

64.99-3/445-1

МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. В. И. ЛЕНИНА

На правах рукописи

УДК 526.581

ЛЕОНОВА Наталья Алексеевна

**СТРУКТУРА ЦЕНОПУЛЯЦИЙ ULMUS GLABRA И
ULMUS LAEVIS В ПЛАКОРНЫХ И ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ**

03.00.16 - экология

**ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Научные руководители:
доктор биологических наук,
профессор В. Н. Хрянин;
кандидат биологических наук,
доцент А. А. Чистякова

МОСКВА 1999

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Распространение, экологические и биологические свойства <i>Ulmus glabra</i> Huds. и <i>Ulmus laevis</i> Pall. (по данным литературы)	6
1.1. Ареалы <i>Ulmus glabra</i> (вяз голый) и <i>Ulmus laevis</i> (вяз гладкий)	6
1.2. Экологические характеристики <i>U. glabra</i> и <i>U. laevis</i>	12
1.3. Онтогенез <i>U. glabra</i> и <i>U. laevis</i>	24
1.4. Вегетативное размножение вязов голого и гладкого	32
1.5. Жизненные формы <i>U. glabra</i> и <i>U. laevis</i>	36
1.6. Анализ популяционной стратегии вязов голого и гладкого	38
Глава 2. Мозаичность лесных сообществ	43
Глава 3. Методика работы, характеристика природных условий и растительности модельных растительных сообществ	52
3.1. Методы сбора и обработки материала	52
3.2. Характеристика природных условий и растительности пунктов	
3.3. исследования	55
3.4. Мозаичность исследованных сообществ (анализ карт мозаичности)	76
Глава 4. Возрастная структура ценопопуляций <i>U. glabra</i> и <i>U. laevis</i> в сообществах разной степени нарушенности	86
4.1. Возрастная структура ценопопуляций <i>U. glabra</i> и <i>U. laevis</i> в ненарушенных сообществах	86
4.2. Возрастная структура ценопопуляций <i>U. glabra</i> в нарушенных рубками сообществах	109
Глава 5. Особенности пространственной структуры ценопопуляций вяза голого	119
Глава 6. Особенности онтогенеза и структуры ценопопуляций <i>U. glabra</i> в сообществах, отличающихся режимами увлажнения и степенью	

нарушенности	135
6.1. Особенности темпов роста и развития вяза голого в экотопах, отличающихся режимом увлажнения	135
6.2. Особенности жизненных форм <i>U. glabra</i> в сообществах, отличающихся режимом увлажнения и степенью нарушенности	142
Выводы	158
Список литературы	160
Приложение	185

Введение.

Одна из основных проблем современной экологии - сохранение и восстановление максимально возможного природного разнообразия как основного ресурса биосферы. Решение этой проблемы предполагает выяснение механизмов устойчивого поддержания структурного и таксономического разнообразия в ненарушенных сообществах, рассматриваемых как эталоны. Практически повсеместная нарушенность европейских широколиственных лесов рубками привела к обеднению их видового состава, усилила отрицательные последствия фитопатогенных и зоогенных поражений, снизила долговечность древостоев. Поэтому особое значение приобретают исследования популяционной биологии древесных видов, выяснение условий их устойчивого существования в еще сохранившихся рефугиумах ненарушенных широколиственных лесов, а также оценка возможностей самоподдержания их ценопопуляций в антропогенно преобразованных сообществах. Эти свойства охарактеризованы в разной степени у деревьев восточноевропейских широколиственных лесов, наименее исследованы они у вязов голого и гладкого. Изучение биологии и экологии этих видов - необходимый шаг в выяснении механизмов устойчивого поддержания структурного и таксономического разнообразия восточноевропейских широколиственных лесов.

Цель и задачи исследования. Цель исследования - выявить основные закономерности мозаично-ярусной организации широколиственных лесов, определяющие возможность спонтанного развития ценопопуляций *U. glabra* Huds. (вяз голый) и *U. laevis* Pall. (вяз гладкий). Задачи работы: 1) охарактеризовать устойчивую структуру ценопопуляций *U. glabra* и *U. laevis* и выявить основные варианты ее из-

менений при рубках разного рода; 2) выявить особенности развития и размещения *U. glabra* и *U. laevis* в естественных окнах разного размера и ориентации; 3) определить влияние экотопа на структуру ценопопуляций и особенности развития *U. glabra*; 5) проанализировать фитоценотическую роль исследованных видов в плакорных и пойменных сообществах.

Автор выражает глубокую благодарность научным руководителям: доктору биологических наук, профессору В.Н. Хрянину и кандидату биологических наук, доценту А.А. Чистяковой.

Автор благодарит доктора биологических наук, профессора О.В. Смирнову, кандидата биологических наук О.И. Евстигнеева за помощь в работе и поддержку, моих коллег Н.В. Фирстову и И.Е. Сизова, а также студентов Пензенского педагогического университета за помощь в сборе полевого материала.

Автор признателен своей семье за участие в работе, понимание, терпение и поддержку.

Глава 1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА *ULMUS GLABRA* *HUDS.* И *ULMUS LAEVIS PALL.*

(по данным литературы).

1.1. АРЕАЛЫ *ULMUS GLABRA* (ВЯЗ ГОЛЫЙ) И *ULMUS LAEVIS* (ВЯЗ ГЛАДКИЙ).

Ареал вяза голого или ильма (*U. glabra* Huds.) - расположен в Европе, Малой Азии и на Кавказе. На юге Средней Европы этот вид распространен только в горах, на севере заходит в Норвегию до 67° (а в культуре до 70° с. ш.), на восточном побережье Швеции до 63° , в Финляндии до 62° с. ш. (Горчаковский, 1968).

В России (рис. 1.1) северная граница ареала идет примерно по 62° -й параллели, снижаясь к востоку до $60 - 61^{\circ}$ с. ш.; северо-восточная граница проходит от верхнего течения Камы по Чусовой до Уфалейского хребта (Грудзинская, 1977). Восточная граница проходит вдоль Уфалейского хребта к Златоусту и затем по Западному склону Уральского хребта, почти до долины р. Сакмары, образуя юго-восточный выступ ареала близ 52° с. ш. (Клеопов, 1990). За Урал вяз голый не заходит (Атрохин, Кузнецов, 1989). Юго-восточная граница идет через Самару - Саратов - Луганск, южная граница - Днепропетровск - Кировоград - Кишинев. На юге распространение вяза голого ограничено в основном байрачными и горными лесами. Крымско-Кавказская часть ареала *U. glabra* отделена от европейской части и непосредственно связана со среднеазиатской: здесь вяз голый встречается повсеместно в предгорных и горных широколиственных лесах в единичной примеси к основному древостою.

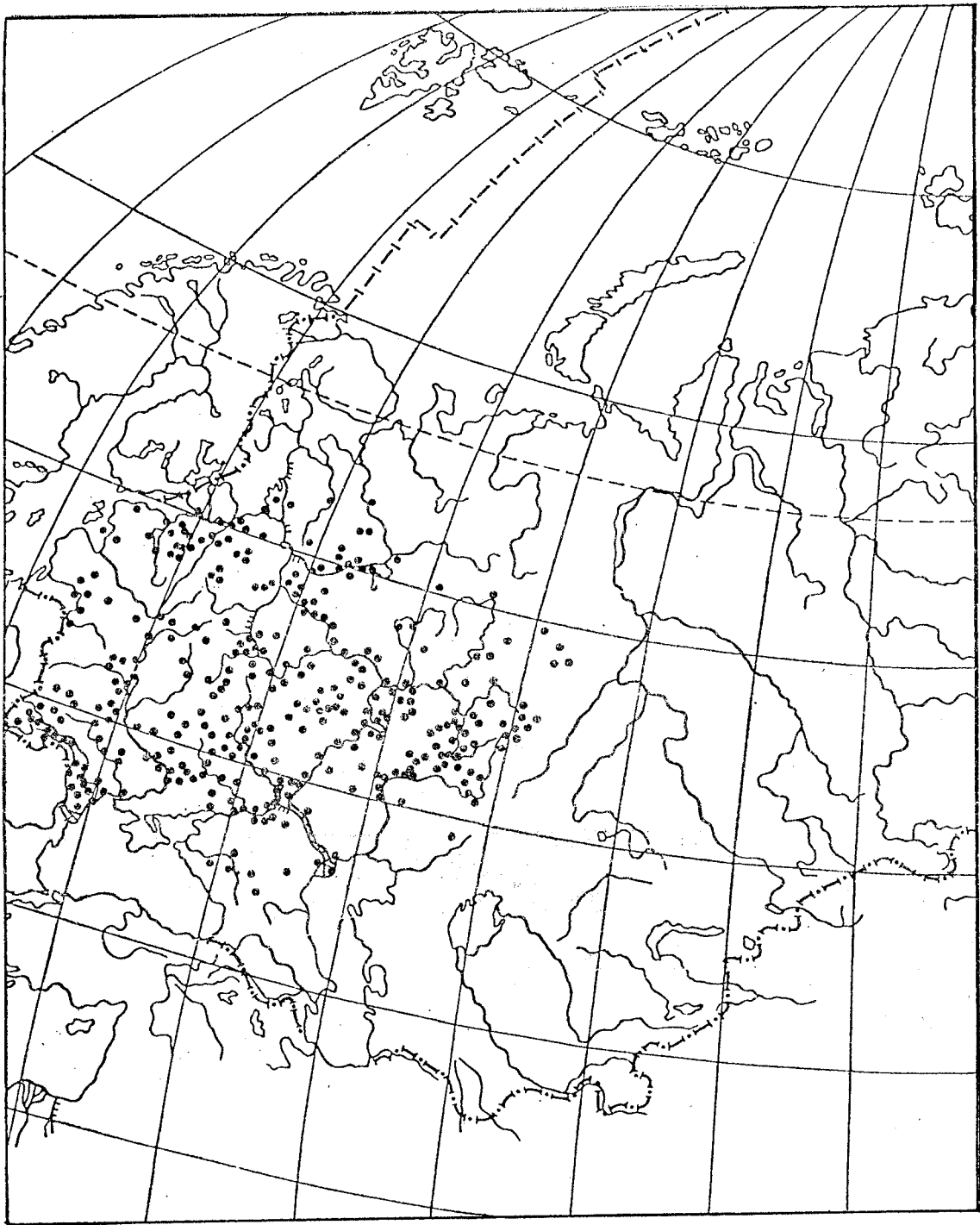


Рисунок 1.1. Ареал *Ulmus glabra*.

На всем широтном протяжении от Скандинавии до Закавказья, *U. glabra* встречается в двух формах: с голым плодом (типовая форма) и с плодом, опушенным в центре. Эти формы ни географически, ни экологически не разобщены (Грудзинская, 1977).

Вяз голый - один из немногих представителей рода, относящихся к настоящим лесным деревьям. На протяжении всего ареала произрастание его связано с лесами: хвойными и широколиственными в таежной зоне и горах, с широколиственными - на юге. Обычно вяз голый встречается в лесах в виде единичной примеси к основному древостою, но на карбонатных почвах и особенно на выходах известняков его участие в составе древостоя возрастает (Грудзинская, 1977). На известковом щебне и близ родников он растет группами или образует небольшие участки ильмовников. Своеобразные ильмовые леса, растущие на выходах известняков по узким террасам рек, описаны А.А. Ниценко (1967) в Ленинградской и Новгородской областях. В отличие от вяза гладкого вяз голый не столь характерен для пойменных равнинных лесов, но зато имеет значительно больший высотный диапазон и заходит в горы до 2000- 2200 м над у. м (Грудзинская, 1977).

Определяя фитоценотип вяза голого, И. А. Грудзинская (1977) относит его как антропогенно - регрессивным ассектаторам хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. П. С. Погребняк (1968) высказал мнение, что *U. glabra* - единственный представитель в роде ильмовых, лишенный черт породы-пионера, он является типичным коренным лесообразователем.

Основной ареал вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) находится в пределах Западной и Восточной Европы (Горчаковский, 1968). В Западной Европе этот вид распространен в лесах довольно широко, за исключением Британских островов и Пиренейского п-ова (здесь обнаружено несколько ото-

рванных от основного ареала местонахождений), южной части Италии и Греции, а также почти всей Скандинавии. Нет вяза гладкого и в центральной части Альп. Самое западное крыло ареала вида находится во Франции, в нижней части бассейна р. Луары. Северная граница распространения вяза гладкого проходит по северной Франции, Бельгии, Нидерландам, южной Дании, далее к о. Эланд в Балтийском море, пересекает север Эстонии и южную Финляндию. Южная граница ареала идет по юго-западной Франции, северной Италии, югу Балканского п-ова (Греция, Болгария), Румынии, пересекает южную часть Молдовы, Украины (близ г. Днепропетровска), выходит к междуречью Медведицы и р. Волги, образует далеко заходящий по р. Волге язык (до Черного Яра).

На территории России (рис. 1.2) самые южные точки произрастания вяза гладкого (Грудзинская, 1977) приходятся на Предкавказье, где он изредка встречается в районе Пятигорска. Юго-восточная граница ареала идет по низовьям Волги к долине р. Урал вплоть до Губерлинских гор. Восточная граница проходит между 57-ым и 58° в. д. - по Зилаирскому плато, затем вдоль р. Белой, западнее Бардынского хребта к низовьям р. Чусовой.

По р. Туре и ее притокам (Нице и Ирбиту) вяз гладкий проникает на Западно-Сибирскую равнину почти до 64° в. д. Северная граница ареала вяза гладкого проходит примерно между 62-м и 63° с. ш. и связана с бассейнами рек Камы, Вятки, Северной Двины, Ваги, Онеги, а также с берегами и островами Онежского озера.

Вяз гладкий обычен в равнинных дубово-широколиственных лесах, в единичной примеси (Грудзинская, 1977). На территории Белоруссии вяз гладкий является одним из компонентов широколиственных и смешанных лесов, наиболее благоприятными для него являются ясеневые и черноольховые леса (Биология древесных растений, 1975). По границам

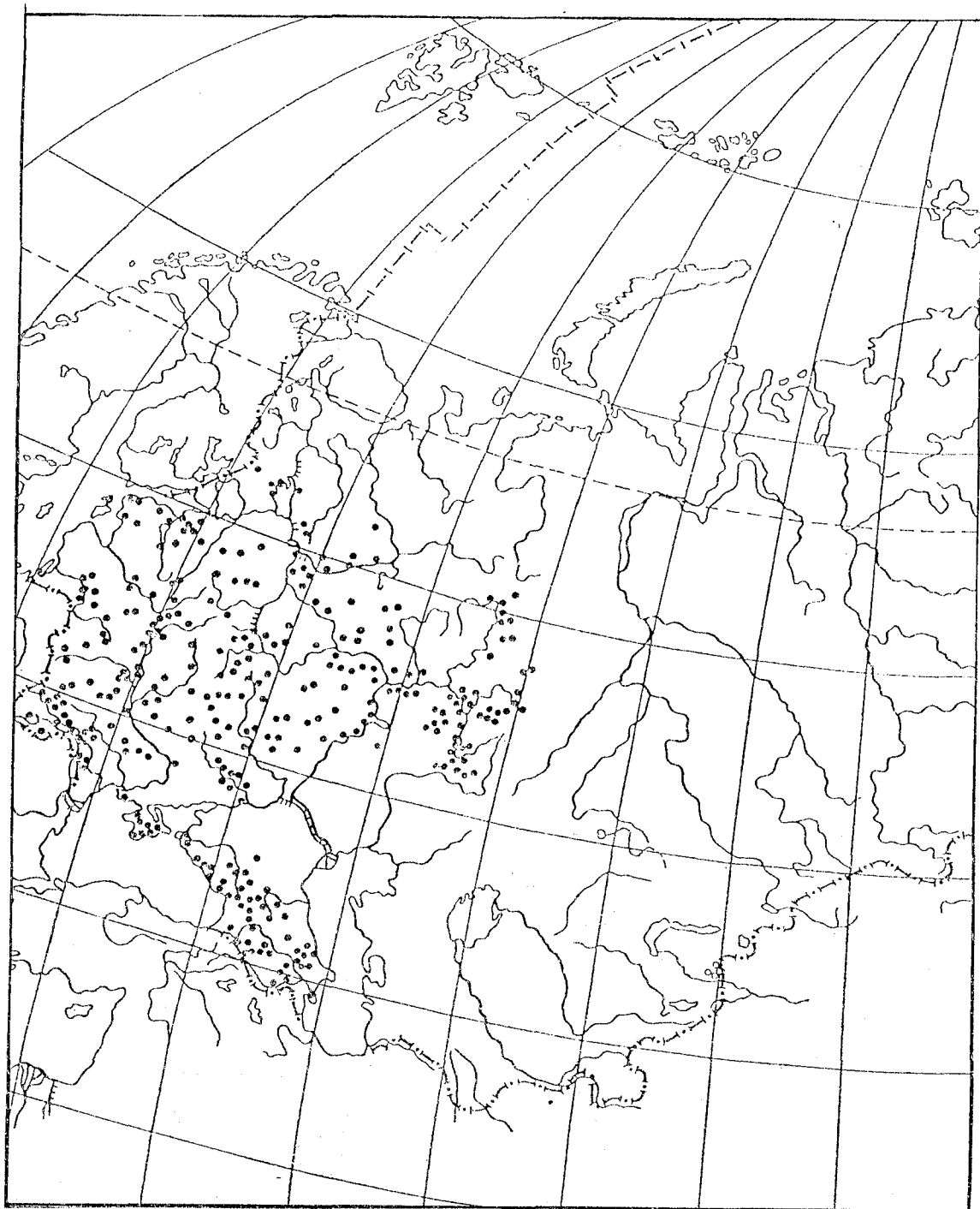


Рисунок 1.2. Ареал *Ulmus laevis*.

ареала произрастание вяза гладкого всегда приурочено к берегам озер и поймам рек; это закономерно прослеживается как в таежной зоне, так и в полупустыне. В поймах крупных рек (Хопер, Кама, Волга, Урал и др.) вязовые леса (вязовники) обычно образуют узкую полосу между мелколиственными лесами прирусловой поймы и широколиственными лесами центральной части поймы. В лесостепной и степной зонах вяз гладкий характерен для изреженных широколиственных лесов, типа парковых, и для байрачных лесов, где растет чаще по дну балок вместе с дубом, ясенем, липой, кленами и вязом голым.

С фитоценотических позиций И. А. Грудзинская (1977) относит вяз гладкий (как и вяз голый) к антропогенно-регрессивным эдификаторам пойменных лесов и к ассектаторам плакорных широколиственных лесов.

По палеонтологическим данным род ильм (*Ulmus* L.) существовал в Северном полушарии - Европе, Азии и Северной Америке, вплоть до Арктических районов - уже в третичном периоде (Грудзинская, 1979). В настоящее время ареал ильмовых постепенно сокращается и соответственно уменьшается их участие в лесных сообществах. За последние полвека на территории Европейской части России этому способствуют периодические вспышки голландской болезни ильмовых. В степной и лесостепной зонах сокращение ареала ильмовых связано с деятельностью человека. Здесь по поймам рек ильмовые постоянно вырубали, а подрост и порослевое возобновление уничтожались скотом. Почти полностью вырублен ильм на топливо в полупустынных и пустынных районах. Изменения в структуре сообществ способствовали вытеснению ильмовых с оптимальных местобитаний доминантами современных широколиственных лесов. Только большой диапазон эколого-географических возможностей позволил ильмовым сохраниться в естественных сообществах до настоящего времени. Адаптивность и пластичность ильмовых позволяет им заселять участки

с нарушенным растительным покровом. В таких местах они ведут себя как деревья - пионеры (Грудзинская, 1979; Васильев, 1986), интенсивно заселяя осыпи, галечники, берега рек, озер и искусственных водоемов. На территории России ильмовые леса занимают площадь 490 тыс. га, что составляет всего лишь 0,0004% от всей учтенной площади лесов (Цепляев, 1961). Общая площадь ареалов этих видов примерно одинаковая и составляет по 11,8 млн. км².

