особенно в верхней части) и развитый гумусовый слой - определяет следующие изменения в растительных микрогруппировках. Во-первых, процент сходства их видового состава с микрогруппировками на валеже составляет 50 %, на переувлажненных участках – 40 %, на осоковых кочках и сплавинках – 30 %, а на мелководьях – 10 % (табл. 6.5). Во-вторых, если на ранее описанных микросайтах господствовали, в основном, разные варианты геломорфных растений, то на ольховых кочках их участие значительно сокращается, а преобладание переходит к мезоморфным видам. В-третьих, в спектре жизненных форм увеличивается доля кустарников. В-четвертых,

если в остальных микрогруппировках растительности черноольшаников по проективному покрытию доминировали или черноольховые, или болотно-травяные, или прибрежно-водные виды, то на ольховых кочках содоминируют неморальные, прибрежно-водные и болотно-травяные виды, а ценотическое значение черноольховых резко снижается. Из неморальных растений на ольховых кочках появляются *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Galeopsis bifida*, *Quercus robur* и *Viburnum opulus*, из темнохвойных - *Gymnocarpium dryopteris*, из влажнолуговых - *Poa trivialis*, а из черноольховых – травяная лиана *Humulus lupulus*. Следует также отметить повышенную встречаемость на ольховых кочках, как и на валеже, подроста *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и *Picea abies* (рис. 6.2). Это свидетельствует о том, что ольховые кочки и валеж является необходимым условием для поддержания возобновления древесных растений в сообществах с избыточным увлажнением.

В ряду микросайтов от мелководий к ольховым кочкам в составе группировок растительности возрастает число эколого-ценотических свит. Если на мелководье и на сплавинках представлено всего 4 свиты, на осоковых кочках – 5, на переувлажненных участках и на валеже – по 8, то на ольховых кочках – 9 свит. Это увеличение разнообразия связано с повышением гетерогенности экологических условий в пределах “пьедестала”. Ранее было показано, что разные части ольховых кочек отличаются увлажнением (Сарычева, 1998). Так, к верхним частям кочек с влажно-лесолуговым увлажнением (по шкале Д. Н. Цыганова, 1983) тяготеют темнохвойные, неморальные и боровые растения, к средним частям с сыро-лесолуговым увлажнением – влажнолуговые и черноольховые растения, а к нижним частям с болотно-лесолуговым увлажнением – болотно-травяные и прибрежно-водные растения.

Заключение к главе 6. Разнообразие микросайтов обуславливает возможность совместного существования в черноольшаниках большого числа растений, различающихся по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности. Так, мелководья, сплавинки и переувлажненные участки поддерживают в сообществе популяции гидроморфных и геломорфных растений, а валеж, осоковые и черноольховые кочки –

популяции гигроморфных, мезоморфных и ксероморфных растений. Если мелководья и сплавинки создают благоприятные условия только для прибрежно-водных, болотно-травяных и черноольховых растений, то валеж, осоковые и черноольховые кочки благоприятны для широкого спектра эколого-ценотических свит – от болотно-травяных и черноольховых растений до темнохвойных и неморальных видов. Следует отметить, что в спектрах жизненных форм всех микросайтов господствуют длиннокорневищные растения. Однако мелководья поддерживают в сообществе популяции плавающих растений, переувлажненные участки создают относительно благоприятные условия для полукустарничков, а валеж, осоковые и черноольховые кочки – для подроста древесных растений и для монокарпических травянистых малолетников.

Микросайты могут существовать как изолированно друг от друга, так и находиться в пределах других микросайтов. Например, осоковые и черноольховые кочки могут существовать на мелководье и на переувлажненных участках почвы. Кроме того, осоковые кочки часто размещаются на валеже и на “пьедесталах” ольхи. Перегнивающие стволы деревьев могут располагаться как на мелководье, так и на ольховых кочках. Иными словами, микросайты черноольховых сообществ образуют вложенные мозаики.

Все микросайты можно разделить на 2 группы. К первой относятся микросайты абиогенного происхождения – мелководья, переувлажненные участки почвы и сплавинки. Однако исследования показывают, что в ненарушенном биогеоценотическом покрове мелководья и переувлажненные участки почвы эрозионных ложбин стока и малых водотоков находится под постоянным контролем бобров (Евстигнеев, Беляков, 1997). Во вторую группу объединяются валеж, осоковые и черноольховые кочки, возникающие биогенно. Микросайты биогенного происхождения генетически связаны между собой. Так, валеж является основой для формирования осоковых и черноольховых кочек, в свою очередь осоковые кочки создают условия для развития черноольховых кочек, а стареющие и выпадающие стволы ольхи – это следующая генерация валежа (схема 6.1). Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях ольхи – это одно

из необходимых условий для поддержания структурного и видового разнообразия черноольховых лесов.

ГЛАВА 7

КАБАН И ЦИКЛИЧЕСКИЕ МИКРОСУКЦЕССИИ В ТРАВЯНОМ ПОКРОВЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Среди средообразователей выделяется группа животных, которые являются эдификаторами растительного покрова на внутриценоотическом уровне организации лесных биогеоценозов (Торопова, 1994). К этой группе относятся кабаны, кроты, муравьи, мелкие грызуны и другие. Порои, выбросы и поверхностные ходы, создаваемые этими животными, определяют неоднородность и динамические процессы в напочвенном покрове сообществ. Наиболее мощным средообразователем в этой группе является кабан (*Sus scrofa L.*). В известной нам литературе детальные исследования динамических процессов на кабаньих пороях проведены в исследованиях О. В. Смирновой и П. Ф. Голенковой (1975), а также в работах В. Г. Онипченко и К. А. Голикова (1986). В первом случае анализируются дигрессии травяного покрова широколиственных лесов под воздействием кабанов, а во втором - демутации растительности на пороях альпийских лишайниковых пустошей.

В этой главе анализируются сукцессионные преобразования микрогруппировок растительности на кабаньих пороях с использованием опыта предшествующих исследователей.

Известно, что в массиве Брянских лесов деятельность кабана не прерывалась даже в период глубокой депрессии его численности (30-40 годы XX в). Этот период отличался предельным уменьшением области распространения кабана на территории Восточной Европы за последние тысячелетие (Фадеев, 1981).

В качестве модельного объекта выбрана ясеневая дубрава в пойме Неруссы. Этот выбор не случаен. Плотность кабанов в широколиственных сообществах поймы в несколько раз больше, нежели в мелколиственных и сосновых лесах на водоразделах (табл. 7.1). Для избежания влияния на травяной покров сукцессивного состояния древостоя и гетерогенности экологических

условий поймы изучение проводилось в одном типе парцелл – в ясеневой дубраве пролесниково-снытевой. По флористической классификации дубрава относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum* (Морозова, 1999). Сообщества этого типа занимают верхние части короткопоемных грив с близкой высотой (65-110 см) над меженным уровнем воды в ближайшей старице. Диапазон освещенности на уровне травяного покрова составлял 2,3 % - 4,0 % от полной. Известно, что при этой освещенности в синузии широколиствяны способны формироваться ценотически замкнутые группировки, динамические процессы в которых определяются биотическими факторами (пороями животных или вывалами деревьев). Ниже этого порога освещенности ценотическая замкнутость в группировках травы отсутствует. Это определяется затеняющим влиянием древесных эдификаторов (Смирнова, 1987), а не нарушениями, создаваемыми вывалами деревьев и пороями животных.

ТАБЛИЦА 7.1

Плотность кабанов (особей на 1000 га) за три года в разных типах леса заповедника “Брянский лес”

Тип леса	Плотность населения кабанов по годам		
	1995	1996	1997
Широколиственный	18	47	53
Хвойно-широколиственный	15	36	16
Мелколиственный	12	7	14
Сосновый	7	9	5

Примечание. Плотность кабанов приводится по данным зимних маршрутных учетов (Методические ..., 1990).

В верхнем ярусе парцеллы господствуют старовозрастные и средневозрастные генеративные деревья дуба черешчатого (*Quercus robur*) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) с сомкнутостью 60-70 %, в ярусе подроста - липа сердцелистная (*Tilia cordata*) и клен остролистный (*Acer platanoides*) виргинильного онтогенетического состояния (20-30 %), а в ярусе подлеска - генеративные кусты лещины обыкновенной (*Corylus*

avellana) с сомкнутостью 30-40 %. Проективное покрытие травяного покрова парцеллы зависит от интенсивности влияния кабанов и колеблется от 5 до 70 %. Видовой состав синузии широко травья приведен в табл. 7.2.

Для выяснения тенденций развития микрогруппировок растительности на “покопках” в пределах парцеллы подбирались разновозрастные порои. Возраст пороев оценивался по скорости захвата свободных территорий модельными видами. В качестве модельных видов выбраны: 1) крапива двудомная - *Urtica dioica*; 2) сныть обыкновенная - *Aegopodium podagraria*; 3) пролесник многолетний - *Mercurialis perrenis*. Первый вид в течение одного сезона способен сформировать корневища до 50 см. При этой скорости вегетативного разрастания крапива осваивает кабаньи порои площадью 2-3 кв м в течение 2-3 лет. Длина годовых приростов корневищ сныти и пролесника составляет около 20-30 см (Смирнова, 1987), которые позволяют этим видам освоить порои кабанов в течение 4-5 лет.

Маршрутные наблюдения в Неруссо-Деснянском полесье показали, что среди роющих животных кабан является наиболее мощным средообразователем на внутривидовом уровне организации лесных биогеоценозов. Для сукцессивных преобразований почвенного покрова в пределах парцеллы наиболее значимы следующие особенности поведения кабана: 1) формирование пороев, которые среди сомкнутого травяного покрова создают свободные от растительности участки, необходимые для приживания конкурентно слабых растений; 2) использование территории парцеллы по “переложной” системе, при которой порои оставляются на некоторое время. Последнее связано с уменьшением их кормности. Исследования последствий трофической деятельности кабана показали, что количество и биомасса беспозвоночных на пороях уменьшается в 3-4 раза (Гусев, 1986; Простаков, 1995), а биомасса травяного покрова - в 2-5 раз (Смирнова, 1987; Завьялова, 1997). Население беспозвоночных обычно восстанавливается на 2 год (Гусев, 1986), а растительность - только на 4-5 год (Смирнова, 1987; Титов, Печенюк, 1990; Онипченко и др., 1986). Это определяет циклическое раз-

витие пятен растительности на пороях и их пространственное перераспределение в пределах парцеллы.

В циклическом развитии микрогруппировок на пороях выделяются 3 этапа: 1) стадия свежих пороев; 2) стадия пороев 2-3-летней давности; 3) стадия старых пороев - более 4-5 лет (схема 7.1).

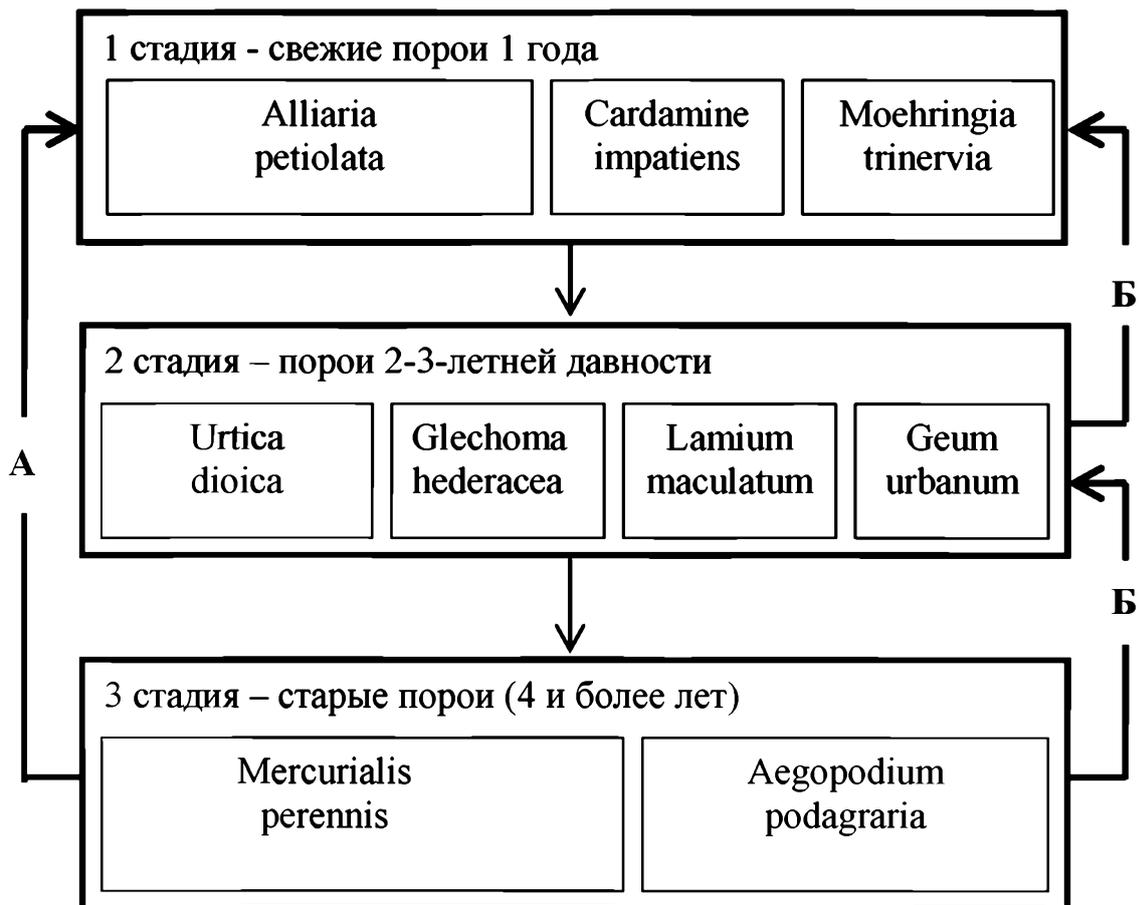


Схема 7.1. Циклическое развитие микрогруппировок растительности на кабаньих пороях. Ясеновая дубрава пролесниково-снытевая. Прямоугольниками с жирной рамкой обозначены этапы развития микрогруппировок, с тонкой – микрогруппировки растительности. Названия микрогруппировок даны по доминирующим видам. Размеры прямоугольников в пределах каждого этапа соответствуют частоте доминирования видов на пороях. Тонкие стрелки - направление развития растительности, определяемое конкурентными растениями (сныть и пролесник), толстые - направления развития растительности, определяемое кабанями. Циклы развития: А - удлиненные, Б - укороченные.

Стадия свежих пороев. Эти порои отличаются низкой сомкнутостью травяного покрова (около 5 %), а также разрыхленной почвой, что уменьшает ее объемный вес и увеличивает плодородие. Почва на “покопках” отличается повышенной температурой и улучшенным газообменом, а также в ней усиливается интенсивность микробиологических процессов и увеличивается количество доступных для растений элементов питания (Гусев, 1986; Завьялова, 1997). Незначительная сомкнутость и уникальный экологический режим сказываются на травяном покрове следующим образом.

Во-первых, на свежих пороях значительно возрастают показатели флористического разнообразия. Так, по сравнению с нарушенными участками общее число видов увеличивается в 2,5-3,0 раза, а индекс разнообразия Симпсона и среднее число видов на учетной площадке - в 1,5-2,0 раза (табл. 7.3). Это увеличение разнообразия происходит за счет появления на пороях аллювиальных (*Fallopia dumetorum*), черноольховых (*Cardamine impatiens*) и опушечно-черноольховых растений (*Anthriscus sylvestris*, *Arctium lappa*, *Carduus crispus*, *Galium aparine*), а также видов неморальной свиты - *Asarum europaeum*, *Galeopsis bifida*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Milium effusum*, *Moehringia trinervia* и *Scrophularia nodosa* (табл. 7.2).

Во-вторых, на пороях существенно изменяется соотношение ценотической значимости видов разных типов поведения. Если в сомкнутых группировках абсолютное доминирование в проективном покрытии принадлежит конкурентным видам - сныти и пролеснику, то на свежих пороях - реактивным (табл. 7.2). Последние виды являются слабоконкурентными растениями и их существование в ценозе зависит от нарушений травяного покрова (Смирнова, 1987).

Из реактивных видов здесь представлены 2 группы: 1) многолетние вегетативно подвижные растения - *Circaea lutetiana*, *Galium odoratum*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Milium effusum*, *Rubus caesius* и *Urtica dioica* (табл. 7.2). Их популяции малочисленны и представлены только единичными сеянцами и парциальными образованиями вегетативного происхож-

дения, которые сохранились от прежних поколений травяного покрова; 2) однолетние и малолетние вегетативно неподвижные травы - *Alliaria petiolata*, *Arctium lappa*, *Cardamine impatiens*, *Carduus crispus*, *Fallopia dumetorum*, *Galeopsis bifida*, *Galium aparine*, *Geranium robertianum*, и *Moehringia trinervia*. Эта группа наиболее многочисленна на свежих пороях кабанов. Чаще всего в изученных микрогруппировках доминировала *Alliaria petiolata*, реже - *Cardamine impatiens* и *Moehringia trinervia* (схема 7.1, табл. 7.2). У представителей этой группы выражен комплекс биологических свойств “номадного типа” (термин J. S. Denslow, 1987). Он направлен на стремительное освоение зоогенных нарушений и на быстрый переход в латентное состояние. Так, с одной стороны, они отличаются высокой семенной продуктивностью, растянутым периодом прорастания и максимальными темпами развития, а с другой - полным отсутствием каких-либо проявлений жизни связанных с вегетативным размножением и разрастанием, а также со способностью переходить в квазисекулярное состояние и во вторичный покой. Длительность удержания территории этими видами не превышает 1 года (Смирнова, 1987).

В-третьих, относительно благоприятный экологический режим пороев является хорошим фоном для приживания проростков, экологические пределы толерантности которых уже, чем для взрослых особей. Недаром, на свежих пороях было встречено семенное пополнение всех, без исключения, видов - и реактивных, и толерантных, и конкурентных (табл. 7.2).

Таким образом, свежие порою - это одно из необходимых условий для существования в ценозе реактивных видов “номадного” типа, а также для семенных инвазий других растений.

Стадия пороев 2-3-летней давности. При спонтанном развитии растительности через 2-3 года на кабаньих пороях показатели флористического разнообразия несколько уменьшаются (табл. 7.3). Это связано с исчезновением ряда специфических видов, принадлежащих опушечно-черноольховой (*Anthriscus sylvestris*, *Carduus crispus*), аллювиальной (*Fallopia dumetorum*) и неморальной (*Galeopsis bifida*) свитам. Однако, судя по баллам проективного покрытия и обилия, возрастает ценотическая зна-

чимось большинство сохранившихся видов (табл. 7.2). При этом среднее проективное покрытие травяного покрова увеличивается с 5 до 40 %.

Одновременно меняется соотношение видов по типам поведения. Во-первых, существенно возрастает доля проективного покрытия (от 14 до 24 %) толерантных растений (*Asarum europaeum*, *Festuca gigantea*, *Geum urbanum*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Scrophularia nodosa*), ценотическое значение которых на этом этапе развития микрогруппировок достигает максимума. Среди толерантных растений чаще всего на кабаньих пороях 2-3-летней давности доминировал *Geum urbanum* (схема 7.1). Во-вторых, в группе реактивных растений доминирование переходит от однолетников “номадного” типа к многолетним вегетативно подвижным растениям. Так, проективное покрытие-обилие *Lamium maculatum*, *Millium effusum*, *Glechoma hederacea*, *Galium odoratum*, *Circaea lutetiana*, *Rubus caesius* и *Urtica dioica* на этом этапе возрастает в среднем в 2 раза (табл. 7.2). Чаще всего доминирующие позиции по проективному покрытию и численности на 2-3-летних пороях занимает *Urtica dioica*, за ней следуют *Lamium maculatum* и *Glechoma hederacea* (схема 7.1). От реактивных видов “номадного” типа представители этой группы отличаются более длительным удержанием территории элементом популяции - от 2 лет у *Galium odoratum*, *Glechoma hederacea* и *Urtica dioica* до 5 лет у *Millium effusum* и *Lamium maculatum* (Смирнова, 1987).

На 2-3-летних пороях семенные инвазии растений резко сокращаются. Это связано с появлением подстилки, которая затрудняет приживание проростков. Были встречены сеянцы только отдельных видов - *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata* и *Geum urbanum*.

Таким образом, через 2-3 года господство в растительных микрогруппировках на пороях переходит от однолетников к многолетним травам реактивной группы. Одновременно на 2-3-летних пороях ценотическая значимость толерантных растений достигает максимума.

ТАБЛИЦА 7.2

Встречаемость (римские) и облик (в скобках) растений на пороях кабанов разного возраста

Названия растений	Стадии развития растительности на пороях кабанов				Эколого-ценотическая свита	Тип поведения
	В 1 год: группа "Alliaria petiolata"	На 2-3 год: группа "Urtica dioica"	На 4-5 год и более, группы:			
			"Aegopodium podagraria"	"Mercurialis perrenis"		
<i>Aegopodium podagraria</i>	III (+)	III (1)	V (5)	IV (2)	немор.	C
<i>Alliaria petiolata</i>	IV (2)	II (+)	II (+)	I (+)	немор.	R
<i>Anthriscus sylvestris.</i>	I (+)	-	-	-	оп.-черн.	S
<i>Arctium lappa</i>	I (+)	I (+)	-	-	оп.-черн.	R
<i>Asarum europaeum</i>	I (+)	I (1)	-	-	немор.	S
<i>Cardamine impatiens</i>	IV (1)	I (+)	-	-	черн.	R
<i>Carduus crispus</i>	I (+)	-	-	-	оп.-черн.	R
<i>Circaea lutetiana</i>	I (+)	II (1)	I (1)	I (1)	немор.	R
<i>Fallopia dumetorum</i>	I (+)	-	-	-	алл.	R
<i>Festuca gigantea</i>	-	I (1)	I (+)	-	немор.	S
<i>Filipendula ulmaria</i>	-	I (+)	-	I (1)	черн.	S
<i>Galeopsis bifida</i>	I (+)	-	-	-	немор.	R
<i>Galium aparine</i>	I (+)	I (+)	-	-	оп.-черн.	R
<i>Galium odoratum</i>	I (+)	II (1)	-	-	немор.	R
<i>Geranium robertianum</i>	II (1)	II (+)	-	-	немор.	R
<i>Geum urbanum</i>	II (+)	II (2)	III (1)	II (1)	немор.	S
<i>Glechoma hederacea</i>	II (+)	II (2)	-	-	немор.	R

Таблица 7.2 (продолжение)

Названия растений	Стадии развития растительности на пороях кабанов				Эколого-ценотическая свита	Тип поведения
	В 1 год: группа "Alliaria petiolata"	На 2-3 год: группа "Urtica dioica"	На 4-5 год и более, группы:			
			"Aegopodium podagraria"	"Mercurialis perennis"		
<i>Lamium maculatum</i>	II (+)	II (1)	-	-	немор.	R
<i>Mercurialis perennis</i>	I (+)	II (1)	III (2)	V (5)	немор.	C
<i>Milium effusum</i>	I (+)	I (1)	-	-	немор.	R
<i>Moehringia trinervia</i>	III (1)	I (+)	-	-	немор.	R
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-	I (1)	-	-	немор.	S
<i>Pulmonaria obscura</i>	I (+)	II (1)	II (2)	II (1)	немор.	S
<i>Rubus caesius</i>	I (+)	I (+)	I (2)	-	оп.-черн.	R
<i>Scrophularia nodosa</i>	I (+)	I (1)	-	-	немор.	S
<i>Urtica dioica</i>	I (+)	V (2)	I (+)	II (+)	черн.	R

Примечание. Свита: немор. - неморальная; черн. - черноольховая; оп.-черн. - опушечно-черноольховая; алл. - аллювиальная. Тип поведения: C - конкурентный; S - толерантный; R - реактивный. Характеристика типа поведения дана по О. В. Смирновой (1987).

ТАБЛИЦА 7.3.

Некоторые показатели флористического разнообразия на кабаньих пороях разного возраста. Сообщества ясеневая дубрава пролесниково-снытевая

Показатели разнообразия	Этапы развития растительности на кабаньих пороях			
	1 год после нарушения, группа "Alliaria petiolata"	2-3 год после нарушения, группа "Urtica dioica"	4 и более лет после нарушения	
			группа "Aegopodium podagraria"	группа "Mercurialis perennis"
Общее число видов на пороях	23	22	9	8
Среднее число видов на площадках	5.0	4.1	3.2	2.6
Диапазон видов на площадках	3 - 7	3 - 6	1 - 4	2 - 4
Индекс разнообразия Симпсона	6.0	5.2	3.7	2.9
Доля проективного покрытия видов*				
конкурентных	16	19	66	80
толерантных	14	24	23	12
реактивных, %	70	57	11	8
Доля числа видов свит **				
неморальной	65	72	78	75
черноольховой	9	14	11	25
опушечно-черноольховой	22	14	11	-
аллювиальной, %	4	-	-	-

Примечания. * Общее покрытие – 100 %. ** Общее число видов – 100 %.