1.2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *U. GLABRA* И *U. LAEVIS*

Анализ дендрологической литературы позволил выяснить основные морфологические характеристики *U. glabra* и *U. laevis* (Исаченко, 1961; Шиманюк, 1974; Дерюгина, Оликер, 1977; Васильев, 1986; Атрохин, Кузнецов, 1989 и др.) (табл. 1.1). Оба вида вяза характеризуются как долговечные деревья. В. Н. Сукачев (1938) отмечает, что отдельные деревья вяза голого доживают до 400 лет.

В условиях широколиственных лесов исследуемые виды могут достигать высоты 30 - 35 м высоты и 60 (80) см в диаметре (Грудзинская, 1977). Единичные экземпляры вяза голого в широколиственных лесах Кавказа достигают 35 м высоты и 1,0 - 1,5 м в диаметре (Ткаченко, 1952). Оба вида вяза имеют мощную корневую систему, состоящую из стержневого и нескольких сильных глубоко идущих боковых корней. Растут они быстро: к 10 годам достигают 5 - 6 м. Снижение темпов роста начинается после 40-60 лет.

Вязы голый и гладкий — растения с коротким периодом нарастания побегов. Рост побегов происходит быстро: начинается в первых числах мая и заканчивается - к концу мая - началу июня. Продолжительность роста 23(27) – 44(31) дня. Наибольший прирост побегов в длину отмечен в

Таблица 1.1. Сводная таблица морфологических особенностей
U. glabra и *U. laevis*.

№	Признаки	<i>U. glabra</i>	<i>U. laevis</i>
1.	Высота дерева, м	25 (30)	35
2.	Форма кроны	широкоцилиндрическая, сверху закругленная	широкоэллиптическая
3.	Молодые ветви	коленчатые, поникающие, толстые, покрыты густыми рыжеватыми волосками, темно-бурые, с редкими бородавчатыми чечевичками	тонкие, свисающие, пушистые, блестящие, позднее гладкие; в апреле дымчато-фиолетовые, с немногочисленными чечевичками
4.	Корка	у взрослых ветвей серая или желто-бурая, на стволах – бурая, глубоко-трещиноватая	светло-серая, на стволах отслаивается тонкими пластинками
5.	Почки вегетативные	двурядные, длина – 6-9 мм, отстоящие, темно-бурые или светло-бурые, конусовидные или яйцевидные, слегка заостренные	двурядные, длина 5-7 мм, косорасположенные, буровато-желтые, острые, конические
6.	Почки генеративные	крупные, овально-яйцевидные, длина – 9 мм, ширина – 5 мм. Чешуйки округленные, рыжие, реснитчатые, обычно на верхушке с выемкой, по краю красноватые	широкояйцевидные, конические лишь на вершине, несколько сдавленные с боков, до 7 мм длины и 3 мм ширины, чешуи располагаются черепитчато, светло-бурые с темно-бурой каймой по верхнему краю, голые, по краям реснитчатые
7.	Листья	тонкие, эллиптические или продолговато-обратнояйцевидные, длина – 8-16 см, на верхушке внезапно заостренные иногда с тремя остроконечиями, сверху шероховатые, снизу вдоль жилок жестковолосистые, по краю двоякопильчатые, с оттянутыми зубцами. Черешки жестковолосистые, 5 мм длины	темно-зеленые, эллиптические или продолговато-обратнояйцевидные, у основания неравнобокие, на вершине заостренные, длина 6-12 мм, ширина 3-6 мм, по краю двоякозубчатые, боковых жилок 13-19 пар, сверху обычно голые, снизу опушенные. Черешки коротковолосистые, длина 3-9 мм
8.	Цветки, соцветия	обоеполые, собраны в густые, почти сидячие соцветия: двойной завиток или зонтиковидный тирс; пыльники фиолетовые	обоеполые, на длинных цветоножках 6-20 мм, собраны в соцветия: двойной завиток или зонтиковидный тирс, до 30 шт., коричневатые, околоцветник неравнобокий, реснитчатый, 8-лопастный, несет на себе по 6-8 выступающих тычинок, пыльники фиолетовые, рыльце белое
9.	Плод	крылатка обратнояйцевидная или широкоэллиптическая с выемкой вверху, длина 23,7 (20-28 мм), ширина 16,6 (15-20), желто-буроватая, голая, на плодоножках 3-5 мм длины, в пучках до 19 (16-24) шт.	крылатка 12-16 мм длины и несколько меньше ширины, эллиптическая, с орешком в центре, по краю густореснитчатая, на поверхности голая. В одном соплодии содержится до 20 плодов. Плодоножки тонкие в 2-5 раз длиннее крылатки.

последней декаде мая, в начале июня прирост резко сокращается и полностью заканчивается в июне - июле. Для успешного роста *U. laevis* – необходима средняя сумма эффективных температур 181°C, *U. glabra* – 259°C).

В годы с холодной и затяжной весной начало роста побегов у обоих видов отодвигается, но все же *U. laevis* может раньше начинать вегетацию по сравнению с *U. glabra*, что дает ему возможность более эффективно использовать наиболее благоприятные условия ранневесеннего периода вегетации. Раскрытие вегетативных почек происходит в конце апреля – начале мая. Облиствление заканчивается к концу мая - началу июня. Смена окраски листьев в августе, опадение - в сентябре – октябре.

Цветут деревья обильно ранней весной (в апреле-мае) задолго до распускания листьев. Продолжительность цветения 7-10 дней. К моменту достижения листьями нормальных размеров формируются зрелые плоды - конец мая - июнь, редко начало июля (Андронов, 1951; Турский, 1954). При теплой сухой погоде плоды созревают быстро, при прохладной и дождливой созревание протекает более длительное время (Долгошев, 1951). Зрелые крылатки приобретают желтую или белую окраску и в течение 5–10 дней после созревания опадают (Тюрин, 1954). Плодоношение ежегодное и обильное.

Сравнивая вязы гладкий и голый по частоте встречаемости урожайных лет, В. И. Долгошов (1964) относит первый вид к растениям, у которых наиболее часто повторяются урожайные годы.

М. М. Вересин (1963), М. В. Колесниченко (1968), отмечают, что вяз голый оказывает тормозящее влияние на интенсивность фотосинтез дуба и сосны обыкновенной. Многие авторы (Тимофеев, 1948; Травень, 1955; Федотов, 1957) считают вяз голый биологически полезным спутником лиственницы: он повышает интенсивность ее фотосинтеза на 9 - 14%.

В истории степного лесоразведения вяз голый снискал себе печальную известность. Попытки создания возможности совместного произрастания вяза с другими видами в различных количественных соотношениях – донской тип смешения (Крайнев, 1949; Тимофеев, 1951), нормальный тип посадок (Полянский, 1884; Енькова, 1960) – оказались неудачными. Ильмовые быстро заглушали дуб, ясень, клен остролистный и смешанные посадки превращались в чистые ильмовые насаждения. Однако и они достаточно быстро погибали из-за сильной предрасположенности одновидовых ильмовых ценозов к заболеваниям.

Отношение к почвенному богатству и кислотности почвы. *U. glabra* и *U. laevis* часто растут на серых лесных, дерново-подзолистых, перегнойно-подзолистых глеевых или глееватых суглинках и супесчаных среднегумусовых почвах с прослойками карбонатов или на почвах, подстилаемых карбонатной мореной (Солонович, 1976). По требовательности к составу почвы и зольным веществам вяз голый, по данным Г. Ф. Морозова (1914), занимает первые места среди деревьев. Он предпочитает богатые хорошо аэрируемые почвы; но способен расти и на менее плодородных (Арнольд, 1898; Турский, 1900; Ремизов, Погребняк, 1952; Грудзинская, 1953, 1977; Исаченко, 1961; Погребняк, 1968; Горчаковский, 1968; Морозов, 1970 и др.). По данным Ф. Н. Харитоновича (1968) особенно хорошо развивается вяз голый на обыкновенных черноземах. Приживаемость сеянцев на таких почвах составляет 90-100%.

В. Г. Атрохин и Г. В. Кузнецов (1989) причисляют вяз голый к мегатрофам вместе с кленами, ясенем, грабом, буком, при этом, отмечая, что вид плохо выносит засоленность. П. С. Погребняк (1944) относит вяз голый к нитрофосфофилам наряду с ясенем, липой, дубом.

Вяз гладкий по требовательности к богатству почвы близок вязу голому (Исаченко, 1961; Курнаев, 1968; Харитонович, 1968; Грудзинская, 1977).

Хорошо растет в оврагах и на склонах с пылеватými суглинистыми почвами, подстилаемыми лёссовидными отложениями. На плодородной свежей почве образует мощную корневую систему (Атрохин, Кузнецов 1989).

Отношение вязов голого и гладкого к кислотности почвы в литературе не нашло достаточного отражения. Имеются лишь отдельные высказывания о том, что вяза гладкий приурочен к выходам карбонатных пород (Харитонович, 1968). По данным Б. В. Гроздова (1960), в районе Брянска вяз растет в местах с близким выходом мергелей.

В. Г. Атрохин и Г. В. Кузнецов (1989), в результате проведенных четырехлетних опытных исследований, отмечают, что вяз гладкий успешно растет на слабокислой и нейтральной средах и вполне удовлетворительно на кислой и слабощелочной. Наиболее высокие показатели роста его отмечены в интервалах рН солевой вытяжки 5,7 – 7,1 и водной 6,9 – 7,5. Изменение кислотности почвы сказывается и на ходе физиологических процессов, особенно фотосинтеза, интенсивность которого при благоприятной реакции почвы увеличивается, примерно, в 2,5 раза. Близкие интервалы рН (4,7 – 7,1 солевой и 5,5 – 7,5 водной) приводят А. Ф. Иванов, А. В. Пономарева, Т. Ф. Дерюгина (1966).

Н. Д. Нестерович и Т. Ф. Дерюгина (1975) относят *U. glabra* и *U. laevis* к видам, предпочитающим слабокислые и близкие к нейтральным почвы. Оба вида вяза плохо переносят засоленность почв (Исаченко, 1961, Атрохин, Кузнецов 1989), Н. Н. Вамбольдт (1984) отмечает, что вяз гладкий испытывает угнетение при концентрациях солей 0,150%.

Отношение к влажности. По отношению вяза голого к влаге в литературе имеются противоречивые сведения. Одни авторы относят это растение к видам, требующим средней влажности почвы, другие считают его требовательным к этому фактору и подчеркивают способность произра-

стать на переходных к низинным болотам местообитаниях и в поймах рек. Третьи отмечают высокую жаростойкость и успешный рост в условиях Таджикской ССР (Кормилицын, 1949). По шкале влаголюбия Эбермайера (Морозов, 1922) вяз голый отнесен к первой группе, включающей наиболее требовательные к влаге виды. П. С. Погребняк (1944) относит его к мезофитам.

Отношение вяза гладкого к влаге также не однозначно. П. Ф. Лысоконь (1949) пишет, что этот вид хорошо растет на богатых, средней влажности почвах. Н. Ф. Харитонович (1968) подчеркивает, что удовлетворительный рост вяза гладкого наблюдается в местоположениях, близких к низинным болотам, где неглубоко от поверхности почвы залегают грунтовые воды. В лесной зоне вне речных пойм наиболее благоприятны для произрастания вяза те же местоположения, где растут ясень обыкновенный и ольха черная. Согласно данным Е. Я. Шефер-Сафоновой (1934), сеянцы вяза лучше растут при влажности почвы 60% от полной ее влагоемкости. Е. И. Дворецкая и О. Н. Казуто (1957) отмечали наибольшие высоту и накопление сухого вещества у вяза при влажности почвы 80% от полной. Снижение влажности почвы приводило к ухудшению роста растений и уменьшению содержания органического вещества. Некоторые авторы считают, что вяз предпочитает свежие, рыхлые плодородные почвы, но может расти на влажных и сухих почвах. По шкале влаголюбия П. С. Погребняка (1944) вяз гладкий отнесен к мезогигрофитам. Аналогичного мнения придерживаются М. К. Турский (1891), Е. П. Заборовский (1932), Ф. А. Овсянников (1925), Э. Э. Керн (1925), Б. В. Гроздов (1952). По данным М. В. Колпикова (1955) и П. Бессчетнова (1962), он является засухоустойчивым видом, Е. М. Ткаченко (1952) и Г. Р. Эйтинген (1949) считают вяз гладкий более засухоустойчивым, чем другие ильмовые, в то время как В. Н. Сукачев (1934) относит его к наиболее влаголюбивому виду среди ильмовых.

Н. Д. Нестерович и Т. Ф. Дерюгина (1972) установили, что снижение влажности почвы от 80 до 20% от полной влагоемкости уменьшает высоту сеянцев вязов голого и гладкого, длину главных корней, количество листьев на одном растении.

При влажности почвы менее 20% сеянцы вяза голого погибают, что свидетельствует о большей требовательности их к почвенной влаге. Н. Д. Нестерович и Т. Ф. Дерюгина отнесли оба вида вяза к группе гигромезофитов.

Анализируя изменения анатомических показателей, интенсивности транспирации и фотосинтеза при различной влажности почвы и воздуха, В. Г. Атрохин и Г. В. Кузнецов (1989) пришли к заключению, что вязы голый и гладкий предъявляют высокие требования к влаге и входят в группу гигромезофитов.

Оба вида вяза выносят затопление (Курнаев, 1968). В. Г. Атрохин и Г. В. Кузнецов (1989) отнесли вяз гладкий к растениям, выдерживающим затопление от 3 до 5 месяцев, но неустойчивым к русло-топяному затоплению, а вяз голый к видам, выдерживающим холодно-прохладные русловые и озерно-русловые затопления длительностью от 1,5 до 3 месяцев. Устойчив он и при меньшей проточности, однако при этом плохо растёт. О. И. Евстигнеев с соавторами (1993) отмечают, что вяз голый обладает широкой поймовыносливостью и с одинаковым успехом осваивает разные местообитания поймы: от редкозаливаемых участков до заболоченных.

Отношение к температурному режиму. Оба вида вяза относятся к видам средней требовательности к теплу - максимальная сумма эффективных температур до начала роста побегов составляет до 300-400° (Нестеров, 1954; Нестерович, Дерюгина, 1972; Атрохин, Кузнецов, 1989). Вяз голый морозоустойчив и зимостоек (Сукачев, 1938; Харитонович, 1968), но более требователен к теплу в течение вегетативного сезона в сравнении с вязом

гладким (Харитонович, 1968). В. А. Смирнова (1968) отмечает, что в условиях Белоруссии оба вида вяза имеют одинаковую зимостойкость.

Отношение к свету вяза гладкого определяется различными авторами по-разному. А. С. Лозина-Лозинская (1951) и С. С. Пятницкий (1960) считают его теневыносливым; Н. Д. Нестерович и Г. И. Маргайлик (1969) – относительно теневым видом; С. Д. Георгиевский (1949) утверждает, что по отношению к свету вид занимает промежуточное положение между крайне теневыносливыми и светолюбивыми видами. В. Г. Атрохин и Г. В. Кузнецов (1989) по анатомическим и физиологическим признакам делают заключение о значительной теневыносливости вяза гладкого и относят его к числу относительно теневых видов.

Об отношении к свету вяза голого у исследователей также нет единого мнения. Большинство ученых характеризуют *U. glabra* как вид, обладающий средней теневыносливостью по сравнению с другими лиственными деревьями. Бук, граб, клен, липа обладают большей, а береза, осина, ясень, дуб – меньшей теневыносливостью (Сурож, 1890; Арнольд, 1898; Морозов, 1970; Турский, 1900; Варминг, 1903; Сукачев, 1938; Ткаченко, 1952; Грудзинская, 1953; Нестеров, 1954; Калгин, 1960; Погребняк, 1968 и др.). Однако, Н. Д. Нестерович (1960) указывает, что соотношение и губчатой ткани в анатомической структуре листьев у *U. glabra* наименьшее по сравнению со всеми остальными широколиственными породами, что свидетельствует о высокой теневыносливости вяза голого. Относят вяз голый к теневыносливым видам и П. Ф. Лысоконь (1949), Н. Ф. Харитонович, С. С. Пятницкий (1968). Х. М. Исаченко (1961) отмечает, что вяз голый более теневынослив, чем вяз гладкий. Более дифференцированно к вопросу отношения *U. glabra* к свету подошел Г. Ф. Морозов (1970), отмечая, что ильмовые достаточно светолюбивы, но в то же время выносят затенение. В существующих шкалах светолюбия вяз голый не имеет

определенного места. По шкале Н. Зайденшттиккера он стоит на 14-м месте из 23; по шкале А. Бюллера – на 17-м из 22; а по шкале Х. Кнухеля – на 4-м из 9 (Атрохин, Кузнецов, 1989).

Развивая представления Г. Ф. Морозова (1970), О. И. Евстигнеев (1994) показал, что светолюбие вяза голого изменяется в ходе онтогенеза. В первые годы жизни этот вид по светолюбию уступает первые места клену остролистному, ясеню и дубу, что возможно, связано с малым количеством пластических веществ в семени. Однако с 3 - 4-летнего возраста он занимает первое место в шкалах светолюбия. Лишь после 20 лет он уступает лидирующее положение березе, дубу, ясеню. Данное явление вполне согласуется с представлениями лесоводов об уменьшении теневыносливости с возрастом, которая обуславливается увеличением доли дышащих (нефотосинтезирующих) органов (Алексеев, 1975).

Вяз голый обладает большими среднегодовыми приростами в высоту по сравнению с дубом, грабом, кленами остролистным и полевым, что отражает быстроту его реакции на изменение освещенности. Однако увеличение возраста подроста под пологом леса при недостаточной освещенности приводит к сокращению величины годичных приростов, уменьшению количества боковых осей и площади ассимилирующей поверхности. В затенении величина годичных приростов резко сокращается, растение начинает перевершиниваться (Евстигнеев, 1988), уровень жизненности понижается. Снижение уровня жизненности при низких значениях ФАР характерно для всех прегенеративных растений (от проростков до виргинильных особей).

Отношение к загрязнению воздуха. В. Г. Атрохин и Г. В. Кузнецов (1989) относят вязы голый и гладкий к газоустойчивым видам. А. В. Штанько и П. В. Крупышев (1989) отмечают, что вяз гладкий является видом, наиболее адаптированным к экстремальным условиям города. Н.

И. Павлов и Е. Н. Протопопова (1985), изучая влияние промышленных выбросов на посевные качества семян и рост сеянцев вяза гладкого, показали, что в условиях сильного загрязнения воздуха и почвы фитотоксичными веществами наблюдается снижение грунтовой всхожести семян при посеве, особенно если материнские деревья не испытывали во время роста подобного воздействия. Высота сеянцев вяза гладкого, выросших в условиях высокого задымления воздуха, на 50% меньше высоты сеянцев, выращенных на чистом фоне. В условиях высокого промышленного загрязнения более сильным ростом характеризуются сеянцы, полученные из семян, чьи материнские растения подвергались действию интоксикантов.

В. М. Яценко, В. В. Фиргер и Н. Г. Шепель (1988) указывают, что в условиях своеобразной экологической обстановки, где растения испытывают неблагоприятное воздействие различных токсических веществ, в наибольшей мере влиянию токсикантов подвержен фотосинтетический аппарат растений. В таких условиях развитие вяза гладкого возможно на участках, удаленных от источника загрязнения более чем на 500 м.

Устойчивость к заболеваниям. Особенно большой вред ильмовым (вязам) причиняют сосудистые болезни – микозы, вызываемые грибами из родов *Ceratocystis* и *Fusarium*. В. С. Дудина (1938) отмечает, что среди болезней первое место по значению занимает “голландская болезнь вязов”, или графioз. Заболевание легко передается от дерева к дереву и поэтому носит групповой, а при благоприятных условиях – массовый характер. Чаще всего поражаются деревья в возрасте от 10 до 40 лет, хотя неоднократно отмечались случаи появления болезни в питомнике и парковых насаждениях. Массовые вспышки заболевания отмечены в сухие сезоны после суровой морозной зимы. Чаще болезнь поражает культурные насаждения.

Переносится заболевание главным образом жуками – заболонниками (Дудина, 1938; Жуклис, 1958; Голландская болезнь..., 1964; Маслов, 1970, Зудилин, 1971; Крюкова, 1972; Крюкова, Плотникова, 1991). Исследователи из Германии (Braun, Vanaselow, Khalisy, 1978) допускают возможность распространения голландской болезни вязов через корни. Споры гриба (*Ceratocystis ulmi* (Buism.) C. Moreau) могут переноситься ветром, дождем и поливной водой. Инфекция обычно передается пневой и корневой поросли, а также, по мнению американских ученых, с клеточным соком при сращивании под землей корневых систем близко растущих (до 15 см) ильмовых (Рекомендации по борьбе....., 1981).

Е. П. Кузьмичев (1987) отмечает, что голландская болезнь ильмовых является основной причиной гибели вязов в городских зеленых насаждениях. В насаждениях г. Москвы произрастают более 20 тыс. вязов (в основном вяз гладкий), встречаемость болезни составляет 13%. Очаги отмечаются как в насаждениях, подверженных сильному антропогенному воздействию, так и в насаждениях, произрастающих в благоприятных условиях. Наблюдается постепенное расширение внутригородского ареала болезни. Острая форма болезни наиболее часто встречается у молодых деревьев, которые отмирают в год заражения или на следующий год. У деревьев старше 40-50 лет болезнь протекает в хронической форме. Кроме возраста, на характер протекания болезни оказывают влияние гидротермические и химические свойства почвы и воздуха, интенсивность инсоляции и способ заражения (Алексеев, 1958; Воронцов, 1936; Маслов, 1970; Антипов, 1982). Наиболее типичный симптом заражения - скручивание листьев вдоль осевой жилки, которое часто сопровождается пигментацией, мельчанием и преждевременным опаданием листьев. В качестве профилактики одного из наиболее опасных заболеваний ильмовых – голландской

болезни – предлагается формирование смешанных посадок вяза с кленами, ясенем и другими видами растений (Рекомендации по борьбе..., 1981).

В. Ф. Дорошенко (1988) отмечает, что в степной зоне ветви и стволы ильмовых, в частности, вяза гладкого, имеют некрозно-раковые поражения, вызванные сосудистыми болезнями.

Одним из факторов, снижающих долговечность вязовых насаждений, является заболевание, проявляющееся в сокотечении не выявленной этиологии, которая наблюдается во всех искусственных лесных насаждениях юго-востока Европейской России. В США это заболевание получило название “мокрая древесина” (wetwood). Возбудителем, предположительно, является комплекс, состоящий из многих видов бактерий и грибов (Деревянкин, Миколаевский, 1994).

В последние годы отмечено массовое поражение вяза тиростромозом – опасным некрозо-раковым заболеванием, которому подвержены как *U. laevis*, так и *U. glabra* (Кузьмичев, Шленская, Колганихина, 1995). Заболевание мало изучено, основными воротами проникновения инфекции служат почки деревьев.

Н. С. Калюжная, О. В. Горбачева и Л. К. Дидык (1995) занимаясь исследованием биологии и вредоносности ильмового листоеда установили, что наименее пригодным для листоеда является вяз гладкий. Остальные виды вяза (перистоветвистый, полевой, голый) повреждаются в одинаковой степени.

Различные виды растений обладают неодинаковой антимикробной активностью. У вяза гладкого фитонцидная активность обнаружена в июне - начале июля (Штанко, Крупышев, 1989).

Фитопатологи и энтомологи сходятся во мнении, что создание разнообразных насаждений будет способствовать снижению уровня заболеваний и повреждений вредителями.

1.3. ОНТОГЕНЕЗ *U. GLABRA* И *U. LAEVIS*.

Онтогенез вязов голого и гладкого осуществляется сходным образом. Возрастные состояния этих видов имеют одни и те же качественные признаки и близкие количественные показатели (Чистякова, Кутьина, 1989).

Плод крылатый, орешковидный, односеменной, созревает в начале весны или начале лета и быстро опадает. Вес 1000 семян *Ulmus glabra* – 10,5 г., *Ulmus laevis* – 6,6 г. Семя без эндосперма, в стратификации не нуждается, способно к прорастанию сразу после опадения (Турский, 1954; Андронов, 1955; Забаровский, Варасова, 1958). По данным многих авторов (Власов, 1929; Турский, 1954; Забаровский, 1962; Атрохин, Кузнецов, 1989 и др.) семена довольно быстро теряют всхожесть и только небольшая часть их способна к прорастанию весной следующего года. У вяза голого, по сравнению с другим видом рода *Ulmus* (*U. laevis*), семенная кожура в два раза толще (Забаровский, Варасова, 1958), что объясняет более длительное прорастание, и, возможно, сохранение некоторой части семян до следующего года. В период прорастания семена вязов голого и гладкого требовательны к влаге (Власов, 1929).

Однако, существуют единичные указания (М. Klaus, 1984 – цит. по РЖ, отд. лесоведение и лесоводство) о том, что семена вяза голого не теряют всхожести вскоре после созревания, а напротив, к весне следующего года, после периода зимнего покоя, процент всхожести семян увеличивается.

А. В. Веретенников (1992) отмечает, что к ведущим внешним факторам, влияющим на прорастание семян древесных растений, относится влажность верхнего (1-2 см) слоя почвы и подстилки, достаточно высокие температуры, аэрация и свет. Данный этап развития является критическим в жизни древесных растений. Начавшись, процессы прорастания семян и в дальнейшем требуют оптимального содержания влаги, ибо даже кратко-

временная засуха может привести к гибели зародыша и проростка в целом. Ювенильные растения наряду с влагой (на глубине до 15 - 40 см), аэрацией и температурой нуждаются в обеспечении их макро- и микроэлементами и светом (30 - 35% полного).

Проростки (pl) при наличии благоприятных условий появляются большей частью в год созревания семян, через 10-15 дней после их опадения (Андронов, 1955). Прорастание растянутое: начинается в июне, заканчивается в августе - начале сентября. Небольшая часть проростков появляется весной. При весеннем и ранневесеннем прорастании растения к августу имеют помимо семядолей 3-4 пары настоящих листьев, расположенных супротивно. К середине августа семядоли, как правило, опадают. При позднелетнем прорастании успевают сформироваться только семядоли и изредка одна пара настоящих листьев (Чистякова, Кутьина, 1989) (табл. 1.2).

Проростки Ulmus glabra имеют опушенный, буро-малиновый под семядолями гипокотиль (Киселёва, 1964). Семядоли обратно-яйцевидные или широко-округлые, на верхушке с выемкой, при основании сердцевидно-клиновидные с маленькими ушками, мясистые, желтовато-зеленые, с нижней стороны белесоватые; край семядолей слегка загнут вниз. С обеих сторон равномерно мелко опушены по всей поверхности. Черешки густо опушены торчащими волосками. Жилкование перистое с двумя парами боковых жилок (на просвет). Гипокотиль цилиндрической формы, зеленый или красноватый, густо опушен длинными торчащими волосками

Первые листья супротивные, на коротких густо опушенных черешках, овальные, крупно-неравно-зубчатые (зубцы закругленные, тупые или коротко заостренные) с короткой притупленной верхушкой; с обеих сторон равномерно опушены торчащими короткими волосками. Жилкование перистое; от средней жилки, делящей пластинку иногда на две

Таблица 1.2. Некоторые биометрические показатели семенных особей вяза шершавого нормальной и пониженной жизненности (по Чистякова, Кутыина, 1989).

Возрастное состояние	Жизненность	Возраст, годы	Высота, м	Диаметр ствола, см	Прирост главной оси, см/год	Порядок ветвления	Радиус кроны, м	Корневая система	
								глубина проникновения, см	радиус, м
p		1	0,06-0,13	0,08-0,13	6,2	I		1,5-8	0,02-0,1
j	1	1-4	0,1- 0,6	0,08-0,2	12,6	I		8-30	0,1-0,4
	2	2-15	0,05-0,3	0,08-0,2	3,4	I		6-12	0,05
im1	1	2-10	0,2-1,8	0,2-1,5	25,3	II-III	0,1-0,45	20-50	0,2-0,7
	2	6-22	0,1-1,6	0,1-1,01	7,1	II-III	0,05-0,2	10-20	0,1-0,4
im2	1	7-20	1,4-4,3	1,0-4,0	38,7	IV-V	0,25-1,0	30-60	0,7-1,9
	2	12-40	1,0-3,5	0,7-3,0	12,7	IV-V	0,15-0,6	15-30	0,4-1,0
v1	1	11-25	3,8-7,0	2,2-6,2	55,0	IV-VI	0,8-1,8	40-70	2,0-2,5
	2	20-45	3,3-5,1	1,3-4,7	20,7	IV-VI	0,5-0,7	20-40	0,8-1,5
v2	1	17-45	5,5-12,0	4,6-12	72,0	V-VII	1,2-2,4	50-70	1,0-4,0
	2	25-50	4,7-8,0	3,4-8,0	24,3	V-VII	0,8-1,7	30-50	1,2-3,0

g1	1	25-60	12-22,0	12-27	46	VII-VIII	2,5-4,0	70-100	3,5-6,0
	2	40-70	9-14	8-17	11,4	VII-VIII	1,7-2,5	40-60	2,5-3,5
g2	1	40-110	20-27	20-50	13,1	VIII-IX	3,5-6,0	90-180	4,0-9,0
	2	60-110	11-17	16-33	9,7	VIII-IX	2,0-3,5	50-80	3,0-6,0
g3	1	90-160	22-30	35-70	2-5	VIII-IX			
	2	80-130	15-18	24-35		VIII-IX			
s	1	150-170 (200)	15-20	40-70					
	2	100-110 (140)	11-14	27-37					

асимметричные части, отходят 3-5 пар супротивных или очередных, прямых или дуговидно изогнутых вильчато ветвящихся жилок. Листья второй пары, как правило, отделенной от первой очень коротким междоузлием (1-2 мм), отличаются большими размерами.

Проростки Ulmus laevis имеют гипокотиль цилиндрической формы, почти голый, бежевого или зеленовато-бежевого (Киселева, 1964).

Семядоли обычно эллиптические, иногда обратно-яйцевидно-округлые, при основании сердцевидно-клиновидные с маленькими ушками; на верхушке закругленные, редко с небольшой выемкой, более или менее мясистые, светло-зеленые, с нижней стороны белесые; край семядоли слегка загнут вниз. Поверхность семядолей и черешка мелко и редко опушена. Жилкование перистое, с двумя парами боковых жилок. Эпикотиль цилиндрический, зеленый или бежеватый, мелко рассеяно опушенный.

Первые листья супротивные, на волосистых черешках, овальные, иногда слегка ромбовидные, крупно- и острозубчатые, с оттянутой острой верхушкой; с обеих сторон мелко и редко опушенные, зеленые. Жилкование перистое; боковые жилки супротивные или очередные, прямые или слегка изогнутые, всегда простые, в числе 3-5 пар. Вторая пара листьев сходна с первой, междоузлие длиной 6-15 мм.

Корневая система проростков стержневая, состоит из главного и боковых корней (Чистякова, Кутыина, 1989).

Ювенильные растения (j) не ветвятся, имеют небольшие размеры (табл. 1.2), первые два года нарастают моноподиально и имеют супротивно расположенные листья. В дальнейшем нарастание симподиальное, листовое расположение очередное (Чистякова, Кутыина, 1989). Таким образом, у ильмовых имеет место гетеробластное развитие, заключающееся в существовании морфологических различий между ювенильными и взрослыми:

переход от накрест супротивного к двурядно очередному расположению листьев. И. А. Грудзинская (1974) отмечает, что терминальная меристема функционирует только у j особей и формирует ортотропный побег с супротивным листорасположением. Отмирание ее стимулирует развитие пазушной меристемы, образующей побеги с очередным расположением листьев. Так моноподиальное нарастание сменяется симподиальным.

Пластинка листа продолговатая узко обратнойцевидная с клиновидным основанием и пильчатым краем. Жилкование перистое, боковых жилок не более 7-12 пар. Корневая система стержневая, но в ней помимо главного и боковых формируются придаточные корни, длина которых приближается к длине главного (Чистякова, Кутыина, 1989).

Имматурные растения (im) многоосные, ветвятся, нарастают симподиально (табл. 1.2). Корневая система смешанного типа, в ней усиливается рост придаточных корней. Главный корень почти не удлиняется и к концу состояния у большинства особей может отмереть (Чистякова, Кутыина, 1989).

Имматурные 1-й подгруппы (im_1) объединяют особи сравнительно небольшие, порядок ветвления побегов 2-3.

Имматурные 2-й подгруппы (im_2) более сильно разветвлены и имеют более мощно развитую корневую систему (Чистякова, Кутыина, 1989).

У особей этой возрастной группы полностью сформированы листья взрослого типа: короткочерешковые, продолговато- или обратнойцевидные с остро оттянутой верхушкой, при основании слегка неравнобокие. Число пар боковых жилок - 10-15. У *U. glabra* листовая пластинка неправильно двояко-зубчатая, сверху шершавая, снизу по черешку и вдоль жилок волосистая. Часть боковых жилок вильчато раздваивается. Ветвь жилки второго порядка, продолжающая ее направление, выходит в верхушку соответствующего крупного зубца, а боковое ответвление жилки

обслуживает ближайший дополнительный (мелкий) зубец. У *U. laevis* листовая пластинка равнозубчатая, сверху голая, снизу опушенная. Жилки второго порядка всегда простые и заканчиваются в верхушках зубцов пластинки (Киселева, 1964; Васильев, 1986).

Отличительной особенностью *U. glabra* и *U. laevis*, по сравнению с другими видами широколиственных деревьев, является раннее начало образования вторичной корки. У im_2 особей вяза она покрывает 10 - 20 см в нижней части ствола.

Виргинильные растения (v) (табл. 1.2) характеризуются хорошо сформированной узкой кроной. Ствол заметно отличается от боковых ветвей по диаметру, базальная часть его очищена от боковых ветвей, покрыта коркой с продольными трещинами до высоты 1-2м. Листья взрослого типа. Корневая система у большей части растений придаточная. Виргинильные растения имеют островершинную крону.

Виргинильные 1-й подгруппы (v_1) – крона только начинает формироваться, приросты в высоту не максимальные.

Виргинильные 2-й подгруппы (v_2) имеют хорошо развитую крону и самые большие приросты в высоту (Чистякова, Кутына, 1989).

Молодые генеративные деревья (g_1) характеризуются островершинной кроной с наибольшей шириной несколько выше середины. Островершинность кроны сохраняется за счет довольно больших темпов роста в высоту (табл. 1.2). Листья взрослого типа. Плодоношение сравнительно обильное (Чистякова, Кутына, 1989). Оба вида вяза плодоносят, по данным О. Г. Каппера (Власов, 1929) при свободном размещении в 20 лет, при сомкнутом (в насаждениях) в 40 лет. По данным К. Тюбеф (Власов, 1929), семенные годы вяза голого и вяза гладкого повторяются через 2 - 3 года, а плодоношение ежегодное.

Базальная часть ствола покрыта коркой с довольно глубокими трещинами. Корка молодых ветвей темно-бурая, на стволе буро-коричневая (Васильев, 1986).

Корневая система развита хорошо, поверхностно якорная (Чистякова, Кутьина, 1989).

Средневозрастные генеративные деревья (g_2) имеют широко обратно-яйцевидную туповершинную крону, медленно растут в высоту (табл. 1.2). Ствол увеличивается в диаметре, покрывается трещиноватой коркой почти до половины длины (Чистякова, Кутьина, 1989). Корневая система полностью сформирована, придаточная, поверхностно-якорная (Чистякова, Кутьина, 1989).

Старые генеративные деревья (g_3) характеризуются широко цилиндрической кроной, минимальными приростами в высоту и довольно большими приростами по диаметру ствола (табл. 1.2). В кроне идет отмирание больших ветвей и замена их новыми, формирующимися из спящих почек базальных участков скелетных сучьев. Плодоношение меняется от обильного до незначительного к концу состояния. Ствол покрывается трещиноватой коркой почти на всем его протяжении, которая отслаивается тонкими пластинками (Чистякова, Кутьина, 1989).

Сенильные особи (s) (табл. 1.2) представляют собой усыхающие деревья с единичными живыми ветвями во вторичной кроне. Отмирают крупные скелетные корни. Длительность пребывания в этом состоянии небольшая (Чистякова, Кутьина, 1989).

По описанному выше варианту развиваются растения нормальной жизненности. Растения, попавшие в неблагоприятные для роста условия: затенение, недостаток влаги, засоленность и пр., отличаются от особей нормальной жизненности. Они медленнее растут и развиваются (табл. 1.2), уступая по размерам нормальным особям. Вследствие перевершинивания,

отмирания части уже сформированных побегов и даже части ствола и развития новых побегов из спящих почек ствол приобретает изогнутую неправильную форму и несет следы былых перевершиниваний. При продолжительном развитии в условиях угнетения формируются растения низкой и сублетальной жизненности. Они имеют вид кустовидного подростка, для них характерно постоянное перевершинивание, развитие новых скелетных осей из спящих почек, накопление отмирающих скелетных осей в базальной части растения, постоянное уменьшение годовичных приростов. Растения довольно долго задерживаются в прегенеративном периоде и быстро “проскакивают” генеративный. Плодоношение обычно незначительное. В практике лесоводства растения сублетальной жизненности называются “торчками”, в фитоценологии они получили название квазисенильных. Особи вяза голого способны переходить в состояние “торчка” в возрасте 13 лет (Смирнова и др., 1984). При очень длительной жизни в условиях угнетения - более 50 лет (Восточноевропейские ..., 1994) - особи вяза голого становятся сенильными, минуя генеративный период.

1.4. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ВЯЗОВ ГОЛОГО И ГЛАДКОГО.

В лесных сообществах вязы голый и гладкий размножаются как семенным, так и вегетативным путем. Долевое участие в составе сообществ особей разного происхождения (семенного или вегетативного) может быть различным. В естественных сообществах с сомкнутостью крон до 0,6, не преобразованных рубками, вязы голый и гладкий возобновляются в основном семенами. В сомкнутых ценозах, возникших после разного рода рубок, численность вегетативного потомства может составлять 20 – 90% (Чистякова, Кутьина, 1989; Смирнова, Чистякова и др., 1990).

В естественных сообществах у вязов голого и гладкого существует три способа вегетативного возобновления: 1) пневая поросль, 2) эпигеогенные (отводки) и гипогеогенные корневища, 3) корневые отпрыски. Последние два способа могут приводить к вегетативному размножению в результате партикуляции, возникающей при отмирании участков корневища или корня, соединяющих отдельные парциальные образования в составе сложной куртины (Чистякова, 1986).

Оба вида вяза образуют обильную пневую поросль как естественным, так и травматическим путем (Турский, 1900, 1954; Морозов, 1949; Исаченко, 1961; Шиманюк, 1964; Грудзинская, 1977 и др.). Поросль, появившаяся на пне, в первые годы своей жизни отличается весьма быстрым ростом по сравнению с одновозрастными растениями семенного происхождения, т. к. она пользуется большим количеством запасных пластических веществ, отложенных в материнском пне и корнях, ничего не тратит на образование новой корневой системы.

Данных о том, как изменяется порослевая способность у *U. glabra* и *U. laevis* с увеличением возраста, очень мало. М. Е. Ткаченко (1952) отмечал, что вяз голый обладает побегопроизводительной способностью до 60 лет. По данным В. Г. Нестерова (1954), *U. glabra* начинает образовывать пневую поросль в возрасте 25-40 лет и сохраняет эту способность до старости. А. И. Асосков (1931) приводит данные о снижении процента пней с порослью у крупных деревьев по сравнению с тонкими. Порослевая способность находится в прямой зависимости от его толщины и в обратной зависимости от степени плодоношения.