Стадия старых пороев. К 4-5 годам доминирование на пороях переходит к сныти и пролеснику. Эти растения, относящиеся к конкурентной группе видов, отличаются относительно высокой вегетативной подвижностью и продуктивностью, большой биомассой, а также значительной длительностью удержания территории (Смирнова, 1987). Это позволяет конкурентным видам создавать ценотически замкнутые заросли. По мере формирования замкнутых группировок проективное покрытие сныти и

пролесника достигает 90-100 %. При этом вытесняется большинство видов травяного покрова (табл. 7.2). Заросли сныти и пролесника становятся практически недоступны для внедрения новых видов. В этих зарослях индекс разнообразия Симпсона и среднее число видов на учетных площадках уменьшаются в 1,5-2 раза, а общее число видов - в 3 раза. При этом эколого-ценотический состав ограничен в основном видами неморальной свиты. Пролесниковые группировки отличаются меньшим разнообразием, нежели снытевые (табл. 7.2). Известно, что его заросли отличаются наибольшей плотностью в синузии широко-травья (Торопова, 1987). Большинство реактивных и толерантных растений, которые встречены в группировках конкурентных видов редко доживают до генеративного состояния (*Alliaria petiolata*, *Urtica dioica*) или существуют на низком уровне жизнеспособности и численности (*Geum urbanum*, *Festuca gigantea*, *Pulmonaria obscura*, *Rubus caesius*).

Группировки сныти и пролесника могут удерживать за собой территорию в течение длительного времени. Эта особенность базируется на способности зарослей конкурентных растений к циклическому старению и омоложению за счет постоянной замены отмирающих парциальных побегов и кустов молодыми отбегами (Смирнова, 1987).

Заключение к главе 7. Исследование показало, что на внутрипарцеллярном уровне организации биогеоценозов, благодаря трофической деятельности кабанов, непрерывно формируются сукцессионные ряды развития растительности - от группировок однолетних растений на свежих пороях, через группировки многолетних реактивных и толерантных видов на 2-3-летних "покопках", до зарослей конкурентных видов на старых пороях (схема 7.1). Эту последовательность формирования группировок можно рассматривать как микросукцессию. Ведущая роль в этих однонаправленных преобразованиях микрогруппировок растительности принадлежит эдификаторам травяного покрова - конкурентным видам. Эдификаторная роль конкурентных видов проявляется в постепенном вытеснении реактивных и толерантных растений на пороях, а также в способности длительное время удерживать за собой территорию.

Однако использование кабаном территории парцеллы по “переложной” системе может прервать однонаправленные микросукцессии. При этом формируются удлиненные и укороченные циклы развития растительности (схема 7.1). Удлиненные циклы образуются, если кабаны перекапывают заросли конкурентных растений на значительной площади и снижают сомкнутость травяного покрова до 2-5 %. Укороченные циклы могут сформироваться в 2-х случаях: 1) если кабаны в поисках пищи возвращаются на прежние пороги через 2-3 года, когда доминируют толерантные и реактивные травы с вегетативной подвижностью. При этом выпадает стадия с доминированием конкурентных растений; 2) если кабаны формируют относительно небольшие плечи среди зарослей конкурентных растений, которые быстро захватываются реактивными травами с вегетативной подвижностью и толерантными растениями, отдельные особи которых всегда присутствуют в микрогруппировках конкурентных растений (табл. 7.2). В этом случае выпадает первая стадия с доминированием однолетников эфемерного типа.

Таким образом, постоянная роющая деятельность кабана преобразует однонаправленные микросукцессии в циклы. Благодаря циклическим микросукцессиям поддерживается полидоминантный видовой состав в синузии широколавья. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения пятен травяного покрова с доминированием видов разных типов поведения (конкурентных, толерантных и реактивных) в пределах парцеллы.

В работе рассмотрено влияние на травяной покров парцелл наиболее мощного роющего животного - кабана. Однако маршрутные наблюдения показывают, что на циклическую мозаику травяного покрова, определяемую кабаном, накладывается циклическая мозаичность растительности, создаваемая более мелкими животными - кротами, мышами и муравьями. Изучение вклада этих биотических факторов в динамику растительности позволит глубже понять механизмы поддержания разнообразия сообществ на внутривидовом уровне.

ГЛАВА 8

ЧЕРНЫЙ САДОВЫЙ МУРАВЕЙ И ЦИКЛИЧЕСКИЕ МИКРОСУКЦЕССИИ В ТРАВЯНОМ ПОКРОВЕ ВНУТРИЛЕСНЫХ ПОЛЯН

Постройки муравьев создают среди сомкнутого травяного покрова на полянах разреженные участки растительности, которые необходимы для приживания семенного поколения большинства растений и являются подходящими местообитаниями для слабоконкуретных видов. На муравейниках формируются своеобразные комплексы растительности (микроруппировки), для которых свойственны особые динамические процессы - микросукцессии (Куркин, 1976). В этой главе показана роль черного садового муравья (*Lasius niger* L.) в поддержании флористического разнообразия травяного покрова и проанализированы сукцессионные преобразования микроруппировок растительности на его постройках с использованием представлений о мозаично-циклической организации экосистем.

Основные исследования проведены на вейниковых (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) полянах, дополнительные – на опушках, зарастающих елово-широколиственным лесом. Все сообщества были подобраны на супесчаных почвах третьей надпойменной террасы. Древостой заросших опушек представлен дубом и елью (сомкнутость 70 %), а подлесок и подрост – лещиной, бересклетом бородавчатым и елью (сомкнутостью 60-70 %). Характеристика травяного покрова вейниковых полян приведена в таблице 8.4, а заросших опушек – в таблице 8.6. Проанализировано 250 наземных построек муравьев. Фрагменты некоторых колоний закартированы, а также показано размещение растений на отдельных постройках.

Размеры нарушений, создаваемых *Lasius niger* и другими видами муравьев. Виды муравьев отличаются по интенсивности средообразующей деятельности. Это проявляется в размерах отдельных построек и плотности их размещения в сообществе.

ТАБЛИЦА 8.1
Размеры отдельных построек муравьев
в Неруссо-Деснянском полесье

Виды муравьев	Площадь построек, см ²
<i>Formica plicifera</i> Foerster.	100000
<i>Formica pratensis</i> Retz.	30000
<i>Lasius niger</i> L.	300-20000
<i>Formica exsecta</i> Nyl.	200-5000
<i>Formica fusca</i> L.	500-3000
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	100-2500
<i>Lasius flavus</i> L.	100-2000
<i>Myrmica lobicornis</i> Nyl.	200-2000
<i>Myrmica rubra</i> L.	100-2000
<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert.	100-2000
<i>Formica cunicularia</i> Latr.	200-800
<i>Formica pressilabris</i> Nyl.	200-600

ТАБЛИЦА 8.2
Плотность нарушений напочвенного покрова (м²/га),
создаваемых муравьями в разных сообществах

Названия муравьев	Сообщества			
	Светлые		Темные	
	Внутри-лесная поляна	Березняк разнотравный разреженный	Березняк разнотравный сомкнутый	Елово-широколиственный лес
Подстилка	9519	9353	9488	9528
Всех муравейников	481	647	512	472
<i>Lasius niger</i> L.	314	445	21	78*
<i>Formica pressilabris</i> Nyl.	5.5	-	-	-
<i>Formica exsecta</i> Nyl.	24.5	-	-	-
<i>Formica cunicularia</i> Latr.	8	-	-	-
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	130	128	-	-
<i>Lasius umbratus</i> Nyl.	-	6	-	-
<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert.	-	25	-	-
<i>Formica fusca</i> L.	-	37	28	-
<i>Myrmica lobicornis</i> Nyl.	-	6	59	-
<i>Lasius flavus</i> L.	-	-	298	-
<i>Camponotus vagus</i> Scop.	-	-	9	-
<i>Myrmica rubra</i> L.	-	-	95	0.6
<i>Formica pratensis</i> Retz.	-	-	-	394*

Примечание. * - заброшенные постройки

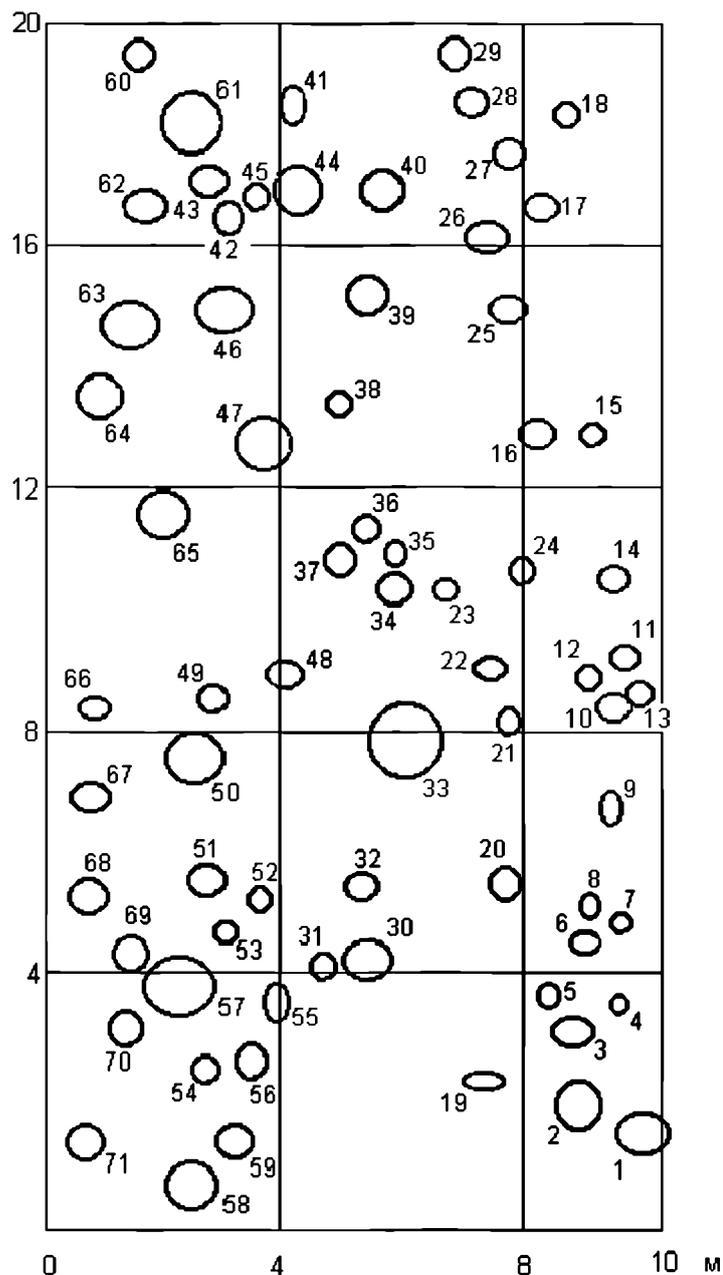


Рис. 8.1. Карта размещения наземных построек муравьев на внутрилесной вейниковой поляне. Негинское лесничество – кв. 11. Цифрами отмечена видовая принадлежность построек: *Lasius niger* – 1-3, 19, 21, 22, 24, 29—33, 40-47, 49, 50, 56-58, 60, 62, 63, 65, 65; *Formica pressilabris* – 9, 59; *Formica execta* – 15, 61, 68; *Formica cunicularia* – 11-13; *Tetramorium caespitum* – 4-8, 10, 14, 16-18, 20, 23, 25-28, 34, 36, 48, 51-55, 64, 67, 69-71.

В Неруссо-Деснянском полесье крупные постройки свойственны для *Formica polictena* и *F. pratensis*. Так, площадь построек *F. polictena* достигает 10 м², а у *F. pratensis* - 3 м². Во вто-

рую группу входят виды, у которых размеры построек составляют 0.2-0.5 м² (*F. exsecta*, *F. fusca*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*, *L. flavus*, *Myrmica lobicornis*, *M. rubra*, *M. sabuleti*). *Lasius niger* иногда создает и более крупные сооружения – до 2 м². К третьей группе относятся *F. cunicularia* и *F. pressilabris* с постройками не более 0.1 м² (табл. 8.1).