Наиболее типичным способом вегетативного возобновления вязов голого и гладкого А. А. Чистякова (1978) считает возобновление гипо- и эпигеогенными корневищами - ксилоризомами. Формирование корневищ осуществляется различными способами. Во-первых, они могут возникать

из надземных почек в основании ствола, дающих плагиотропные побеги, во-вторых, при полегании и последующем укоренении стволиков у особой подраста, состоящих из гипокотилия и побегов первого порядка, и, в-третьих, при полегании и укоренении нижних веток в результате механического придавливания или естественного низкого расположения ветки. В последних двух случаях возникающий плагиотропный побег растет сначала надземно, но может втягиваться в подстилку возникающими придаточными корнями. В результате формируется куртина – система ортотропных и плагиотропных побегов, до известного времени не теряющих связи друг с другом и материнским организмом. Они оказываются соединенными многолетними лигнифицированными эпигеогенными корневищами - ксилоризомами (Чистякова, 1978).

Относительно корневых отпрысков вязов голого и гладкого литература изобилует пестрыми данными. Первоначально многие лесоводы и дендрологи относили вязы голый и гладкий к *не корнеотпрысковым* (Турский, 1900; Пеньковский, 1901; Керн, 1934; Исаченко, 1961 и др.). В дальнейшем стали накапливаться указания противоположного направления, но с различными оговорками. Они содержат примерно такие выражения: ильмовые размножаются корневыми отпрысками *очень редко* (Сукачев, 1938; Щепотьев, 1949; Грудзинская, 1977 и др., Ткаченко, 1939; Ванин, 1960 и др.) или *при поражении корней* (Деревья и кустарники СССР, 1951). По данным А. А. Чистяковой, корневые отпрыски играют существенную роль в самоподдержании ценопопуляций исследуемых видов вяза, особенно после ветровалов, поставляя до 50 % вегетативного потомства (Чистякова, Кутыгина, 1989; Смирнова, Чистякова, и др. 1990). Отпрыски формируются при травмировании вывалами тонких концевых участков горизонтально растущих корней.

Вяз гладкий может образовывать корневые отпрыски и на не перерезанных корнях. Придаточные почки вяза гладкого могут сохранять жизнеспособность около 25 лет. Ни возраст, ни большой диаметр, ни мощность корки корней не лишают корни их корнеотпрысковой способности. Проявлению ее способствует болезненное состояние материнского дерева, высвобождение корня от почвы и достаточное увлажнение (Веgetативный лес, 1963).

Опыты по размножению ильмовых корневыми черенками в культуре показывают их высокую (95 - 100%) приживаемость (Ровский, Озолин, 1949; Красовская, 1951).

Вязы голый и гладкий относятся к видам, быстро и обильно развивающим и придаточные корни. Они возникают на стволах деревьев в тех случаях, когда ствол на некотором протяжении оказывается покрытым водой, что случается при росте в условиях заболачивания или при занесении стволов илом, песком или почвенными частицами при разливе рек. Основными факторами, способствующими образованию корней, в данном случае является влажность и затененность. А. К. Денисов (1960) описал образование придаточных корней у вяза в зоне занесения ствола аллювием. Им отмечено появление придаточных корней у вяза уже через 2 месяца после погребения стволов в песчаном аллювии. Способность давать придаточные корни в песчаном аллювии сохраняется у вяза до 70 лет.

U. glabra и *U. laevis* вегетативного происхождения в молодости отличаются характером своего роста и развития от деревьев семенного происхождения. Вегетативные потомки с самого начала имеют придаточную корневую систему, ветвятся, как правило, на второй год жизни. При достижении имматурного состояния 2-й подгруппы темпы их роста в высоту становятся близкими с особями семенного происхождения. Время вступления в пору

плодоношения определяется уровнем жизненности (Чистякова, Кутыина, 1989).

1.5. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ *U. GLABRA* И *U. LAEVIS*.

Наличие семенного и разных способов вегетативного возобновления и размножения у вязов голого и гладкого приводит к образованию различных жизненных форм.

Изучение жизненных форм является одним из ключевых вопросов биологии древесных растений. Начало этому направлению в экологической морфологии растений нашей страны дали работы И. Г. Серебрякова (1954 а, б, в, 1962) и его учеников (Серебряков, Доманская, Родман, 1954; Серебряков, Чернышева, 1955 и др.), а затем и его последователей (Кудряшев, Барыкина, 1966; Дервиз-Соколова, 1966; Чистякова, 1978, 1988; Смирнова, Чистякова, Истомина, 1984; Буланая, 1986 и др.). В этих работах показано, что различие в ходе роста и онтогенеза одного и того же вида в разных экологических и фитоценологических условиях приводят к изменению жизненных форм. Согласно определению И. Г. Серебрякова (1962), жизненные формы высших растений - это своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы - подземные побеги и корневые системы), возникший в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. При классификации жизненных форм обычно учитывается та жизненная форма, которую имеет взрослое растение данного вида (Серебряков, 1954, 1962; Серебрякова, 1972).

Для решения поставленных в работе задач, мы использовали классификацию жизненных форм лиственных деревьев А.А. Чистяковой (1978,

1988), которая позволяет оценить жизненное состояние вида в каждом конкретном сообществе по спектру его жизненных форм.

Анализ литературы (Белостоков, 1981; Чистякова, 1988, 1989; Смирнова, Чистякова, Попадюк и др., 1990; Восточноевропейские ..., 1994) и собственные наблюдения показали, что оба вида вяза характеризуются большим набором жизненных форм: от одноствольного дерева до стланика.

По данным А. А. Чистяковой (1989) для вяза голого наиболее типичной жизненной формой, наряду с одноствольным деревом, является куртинообразующее дерево. Формирование данной жизненной формы возможно несколькими путями: при вегетативном разрастании гипогеогенными корневищами – ксилоризомами, при образовании корневых отпрысков, а также при полегании и укоренении полегших участков молодых растений или нижних ветвей взрослых деревьев. Жизненная форма – порослеобразующее дерево – тоже часто встречается у вяза голого.

Г. П. Белостоков (1981) отмечает, что подрост вяза гладкого существует в двух формах: древовидной и кустовидной. Древовидный подрост развивается при благоприятных условиях освещенности и затем образуется одноствольное дерево. Формирование кустовидного подростка протекает в условиях недостатка света при высокой сомкнутости крон верхних ярусов древостоев.

Антропогенные воздействия, экологически неблагоприятные ситуации увеличивают разнообразие жизненных форм исследуемых видов ильмовых. После рубок в составе популяций вяза голого возрастает доля особей, имеющих жизненные формы немногоствольных и многоствольных деревьев, т. е. деревьев-“кустов”. На ухудшение режима освещения вяз голый реагирует значительным увеличением “торчкующихся и стелющихся особей”. В

условиях лучшего водоснабжения увеличивается доля вегетативно-подвижных жизненных форм (Чистякова, 1988).

1.6. АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРАТЕГИИ ВЯЗОВ ГОЛОГО И ГЛАДКОГО.

Совокупности биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровнях, определяют способность вида занимать определенное положение в фитоценозах и характеризуют его популяционное поведение (Смирнова, Чистякова, 1980). Реальное положение вида в ценозе или его фитоценотические позиции определяются: 1) наиболее существенными в данных условиях биологическими свойствами; 2) соответствием экологических требований вида условиям экотопа; 3) внешними по отношению к популяции воздействиями био-, антропогенного или иного характера (Смирнова, 1987).

Тип стратегии - это обобщающая биологическая характеристика, представляющая набор свойств и признаков, благодаря которым вид занимает определенное место в сообществе. Тип стратегии может быть охарактеризован, с одной стороны, набором частных свойств и признаков, а с другой - очень небольшим числом общих свойств. Таких общих свойств может быть выделено три (Раменский, 1975; Grime, 1979; Смирнова, 1987;): конкурентоспособность (конкурентная мощность) - способность одних видов подавлять другие вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды; толерантность (устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) - способность видов длительно существовать на занятой территории за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности; реактивность (динамичность, пионерность, рудеральность) - способность видов максимально быстро захватывать освободившуюся территорию. Это

свойство можно оценить по следующим показателям: потенциальная и фактическая репродуктивная способность (семенная и вегетативная); скорость роста в высоту на начальных этапах онтогенеза; наличие диаспор в почве.

Вопрос о наличии или отсутствии промежуточных групп решается после определения количественных значений частных свойств поведения (Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова, 1983). При этом приходится учитывать, что степень проявления любого из признаков меняется в ходе онтогенеза растений. Наиболее полно возможности растений проявляются в виргинильном и генеративном состояниях, когда дерево достигает верхних ярусов сообщества. На организменном уровне такими свойствами являются: 1) типы и длительность полных и частных онтогенезов и циклов воспроизведения; 2) темпы развития; 3) способность переходить в квазисекулярное состояние и состояние вторичного покоя; 4) типы вегетативного размножения и разрастания; 5) длительность удержания территории; 6) репродуктивная способность, биомасса диаспор; 7) биомасса объемная, среднегодовой прирост биомассы; 8) площадь листовой поверхности, КПД листовой поверхности; 9) интенсивность физиологических процессов: ассимиляции, транспирации, поглотительной деятельности корней, длительность и интенсивность роста и новообразования в надземной и подземной сферах, лабильность жизненной формы.

Вязы голый и гладкий быстро растут в молодости как под пологом леса, так и в условиях свободного роста. Длительность роста и новообразований в надземной (возможно и в подземной) части у них большая. Так в условиях хорошей освещенности вяз голый продолжает расти в августе и даже в начале сентября и может образовывать до трех элементарных побегов в пределах годичного (Восточноевропейские ..., 1994). Длитель-

ность роста побегов у вяза голого отмечена также И. А. Грудзинской (1979).

U. glabra и *U. laevis* рано вступают в пору плодоношения, имеют сравнительно небольшую продолжительность жизни и небольшие размеры при большом разнообразии форм роста и типов онтогенеза (см. выше).

Соотношение биомассы листьев и надземной биомассы в виргинильном состоянии у вязов голого и гладкого составляет 0,16 - 0,18; а в генеративном - 0,05 - 0,06. Ежегодный прирост объема побеговой системы, хотя и меньше, чем у конкурентных видов (дуб, ясень), но больше, чем у прочих деревьев. Достаточно большие ежегодные приросты биомассы обеспечиваются интенсивно работающим фотосинтетическим аппаратом. По интенсивности работы фотосинтезирующего аппарата в виргинильном - генеративном состояниях оба вида вяза находятся на втором месте, уступая конкурентным видам (Смирнова, Чистякова и др., 1990).

Популяции *U. glabra* и *U. laevis* способны к поддержанию как семенным, так и вегетативным путем, могут быстро увеличивать свою численность за счет большой семенной или вегетативной продуктивности, а также быстрого развития жизнеспособного подроста.

Все это позволяет характеризовать стратегию жизни вязов голого и гладкого как реактивную и причислить их к эксплерентам.

В то же время, оба вида вяза обладают рядом черт, которые несколько сближают их с толерантными (пациентными) видами деревьев (липа, клены), т. е. видами, выносливыми к неблагоприятной фитоценотической обстановке. Толерантность можно оценить по способности растений сокращать интенсивность физиологических процессов в неблагоприятных фитоценотических условиях и по длительности жизни подроста под пологом леса.

Вяз голый обладает максимальной способностью к сокращению продуктивности в условиях фитоценотического стресса (уступая лишь клену остролистному и ясеню). Это свойство основывается на относительно слабой интенсивности дыхания в условиях затенения. Способность снижать энергетические затраты в неблагоприятных условиях среды сводит к минимуму опасность гибели от светового голода. Все это позволяет подросту длительно существовать на предельно низком уровне жизненности с минимальными затратами органического вещества. Общая длительность жизни подроста ильмовых под пологом леса может быть существенно увеличена с переходом части особей в состояние торчка (средняя длительность жизни торчков вяза голого близка к таковой липы, кленов, ясеня) (Восточноевропейские..., 1994). Эти качества, а также разнообразие способов вегетативного возобновления, лабильность жизненной формы усиливают устойчивость *U. glabra* и *U. laevis* при неблагоприятных условиях.

Суммируя все выше изложенное, можно заключить, что вязы голый и гладкий занимают промежуточное положение между типично реактивными и толерантными видами и представляет собой тип толерантно - реактивных видов. Такие тенденции роста и развития позволяют вязам голому и гладкому быстро захватывать освобождающиеся площади и обеспечивать выживание в условиях экологически и фитоценотически не совсем благоприятных.

Заключение.

Анализ данных литературы показал, что на территории России ареалы вяза голого и гладкого почти совпадают; вяз гладкий заходит несколько дальше вяза голого на север. Оба вида имеют сходные экологические и биологические характеристики, практически в равной мере требовательны к богатству, составу и влажности почв, тепловому и световому режимам.

Вязы голый и гладкий обладают малой толерантностью к низкой освещенности, что сочетается с быстрыми темпами развития, и быстрой гибелью особей на ранних этапах развития. Основной причиной гибели *U. glabra* и *U. laevis* как в условиях лесных массивов, так и города является неустойчивость этих видов к возбудителю голландской болезни. Наиболее опасно это заболевание своим быстрым распространением в одновидовых одно-возрастных сообществах.

Снижение уровня жизненности отрицательно сказывается на росте и развитии особей вязов: растения имеют меньшие размеры, удлиняется их пребывание в каждом возрастном состоянии, особенно в прегенеративном периоде, плодоношение становится нерегулярным, снижается обилие его или оно отсутствует совсем. При длительном периоде угнетения происходит изменение габитуса растений (перевершинивание ствола и скелетных ветвей, формирование зонтиковидной или плосковершинной щитковидной кроны), переход от одноствольной к иным жизненным формам, образование торчков.

Вязы голый и гладкий занимают промежуточное положение между типично реактивными и толерантными видами и относятся к толерантно-реактивным видам.

Все выше отмеченное позволяет заключить, что вопросы биологии и экологии *U. glabra* и *U. laevis* освещены в литературе достаточно полно. Однако открытыми остаются проблемы взаимоотношения этих видов с другими членами лесных сообществ, возможности их развития в различных экологических условиях и сообществах разной структуры.

Глава 2. МОЗАИЧНОСТЬ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

В литературе существует два направления в трактовке горизонтальной неоднородности растительного покрова - ценологическое и индивидуалистическое (Понятовская, 1959). Согласно ценологическому представлению растительный покров состоит из определенных, реально существующих и достаточно хорошо различимых, относительно или более или менее устойчивых естественных единиц - сообществ, более или менее однородных по характеру растительности и по условиям среды их обитания. Как подчеркивают авторы, однородность сообществ относительная, поскольку в пределах почти каждого из них проявляется неоднородность меньшего масштаба - мозаичность, выражающаяся в наличии сравнительно мелких групп растений, различающихся между собой по одному или ряду признаков: составу, соотношению, обилию видов, их жизненности, высоте и т. д., и имеющих свои особые закономерности сложения, динамики и распределения по площади сообщества. Эти, по выражению П. Д. Ярошенко (1961), мелкие сообщества внутри больших получили название микрогруппировок, микроценозов, микрофитоценозов. Впервые эти структурные части сообщества были выделены А. Тенсли (Tansley, 1911). Он писал, что местами внутри ассоциации встречаются более или менее заметные агрегации какого-либо вида или небольшие группы растений. Эти наименьшие группы растений он назвал растительными социетами (plant societies) (группы, возникшие преимущественно в результате некоторых биологических особенностей видов).

А. П. Шенников, занимаясь изучением пойменных лугов бассейна р. Волги в Симбирской губернии, первым из отечественных ботаников обратил внимание на мозаичность растительных сообществ, дал представление о мозаичности и о микрогруппировках (Шенников, 1921; Шенников,

Баратынская, 1923). О необходимости выделения в сообществах микрогруппировок писали Р. Г. Раменский (1924, 1929), А. А. Гроссгейм (1929, 1931), Е.М. Лавренко (1952), П. Д. Ярошенко (1960, 1961, 1968 и др.).

Изучению неоднородности горизонтального строения (парцеллярное строение) лесных биоценозов посвящены работы Н. В. Дылиса (Дылис и др., 1964; Дылис, 1969). Им выделены парцеллы (микрофитоценозы) как структурные части фитоценоза, дифференцирующие его главный слой на группы особей доминантных или заменяющих их ингредиентных популяций (Быков, 1978); они отличаются по плотности, энергетическому значению и особенностям фитоценотической среды.

Представители второго, индивидуалистического направления в фитоценологии, рассматривают растительный покров как постепенно изменяющийся в пространстве узор распределения видовых популяций в связи с таким же постепенным изменением условий их местообитания, т. е. как явление непрерывное. Особое внимание они уделяют изучению распространения в растительном покрове особей отдельных видов в связи с их эколого-биологическими свойствами и факторами внешней среды. Виды реагируют на изменение среды каждый по-своему, и их состав в каждой точке определяется условиями местообитания. Это учение стало интенсивно развиваться в конце 1940-х и в начале 1950-х годов, и наибольшее теоретическое обоснование получило в работах Д. Кертиса и Р. Макинтоша (Curtis, McIntosh, 1951, Curtis, 1955, 1959 и др.), Р. Уиттекера (Whittaker, 1953, 1956, 1962, 1967 и др.). Указанные авторы считали, что виды распределяются по площади неравномерно, образуя узоры, пятна (pattern) или пестрый ковер из непрерывно меняющихся, неустойчивых сочетаний различных видов в связи с непременным изменением в пространстве условий среды. Пятна образуют непрерывную ткань с постепенной гаммой переходов в пространстве. Это явление непрерывности растительности

получило в США название континуума (*vegetative continuum*). Сообщества же и их типы - ассоциации как устойчивые естественные группировки растений в природе не существуют и могут быть выделены только условно.

Дальнейшее развитие исследований о мозаичности растительного покрова (Watt, 1947a; Hopkins, 1957 и др.) привело к сближению этих контрастных представлений. Так, один из первых исследователей мозаичности фитоценозов, А. Уотт (Watt, 1947a, 1947b), изучая узор (*pattern*) растительности болот, лесов, травяных пустошей, показал, что пятнышки (*patches*) не являются постоянными, а находятся в непрерывной динамике: одни из них сменяются другими при изменении условий существования. В понимании этого автора эти “пятнышки” (*patches*) близки микрогруппировкам А. П. Шенникова, Л. Г. Раменского и др. А. Уотт описал буковый лес как закономерное сочетание пятен, находящихся на разных стадиях развития. Он выделил 3 фазы цикла возобновления леса, последовательно сменяющие друг друга: 1) фаза окна, или прогалины (*gap - phase*), которая образуется в результате вывала одного дерева или группы деревьев; 2) фаза построения (*building - phase*), на которой господствует молодое поколение древесных видов; 3) фаза зрелости (*maturity - phase*), образованная взрослыми деревьями. Эти фазы, постоянно сменяя друг друга, с одной стороны, характеризуют непрерывность растительного покрова лесов, а с другой, позволяют рассматривать сообщество как четко определенную совокупность последовательных фаз развития, обеспечивающих его устойчивое существование.

Развивая представления А. Уотта, R. Daubenmire (1968) разработал теорию сериального сложения климаксовых лесов, которые, по его мнению, образованы отдельными группами (сериями, Clements, 1936), представляющими собой миниатюрные сукцессии (*miniature successions*), проходящих под контролем “большого” сообщества.

В итоге к 80-м годам, последователями обоих направлений, на примере лесов, была сформулирована теория циклической мозаично-ярусной организации сообществ (The mosaic-cycle..., 1991). Основой представлений о мозаичности лесов послужили исследования А. Обревиля и П. У. Ричардса, работавших в тропических лесах и предложивших мозаичную теорию возобновления леса (Ричардс, 1961; Aubreville, 1971). Подробный обзор становления и развития этой теории, названной в литературе “gap paradigm” или “gap mosaic” (от англ. gap – окно, прорыв), сделан В. Н. Коротковым (1991).

В соответствии с теорией циклической мозаично-ярусной организации сообществ ненарушенный лес в своем развитии проходит несколько фаз, затем этот цикл вновь повторяется. Н. Mayer (1976) предложил четыре циклические фазы: распад и возобновление, начальную фазу роста, спелость, перестойность. Н. Leibundgut (1978) выделил пять фаз: распад, возобновление, выборочный лес, спелость, старость, добавив впоследствии (Н. Leibundgut, 1982) еще две: молодняк, одновозрастный жердняк. Т. Whitmore (1989) ограничил цикличность тремя фазами: открытой (окна), ростовой и закрытой. По его мнению, в нормальном устойчивом лесном массиве должны одновременно присутствовать все стадии цикла. Так, по данным С. Logimer (1989), в широколиственных лесах США до 12% полога составляют окна, 18 – молодняк, 24 – средневозрастный лес, 46 – крупные деревья, т. е. не менее 70% полога составляет лес в прямом значении этого слова.

Современные исследователи лесов, с теми или иными дополнениями, часто используют терминологию А. Уотта (Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978, 1982, 1988; Martinez - Ramos, Alvares - Buylla, 1988, 1989; Special Feature: Treefall Gaps and Forest Dynamics, 1989). Они выделяют три основные стадии цикла возобновления леса (окно, стадия построения, стадия зрело-

сти), которые определяют по возрастным этапам онтогенеза дерева. В связи с этим лес рассматривается как пространственная мозаика пятен, находящихся на разных этапах развития, которые изменяются во времени в результате динамических процессов. В соответствии с особенностями онтогенеза древесных растений с различной продолжительностью жизни А. А. Чистякова (1991) выделяет 5 последовательных этапов демутационно-сукцессионного цикла в дубравах и 4 в бучинах. При этом в ее работах этап доминирования кустарников соответствует фазе окна, или прогалины А. Уотта (Watt, 1925, 1947), этап содоминирования кустарников и деревьев - фазе построения. Фаза зрелости рассматривается А. А. Чистяковой более детально, с выделением в ней этапов наибольшего видового разнообразия, характеризующегося содоминированием деревьев различной продолжительности жизни, и постепенным обеднением видового состава. Заключительные этапы содоминирования деревьев средней и большой продолжительности жизни и этап господства длительно живущих деревьев завершаются формированием прогалины.

Стадия окна рассматривается как наиболее существенная в определении видового состава для следующего цикла, своего рода генератором омоложения древостоев, создания и поддержания их разновозрастной структуры. Согласно свидетельству исследователей, развитие древостоев посредством окон является универсальным механизмом для самых различных типов леса – от северной тайги до тропических лесов (Runcle, 1981; Brokaw, 1985; Whitmore, 1982, 1989; The mosaic-cycle..., 1991; Коротков, 1991; Георгиевский, 1992). Подчеркивая неизменность флористического состава всего лесного массива (или лесного ландшафта), существующего как система асинхронно развивающихся пятен, Ф. Борман и Г. Лайкенс (Borman, Likens, 1979) предложили назвать это явление “изменчивой мозаикой устойчивого существования”.

Мозаика окон возобновления и их спонтанное развитие описаны к настоящему времени и для хвойно-широколиственных, и для таежных лесов (Скворцова, Уланова, Басевич, 1983; Дыренков, 1984; Васенов, Таргульян, 1995; Smirnova, Popadyouk, Evstigneev et al., 1995).

По данным авторов, размеры окон, а также причины их возникновения могут быть различными. В ненарушенных сообществах окна формируются в результате как внутренних причин - отпад перестойных, больных или ослабленных деревьев (Скворцова и др., 1983; Георгиевский, 1992), так и под влиянием неблагоприятных факторов внешней среды (сильные ветры, огонь, обильные снегопады, деятельность фитофагов). Так, С. В. Белов (1976), В. Г. Турков (1979) указывают, что мозаично-ярусная структура ненарушенных лесов формируется в основном под влиянием ветро- и снеговалов, Л. З. Прох (1976) ведущую роль в образовании вывалов также отводит климатическим факторам – ветру и неблагоприятным погодным условиям. Размеры окон могут изменяться, по данным различных авторов, более чем в 500 раз, в зависимости от путей их формирования: в результате вывала единичных деревьев, группы деревьев, массовых вывалов. Одни авторы (Jones, 1945; Watt, 1947) считают, что в древостоях, близких к состоянию спелости, наблюдается групповой отпад деревьев с образованием открытых участков в лесном пологе разных размеров и конфигураций: от 0,05 до 0,5 га. Другие авторы относят к окнам любые открытые участки леса площадью более 10 м² (Spies, Franklin, 1989), либо от 20 до 700 м², причем окна, превышающие 150 м², считаются большими (Brosaw, 1985). По мнению J. Runcle (1985), маленькие окна имеют площадь 50 – 100, а большие – до 2000 м². С. Logimer (1989) полагает, что окна площадью 0,25 – 0,1 га можно отнести к малым. R. Geiger (1965) считает, что для больших окон характерно резкое изменение световых и тепловых условий, а происходит это при $D/H=2^2$, где D – диаметр окна, H – высота окружающего

древостоя. Несмотря на отсутствие точных критериев определения размеров окон, большинство исследователей сходится в том, что главной особенностью окон является то, что после выпадения группы деревьев экологические условия изменяются в сторону, благоприятную не только для успешного возобновления и роста деревьев, но и для развития растений других жизненных форм. Отмечается, что для нормального роста даже теневыносливых видов деревьев необходимы окна в лесном пологе (Spies, Franklin, 1989; Смирнова, Чистякова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Чистякова, 1994, 1996 и др.). Исследованиями установлено также, что нормальное образование окон в пологе не нарушенных человеком лесов идет со средней скоростью 0,4 – 1(2)% в год (Hartshorn, 1989; Runcle, 1981, 1982; Franklin et al., 1984; Barden, 1989). С такой же скоростью происходит закрытие полога леса при зарастании окон. В целом все процессы, происходящие в лесном массиве достаточно больших размеров, находятся в состоянии равновесия (Георгиевский, 1992). Время смены (оборота) лесного полога составляет в среднем около 100 лет (Runcle, 1982), а в старых широколиственных лесах США – от 50 до 200 лет. Для средней и южной тайги европейской части России этот период считается равным 200 - 380 годам (Дыренков и др., 1970; Мелехов, 1980); указываются и большие сроки – до 1000 лет (Dale et al., 1986).

Как показывают многочисленные исследования, разнообразие и устойчивость естественных лесов связаны с мозаичной структурой, возникающей благодаря постоянному образованию окон различных размеров (от 20 до 2000 м²) за счет одиночных и групповых вывалов старых деревьев (Falinski, 1978; Brokaw, 1985; Турков, 1985; Unl et al., 1988). Наличие разнообразных окон дает возможность возобновляться и сосуществовать в одном массиве многим видам, различающимся стратегиями жизни и

экологическими потребностями (Hibbs, 1982; Putz, 1983; Brokaw, 1985; Canham, 1988).

Современные исследования в экологии экосистем показали, что концепция “gap mosaic” (лесная ‘gap-парадигма’) послужила основой для концепции мозаично-циклической организации экосистем, которая применима не только для лесных, но и для большинства (если не для всех) экосистем (The mosaic-cycle..., 1991).

Заключение

Анализ представлений об особенностях пространственной организации растительного покрова показал, что к настоящему времени сформировались четкие представления о структуре и динамике ненарушенных лесных сообществ, которые могут быть использованы и при изучении других типов растительности.

Ненарушенные леса представляют собой мозаику окон возобновления (gaps), которые спонтанно возникают вследствие эндогенных (по отношению к сообществу) процессов, главным из них является смерть небольшого числа старых деревьев.

Устойчивое существование сообщества в целом достигается за счет непрерывной смены окон разного возраста в пределах сообщества.

Использование популяционно-онтогенетических представлений позволил исследователям предложить универсальную классификацию окон возобновления, которая использует в качестве маркеров этапов развития окна возрастное (онтогенетическое) состояние доминирующей группы особей.

Несмотря на значительный объем современной литературы по мозаике окон возобновления, для получения сравнимых количественных данных о

параметрах окон возобновления в восточноевропейских широколиственных лесах необходимы дальнейшие исследования.

Глава 3. МЕТОДИКА РАБОТЫ, ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОДЕЛЬНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.

3.1. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА.

Сбор материала осуществлялся в течение 1991-98 гг. в наиболее хорошо сохранившихся лесных массивах центральной части Европейской России – Пензенской (Сурское лесничество, памятники природы: Присурская пойменная дубрава и Шнаевская ясеневая дубрава), Калужской (заповедник “Калужские засеки”) и Брянской областей (заповедник “Брянский лес”), в которых было заложено 10 стационарных пробных площадей (ПП) размером 1 га (см. табл.3.4).

Выделение онтогенетических состояний двух видов рода *Ulmus* L. проводили с использованием данных литературы и собственных наблюдений. Часть особей различных возрастных состояний зарисовывали и фотографировали. В работе использовали возрастную периодизацию онтогенеза Т. А. Работнова (1950), дополненную А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976), а также разработками применительно к древесным видам (Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1975; Чистякова, 1979; Кожевникова, 1982; Полтинкина, 1985; Махатков, 1991; Евстигнеев, Татаренкова, 1995).

Для выявления флористического состава исследуемых сообществ на каждой пробной площади были сделаны геоботанические описания по методике Браун-Бланке (Миркин и др., 1989 а, б) в 10-20-кратной повторности. Принято следующее деление на ярусы: ярус А – генеративные и сенильные деревья высотой 15 и более метров, ярус В - виргинильные деревья и виргинильные и генеративные особи кустарников, высотой более 1 метра, ярус С – имматурные особи деревьев, кустарников, кустарнички и

травы. Участие видов оценивали по ярусам с использованием следующей шкалы: проективное покрытие 75-100% - балл 5, 51-75% - балл 4, 26-50% - балл 3, 11-25% - балл 2, 2-10% - балл 1, 1% и менее - +. Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995). Эти описания были обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983) с использованием специальной компьютерной программы (Заугольнова, Ханина и др., 1996) для оценки основных экологических параметров.

Для исследования пространственной организации ценозов проводили подробное картирование пробных площадей в исследованных массивах. Были составлены карты размещения стволов деревьев, проекций их крон и скоплений подроста в масштабе 1: 1000. Для каждого растения определяли абсолютный возраст, возрастное состояние, высоту, принадлежность к ярусу. Затем группы деревьев одного класса возраста объединяли на карте в одно пятно, которое и соответствовало в природе элементу мозаики сообщества - окну, начало формирования которого совпадало с прорывом полога верхнего яруса (Смирнова, Чистякова и др., 1990). Было выделено и проанализировано более 80 разных по площади окон. Мы используем термин "окно" для обозначения прорыва в пологе верхнего яруса и территории, которая заселяется одновозрастными микрогруппировками деревьев одного или разных видов.

Для определения онтогенетической структуры ценопопуляций *U. glabra* и *U. laevis* для каждого растения этих видов отмечали возрастное состояние, происхождение (семенное или вегетативное), высоту, принадлежность к ярусу, жизненность (чаще всего по трехбалльной шкале (Воронцова и др., 1987); при детальных исследованиях отмечали четыре уровня жизненности: нормальный, пониженный, низкий и сублетальный). Учет растений, не вышедших за пределы травяного покрова проводили на площадках в 1 м², заложенных регулярно с 1000-кратной повторностью в пределах пробной

площади размером 1 га. Все растения выше 50 см учитывали полностью. У растений до 3 м высотой диаметр измеряли на уровне почвы, у остальных на высоте 1,3 м. Абсолютный возраст взрослых растений определяли на модельных экземплярах путем подсчета годичных колец на спилах или у растущих деревьев на кернах, полученных с помощью возрастного бура, у молодых - у каждого по почечным кольцам (Ценопопуляции растений, 1988).

Анализ карт размещения деревьев позволил выделить окна разного размера и ориентации. Принята следующая классификация окон по размеру: маленькие – площадью до 200 м², средние – от 200 до 600 м², большие – свыше 600 м². В исследованных сообществах проведен расчет процентного соотношения окон разных размеров.

Замеры ФАР проводили люксметром Ю-116 в фиксированных точках по методике В. А. Алексеева (1969, 1975), в течение одного солнечного безоблачного дня через каждый час под пологом леса и на открытом месте одновременно на высоте 0,5 и 1,5 м.

Расчет степени затенения модельных окон проводился по методике, предложенной в работах С. И. Сивкова (1968), Н. Н. Выгодской (1981). При этом принимали во внимание высота деревьев, окружающих вывал, широту местности, длину дня, время восхода и захода солнца.

Содержание углекислого газа в приземном слое воздуха в исследованных сообществах определяли по методике Бойсен-Иенсена (Бухольцев, 1986) в водораздельных и пойменных местообитаниях, путем поглощения углекислого газа определённым объёмом баритовой воды и последующим титрованием щавелевой кислотой.

Влияние условий увлажнения в модельных сообществах на начальные этапы онтогенеза *U. glabra* Huds. оценивали на 30 особях вегетативного происхождения имматурного возрастного состояния первой подгруппы,

собранных в водораздельных и пойменных условиях. Для каждой особи отмечали: абсолютный возраст по почечным кольцам и путем подсчета годовичных колец на срезах, высота растения, число боковых побегов, порядок ветвления побеговой системы, диаметр основания ствола, величина среднего годового прироста в длину, сухая биомасса стволика и боковых побегов, листьев, площадь листа и листовой поверхности, удельная плотность.

Все данные были занесены в компьютер, обработка данных произведена с помощью электронных таблиц Excel7, статистического пакета Diana.

Работа выполнена на кафедрах ботаники Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского и системной экологии Пушкинского государственного университета. Полевой материал собран самостоятельно и в составе экспедиций, организованных кафедрой ботаники ПГПУ под руководством А. А. Чистяковой.

3.2. ХАРАКТЕРИСТЕКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПУНКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение ценопопуляций *U. laevis* Pall. и *U. glabra* Huds. проводили в центральной части европейской России: в лесных массивах Пензенской, Калужской и Брянской областей.

По климатическим особенностям И. Герасимов (1938) относит всю европейскую часть России к Восточноевропейской климатической фации. Для этой обширной фации, меридиональным протяжением в 9° (1000 км) характерны: 1. очень постепенное нарастание к югу средней годовой температуры от 2,5° на 59° северной широты до 6,6° на 50°; 2. довольно однообразная цифра – сумма годовых осадков (от 500 до 650 мм), не подчиненная определенному поясному изменению; 3. степень континен-

тальности, выраженная в сравнительно однородных и сниженных цифрах – от 36 до 54; 4. распространение осадков по сезонам, дающее закономерную картину: слабый летний максимум, слабый зимний минимум при однообразном и среднем увлажнении весны и осени.

Пензенская область расположена на Восточно-европейской, или Русской равнине и занимает среднюю западную часть Приволжской возвышенности. Площадь области сравнительно невелика и составляет 43,3 тыс. кв. м. (Курицын, Марденский, 1991). В тектоническом отношении территория Пензенской области построена довольно сложно. На кристаллическом фундаменте, представленном комплексом метаморфических пород архейского возраста, залегает толща осадочных пород мощностью от 1000 до 2000 м палеозойской, мезозойской и кайнозойской групп. В разрезе третичной системы широко развиты отложения, представленные опоками, песчаниками и песками. Общая мощность палеогеновых отложений на отдельных участках достигает 200 м. Четвертичные отложения, сплошным чехлом покрывающие коренные породы, сложены рыхлыми песчано-глинистыми наносами различного происхождения. Среди них встречаются моренные, флювиогляциальные, элювиальные, элювиально-делювиальные и аллювиальные отложения (мощность достигает 20-30 м). Большая территории области примерно к западу от 45 меридиана, была охвачена Днепровским оледенением. Ледниковые отложения иногда образуют свиту пластов незначительной мощности, но различного состава. В толще ледниковых отложений встречаются валуны плотных, местных и северных пород до 40 см в поперечнике. В восточной Засурской части области на водоразделах и крутых склонах развит преимущественно грубообломочный материал, представляющий собой продукты выветривания коренных пород. По древним террасам крупных рек области развиты древнеаллювиальные отложения, представленные песками и суглинками.

Рельеф Пензенской области довольно сложный. В его формировании значительную роль сыграли такие геологические процессы, как подвижки литосферы, имевшие место в третичный период, а так же оледенение, покрывавшее в Днепровскую ледниковую эпоху западную часть области (Дорогов, 1955).

В геоморфологическом отношении Пензенская область входит в состав Приволжской возвышенности, которая при движении с востока на запад постепенно понижается.

Климат Пензенской области (табл. 3.1) находится под сильным влиянием атлантических воздушных масс (Жаков, 1970; Курицын, Марденский, 1991) и характеризуется как резко континентальный (Колобов, 1968; Борисов, 1975).

С. И. Жаков (1970, 1974), занимавшийся изучением климатических особенностей Пензенской области, констатирует, что соотношение осадков и испаряемости за год в среднем многолетнем режиме близко к 1, т. е. территория области должна была бы находиться в условиях увлажнения, близких к оптимальным. Однако действительное увлажнение существенно отличается от описанного, оно повсюду недостаточно. Это обусловлено главным образом наличием стока, величина которого приближенно и характеризует дефицит увлажнения, а также нерегулярностью осадков. Сток, при отсутствии избытка влаги в годовом ее балансе, возникает в основном весной, когда таяние снега приводит к избытку воды на поверхности почвы, преимущественно еще мерзлой, резко переувлажняет на короткий период ее верхние горизонты. Не имея возможности просочиться, большая часть накопленных за зиму осадков идет на формирование половодья. Ливни летом также частично идут в сток. В общей сложности 15-20% осадков, выпадающих за год, стекает. В результате существования стока увлажнение оказывается недостаточным в типичные годы с обычным

Таблица 3.1. Климатическая и почвенная характеристики мест исследования.

Место исследования	Высота над у. м.	Средняя температура воздуха			Продол. безмороз. периода	УГВ	Годовое кол-во осадков	ГТК	Почвы
		годовая	января	июля					
Инзенский массив (Сурское лесничество)	270 м	4,0°C	-13,0°C	18,4°C	120 дн.	25-50 м	600-650 мм	1,0	Темно-серые лесные на средних суглинках различной степени щебневатости и каменистости
Присурская пойменная губрава	130 м	4,5°C	-12,5°C	19,5°C	126-136 дн.	1-2 м	600-650 мм	0,9	Иловато- и дерново-глеевые средние и тяжелосуглинистые на слоистом супесчано-суглинистом аллювии
Шнаевская сениевая губрава	272 м	4,0°C	-13,0°C	18,4°C	120 дн.		600-650 мм	1,1	Темно-серые лесные на покровном суглинке
Ягодненское лесничество		4-4,5°C	-9,7°C	18,9°C	125-145 дн.	3-5 м	622 мм		Светло-серые лесные
Брянское лесничество	175 м	4,7-5,9°C	-7,2-9,0°C	18-19°C	140-150 дн.	6-8 м	530-655 мм	1,3	Дерново-подзолистые маломощные на бескарбонатных морено-зандровых отложениях

Примечание. УГВ – уровень грунтовых вод; ГТК – гидротермический коэффициент.

для области режимом осадков. В годы же с осадками ниже “нормы” и большими перерывами в их выпадении летом

возникают засухи. Летние засухи могут быть очень продолжительными – 3-4 недели и более. Периоды без осадков часто разделяются лишь кратковременными дождями, таким образом, фактическая продолжительность засух в Пензенской области может выражаться в более широких пределах по продолжительности.

По характеру гидрологических условий Пензенская область – сильно засушливая (Дорогов, 1955). По временам года периоды ненастий (затяжных выпадений осадков), различной продолжительности – от 1 до 15 дней и более, преобладают осенью и зимой, а минимум их падает на лето. Ветровой режим в июле характеризуется преобладанием северо-западных и северных ветров; а в январе – южных и юго-восточных (Атлас Пензенской области, 1982).

Согласно схеме лесорастительного районирования СССР (Курнаев, 1973) лесные массивы Пензенской области входят в состав центрального округа Скандинавско-Русской провинции Евразийской области лесов умеренного пояса зоны широколиственных лесов.