Исследования показали, что в светлых и хорошо прогреваемых сообществах наибольший вклад в создание нарушений травяного покрова вносят колонии *L. niger*. Например, на вейниковой поляне и в светлом вейниково-разнотравном березняке общая площадь его нарушений достигает 300-450 м² на 1 га. Это примерно в 2 раза превышает совокупную площадь нарушений других видов (табл. 8.2; рис. 8.1). В затененных сообществах, где меньше прогревается напочвенный покров, колонии *L. niger* деградируют. Здесь ведущая роль в создании нарушений переходит к другим муравьям, например - к *Lasius flavus* в сомкнутом березняке разнотравном (табл. 8.2).

Циклические микросукцессии в напочвенном покрове вейниковых полей, определяемые действующими колониями *Lasius niger*. Действующие колонии *L. niger* в Неруссо-Деснянском полесье можно встретить практически на всех хорошо дренируемых и хорошо освещенных полянах. Как было показано выше, что среди муравьев *L. niger* является наиболее мощным средопреобразователем на внутрилесных полянах. Для сукцессионных преобразований напочвенного покрова значимы следующие особенности поведения *L. niger*: 1) формирование построек в виде выбросов земли, которые среди сомкнутого травяного покрова создают разреженные участки; 2) использование территории сообщества по "переложной" системе, при которой муравейники забрасываются на некоторое время. Переход муравьев в новые места определяется "зацеplinением" земляных кочек (Куркин, 1976). Через некоторое время муравьи могут снова вернуться на прежнее место. Однако маршрутные исследования показали, что возвращение *L. niger* возможно только через нарушения "целины" кабанами, кротоми или другими роющими животными. Такое использование территории муравьями определяет циклическое развитие пятен растительности и их пространственное перераспределение в пределах сообщества.

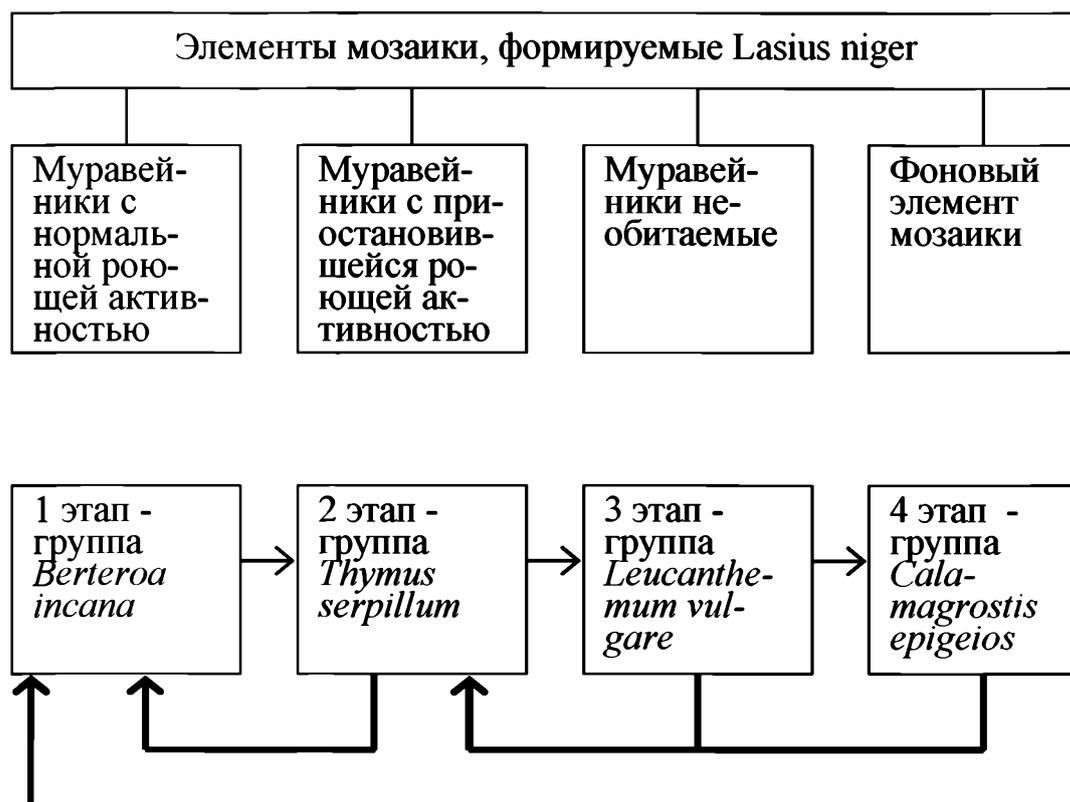


Схема 8.1. Циклическое развитие растительности на элементах мозаики, формируемых *Lasius niger*. Поляна с доминированием вейника наземного. Тонкие стрелки – направление развития растительности, определяемое длиннокорневищным злаком (*Calamagrostis epigeios*). Толстые стрелки – направления развития растительности, определяемое муравьями и кабанями. Названия групп растительности на элементах мозаики даны по верным, доминирующим и уникальным видам (см. табл. 8.4).

В циклическом развитии микрогруппировок растительности на муравьиных выбросах выделяется 4 этапа: 1) стадия муравейников с нормальной роющей деятельностью; 2) стадия муравейников с приостановившейся роющей активностью; 3) стадия необитаемых муравейников; 4) стадия фонового элемента мозаики - "целинный" участок (схема 8.1).

1 этап. Микрогруппировки растительности на муравейниках с нормальной роющей активностью. Эти местообитания отличаются низкой сомкнутостью травяного покрова (около 40 %) и разрыхленным субстратом. Известно, что разрыхленная почва отличается повышенной температурой и улучшенным газообменом. Это приводит к усилению интенсивности микробиологических процессов и к увеличению количества доступных для рас-

тений элементов питания (Захаров, 1978). Одновременно в периоды переувлажнения они хорошо дренируются, а в засушливые - сильнее иссушаются (Куркин, 1976). Незначительная сомкнутость и уникальный экологический режим сказываются на микрогруппировках растительности.

ТАБЛИЦА 8.3

Некоторые показатели видового разнообразия растений в микрогруппировках растительности, создаваемых *Lasius niger* L.

Показатели Разнообразия	Элементы мозаики. создаваемые муравьями			
	Фоновый элемент мозаики	Муравейники с нормальной роющей активностью	Муравейники с приостановившейся роющей активностью	Муравейники необитаемые
Внутрилесная поляна (действующая колония)				
Среднее число видов	5.5	13.2	11.1	8.9
Диапазон варьирования числа видов	4-7	12-15	8-15	7-11
Индекс разнообразия Симпсона	4.8	12.3	9.9	8.4
Заросшая опушка (заброшенная колония)				
Среднее число видов	5.0	-	-	9.3
Диапазон варьирования числа видов	3-7	-	-	7-12
Индекс разнообразия Симпсона	4.8	-	-	8.5

Во-первых, на муравейниках с нормальной роющей активностью значительно возрастают показатели флористического разнообразия. Так, среднее число видов сосудистых растений на выбросах увеличивается по сравнению с ненарушенным участком с 5.5 видов до 13.2 видов, а индекс разнообразия Симпсона с 4.8 до 12.3. При этом минимальное число видов увеличивается с 4 до 12, а максимальное – с 7 до 15 (табл. 8.3). Кроме того, судя по значениям коэффициента Жаккара, в микрогруппировках активно растущих муравейников видовой состав растений меняется на 80 %.

Такое изменение разнообразия происходит за счет появления на муравьиных постройках борových (*Carex ericetorum*, *Festuca ovina*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*), аллювиальных (*Equisetum arvense*), влажнолуговых (*Carex hirta*, *Luzula pallescens*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*), опушечно-неморальных (*Silene nutans*) и неморальных (*Glechoma hederacea*, *Viola odorata*) растений, а также видов сухолуговой свиты - *Agrostis tenuis*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Centaurea jacea*, *Chenopodium album*, *Erigeron canadensis*, *Euphorbia virgata*, *Hieracium pilosella*, *Hylotelephium triphyllum*, *Knautia arvensis*, *Lepidium densiflorum*, *Plantago lanceolata*, *Poa compressa*, *Polygonum aviculare*, *P. convolvulus*, *Potentilla argentea*, *Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *Saponaria officinalis*, *Scleranthus perennis*, *Sedum acre*, *Thymus serpyllum*, *Veronica agrestis*, *V. officinalis*. (табл. 8.4). Маршрутные наблюдения показывают, что на активно растущих муравейниках часто появляются *Arenaria serpyllifolia*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cerastium holosteoides*, *Herniaria polygama*, *Erophila verna*, *Draba nemorosa* и другие.

Во-вторых, на недавно появившихся муравейниках существенно возрастает доля малолетников - *Berteroa incana*, *Chenopodium album*, *Conyza canadensis*, *Lepidium densiflorum*, *Melampyrum pratense*, *Polygonum aviculare*, *P. convolvulus*, *Veronica agrestis*, *Viola arvensis* (табл. 8.4). Большинство популяции этих видов представлены всеми онтогенетическими группами. Разновозрастность популяций на муравейниках определяется растянутым периодом плодоношения и прорастания семян. Для представителей одно- и малолетников свойственен "номадный" комплекс признаков, который направлен на стремительное освоение свободных территорий и на быстрый переход в латентное состояние (Жукова, 1995). На целинных участках (фоновом элементе мозаики) присутствие однолетников и малолетников случайно. Они редко формируют многочисленные популяции с нормально развитыми особями.

В-третьих, относительно благоприятный режим освещения и хорошая аэрации субстрата на постройках этой стадии является важным фактором приживания семян трав, характерных для внутрилесных полей.

В-четвертых, в основании построек развивается синузии мхов и лишайников с небольшим покрытием *Brachytecium campestre*, *B. albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia tenuis*, *Dicranella rufescens*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*. Их появление связано с тем, что в основании построек деятельность муравьев выражена слабо и здесь разрастаются длиннокорневищные растения, которые защищают почву от прямых солнечных лучей.

Таким образом, муравейники с нормальной роющей активностью - это необходимое условие для существования в сообществе популяций малолетников, для семенных инвазий сосудистых растений других жизненных форм, а также для формирования синузии мхов.

2 этап. Микрогруппировки растительности на муравейниках с приостановившейся роющей активностью. При спонтанном развитии микрогруппировок на новообразованных муравейниках через 2-3 года существенно возрастает насыщенность построек корневищами (табл. 8.5). Это затрудняет роющую деятельность муравьев и приводит к изменениям в растительных микрогруппировках.

Во-первых, приостановка в рыхлении субстрата определяет формирование на постройках выраженной синузии мхов. Ее проективное покрытие увеличивается с 2 до 20 %. Постройки муравьев обычно покрываются подушками *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium schreberi* (табл. 8.4).

Во-вторых, по сравнению с предыдущим этапом на муравейниках с приостановившейся роющей активностью не обнаружено достоверных отличий по среднему числу видов и по индексу Симпсона. Однако, судя по значениям коэффициента Жаккара, обновление видового состава происходит на 60 %. Это связано с исчезновением видов - *Conyza canadensis*, *Equisetum arvense*, *Hylotelephium triphyllum*, *Lepidium densiflorum*, *Poa compressa*, *Polygonum aviculare* и *Sedum acre*, а также с появлением сеянцев борových видов - *Peucedanum oreoselinum* и *Polygonatum odoratum*, влажнолуговых - *Equisetum pratense*, опушечно-неморальных - *Geranium sanguineum*, *Laserpitium prutenicum*, *Melampyrum nemorosum*, *Potentilla heptaphylla*, темныхвойных - *Orthilia secunda*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*,

а также сухолуговых - *Steris viscaria*, *Trifolium hybridum* и *Bromopsis inermis*. Одновременно на этом этапе микросукцессии разрастается полукустарничек *Thymus serpyllum* L. Кроме того, маршрутные исследования показали, что на этой стадии существенно сокращается плотность малолетников *Arenaria serpyllifolia*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cerastium holosteoides*, *Erophila verna*, *Draba nemorosa*, *Polygonum convolvulus*, *Veronica agrestis* и *Viola arvensis*.

3 этап. Микрогруппировки растительности на необитаемых муравейниках. Разрыхленная муравьями почва активизирует развитие корневищ и корней растений. Со временем (к 4-5 годам после появления постройки) сомкнутость растительных микрогруппировок в подземных и надземных ярусах достигает максимума (табл. 8.4, 8.5). Проективное покрытие травы составляет 90-100 %. В результате резко уменьшается прогреваемость субстрата муравейника, а температурный режим для развития личинок *L. niger* становится ниже оптимума. Это заставляет животных покинуть обжитое место и перейти в другое. На этом фоне происходят следующие изменения в микрогруппировках растительности.