Инзенский (Сурский) массив.

Сурский массив расположен севернее реки Инзы, на северо-востоке Пензенской области и частично заходит в соседнюю Ульяновскую область. Исследования проходили в той части массива, которая расположена поблизости от места впадения р. Инзы в р. Суру. Рельеф местности холмисто-возвышенный. Возвышенности в низовьях р. Инзы поднимаются на абсолютную высоту более 300 м. Поверхность местности расчленена глубокими речными долинами, дно которых лежит на 120-190 м ниже уровня водоразделов. Вершины возвышенностей или платообразны, или имеют холмисто-грядовый рельеф (Курицын, Марденский, 1991; Жаков,

1970). Грунтовые воды в этом районе расположены на различной, иногда довольно значительной глубине 25-50 м и более (Вакуров, 1966).

Согласно агроклиматическому районированию Сурский массив относится к северо-восточному прохладному району, с суммой температур (выше 10°) – 2200 - 2300°С (Атлас Пензенской области, 1982). Средняя температура января – 13,0°, июля +18,4°, годовая +4,0° (Дорогов, 1955). Число дней с положительными температурами менее 208 дней (Атлас Пензенской области, 1982). Продолжительность безморозного периода – 120 дней (Агроклиматические ресурсы ..., 1972)

Средние количества осадков, выпавших за год, составляют слой 600-650 мм. Сурский лесной массив, имея максимальное в области количество осадков, в то же время имеет наименьшее число дней с осадками, что объясняется их преимущественно ливневым характером (Дорогов, 1955). Гидротермический коэффициент в Сурском лесничестве близок к 1.1, но с учётом сильного стока увлажнение даже наиболее обеспеченного в этом отношении района области недостаточное (Атлас Пензенской области, 1982).

Почвы серые лесные среднemosные среднесуглинистые на средних суглинках различной степени щебневатости и каменистости, с относительно низким содержанием гумуса и повышенной кислотностью (Дюкова, Затеев, Секерко, 1982). Перегнойно-аккумулятивный горизонт этих почв обычно маломощный (15-25 см), гумус в нем составляет 2-4%, иногда 6 (Дорогов, 1955). Характерны сильно выраженные эрозионные процессы (Дюкова, Затеев, Секерко, 1982).

Исследования проводились в клено-липняке осоково – снытевом с дубом (табл. 3.2). Древесная синузия абсолютно разновозрастная, возраст старых деревьев достигает 150-300 лет. I ярус состоит из дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, клена остролистного, липы сердцевидной, вяза

Таблица 3.2. Краткая характеристика исследованных участков.

№ ПП	Географический пункт	Фитоценоз	Формула древостоя	Возраст, годы	Сомкнутость крон	Размер пробной площади, га	Лесохозяйст- венные ме- роприятия
1.	Инзенский массив Пензенской область Водоохранная зона	Клено-липняк осоково-снытевый	1(Д+Яс)6Лп 3Ко	150-300	0,8	1	-
2.	Памятник природы “Присурская поймен- ная дубрава” Пензенской область	Дубрава снытево-крапивная	4Д3Ос2Ил 1(Ол+Ив)	200-220	0,8	1	-
3.		Осино-дубняк снытевый	6Д4Ос	80-100			Сплошная руб- ка с посадкой дуба
4.	Памятник природы “Шнаевская ясеневая дубрава” Пензенской область	Дубо-ясенник осоково-снытевый	3Д4Яс2Лп 1(Ко+Ос)	60-80	0,9	1	Группово- выборочные рубки с под- садкой дуба
5.		Ясене-липняк снытево- волосисто-осоковый	1Д3Яс5Лп 1(Ко+Ил)	60-80	0,9	1	
6.	Заповедник “Калужские засеки” Калужская область	Дубрава снытево- зеленчуковая	2Д1Яс2Лп 2Ко1Кп1Ил 1(В+Б+Ос)	150-400	0,8	1	-
7.	Заповедник “Брянский лес” Брянская область	Осино-дубняк зеленчуково-снытевый	4Д3Ос1Ко1Ел 1(Лп+Ил)	150-200	0,8	1	-
8.		Осино-дубняк пролесниково- звездчатковый	4Д2Ол1Ко1Ос 1Ил1(Яс+Ел)	250	0,8	1	Выборочная рубка
9.		Осинник звездчатково- зеленчуковый	1Д7Ос1Б 1(Ко+Ил)	40-60	1,0	1	Однокраная сплошная руб- ка
10.		Осино-березняк волосисто-осоковый	5Б3Ос1Лп 1(Д+Ко)	40-50	0,9	1	Многократные сплошные рубки

голового, изредка к ним примешиваются осина и береза повислая. Во II-й ярус помимо названных видов входят рябина обыкновенная, черемуха обыкновенная, ива козья, а на опушках - клен татарский. Из кустарников наиболее типичны лещина, бересклет бородавчатый, жимолость лесная, малина обыкновенная, роза коричная, калина обыкновенная. В травяном покрове преобладают сныть обыкновенная и осока волосистая. Наряду с ними широко представлены лесные злаки, бобовые и разнотравье (Приложение 1).

По данным А. И. Дорогова (1955), М. А. Цветкова (1957) массив входил в состав засечной черты Российского государства и долгое время не подвергался сильному антропогенному воздействию. В настоящее время изученные участки мало затронуты рубками ухода. По своему назначению они не подлежат вырубке, т. к. входят в состав водоохранной зоны р. Суры и используются только как база для пчеловодства.

Памятник природы "Присурская пойменная дубрава"

Статус памятника природы "Присурской пойменной дубраве" присвоен в 1995 году. Расположена она в правобережье реки Суры в 6 км к юго-востоку от г. Пензы. Сообщество приурочено к центральной пойме и формировалось постепенно по мере усыхания заболоченных участков.

Мезорельеф местности довольно неоднороден и представляет собой чередование грив, межгривных понижений, различных бессточных понижений, представляющих собой остатки древних блуждающих русел реки Суры.

Согласно агроклиматическому районированию массив относится к центральному умеренно теплomu району, сумма температур (выше 10°) – 2300-2350°С (Атлас Пензенской области, 1982). Продолжительность периода со средней суточной температурой воздуха выше 0°С составляет

208-212 дней (Жаков, Гридина, Щербатова, 1982; Кулык, Куприянов, 1982; Гридина, Щербатова, 1982). Это несколько больше, чем в Сурском массиве, т. е. в Присурье несколько теплее, чем на территории Сурского массива. Средняя температура января $-12,5^{\circ}$, июля $+19,5^{\circ}$, годовая $+4,5^{\circ}\text{C}$ (Дорогов, 1955). Продолжительность безморозного периода – 126-136 дней (Атлас Пензенской области, 1982).

Осадков выпадает около 600 мм в год (Атлас Пензенской области, 1982). Уровень залегания грунтовых вод 1-2 м. Гидротермический коэффициент Присурья около 1 (табл. 3.1). При большем, чем в Сурском массиве количестве тепла и достаточном количестве влаги за счет особого пойменного режима, здесь создаются более благоприятные условия для роста деревьев, однако средний уровень поемности территории ограничивает состав флоры сообщества: выживают виды, устойчивые к подтоплению.

Почвы иловато-глеевые и дерново-глеевые средне- и тяжелосуглинистые на слоистом супесчано-суглинистом аллювии (Дюкова, Затеев, Секерко, 1982). Перегнойно-аккумулятивный горизонт маломощный (5-20 см), но высокогумусный – до 12%. Кислотность почвы – 6,0.

Стационарные площадки заложены в 2-х разных сообществах. Первое – дубрава снытево-крапивная. Древесная синузия абсолютно разновозрастная, возраст старых деревьев достигает 200 - 220 - лет (табл. 3.2). I-II-й ярусы образуют дуб черешчатый, вяз голый, осина, кое-где ольха черная, клен татарский, черемуха обыкновенная, яблоня. В травяном покрове преобладает крапива двудомная, сныть обыкновенная (приложение 2).

Сообщество в прошлом не подвергалось рубкам из-за трудно доступной даже для современного транспорта местности вследствие расчлененности ее густой сетью грив, межгривных понижений, западин. Подрост древесных растений (в том числе вяза голого) скусывается косулями,

которых здесь разводят и охраняют, и скотом, выпас которого проводится в непосредственной близости от сообщества.

Второй участок, осино-дубняк снытевый, одновозрастный, выделен в массиве, который в прошлом подвергался сплошной рубке с последующей посадкой дуба (табл. 3.2). Возраст старых деревьев – 80-100 лет. I-й ярус образуют дуб черешчатый, осина; во II-м ярусе - доминирует клен татарский. В травяном покрове присутствуют сныть обыкновенная, звездчатка жестколистная, будра плющевидная, крапива двудомная (приложение 3).

Памятник природы “Шнаевская ясеновая дубрава”

Как памятник природы “Шнаевская ясеновая дубрава” существует с 1995 года. Она расположена в 30 км восточнее г. Пензы, близ ст. Шнаево.

Массив расположен на высокоприподнятом (около 272 м над у. м.) участке водораздела плато. За счет небольшого уклона в южном направлении почвы хорошо дренированы. Шнаевская дубрава, как и Сурский массив, относится к северо-восточному району (Атлас Пензенской области, 1982) и, следовательно, имеет сходные с ним климатические характеристики (табл. 3.1). Количество осадков за вегетативный период составляет 240 – 260 мм. Гидротермический коэффициент равен 1,0.

Почвы светло-серые лесные легкосуглинистые на покровном суглинке.

На территории Шнаевской дубравы обследованы две пробных площади по 1 га (кв. 244, 112), насаждения которых формировались после сплошных рубок с последующей посадкой дуба черешчатого. Первое сообщество - дубо-ясенник осоково-снытевый (табл. 3.2), одновозрастный. Возраст старых деревьев составляет 80 - 100 лет. I-й и II-й ярусы состоят из дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, липы сердцевидной, осины, вяза голого. Из кустарников обычны лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый. В травяном покрове присутствуют сныть обыкновенная, осока

волосистая, будра плющевидная, звездчатка ланцетолистная (приложение 4). Второе сообщество – ясене-липняк снытево-волосисто-осоковый (табл. 3.2), одновозрастный. Возраст древостоя – 80 – 100 лет. I-й ярус состоит из ясеня обыкновенного, липы сердцевидной, осины, дуба черешчатого, вяза голого. Среди кустарников обычны лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый. В травяном покрове присутствуют сныть обыкновенная, осока волосистая, будра плющевидная (приложение 5).

Калужская область.

Заповедник “Калужские засеки”

Заповедник “Калужские засеки” организован в 1994 году и расположен в восточноевропейском регионе подзоны широколиственных лесов (Растительный покров СССР, 1956; Растительность европейской части СССР, 1980; Клеопов, 1990), в северо-западной части Среднерусской возвышенности на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздры).

Территория целиком находится в пределах Русской платформы. Коренные породы представлены меловыми отложениями, в основном это отложения нижнего отдела мела - глины, пески и песчаники, которые перекрывались морями позднеюрского и мелового возраста. Четвертичные отложения, в основном, - морена Днепровского оледенения, сложенная суглинками и супесями с гравием, галькой и валунами. Мощность четвертичных отложений в основном не превышает 20 м (Атлас Калужской области, 1971).

Заповедник находится в пределах Среднерусской возвышенности с преобладающими высотами 150-250 м над у. м.; наивысшая точка - 275 м. Рельеф образован полого холмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью (Вакуров, 1966).

Территория относится к Московскому артезианскому бассейну. Глубина залегания грунтовых вод меньше 5 м., минерализация - 0,1-1,0 г/л (Вакуров, 1966). Воды жесткие, гидрокарбонатно-сульфатные и сульфатно-гидрокарбонатные кальциево-магниевые, формируются при взаимодействии с морскими четвертичными, дочетвертичными и континентальными песчано-глинистыми, а также карбонатными породами.

Климат умеренно континентальный (табл. 3.1). Средняя годовая температура воздуха 4 - 4,5°, самого холодного месяца - января - 9,7° и самого теплого июля +18,9°, максимальная 36 - 38°, минимальная - 44 - 48°. Продолжительность безморозного периода - 125 - 145 дней (Вакуров, 1966). Сумма температур воздуха за вегетативный период составляет 2500-3000°. Длительность вегетационного периода свыше 150 дней Среднегодовое количество осадков - 622 мм (колеблется от 450 до 700 мм; минимум - 400, максимум - 750 мм). Максимальное количество осадков выпадает в июле-августе, минимальное - в декабре-январе. Средняя относительная влажность воздуха - 66-74%. Преобладают западные и юго-западные ветры. Среднегодовое барометрическое давление - 746,5 мм ртутного столба (Агроклиматический атлас, мира, 1972).

В соответствии с почвенно-географическим районированием Нечерноземья (Физико-географическое районирование..., 1963) территория находится на стыке Среднерусской провинции серых лесных почв и Среднерусской южно-таежной провинции дерново-подзолистых среднегумусированных почв. На территории первой преобладают серые лесные почвы на лессовидных суглинках, второй - дерново-подзолистые почвы на почвообразующих породах разного механического состава. На территории заповедника представлены в основном серые лесные почвы.

Основное ядро заповедника представлено бывшими казенными лесами, в XVI в. входившими в состав Заокской засечной черты (Пономаренко Е.

В., Пономаренко С. В., Офман, 1993). В XVIII в., после потери оборонительного значения, засеки были переданы Тульским оружейным заводам (Щелкунов, 1857) и ранее существовавший режим строгой охраны был ослаблен. Затем часть казенных лесов была распродана частным владельцам и впоследствии вырублена или преобразована в пахотные угодья (Экономические примечания..., 1782).

В фитоценоотическом отношении наибольшую ценность представляют старовозрастные участки, где и были проведены наши исследования. Дубрава снытево-зеленчуковая, абсолютно разновозрастная, возраст старых деревьев измеряется 150-400 годами (табл. 3.2). I ярус образуют дуб черешчатый, ясень обыкновенный, липа сердцевидная, клен остролистный, клен полевой, вяз голый и вяз гладкий. В ярусе кустарников обычны лещина, бересклет бородавчатый, жимолость лесная и кустовидная форма клена полевого. В травяном покрове преобладают сныть обыкновенная и зеленчук желтый, а также присутствуют ясменник душистый, пролесник многолетний, щитовник мужской (приложение 6).

Брянская область

Заповедник "Брянский лес"

Заповедник "Брянский лес" организован в 1987 г. и расположен в пределах Неруссо-Деснянского полесья.

Неруссо-Деснянский физико-географический район (Природное районирование ..., 1975) находится в юго-восточной части Брянской административной области России, в бассейне среднего течения р. Десны (левый приток р. Днепр) и относится к Березинско-Деснинской (Предполесской) физико-географической провинции лесной зоны Русской равнины (Физико-географическое районирование..., 1963). Район охватывает территорию левобережья р. Десны между ее притоками р. р. Неруссой и Навлей, а также простирается к югу от Неруссы до границы с Украиной.

На востоке он ограничен отрогами Среднерусской возвышенности. Площадь района 220-250 тыс. га. В геоструктурном отношении район расположен на склоне Воронежского кристаллического массива (глубина залегания докембрийского кристаллического основания составляет около 200 м). В геоморфологическом отношении представляет собой перигляциальную зону Московского оледенения, а на самых высоких отметках - моренную поверхность Днепровского оледенения. В литологическом составе четвертичных отложений преобладают пески и супеси. Мощность песчаного плаща сильно варьирует - от 50 см до нескольких метров и более. Они представлены аллювиальными и флювиогляционными образованиями. Глинистые породы встречаются реже и в большинстве случаев перекрыты песками различной мощности. Они представлены остатками размытой и опесчаненной морены днепровского оледенения (Антыков, Гроздов; 1958).

Наиболее существенной особенностью рельефа является мелкая волнистость плато, обусловленная резко выраженным микрорельефом. В значительном количестве здесь встречаются мелкие западины, блюдца, потяжины разнообразной формы. Они образовались в результате вымывания углекислых солей кальция и физического уплотнения выщелочных горизонтов почвы и подпочвы (Антыков, 1958).

В почвенном покрове преобладают почвы дерново-подзолистые маломощные на бескарбонатных морено-зандровых отложениях (Федотов, Евстигнеев, 1997).

Климат умеренно - континентальный, влажный с теплым летом и умеренно холодной зимой (табл. 3.1). Идущие на восток с Атлантического океана воздушные массы приносят летом пасмурную и дождливую погоду, а зимой значительные потепления (Агроклиматические ресурсы Брянской области, 1972).

Среднегодовая температура воздуха составляет $4,7 - 5,9^{\circ}$ тепла. Температура наиболее холодного месяца - января - $7,2 - 9,0^{\circ}$, а наиболее теплого - июля, $18,0 - 19,0^{\circ}$. Абсолютный многолетний максимум температуры воздуха достигает $36 - 37^{\circ}\text{C}$, а абсолютный минимум $-36 - 40^{\circ}$.

Теплый период в среднем начинается в конце марта и заканчивается 9 - 15 ноября. Общая продолжительность его с положительной средней суточной температурой воздуха составляет 220 - 230 дней (Агроклиматический справочник по Брянской области, 1960). Период со среднесуточной температурой воздуха выше 10° начинается в конце апреля - начале мая и заканчивается 21 - 26 сентября (продолжительность 145 - 150 дней). Сумма среднесуточных температур свыше 10° составляет 2300 - 2400°. Прекращение заморозков приходится на первую декаду мая. Первые осенние заморозки - в конце сентября - начале октября. Средняя продолжительность безморозного периода - 140-150 дней (Агроклиматический справочник по Брянской области, 1960).

По количеству осадков территория относится к зоне умеренного увлажнения. Годовая сумма осадков составляет в среднем 530 - 655 мм. В летний период осадки носят большей частью ливневый характер, ливневые дожди нередко сопровождаются грозами, а иногда и градом. Устойчивый снежный покров устанавливается во второй декаде декабря. Наибольший запас воды в снеге составляет в среднем 106 - 153 мм. Уровень залегания грунтовых вод - 6 - 8 м. Заболоченность местности невысокая (до 5%), здесь преобладают эвтрофные болота. Гидротермический коэффициент равен 1,3 (Агроклиматические ресурсы Брянской области, 1972).

Ветровой режим в теплый период (апрель - сентябрь) характеризуется преобладанием северо - западных, северо-восточных и западных ветров; а в холодный (октябрь - март) - юго - западных, южных и западных (Агроклиматические ресурсы Брянской области, 1972).

В ботанико-географическом плане район принадлежит зоне широколиственных лесов Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции (Растительность европейской части СССР, 1980).

На территории заповедника было заложено 4 пробных площади (табл. 3.2). Исследуемые сообщества принадлежат морено-зандровой группе местностей, занимающих водораздельные и приводораздельные поверхности с абсолютными высотами более 175 м.

Первый сообщество - наиболее сохранившийся участок широколиственного леса - осино-дубняк зеленчуково-снытевый, окруженный болотами. Древесная синузия абсолютно разновозрастная, возраст старых деревьев достигает 150 - 200 лет. I ярус образуют дуб черешчатый, клен остролистный, осина, вяз голый, липа сердцевидная, ель обыкновенная, изредка к ним примешиваются ольха черная, береза бородавчатая. В ярусе кустарников наиболее типичны лещина, бересклет бородавчатый и единично встречаются черемуха обыкновенная и рябина обыкновенная. В травяном покрове преобладают зеленчук желтый, сныть обыкновенная (приложение 7).

Другие три сообщества, площадью по 1 га – участки широколиственного леса с участием ели, подвергавшиеся в прошлом рубкам разной интенсивности (от выборочных и однократных до многократных сплошных): 1) осино-дубняк пролесниково-звездчатковый, подвергавшийся в прошлом выборочным рубкам. Возраст сообщества около 250 лет (приложение 8); 2) осинник звездчатково-зеленчуковый, возникший после сплошной рубки, возраст – 40-60 лет (приложение 9); 3) осино-березняк волосисто-осоковый, формирующийся на месте проведения сплошных многократных рубок, возраст 40-50 лет (приложение 10).

Флористическая и экологические характеристики исследованных сообществ. Все модельные сообщества были оценены по основным

экологическим факторам по шкалам Н. Д. Цыганова (1983) в электронной версии.

Все исследуемые сообщества, вне зависимости от степени нарушенности, отличаются друг от друга степенью увлажнения (табл. 3.3 –3.4). Наиболее высокие баллы увлажнения почв отмечены в Присурской пойменной дубраве и сообществах Брянского Полесья. Согласно классификации П. С. Погребняка (1944), мы относим эти сообщества к мезогигрофитным, а сообщества Калужских засек, Сурское и ценозы Шнаевского лесничества - к мезофитным. Причем среди последних наибольший балл увлажнения почв отмечен в Ягодненском сообществе, которое можно считать типично мезофитным, тогда как Сурское и сообщества Шнаеской дубравы могут быть выделены как ксеромезофитные (в работе все три отмеченные сообщества рассматриваются как мезофитные). Мезогигрофитные ценозы отличаются более высокими баллами богатства почвы азотом. В Ягодненском сообществе отмечены самые высокие балловые значения уровня освещенности.

Как мезофитные, так и мезогигрофитные сообщества, нарушенные рубками, отличаются от ненарушенных сообществ низкими значениями почвенного богатства, солевого режима почв, уровнем освещенности (табл. 3.3-3.4).

В ряду сообществ Брянского массива, расположенных по интенсивности рубок, средние балловые оценки основных экологических характеристик статистически не различаются. Это позволяет нам интерпретировать разницу в состоянии ценопопуляций вяза на пробных площадях 7-10

Таблица 3.3. Оценка основных экологических факторов среды по шкалам Н. Д. Цыганова (1983):

ненарушенных мезофитных сообществ

Массив	Статистические показатели	Увлажнение почвы (Hd)	Богатство почвы азотом (Nt)	Солевой режим почвы (Tr)	Кислотность почвы (Rc)	Уровень освещенности (Lc)
Ягодненское лесничество	min	12,36	6,25	6,51	7,12	4,89
	max	13,54	7,66	6,54	7,0	6,28
	средн.	12,95	6,76	6,53	7,06	5,84
Сурское лесничество	min	12,36	6,21	6	8	4,91
	max	13	7,16	6,79	8,43	6
	средн.	12,59	6,79	6,5	8,22	5,4

мезофитных сообществ, формирующихся после рубок (Шнаевская ясеновая дубрава).

Массив	Статистические показатели	Увлажнение почвы (Hd)	Богатство почвы азотом (Nt)	Солевой режим почвы (Tr)	Кислотность почвы (Rc)	Уровень освещенности (Lc)
ПП4	min	12,62	6,31	6,31	7,19	5,09
	max	12,85	6,58	6,49	7,31	5,72
	средн.	12,74	6,45	6,4	7,25	5,4
ПП5	min	12,7	6,11	6,16	7,21	5,07
	max	12,88	6,33	6,72	7,36	5,35
	средн.	12,79	6,22	6,44	7,28	5,22

Таблица 3.4. Оценка основных экологических факторов среды по шкалам Н. Д. Цыганова (1983):

ненарушенных мезогигрофитных сообществ

Массив	Статистическ ие показатели	Увлажнение почвы (Hd)	Богатство почвы азотом (Nt)	Солевой режим почвы (Tr)	Кислотность почвы (Rc)	Уровень освещенности (Lc)
Присурье ПП2	min	12,03	7,02	6	6	3,95
	мах	13	8,12	7,23	7,21	4,63
	средн.	12,49	7,47	6,64	6,89	4,37
Полесье ПП7	min	12,67	5,94	6,18	7,08	5,1
	мах	13,04	6,48	6,45	7,54	5,4
	средн.	12,85	6,26	6,31	7,33	5,26

мезогигрофитных сообществ, формирующихся после рубок

Массив	Статистические показатели	Увлажнение почвы (Hd)	Богатство почвы азотом (Nt)	Солевой режим почвы (Tr)	Кислотность почвы (Rc)	Уровень освещенности (Lc)
Присурье ПП2	min	12,5	5,97	5,68	6,36	3,7
	мах	14,02	7,56	7,37	8	4,95
	средн.	13,24	6,54	6,43	7,09	4,35
Полесье: ПП8	min	12,87	6,27	6,28	7,1	5,12
	мах	13,15	6,57	6,47	7,32	5,29
	средн./кв. откл.	12,95/0,2	6,39/0,1	6,39/0,1	7,22/0,08	5,21/0,01
ПП9	min	12,61	5,97	6,16	6,94	4,97
	мах	12,98	6,39	6,51	7,35	5,29
	средн. /кв. откл.	12,83/0,19	6,25/0,11	6,36/0,09	7,21/0,07	5,19/0,02
ПП10	min	12,62	5,95	6,31	7,32	5,24
	мах	13,05	6,02	6,57	7,55	5,42
	средн. /кв. откл.	12,81/0,23	5,99/0,1	6,44/0,08	7,44/0,07	5,33/0,01

(табл. 3.4) как результат антропогенного воздействия, а не факторов среды.

Однако, в результатах факторного анализа просматривается тенденция однонаправленного сдвига режима увлажнения в более сухую сторону, возрастания кислотности почвы и некоторого ухудшения светового режима от ПП7 к ПП10. При сравнении экологических характеристик этих сообществ выявлена статистическая достоверность существующих различий. Кроме того, по всем экологическим параметрам размах колебаний показателей в ненарушенном сообществе (ПП7) больше: значение среднего квадратичного отклонения в каждом случае почти вдвое превышает отклонение аналогичного показателя нарушенных сообществ (ПП8-10). Этот факт может косвенно характеризовать большее разнообразие местообитаний ненарушенного сообщества, определяемое особенностями его спонтанного развития.

Анализ флористического разнообразия сообществ Брянского полесья разной степени нарушенности показывает, что по мере усиления антропогенной нагрузки происходит уменьшение флористического разнообразия и наблюдается выравнивание состава флоры на разных участках (табл. 3.5).

Заключение.

Исследуемые сообщества находятся примерно в центре Европейской части России и не слишком отличаются климатическими характеристиками. В целом тепловые, почвенные и гидрологические условия этих районов благоприятны для развития рассматриваемых видов рода *Ulmus* L.

Среди изученных районов Европейской части России Пензенская область характеризуется самой высокой степенью континентальности.

По характеру размещения в рельефе изученные сообщества приурочены к возвышенным платообразным водоразделам. Только одно сообще-

Таблица 3.5. Показатели флористического разнообразия сообществ, формирующихся после рубок разной интенсивности.

Показатели разнообразия	Сообщества			
	1	2		3
	Кв. 3, выд. 19, 250 лет	Кв. 3, выд. 17, 40 лет	Кв. 47, выд. 33, 85 лет	Кв. 39, выд. 4, 100 лет
1. Среднее число видов на площадке (0,25 м ²)	8,8	7,0	6,1	3,4
Стандартное отклонение	2,57	2,21	1,58	1,02
Мах число видов	12	11	10	5
Min число видов	3	2	3	2
2. Среднее значение индекса видового богатства Симпсона	2,01	1,54	1,68	2,99
Стандартное отклонение	0,579	0,543	0,429	0,313
Мах значение индекса	2,91	2,39	2,7	1,82
Min значение индекса	0,68	0,36	0,96	0,41
3. Среднее значение индекса доминирования Симпсона	0,23	0,39	0,33	0,44
Стандартное отклонение	0,111	0,14	0,109	0,157
Мах значение индекса	0,58	0,63	0,59	1,82
Min значение индекса	0,11	0,15	0,16	0,41
4. Среднее значение индекса разнообразия Симпсона	0,77	0,61	0,67	0,57
Стандартное отклонение	0,111	0,14	0,109	0,157
Мах значение индекса	0,89	0,85	0,84	0,75
Min значение индекса	0,42	0,37	0,41	0,2
5. Среднее значение индекса разнообразия Шеннона	0,76	0,56	0,61	0,44
Стандартное отклонение	0,165	0,161	0,128	0,143
Мах значение индекса	1,0	0,87	0,89	0,64
Min значение индекса	0,33	0,27	0,32	0,15
6. Среднее значение индекса выравнимости Пислу	0,82	0,66	0,79	0,83
Стандартное отклонение	0,084	0,186	0,105	0,161
Мах значение индекса	0,97	0,95	0,96	1,0
Min значение индекса	0,62	0,07	0,57	0,46

Примечание. 1 - сообщество, формирующееся после выборочной рубки;
2 - после сплошной и 3 - многократных сплошных.

ство (Присурская пойменная дубрава) изучалось в условиях пониженного положения – в центральной пойме р. Суры.

Наиболее благоприятные гидрологические режимы для роста и развития растений складываются в заповеднике “Калужские засеки” (здесь теплее и выше влажность); Брянском Полесье ($\Gamma\text{TK}=1,3$, наиболее близок к оптимальному значению) и в Присурской пойменной дубраве, за счет особого пойменного режима и близости грунтовых вод. Существенное различие почв, формирующихся под исследованными сообществами Полесья и Присурья, заключается в разном уровне залегания грунтовых вод и наличии карбонатов.

В условиях Полесья глубокое залегание грунтовых вод обеспечивает большой объем почвы, который охватывают корневые системы древесных растений и соответственно лучшую аэрацию. Однако отсутствие карбонатов способствует сильному выносу органических элементов и формированию менее плодородных кислых почв. Наличие карбонатов и близость грунтовых вод в условиях Присурья обуславливают высокую гумусность почв при недостаточной их аэрации.

3.3. МОЗАИЧНОСТЬ ИССЛЕДОВАННЫХ СООБЩЕСТВ

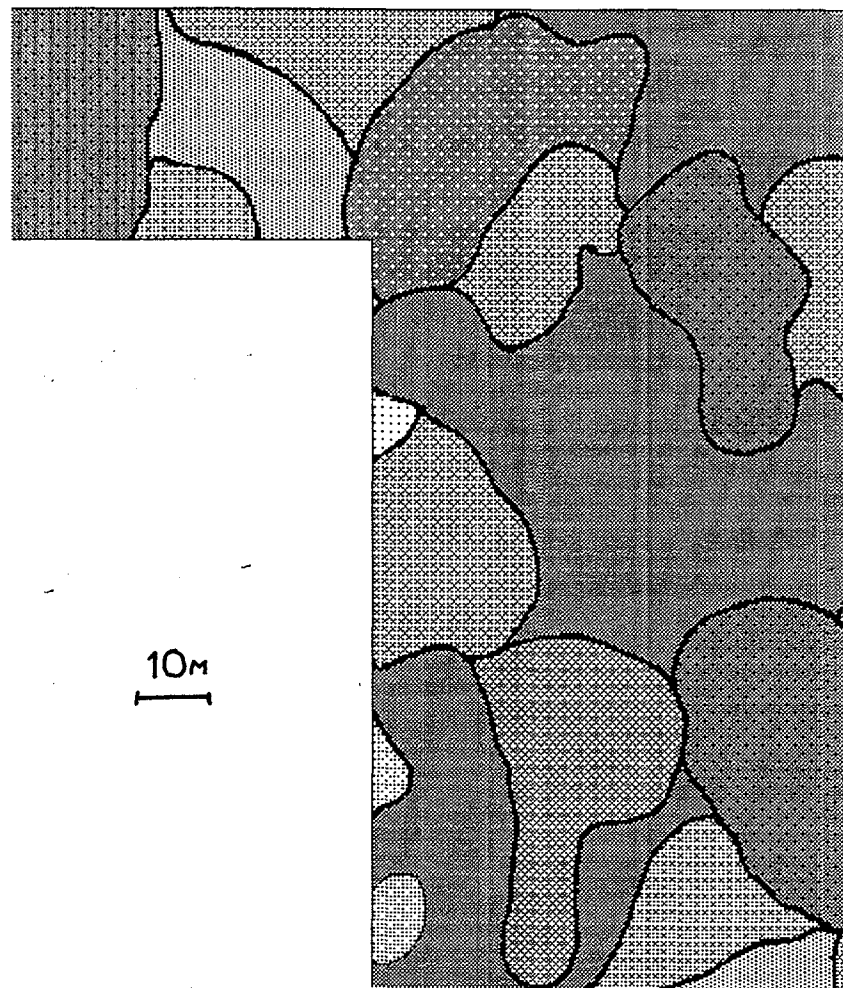
(анализ карт мозаичности).

Анализ 10 закартированных пробных площадей и их обработка (см. выше) позволил выделить на них окна разных размеров и ориентации по сторонам света. Как и следовало ожидать, наибольшее разнообразие окон по размерам, возрасту (от самых молодых до 200-220-летних) (рис. 3.1) и набору древесных видов выявлено в ненарушенных сообществах Ягодненского лесничества Калужской области (ПП6), Сурского лесничества Пензенской области (ПП2) и заповеднике “Брянский лес” Брянской области (ПП7).

Рисунок 3.1. Фрагменты карт мозаичности сообществ Присурья ПП2 (А) и Брянского полесья ПП7 (Б).



А



Б

Возраст биогрупп: - 0-5 лет; - 5-10 лет; - 10-20 лет; - 20-40 лет; - 40-60 лет; - 50-70 лет; - 60-80 лет; - 80-100 лет; - 100-120 лет; - 120-140 лет; - 140-160 лет; - 160-180 лет; - 180-200 лет; - 200-220 лет.

Детальный анализ соотношения окон разных размеров в пределах ненарушенных сообществ, показал, что доля крупных окон (площадью свыше 600 м²) наибольшая в *мезофитных* сообществах заповедника «Калужские засеки», ПП6 (32% от общего их числа), несколько меньше в Сурском лесничестве (28% от общего их числа) (рис. 3.2). Наименьшее участие окон таких размеров отмечено в мезогигрофитных сообществах Присурья и Брянского полесья – 18,8 и 17, 6% соответственно. В этих сообществах преобладают окна средних размеров (площадью 200-600 м²) – около 50% (рис. 3.2).

Мозаичная структура ненарушенных мезофитных и мезогигрофитных сообществ обеспечивает высокую гетерогенность пространственно-временной структуры радиационного поля (рис. 3.3). Освещенность в каждой точке под пологом леса на протяжении дня колеблется от 0.3 до 100%. Высокая мозаичность светового режима в исследованных ценозах наряду с другими факторами обеспечивает нормальное развитие всех ценозообразователей: от светолюбивых до теневыносливых.

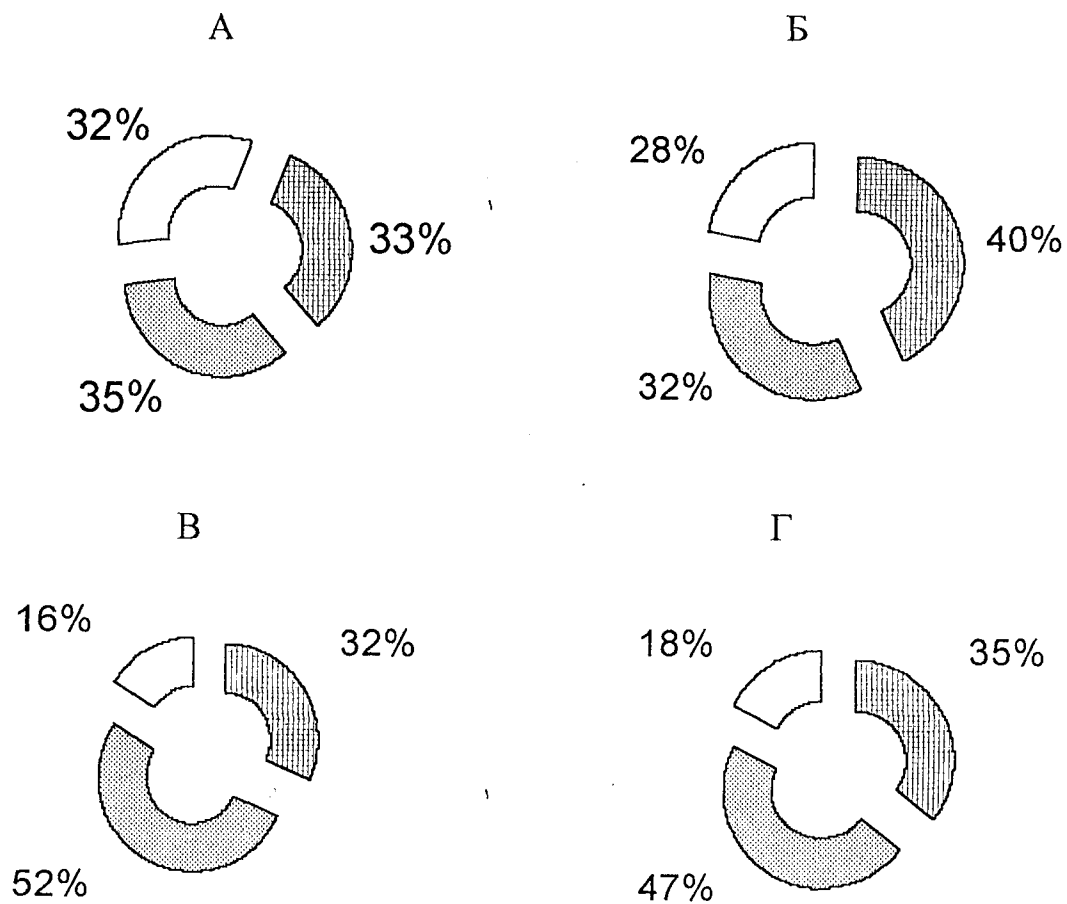
Разные способы рубок оказывают различное воздействие на структуру сообществ. Анализ карт оконной мозаики в рубленых сообществах Присурской дубравы (ПП3), заповеднике «Брянский лес» (ПП8-10), Шнаевской ясеневой дубравы (ПП4-5) показал, что, не зависимо от условий увлажнения, во всех исследованных массивах, формирующихся после сплошных рубок, происходит нарушение мозаично-ярусной организации (рис. 3.4, 3.6). Формирующиеся одновозрастные ценозы из липы, клена остролистного, осины характеризуются низкой освещенностью под выровненным пологом. Так, в Брянском полесье большая часть ПП9 в течение всего дня имеет значения ФАР не выше 1% от полной (рис. 3.3). Радиационный режим ПП10 также характеризуется выровненностью по площади с

Рисунок 3.2. Соотношение окон разного размера

в ненарушенных сообществах:

А – Ягодненское лесничество; Б – Сурское лесничество;

В – Брянское полесье ПП7; Г – Присурская дубрава ПП2.



 - S до 200 м²,
  - S 200-600 м²,
  - S свыше 600 м².