Во-первых, с существенным увеличением сомкнутости травяного покрова в микрогруппировках необитаемых муравейников начинает деградировать синузия лишайников и мхов: 1) исчезают *Dicranella rufescens*, *Dicranum scoparium* и все лишайники; 2) снижается встречаемость и проективное покрытие *Ceratodon purpureus*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum juniperinum*.

Во-вторых, изменение ценотической ситуации приводит к дальнейшему уменьшению разнообразия сосудистых растений. Так, среднее число видов на муравейниках сокращается до 8.9, диапазон видов - до 7 - 11, а значение индекса разнообразия Симпсона снижается до 8.4 (табл. 8.3). Это происходит за счет исчезновения *Carex ericetorum*, *C. lachenalii*, *Centaurea jacea*, *Chenopodium album*, *Equisetum pratense*, *Polygonum convolvulus*, *Festuca ovina*, *Luzula pallescens*, *Picea abies*, *Potentilla argentea*, *P. heptaphylla*, *Scleranthus perennis*, *Silene nutans*, *Solidago virgaurea*, *Thymus serpyllum*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola arvensis*, *V. canina* и др. Среди малолетников встречаются только единич-

ные особи *Melampyrum pratense*, *M. nemorosum*, *Veronica agrestis* и *Picris hieracioides*. Одновременно в микрогруппировках усиливаются позиции коротко- и длиннокорневищных растений *Achillea millefolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Leucanthemum vulgare*, *Poa angustifolia*, *Veronica chamaedrys* (табл. 8.4).

В-третьих, из-за сильного задернения муравейников затрудняется семенное пополнение в популяциях растений. Если появляются отдельные сеянцы, то они редко доживают до генеративного состояния.

4. этап. Микрогруппировки растительности на фоновом элементе мозаики ("целинный участок"). После забрасывания постройка постепенно превращается в "целинный" участок. Доминирование на фоновом элементе мозаики переходит от многих видов к одному - длиннокорневищному злаку *Calamagrostis epigeios*. Сомкнутость травяного покрова в надземной сфере составляет от 75 до 100, а насыщенность корневищами почвенного горизонта - 24 кг/м³.

Синузия мхов на фоновом элементе мозаики становится фрагментарной и представлена отдельными видами с низкими значениями покрытия - *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Pleurozium schreberi* (табл. 8.4).

С формированием ценотически замкнутых группировок *Calamagrostis epigeios* видовое разнообразие сосудистых растений падает до минимума. Так, среднее число видов и значения индекса Симпсона статистически достоверно уменьшаются в 1.5-2 раза (доверительный уровень 99.9 %), а диапазон видов с 7-11 до 4-7. Судя по значениям коэффициента Жаккара, с преобразованием растительности заброшенных муравейников в фоновый элемент мозаики видовой состав обновляется на 80 %. При этом практически полностью исчезают однолетники и малолетники (табл. 8.4). Если их сеянцы появляются в задерненных местах, то они отличаются чрезвычайно низкой численностью и жизненностью.

Через некоторое время муравьи могут снова вернуться на прежнее место. Однако *L. niger* способен возобновить строительную деятельность только по нарушениям "целины" кабанами или другими роющими животными.

ТАБЛИЦА 8.4

Баллы встречаемости (римские цифры) и покрытия (арабские цифры и «+») растений на элементах мозаики, создаваемых *Lasius niger* на вейниковой поляне

Названия растений	Элементы мозаики			
	1	2	3	4
Среднее проективное покрытие яруса травы, %	40	50	90	75
<i>Achillea millefolium</i> L.	V 1	III 1	IV 1	III +
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	-	II +	-	I +
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	III 1	II +	II +	-
<i>Allium oleraceum</i> L.	-	-	-	II +
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	II +	-	-	I +
<i>Artemisia absinthium</i> L.	I +	-	-	-
<i>A. campestris</i> L.	III +	I +	-	IV 1
<i>A. vulgaris</i> L.	I +	-	-	-
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	V 2	-	-	I +
<i>Betula pendula</i> Roth	I +	-	-	-
<i>Briza media</i> L.	-	-	II +	-
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	-	II +	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	III 1	III 2	IV 2	V 4
<i>Carex ericetorum</i> Poll.	I +	II +	-	-
<i>C. hirta</i> L.	II +	II +	-	-
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	-	I +	-	-
<i>C. pilosa</i> Scop.	-	II +	-	-
<i>Centaurea jacea</i> L.	I +	I +	-	-
<i>Chenopodium album</i> L.	II +	II +	-	-
<i>Convallaria majalis</i> L.	I +	II +	-	I +
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	I +	-	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> L.	II +	I +	-	-
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	II +	-	I +	I +
<i>Equisetum arvense</i> L.	II +	-	-	-
<i>E. pratense</i> Ehrh.	-	I +	-	-
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	-	I +	-	-
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	I +	I +	-	-
<i>Festuca ovina</i> L.	II +	II +	-	-
<i>F. rubra</i> L.	II +	II +	I +	II +
<i>Fragaria vesca</i> L.	II +	II +	II +	II +
<i>Galium mollugo</i> L.	I +	II +	II +	-
<i>Geranium sanguineum</i> L.	-	I +	-	I +
<i>Glechoma hederacea</i> L.	I +	-	I +	-
<i>Hieracium pilosella</i> L.	III 1	I +	I +	-
<i>Hylotelephium triphyllum</i> (Haw.) Holub	I +	-	-	-

Таблица 8.4 (продолжение)

Названия растений	Элементы мозаики			
	1	2	3	4
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	-	-	I +	-
<i>H. perforatum</i> L.	-	-	I +	-
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	III +	III +	I +	-
<i>Laserpitium prutenicum</i> L.	-	I +	-	-
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	-	-	II +	-
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrad.	I +	-	-	-
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	I +	I +	V 1	-
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	II +	-	I +	III +
<i>Luzula pallescens</i> Sw.	I +	I +	-	-
<i>L. pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	II +	-
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	-	I +	-	-
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	-	II +	II +	-
<i>M. pratense</i> L.	I +	-	I +	-
<i>Origanum vulgare</i> L.	-	-	I +	-
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	-	I +	-	-
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench	-	I +	II +	-
<i>Phleum pratense</i> L.	I +	-	-	-
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	I +	I +	-	-
<i>Picris hieracioides</i> L.	-	-	I +	-
<i>Pinus sylvestris</i> L.	I +	-	-	-
<i>Plantago lanceolata</i> L.	II +	-	II +	-
<i>Poa angustifolia</i> L.	III 1	V 1	IV 2	IV 2
<i>P. compressa</i> L.	II +	-	-	-
<i>P. remota</i> Forsell.	-	-	-	I +
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	-	I +	-	-
<i>Polygonum aviculare</i> L.	II +	-	-	-
<i>P. convolvulus</i> L.	I +	I +	-	-
<i>Potentilla argentea</i> L.	II +	I +	-	-
<i>P. heptaphylla</i> L.	-	I +	-	-
<i>P. intermedia</i> L.	II +	-	I +	I +
<i>Quercus robur</i> L.	-	I +	I +	-
<i>Ranunculus acris</i> L.	-	I +	I +	-
<i>Rubus idaeus</i> L.	I +	-	I +	-
<i>R. saxatilis</i> L.	-	I +	-	-
<i>Rumex acetosa</i> L.	I +	-	-	-
<i>R. acetosella</i> L.	II +	II +	II +	-
<i>R. thyrsiflorus</i> Fingerh.	II +	II +	IV 1	II +
<i>Saponaria officinalis</i> L.	II +	-	I +	-
<i>Scleranthus perennis</i> L.	II +	I +	-	-

Таблица 8.4 (продолжение)

Названия растений	Элементы мозаики			
	1	2	3	4
<i>Sedum acre</i> L.	II +	-	-	-
<i>Silene nutans</i> L.	I +	I +	-	-
<i>Solidago virgaurea</i> L.	I +	I +	-	-
<i>Stellaria graminea</i> L.	II +	II +	I +	I +
<i>S. holostea</i> L.	I +	-	I +	II +
<i>Steris viscaria</i> (L.) Rafin.	-	II +	II +	-
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	II +	III 1	II +	III 1
<i>Thymus serpyllum</i> L.	I +	V 2	-	-
<i>Trifolium hybridum</i> L.	-	I +	I +	-
<i>T. pratense</i> L.	II +	III 1	II +	II +
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-	I +	-	-
<i>Veronica agrestis</i> L.	II +	I +	I +	-
<i>V. chamaedrys</i> L.	III +	II +	IV 1	-
<i>V. officinalis</i> L.	II +	-	II +	-
<i>Vicia cracca</i> L.	I +	II +	I +	-
<i>Viola arvensis</i> Murr.	II +	I +	-	-
<i>V. canina</i> L.	I +	II +	-	-
<i>V. odorata</i> L.	I +	-	-	-
Среднее проективное покрытие яруса мхов, %	2	20	15	5
<i>Brachytecium campestre</i> (Bruch) Bryol. eur.	I +	-	-	-
<i>Brachytecium albicans</i> (Hedw.) Bryol. eur.	I +	-	-	I +
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	I +	II +	I +	II +
<i>Cladonia tenuis</i> (Flk.) Harm.	I +	I +	-	-
<i>Dicranella rufescens</i> (Sm.) Schimp.	-	I +	-	-
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	-	I +	-	-
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	I +	II 1	I +	I +
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	I +	II 1	I +	-

Примечание. 1 – муравейники с нормальной роющей активностью; 2 – муравейники с приостановившейся роющей активностью; 3 – муравейники необитаемые; 4 – фоновый элемент мозаики.

Роль заброшенных колоний *Lasius niger* в поддержании флористического разнообразия лесных сообществ. При зарастании опушек и полян елово-широколиственным лесом колонии *L. niger* забрасываются. Это связано с уменьшением освещенности и прогреваемости построек. Нами была изучена колония, заброшенная 10 лет назад, когда ярус лещины, подроста ели и других деревьев перекрыл боковую подсветку. При этом цикли-

ческие сукцессии микрогруппировок на необитаемых постройках преобразовались в однонаправленные (схема 8.2). По мере разрушения забытых построек и преобразования их в фоновый элемент мозаики господство в растительных группировках переходит к небольшому числу видов. В исследованном сообществе это господство принадлежало только одному виду - *Stellaria holostea* L. (рис. 8.4).

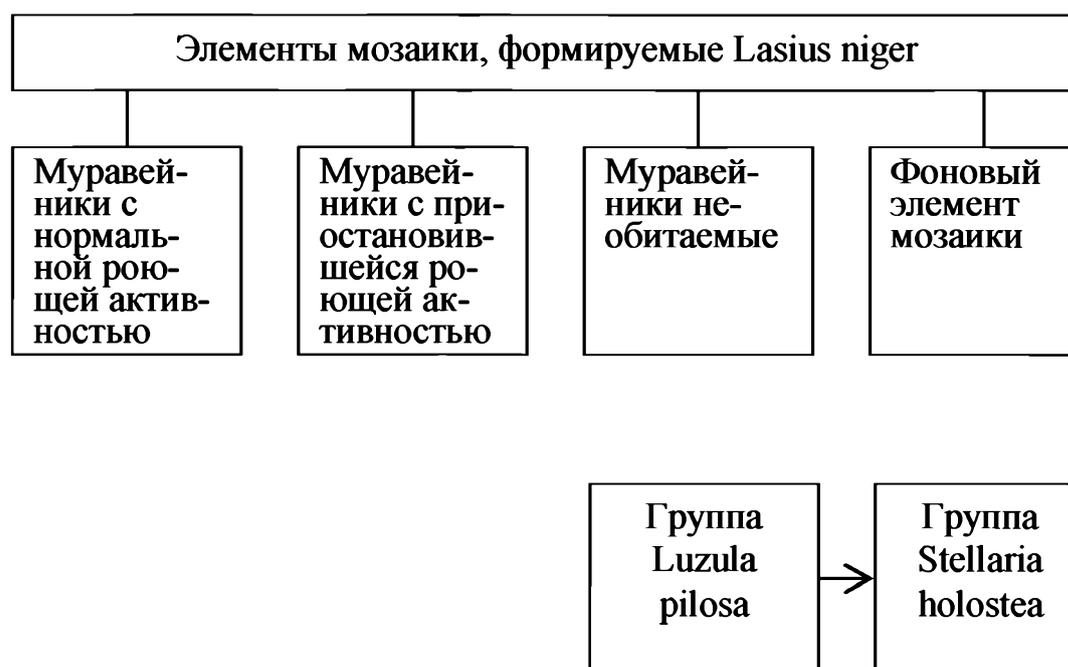


Схема 8.2. Однонаправленное развитие микрогруппировок растительности на постройках заброшенной колонии *Lasius niger* L. Опушка, заросшая елово-широколиственным лесом. Краснослободское леничество, кв 44. Названия микрогруппировок даны по доминирующим растениям (см. табл. 8.6).

Изучение заброшенной колонии показало, что, пока существуют заброшенные постройки муравьев, они являются своеобразными "центрами" видового богатства. На этих постройках показатели разнообразия примерно в 2 раза выше по сравнению с участками между муравейниками (фоновый элемент мозаики). Так, если на учетных площадках между постройками насчитывается в среднем 5 видов сосудистых растений, а индекс Симпсона равен 4.8, то на муравейнике - видов более 9, а индекс Симпсона увеличивается до 8.5. При этом диапазон варьирова-

ния числа сосудистых видов на фоновом элементе колеблется от 3 до 7 видов, а на постройке - от 7 до 12 (табл. 8.3).

ТАБЛИЦА 8.5

Насыщенность корнями и корневищами (кг/м³) элементов мозаики, создаваемых муравьями *Lasius niger L.* на вейниковой поляне

Элементы мозаики, создаваемые муравьями			
Муравейники с нормальной роющей активностью	Муравейники с приостановившейся роющей активностью	Муравейники необитаемые	Фоновый элемент мозаики
0.9	4.6	33.0	24.2

Повышенное видовое разнообразие на заброшенных муравейниках связано, во-первых, с тем, что они способствуют сохранению в сообществе растений прошлых сообществ. Так, на этих микросайтах нашли убежище *Agrostis tenuis*, *Festuca ovina*, *Rubus idaeus*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis*. Во-вторых, заброшенные муравейники облегчают внедрение в сообщество поздне-сукцессионных видов (*Carex digitata*, *Glechoma hederacea*, *Luzula pilosa*, *Melica nutans*, *Moehringia trinervia*, *Picea abies*, *Viola canina*). В-третьих, заброшенные муравейники поддерживают популяции споровых растений, у которых протонемы и заростки предъявляют особые требования к почвенным условиям. Недаром только на этих микросайтах были обнаружены многочисленные заростки и спорофиты *Dryopteris carthusiana*, а также найден редкий плаун центральной России - *Huperzia selago*. Одновременно заброшенные постройки являются местами локализации синузии мхов и лишайников. На этих микроместообитаниях развиваются подушки *Cladonia conoicrea*, *Mnium punctatum* и *Polytrichum juniperinum* (табл. 8.6)

Следует особо отметить, что заброшенные муравейники облегчают внедрение в сообщество древесных растений. Например, плотность сеянцев *Picea abies* на муравейниках в 2-3 раза выше, нежели между муравейниками (рис. 8.2, 8.3). Анализ возраста елочек показал, что на постройках они приживаются ежегодно, а между постройками – только периодически (1 раз в 5 лет). Одновременно детальное исследование размещения елочек между постройками показало, что и здесь их приживание проис-

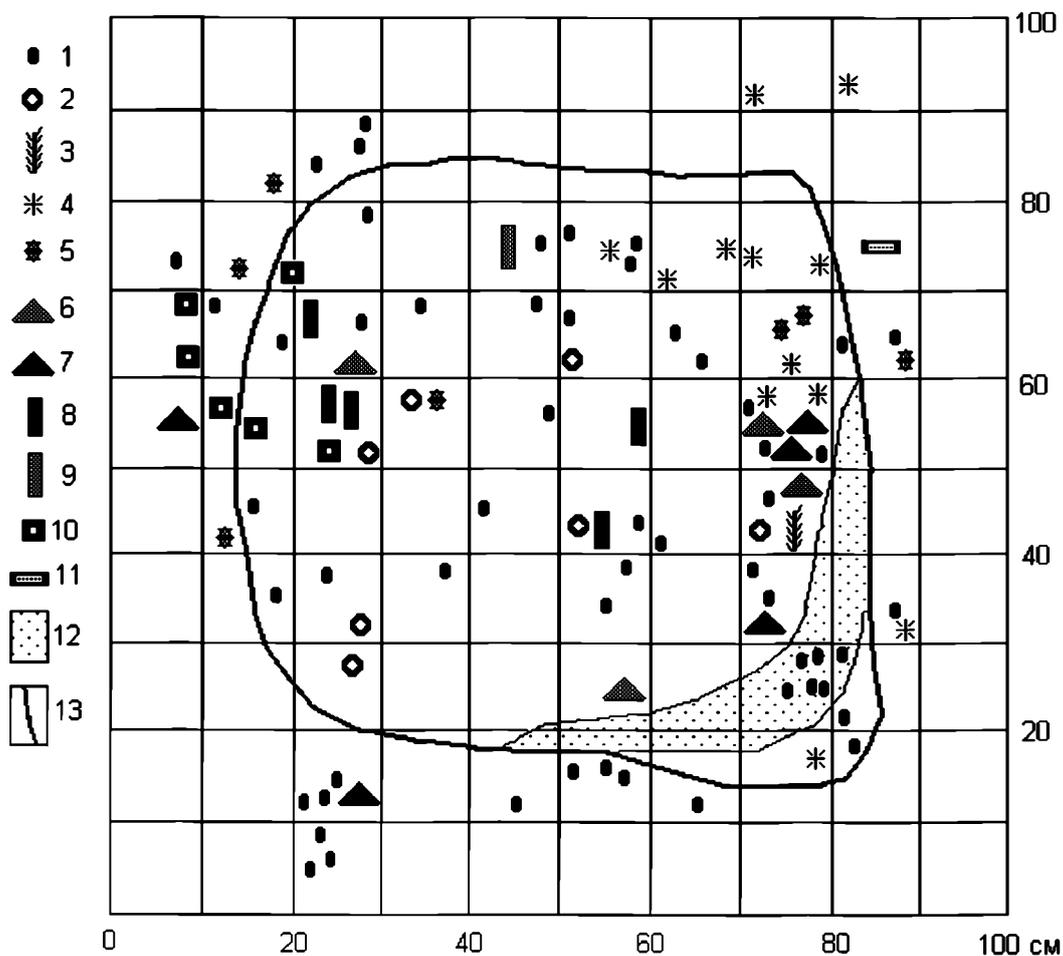


Рис. 8.2. Размещение растений на заброшенной наземной постройке *Lasius niger*. Елово-широколиственный лес. Краснослободское лесничество, кв. 44. Растения: 1 – проростки *Picea abies*; 2 – имматурные растения *P. abies*; 3 - *Huperzia selago*; 4 - *Vaccinium myrtillus*; 5 - *Stellaria holostea*; 6 – вегетативная *Luzula pilosa*; 7 – генеративная *Luzula pilosa*; 8 - *Dryopteris carthusiana*; 9 - *Rubus idaeus*; 10 - *Maianthemum bifolium*; 11 - *Trientalis europaea*; 12 – мхи; 13 – границы наземной постройки муравьев *Lasius niger*. Площадь картирования – 1 м².

ходит только по фуражировочным дорогам муравьев. Между дорогами появляющийся самосев погибает в первый же год существования.

Таким образом, заброшенные колонии муравьев являются важным фактором поддержания флористического разнообразия лесных сообществ. Это проявляется в создании условий для су-

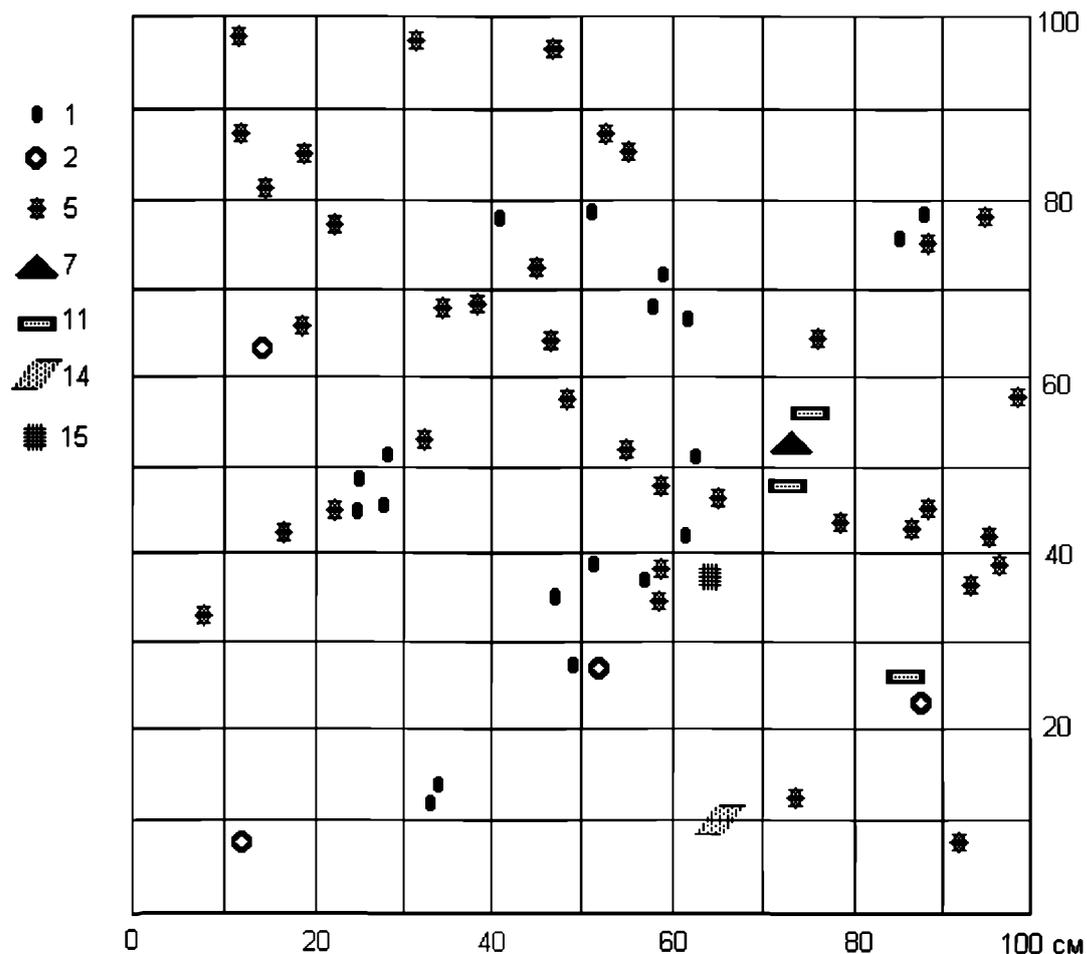


Рис. 8.3. Размещение растений на контрольном участке рядом с заброшенной наземной постройкой *Lasius niger* и *Formica sp.* Елово-широколиственный лес. Краснослободское лес-тво, кв. 44. Растения: 1 – проростки *Picea abies*.; 2 – имматурные растения *P. abies*; 5 - *Stellaria holostea*; 7 – генеративная *Luzula pilosa*; 11 - *Trientalis europaea*; 14 – *Deschampsia cespitosa*; 15 – *Carex digitata*. Площадь картирования – 1 м².

ществования популяций растений прежних сообществ и внедрения в ценозы поздне-сукцессионных видов.

Заключение к главе 8. Исследование показало, что муравейники *L. niger* с нормальной роющей активностью создают условия в сомкнутом травяном покрове полян для функционирования популяций малолетников, а также некоторых многолетних видов (например, *Sedum acre*, *Poa compressa*, *Artemisia absinthium*, *A. campestris*, *A. vulgaris*). Муравейники с приостановившейся роющей активностью необходимы для поддержания синузид мхов и лишайников. Одновременно эти 2 группы по-

ТАБЛИЦА 8.6

Баллы встречаемости (римские цифры) и покрытия (арабские цифры и «+») растений на элементах мозаики, созданных *L. niger* в хвойно-широколиственном лесу

Названия растения	Элементы мозаики	
	3	4
Среднее проективное покрытие трав, %	40	10
<i>Acer platanoides</i> L.	-	I +
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	I +	-
<i>Carex digitata</i> L.	III +	-
<i>C. pallescens</i> L.	-	I +
<i>Corylus avellana</i> L.	I +	I +
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	IY 1	-
<i>Festuca ovina</i> L.	I +	-
<i>Fragaria vesca</i> L.	-	III +
<i>Glechoma hederacea</i> L.	II +	I +
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.	I +	-
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	Y 2	III +
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	III +	III 1
<i>Melica nutans</i> L.	III +	II +
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	I +	
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Y 1	Y 1
<i>Quercus robur</i> L.	I +	
<i>Rubus idaeus</i> L.	II +	I +
<i>Stellaria holostea</i> L.	Y 1	Y 2
<i>Trientalis europaea</i> L.	III +	III +
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	I +	I +
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	II +	I +
<i>V. officinalis</i> L.	I +	-
<i>Viola canina</i> L.	I +	-
Среднее проективное покрытие мхов, %	20	0
<i>Cladonia conoicrea</i> (Flk.) Sandst.	II +	-
<i>Mnium punctatum</i> Hedw.	IY 2	-
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	II +	-

Примечание. 3 – заброшенные муравейники; 4 – фоновый элемент мозаики.

строек благоприятны для приживания в сообществе семенной фракции популяций цветковых растений всех жизненных форм. Исследование показало, что деятельность *L. niger* находится под контролем древесной и кустарниковой синузий. Так, при зарас-

тании опушек и полян *L. niger* из-за уменьшения прогреваемости построек покидает колонию. Однако заброшенные постройки в течение ряда лет способствуют внедрению в сообщество поздне-сукцессионных видов и являются хорошим субстратом для развития протонем и заростков споровых растений.

На муравьиных постройках однонаправленные микросукцессии растительности от полидоминантных группировок с преобладанием малолетников до “зацелиненных” построек с доминированием небольшого количества многолетних растений определяются длиннокорневищным злаком - *Calamagrostis epigeios*. Вытеснение большинства растений из состава растительности – это результат формирования вейником ценотически замкнутых группировок. Однако однонаправленное развитие растительности может прерываться деятельностью кабанов, которые разрушают целину и тем самым “запускают” новый микросукцессионный цикл, поскольку *Lasius niger* использует эти нарушения травяного покрова для возобновления строительства (схема 8.1). Циклы бывают 2 типов – удлиненные и укороченные. Удлиненные циклы формируются, если кабаны разрушают муравьиные постройки на поздних этапах развития растительности. Среди укороченных циклов отмечено 2 варианта. Первый вариант случается, если кабаны разрушают муравейники на первых этапах микросукцессии. При этом выпадает стадия с доминированием вейника. Второй вариант возникает, если кабаны частично разрушают постройки на поздних этапах зарастания. В этом случае выпадает первая стадия с преобладанием малолетников, поскольку эти нарушения быстро затягиваются многолетними травами, которые сохранились на постройках.

Благодаря циклическому развитию микрогруппировок растительности на муравьиных постройках в напочвенном покрове полян поддерживается полидоминантная структура. Механизм поддержания этой структуры заключается в пространственном перераспределении в пределах сообщества пятен растительности с доминированием видов разных синузидий и жизненных форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование лесных ландшафтов Неруссо-Деснянского полесья, а также преобразований этих ландшафтов под воздействием человека, эрозионно-аккумулятивной деятельности реки и популяционной жизни растений и животных показало, что биогеоценотический покров – это система разноранговых мозаик. Уровни мозаичности отличаются друг от друга по ведущим факторам дифференциации биогеоценотического покрова, а также по особенностям поддержания биологического разнообразия.

На *ландшафтном уровне* организации биогеоценотического покрова современное биологическое разнообразие поддерживается за счет чередования в пространстве разных местностей, которые, отличаясь друг от друга гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород, характеризуются разными ценотическими и флористическими комплексами. Так, для I и II песчаных террас и зандровых местностей характерны сосновые, сосново-еловые и еловые сообщества, которые относятся к флористическим ассоциациям *Molinio-Pinetum* и *Peucedano-Pinetum*. В этих ценозах поддерживаются темнохвойные и боровые флористические комплексы видов. Для III супесчаной террасы и для карбонатных ПТК свойственны светлые дубравы, сосняки и березняки, представленные ассоциациями *Serratulo-Pinetum* и *Potentillo albae-Quercetum*. Эти сообщества создают условия для существования популяций сухолуговых и опушечно-неморальных растений, большая часть которых относится к степному и центрально-европейскому флористическим комплексам. Для суглинистых моренно-зандровых образований на водоразделах и для краткопоемных грив в поймах характерны елово-широколиственные и широколиственные леса, принадлежащих ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Здесь преобладает неморальный комплекс видов. В эрозионных лощинах стока на водоразделах, на длительнопоемных участках в долинах малых рек и в притеррасных понижениях формируются черноольшаники, основная часть которых относится к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Здесь преобладают черноольховые

и болотно-травяные комплексы видов. Таким образом, растительность биогеоценотического покрова Неруссо-Деснянского полесья, в которой на площади в 250 тыс. га. чередуются темнохвойные, неморальные, степные и другие флоро-ценотические комплексы видов, в сущности своей полизональна.

На ландшафтный узор биогеоценотического покрова Неруссо-Деснянского полесья, который определяется особенностями рельефа, гидрологического режима и почвообразующих пород разных местностей, накладывается более мелкая мозаика – ценотическая и внутривидовая. На этих уровнях мозаичности биологическое разнообразие поддерживается благодаря циклическим сукцессиям. Причинами формирования этой мозаичности и сукцессионных циклов являются разные факторы и их сочетания:

I. Экзогенные факторы по отношению к биогеоценотическому покрову:

- а) антропогенные (например, пожары и рубки);
- б) природные (например, эрозионно-аккумулятивная деятельность реки).

II. Эндогенные факторы по отношению к биогеоценотическому покрову:

- а) популяционная жизнь животных (например, строительная деятельность бобра и роющая деятельность других животных);
- б) популяционная жизнь растений (например, поступательное развитие популяций эдификаторов древесной, кустарниковой и травянистой синузий).

Исследования на *ценотическом уровне* организации биогеоценотического покрова показали, что в циклических сукцессиях выделяются 2 составляющие: 1) однонаправленное развитие сообществ; 2) периодические нарушения, которые прерывают однонаправленные сукцессии и возвращают развитие сообществ на начальные этапы.

На водоразделах в послерубочных и в послепожарных сообществах с первых этапов поступательного развития сообществ ведущая роль принадлежит мелколиственным (березы, осина) и светлохвойным (сосна) деревьям, а на последующих –

широколиственным (дуб, липа, клен) и темнохвойным (ель). Популяции этих видов способны постепенно преобразовать эти сообщества в полидоминантные широколиственные и елово-широколиственные леса. В современную эпоху развитие сообществ периодически прерывается рубками и пожарами, провоцируемыми человеком. Это приводит к формированию укороченных и удлиненных циклов развития сообществ. Укороченные циклы возникают, если рубки и пожары уничтожают раннесукцессионные ценозы (сосняки, березняки и осинники), а удлиненные – если человек сводит поздне-сукцессионные сообщества с взрослым поколением широколиственных деревьев.

Таким образом, современное ценотическое разнообразие на водоразделах поддерживается в основном популяционной жизнью древесных эдификаторов и хозяйственной деятельностью человека. Однако в антропогенном покрове восстановительные сукцессии не всегда приводят к формированию полидоминантных сообществ. Направления дему-тационных смен в сообществах зависит от характера лесокультурных работ и особенностей экотопа, а также от поступления диаспор основных ценозообразователей с окружающих территорий. Например, культуры сосны, если есть достаточный приток диаспор из соседних сообществ, способствуют восстановлению на песчаных почвах полидоминантного елово-широколиственного леса. При рубках лесов на суглинистых и на супесчаных почвах преимущество в развитии получают мезотрофы - теневыносливый клен остролиственный и вегетативно подвижная липа сердцелистная. Это приводит к формированию олигодоминантных кленово-липовых ценозов. В этих сообществах полностью отсутствуют популяции светлюбивых видов (дуб, ясень) и тех деревьев, возобновление которых в основном приурочено к валежу (ель).

Следует отметить, что за рамками книги остался нерешенным вопрос о механизмах формирования циклических сукцессий в растительном покрове водоразделов доисторического периода. Отдельные литературные данные (Пучков, 1989а, б; Смирнова, 1998) показывает, что доагрикультурные ландшафты водоразделов представляли собой чередование сомкнутых лесных и открытых травяных пространств. В этих работах показано, что светлюбивая флора открытых пространств в совре-

менную эпоху исключительно поддерживается человеком (при сенокосении и выпасе), а в доисторический период существование этой флоры определялось крупными фитофагами – зубрами, турами, тарпанами и другими животными. В связи с этим актуальной задачей является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светлюбивой флоры и фауны подчиненных видов на водоразделах в доагрикультурный период.

В поймах средних рек на первых этапах однонаправленных сукцессий ведущая роль принадлежит аллювиальным ивам на повышенных элементах мезорельефа (гривах) и травам в межгривных понижениях. На последующих этапах главная роль в преобразованиях сообществ переходит к дубу черешчатому и ясеню обыкновенному на гривах и к ольхе черной в межгривных понижениях. При этом на гривах конечные этапы однонаправленных сукцессий представлены ясеневыми дубравами, а в межгривных понижениях - черноольшаниками. Береговая эрозия и внезапное спрямление меандров – это нарушения, которые преобразуют однонаправленные сукцессии в циклы. Эрозия и меандрирование реки периодически разрушают пойменную растительность, находящуюся на разных этапах сукцессионного развития. При этом сообщества заново начинают путь развития с прирусловых отмелей. Таким образом, в растительном покрове пойм существование водных, травяно-болотных, кустарниковых и лесных сообществ поддерживается благодаря популяционной жизни древесных растений и эрозионно-аккумулятивной деятельности реки.

В долинах малых водотоков однонаправленные сукцессии организуются ольхой черной, которая постепенно преобразует водные и луговые сообщества заброшенных бобровых поселений в черноольшаники. Строительная и трофическая деятельность бобров, эксплуатирующих территорию по “переложной” системе, периодически нарушает ценотическую замкнутость черноольховых сообществ и преобразует однонаправленные сукцессии в циклы. При этом поступательное развитие сообществ заново начинается с обводненных ценозов, представленных бобровыми озерами. Благодаря бобровой деятельности и популяционной жизни ольхи в растительном покрове долин ма-

лых рек постоянно поддерживаются и перераспределяются пятна водных, лугово-болотных и лесных сообществ.

На *внутриценотическом уровне* организации биогеоценотического покрова флористическое и, вероятно, фаунистическое разнообразие поддерживается благодаря непрерывному новообразованию микроместообитаний (микросайтов), на которых формируются своеобразные комплексы растительности - микрогруппировки. Для этих микрогруппировок свойственны особые динамические процессы – микросукцессии.

В хорошо дренированных сообществах микросайты и связанные с ними микрогруппировки растительности создаются вывалами деревьев и роющими животными. В ценозах с застойным увлажнением формируются дополнительные микросайты – осоковые и черноольховые кочки, сплавины, мелководья и переувлажненные (подтапливаемые) участки почвы. Разнообразие микросайтов способствуют поддержанию в сообществе большого числа растений, которые различаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности.

Детальное изучение зоогенных пятен растительности, которые формируются на постройках муравьев и на порогах кабанов, показало, что здесь формируются циклические микросукцессии. В этих микросукцессиях, как и на ценотическом уровне, выделяются 2 составляющие: 1) однонаправленное развитие микрогруппировок – от доминирования малолетников на первых этапах микросукцессий до преобладания многолетников на последующих этапах. Ведущая роль в этих преобразованиях принадлежит эдификаторам травяного покрова: в широколиственных лесах - конкурентным видам (сныти, пролеснику), а на внутрилесных полянах - длиннокорневищному злаку (вейнику наземному). Эдификаторная роль этих видов проявляется в формировании ценотически замкнутых группировок и в постепенном вытеснении слабоконкурентных растений; 2) периодические нарушения, создаваемые роющими животными. Эти нарушения разрывают ценотическую замкнутость группировок эдификаторов травяного покрова и создают условия для слабоконкурентных видов. При этом формируются микросукцессионные циклы, которые поддерживают полидоминантный состав травяного покрова.

Таким образом, слабонарушенный биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья – это иерархически организованная система сукцессионных циклов разного ранга, в которой поддерживается максимальное видовое и структурное разнообразие. Механизм поддержания этого разнообразия заключается в пространственном перераспределении разномасштабных сообществ с разным флористическим и фаунистическим составом.

Проведенная работа показала, что последовательное применение концепции мозаично-циклической организации экосистем и представлений об иерархической организации природных комплексов при изучении биогеоценотического покрова позволяет выяснить механизмы поддержания его биологического разнообразия. Детальные прорисовки этих механизмов могут быть использованы для разработки систем природопользования, ориентированных на использование природных ресурсов с одновременным сохранением необходимого уровня биоразнообразия.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров А. М. Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения. М., 1968. 246 с.

Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М., 1984. 286 с.

Александрова В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., 1969. 275 с.

Алексеев Ю. А. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М., 1996. 251 с.

Андриенко Т. Л., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Растительный мир Украинского полесья в аспекте его охраны. Киев, 1983. 216 с.

Асеев А. А. Геоморфологическое районирование // Средняя полоса европейской части СССР. М., 1967. С. 60-62.

Балявичене Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс, 1991. 220 с.

Березинский заповедник. Вып. 4. Минск, 1975. 240 с.

Бокк Э. Н. Географические и гидрологические аспекты возобновления ветлы в Обь-Иртышской пойме // География и природные ресурсы, 1993. № 1. С. 94-100.

Булохов А. Д. Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. Брянск, 1996. 104 с.

Быков Б. А. Геоботанический словарь. Алма-Ата, 1973. 216 с.

Бяллович Ю. П. Шкала устойчивости древесных и кустарниковых пород к затоплению // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 5. С. 734-741.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1968. Ч. 1. 551 с.

Ватолин Б. А. Современное состояние бобровой популяции в Брянской области перспективы его хозяйственного использования // Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Тр. Воронежского госзаповедника. Вып. 16. Воронеж, 1969. С. 115- 118.

Видина А. А. Методические вопросы полевого крупномасштабного ландшафтного картографирования // Ландшафтоведение. М., 1963. С. 102-127.

Военно-статистическое обозрение Российской Империи. Орловская губерния. СПб. 1853. Т. VI, ч. 5. 158 с.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 362 с.

Географический энциклопедический словарь. Понятия и термины. М., 1988. 432 с.

Гиляров В. Г. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорнополевой растительности // Докл. АН СССР. Н. с., 1951. Т. 79, вып. 4. С. 669-671.

Гусев А. А. Функциональная роль диких копытных животных в заповедных биогеоценозах // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М., 1986. С. 94-105.

Денисов А. К. Защитно-водоохранная роль прирусловых лесов и принципы хозяйства в них. М., 1963. 140 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М, 1989. 104 с.

Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. М., 1978. 172 с.

Евстигнеев О. И. Отношения лиственных деревьев к свету. // Биол. науки. 1991. № 8. С. 20-29.

Евстигнеев О. И. Популяционная организация лесных биогеоценозов в долинах малых рек // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. М., 1995. С. 116.

Евстигнеев О. И., Беляков К. В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника "Брянский лес") // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 34-41.

Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Бакалына Л. В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 81-89.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляева Т.В., Косенко С.М. Популяционная организация лесных биоценозов в разных ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского полесья // Экология популяций: структура и динамика. Материалы Всероссийского совещания (15-18 ноября 1994 г., Пушино). Ч. I. М., 1995. С. 350-369.

Евстигнеев О. И., Почитаева М. В., Желонкин С. Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 80-87.

Евстигнеев О. И., Татаренкова Н. А. Онтогенез сосны обыкновенной в разных экологических условиях Неруссо-Деснянского полесья. Депон. научн. работы. ВИНТИ, 1995, № 12. № 933-лх95. 48 с.

Жарков И. В. Динамика численности речных бобров в местах их реакклиматизации // Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Тр. Воронежского госзаповедника. Вып. 16. Воронеж, 1969. С. 157-167.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Жучкова В. К. Организация и методы комплексных физико-географических исследований. М., 1977. 184 с.

Завьялов Н. А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1999. 25 с.

Завьялова Л. Ф. Биogeоценотическая роль кабана в Дарвинском заповеднике и его значение в соседних сельхозугодьях // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России (федеральный отчет за 1992-1993 годы). М., 1997. С. 99-100.

Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81-102.

Заугольнова Л. Б. Способы членения исследуемых экосистем // Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Захаров А. А. Муравей, семья, колония. М., 1978. 144 с.

Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Тишков А. А. Зональные закономерности динамики экосистем. М., 1986. 150 с.

Исаченко А. Г. Методы прикладных ландшафтных исследований. Л., 1980. 220 с.

Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 327 с.

Исаченко А. Г. Прикладное ландшафтоведение. Ч. 1. Л., 1976. 152 с.

Истомина И. И., Богомоллова Н. Н. Поливариантность и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68-78.

Камалова Е. В. Географические закономерности процессов разрушения берегов на малых и средних реках бассейнов Волги и Верхнего Дона. Дисс. канд. географ. наук. М., 1988. 305 с.

Капустинская Т. К. Естественное возобновление чернольшаников и влияние осушения на их рост в Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Каунас, 1959. 16 с.

Комаров А. С., Ханина Л. Г. и др. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биол. науки. 1991. № 8. С. 45-51.

Коротаев А. А. Влияние режима увлажнения почвы на соотношение массы подземных и надземных частей семян сосны обыкновенной // Лесоведение, 1992. № 3. 69-77.

Коротков В. Н. Демутационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника // Доклады МОИП. 1985. Зоология и ботаника. М., 1987. С. 75-79.

Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7-20.

Кулешова Л. В., Коротков В. Н. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1997. С. 5-36.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Манешин И. Ф. Бобры в Брянской области и некоторые их экологические особенности // Рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Тр. Воронежского госзаповедника. Вып. 21. Воронеж, 1976. С. 105-107.

Мелехов И. С. Лесоведение. М., 1980. 406 с.

Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР. М., 1990. 40 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 1983. 134 с.

Морозова О. В. Леса заповедника "Брянский лес" и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск, 1999. 98 с.

Наливкин Д. В. Учение о фациях. Т. 1. М.-Л., 1956. 534 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических описаний Л., 1987. 189 с.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7 С. 1002-1014.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Онипченко В. Г., Голиков К. А. Демутационные смены после пороев кабанов на альпийских лишайниковых пустошах в Тебердинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С.49-53.

Определитель растений Мещеры. Часть 1. М., 1986; Часть 2. М., 1987. 212 с.

Погребняк П. С. Общее лесоводство. М., 1968. 440 с.

Позвоночные животные Окского заповедника (аннотированный список видов). М., 1992. 54 с.

Полтинкина И. В. Онтогenez, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1985, т. 90, в. 2. С. 79-88.

Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. Брянск, 1975. 610 с.

Простаков Н. И. Сезонные особенности питания кабана в условиях Воронежской области // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. Воронеж, 1995. С. 75-79.

Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. Киев, 1989. 60 с.

Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: региональные аспекты. Киев, 1989. 60 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР, сер. III, геоботаника, 1950, в. 6. С. 7-204.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 383 с.

Разумовский С. М. Избранные труды. М., 1999. 560 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 426 с.

Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск, 1997. 270 с.

Реймерс Н. Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М., 1990. 739 с.

Рубцов М. В., Салмина Ю. Н. Формирование придаточных корней ив в аллювиальных отложениях Вычегги // Лесоведение. № 2, 1982. С. 37-43.

Рудзский А. Краткий очерк истории лесоустройства. СПб., 1899. 151 с.

Самохина Т. Ю. Структура и спонтанная динамика хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала: Автореф. дис. ... к-та биол. наук. М., 1997. 16 с.

Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. 1992. 262 с.

Сарычева Е. П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского полесья // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 10. С. 65-72.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М., 1962. 378 с.

Синицин Н. Г., Русаков А. В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унежского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 30-41.

Скворцов А. К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М., 1968. 262 с.

Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 192 с.

Смирнова О. В. Голенкова П. Ф. Зоогенные изменения в травяном покрове Воронежского заповедника // Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975. С. 95-97.

Смирнова О. В. Популяционная организация биогеоэкологического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биол. 1998. Т. 118, вып. 2. С. 148-165.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 208 с.

Смирнова О. В., Возняк Р. Р., Евстигнеев О. И., Коротков В. Н. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 860-871.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Попадюк Р. В. Популяционная концепция в биогеоэкологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 53, № 3. С. 438-448.

Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Чистякова А. А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1423-1434.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.

Солнцев Н. А. В чем различие между фацией и биоценозом // Вестн. Моск. ун-та. Сер. геогр., 1967, № 2. С. 144-145.

Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоэкологии. Л., 1972. 418 с.

Сукачев В. Н. Основы теории биогеоэкологии // Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Ч. 2. М.-Л., 1947. С. 283-304.

Титов Ю. В., Печенюк Е. В. Динамика травяной растительности реки Хопер. Л., 1990. 139 с.

Торопова Н. А. Развитие заросли пролесника – *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1433-1440.

Торопова Н. А. Роль гетеротрофов в организации мозаично-ярусной структуры лесов // Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. С. 228-241.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975, № 2, С. 7-34.

Фадеев Е. В. О динамике северной границы ареала кабана в Восточной Европе // Биол. науки, 1981, № 9, С. 56-64.

Федосов В. Э. Динамика формирования и смены мохового покрова на ветровальных почвенных комплексах // Вестник ВООП, № 5, 1999. С. 25-28.

Федотов Ю. П. Болота Неруссо-Деснянского полесья (ландшафты, флора и растительность). Брянск, 1999. 105 с.

Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И. Сосудистые растения заповедника "Брянский лес" и Неруссо-Деснянского полесья (аннотированный список видов). Брянск, 1997. 78 с.

Цветков М. А. Изменение лесистости европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М., 1957. 213 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata Mill* // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, в. 1. С. 85-98.

Чистякова А. А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биол. науки, 1991, № 8, С. 30-45.

Шанцер Е. В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. Ин-та геол. Наук. 1951. № 55. Сер. Геол. Вып. 135. 274 с.

Яницкая Т. О. Структура травяного покрова в мозаично-ярусных широколиственных лесах // Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. С. 215-224.

Allen T. F. N., Star T. B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. of Chicago, 1982. 216 с.

Denslow J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Ann. Rev. Ecol. System. 1987. Vol. 18. P. 93-104.

Popadyouk R. V., Smirnova O. V., Evstigneev O. I. et al. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Pushchino, 1995. 74 p.

The mosaic-cycle concept of ecosystem. (ed Remmert H.) Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, N-Y. 1991. 168 p.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора	3
ВВЕДЕНИЕ (<i>О. И. Евстигнеев</i>).....	5
Глава 1. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА (<i>О. И. Евстигнеев</i>)...14	
Глава 2. ЛАНДШАФТНАЯ СТРУКТУРА И ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ (<i>О. И. Евстигнеев, Ю. П. Федотов</i>).....	33
Глава 3. МЕХАНИЗМЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ДЕМУТАЦИОННЫХ СМЕН ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВОДОРАЗДЕЛАХ	47
3.1. Демутационные смены лесной растительности зандровых местностей (<i>О. И. Евстигнеев, А. М.</i> <i>Романовский, В. Н. Коротков</i>).....	48
3.2. Демутационные смены лесной растительности моренно-зандровых местностей (<i>О. И. Евстигнеев, В. Н.</i> <i>Коротков, А. М. Романовский</i>).....	63
Глава 4. ЭРОЗИОННО-АККУМУЛЯТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СРЕДНЕЙ РЕКИ И ЦИКЛИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (<i>О. И. Евстигнеев, Т. Ю. Браславская</i>).....	71
Глава 5. РЕЧНОЙ БОБР И ЦИКЛИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ МАЛЫХ РЕК (<i>О. И. Евстигнеев, К. В. Беляков</i>).....	97
Глава 6. РОЛЬ МИКРОСАЙТОВ В ПОДДЕРЖАНИИ ФЛО- РИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЧЕРНООЛЬШАНИКОВ (<i>О. И. Евстигнеев, Е. П. Сарычева</i>).....	113
Глава 7. КАБАН И ЦИКЛИЧЕСКИЕ МИКРОСУКЦЕССИИ В ТРАВЯНОМ ПОКРОВЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ (<i>О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Т. Ю. Браславская</i>).....	131
Глава 8. ЧЕРНЫЙ САДОВЫЙ МУРАВЕЙ И ЦИКЛИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ В ТРАВЯНОМ ПОКРОВЕ ВНУТРИЛЕСНЫХ ПОЛЯН (<i>О. И. Евстигнеев, Г. Е. Рубашко</i>).....	143
ЗАКЛЮЧЕНИЕ (<i>О. И. Евстигнеев</i>).....	162
ЛИТЕРАТУРА	168

Усл. печ. л. 5.5. Тираж 400 экз.

Типография «Бумполиграфинформ» Брянск