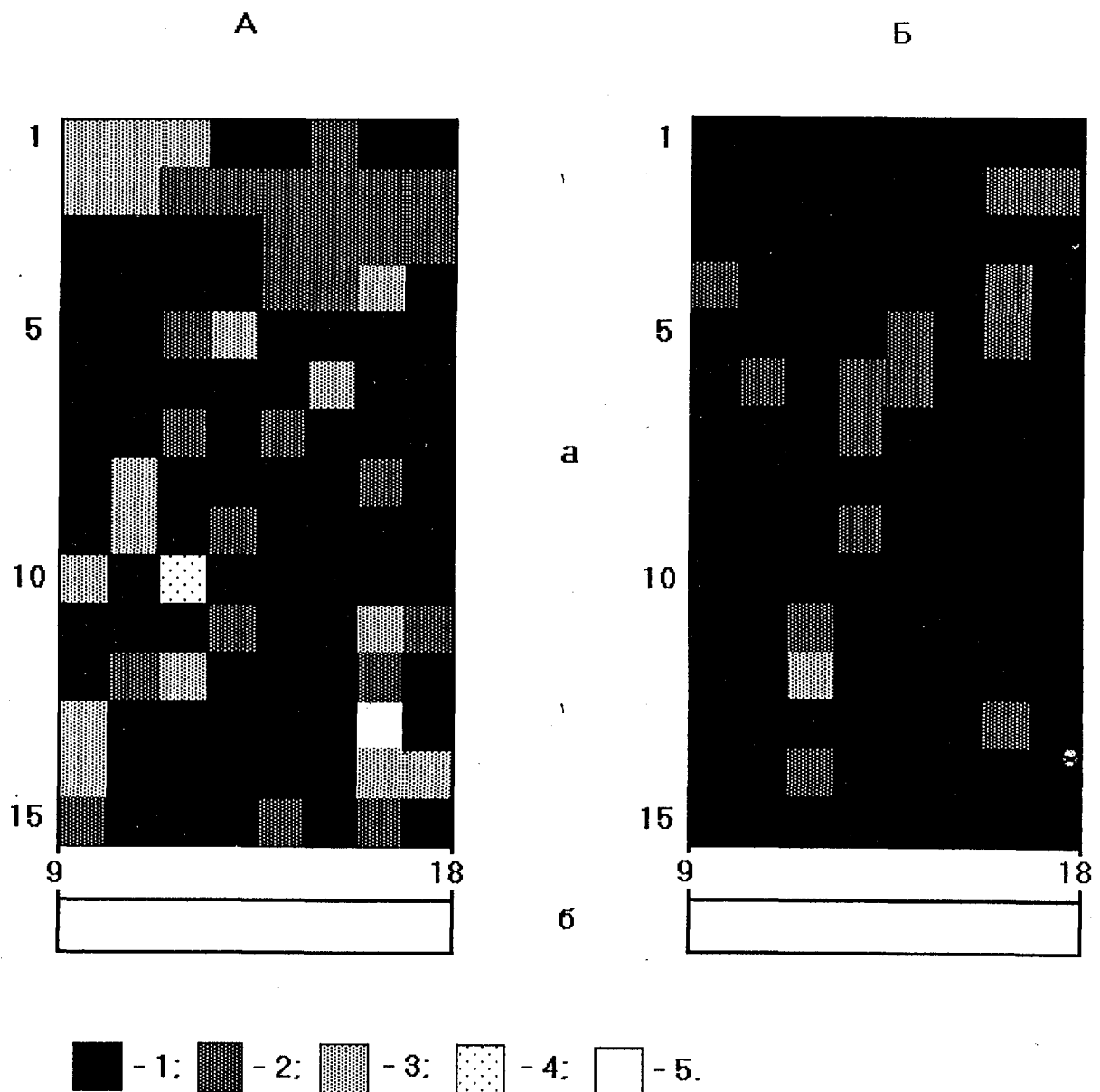


Рисунок 3.3. Освещенность под пологом леса:

А – ненарушенное сообщество (ПП7),

Б – сообщество, формирующееся после сплошной рубки (ПП9).

1 – 0-0,25; 2 – 0,26-0,5; 3 – 0,51-0,75; 4 – 0,76-0,85; 5 – 0,86-1,0 % от освещенности на открытом участке.

Рисунок 3.4. Фрагмент карты мозаичности ППЗ (Присурье)

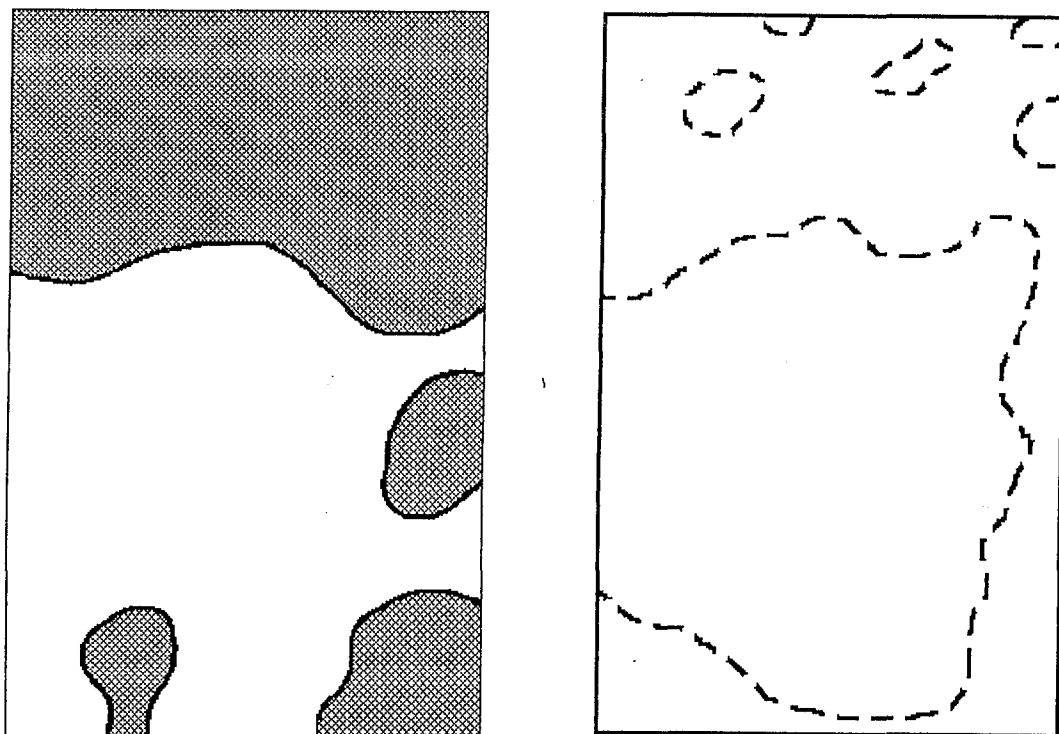
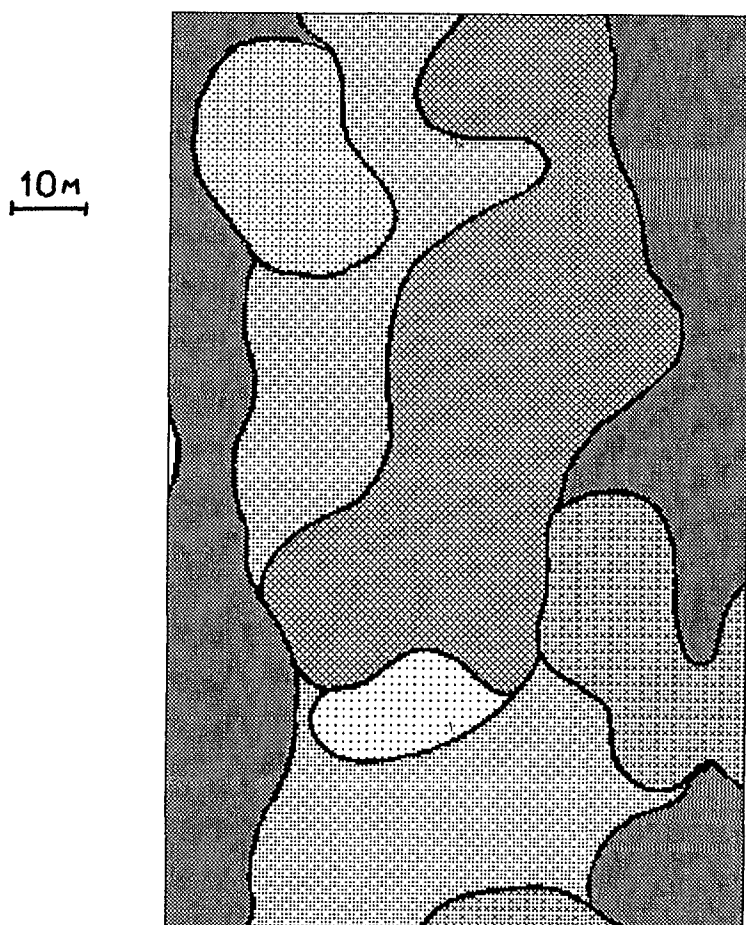
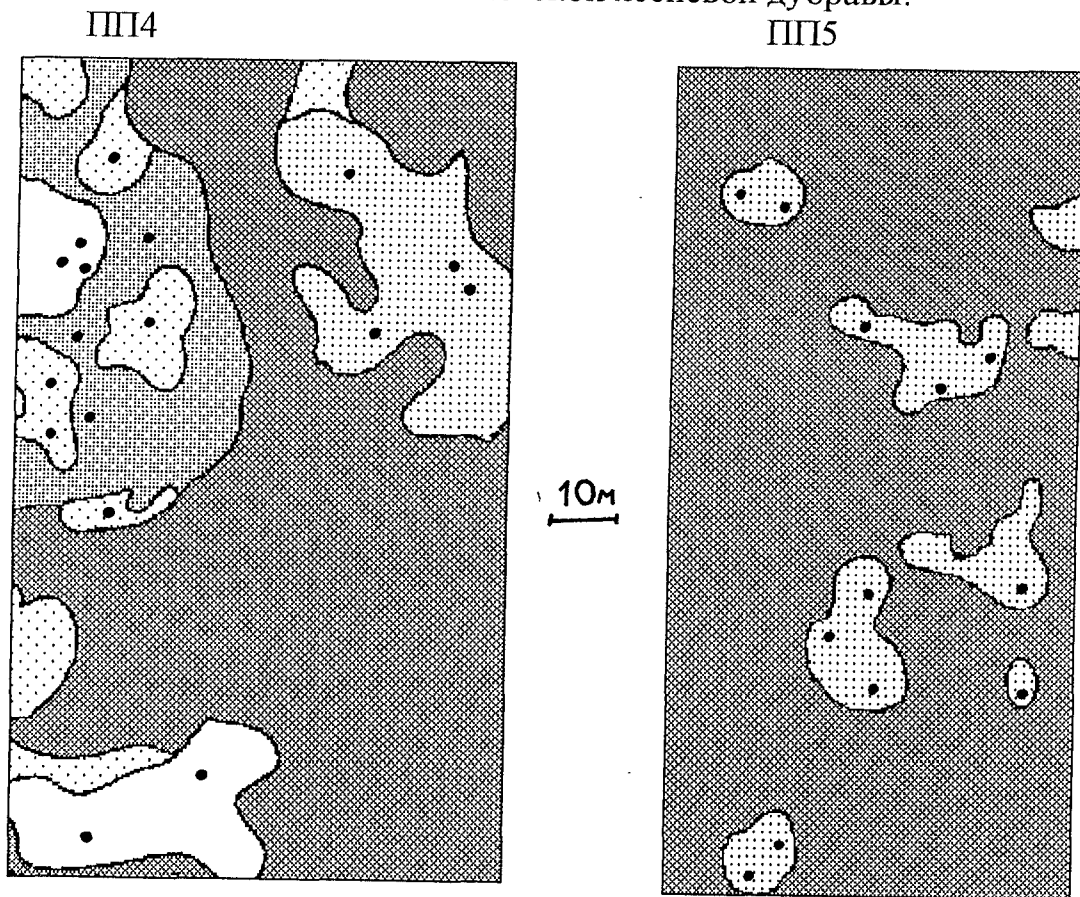


Рисунок 3.5. Фрагмент карты мозаичности ПП7 (Брянское полесье).



Условные обозначения те же, что и на рисунке 3.1.
Пунктиром отмечена проекция кроны клена татарского.

Рисунок 3.6. Фрагменты карт мозаичности нарушенных сообществ:
ПП4 и ПП5 Шнаевской ясеневой дубравы.



Условные обозначения те же, что и на рисунке 3.1.
Точками отмечены пни срубленных деревьев.

несколько более высокими баллами интенсивности освещения (табл. 3.4). Сплошной выровненный полог из березы и осины, на вырубках значительно снижает световое питание, создавая неблагоприятные условия для развития светолюбивых неполовозрелых особей вяза.

В пойменном сообществе Присурья (ППЗ) после проведения сплошной рубки были посажены растения дуба черешчатого, поэтому в первый ярус помимо осины входит и дуб. Нарушенность горизонтальной мозаики (рис. 3.4), массовое распространение клена татарского создают неблагоприятный световой режим для вяза голого и других светолюбивых деревьев. На таких участках практически полностью отсутствует подрост других видов растений, а так же 2-й древесный ярус. Имматурные особи вяза, неполовозрелые особи дуба, черемухи, осины можно встретить только на участках, где еще не произошло смыкание крон клена татарского.

В ценозах Брянского полесья, формирующихся после группово-выборочной рубки (ПП8), прорывы верхнего полога, образующиеся при изъятии из состава сообщества групп деревьев, имитируют “окна возобновления”. Именно в этих нарушенных участках происходит возобновление всех видов древесных растений (рис. 3.5). Формирующиеся прорывы верхнего полога средних размеров соответствуют окнам ненарушенного сообщества и обеспечивают полный онтогенез растениям вяза голого.

Более сложная ситуация наблюдается в сообществах Шнаевской дубравы. Сплошные рубки привели к формированию одновозрастных сообществ с нарушенной мозаичной структурой (рис. 3.6). Подобная структура не обеспечивает необходимого радиационного режима для нормального развития светолюбивого подростка растений. На таких участках светолюбивые виды деревьев – дуб (в результате искусственной посадки), ясень – присутствуют только в 1-м ярусе. Нижние ярусы являются маловидовыми и состоят из клена остролистного и липы сердцевид-

ной. Значительные изменения в структуру этих сообществ привнесли браконьерные рубки отдельных (реже группы) деревьев дуба и ясеня, иногда клена и липы. Образующиеся мелкомасштабные прорывы (площадью около 100 м^2) обеспечивают возможность возобновления и развития подроста вяза. Восстановление нарушенной сплошными рубками структуры сообществ будет возможно благодаря проведению групповых выборочных или котловинных рубок. Подобный способ рубки является наиболее щадящим. Г. Ф. Железнов (1940) в своё время отмечал, что наилучшие условия для возобновления растений в пойменных условиях создаются при вырубке леса по методу Г. А. Корнаковского – узкими лесосеками в 25 м ширины с 5-летним сроком примыкания и группово-выборочными (котловинными) при создании широких, до 20 м котловин.

Заключение.

Сообщества Калужское, Присурское и ПП7 Брянского полесья в соответствии с картами мозаичности этих ценозов являются климаксовыми и могут быть использованы в качестве эталонов.

Сурское сообщество имеет разномасштабную возрастную мозаику, но обладает малочисленностью популяции основного ценозообразователя – дуба черешчатого и поэтому мы его рассматриваем как субклимаксовый.

Нарушенные сообщества, формирующиеся после рубок не имеют всего набора возрастной мозаики, не все популяции их ценозообразователей способны к самоподдержанию, и поэтому являются сукцессивными.

Влияние экотопа отражается на размерах возрастной мозаики исследованных ценозов. Плакорные климаксовые сообщества характеризуются крупными размерами прорывов верхнего полога (свыше 600 м^2) – 32%. Для мезогигрофитных ценозов характерна среднеразмерная мозаика ($400 - 600 \text{ м}^2$) – около 50%, большие окна составляют 17, 6 % в Присурье, 18, 8 % в Полесье.

Разномасштабная структура ненарушенных сообществ обеспечивает высокую гетерогенность пространственно-временной структуры радиационного поля, обеспечивая нормальное развитие практически всех ценозообразователей.

Уничтожение мозаики окон возобновления вследствие сплошных рубок приводит к формированию одновозрастных сообществ. Выровненный по площади радиационный режим нарушенных ценозов и низкие значения ФАР препятствуют развитию вязов голого и гладкого.

Наименьшее воздействие на структуру сообществ оказывают групповые и группово-выборочные рубки. Формирующиеся среднеразмерные прорывы верхнего полога имитируют “окна возобновления” ненарушенных сообществ.

Глава 4. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ULMUS. GLABRA И ULMUS. LAEVIS В СООБЩЕСТВАХ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ НАРУШЕННОСТИ.

4.1. Возрастная структура ценопопуляций *U. glabra* и *U. laevis* в ненарушенных сообществах.

Изучение возрастной структуры ценопопуляций вязов голого и гладкого мы проводили в ненарушенных сообществах, отличающихся условиями увлажнения:

1. в мезофитных – водораздельные леса Сурского лесничества Пензенской области (ПП1) и Ягодненского лесничества Калужской области (ПП6),
2. в мезогигрофитных – пойменные леса памятника природы «Присурская пойменная дубрава», Пензенской области (ПП2) и леса Брянского Полесья, заповедник «Брянский лес», Брянская область (ПП7).

В исследованных массивах преимущественно встречался вяз голый – *Ulmus glabra* Huds., в Ягодненском лесничестве помимо этого вида в равной мере представлен и вяз гладкий – *Ulmus laevis* Pall.

Численность и онтогенетические спектры ценопопуляций U. glabra и U. laevis в мезофитных сообществах.

Характерной чертой исследованных ценопопуляций вязов гладкого и голого является ярко выраженная левосторонность их возрастных спектров. Суммарная численность экземпляров семенного и вегетативного происхождения и онтогенетические спектры ценопопуляций вяза голого и вяза гладкого приведены в табл. 4.1, рис. 4.1.

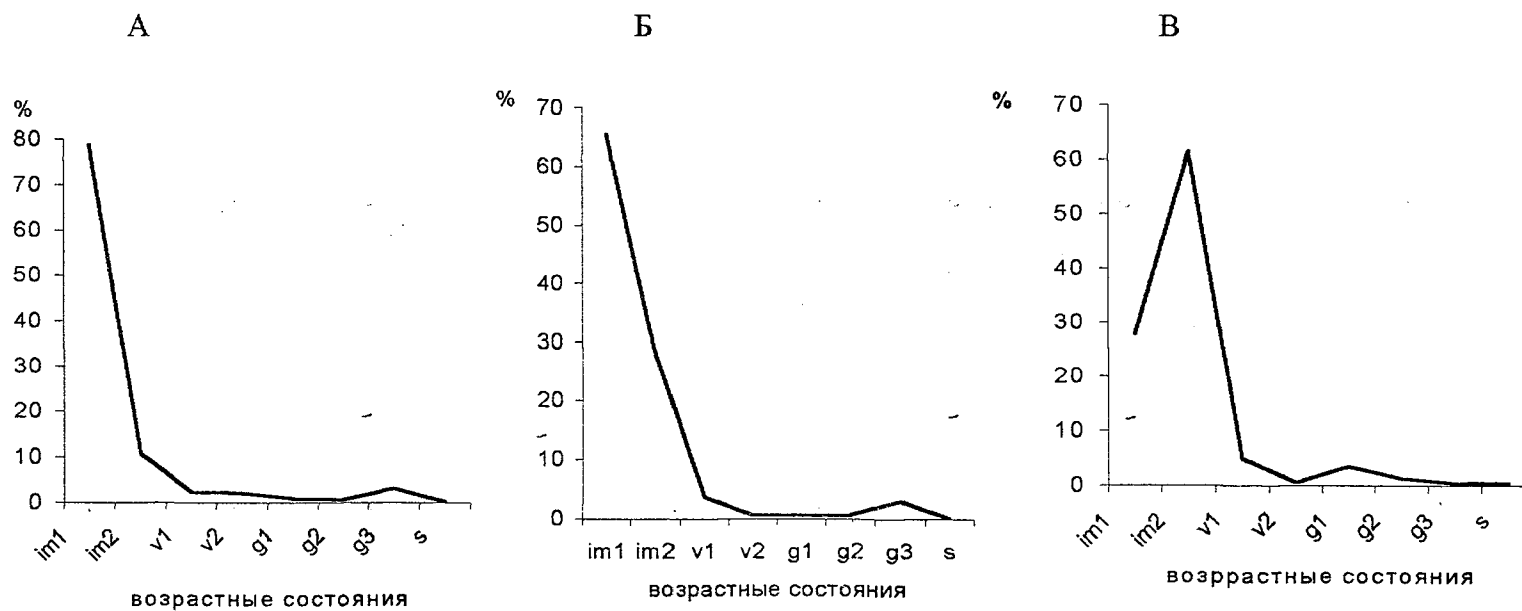
Количественное участие в составе анализируемых ценопопуляций проростков и ювенильных растений сильно варьирует по годам. На чис-

Таблица 4.1 . Суммарные онтогенетические спектры* ценопопуляций *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* в ненарушенных сообществах.

	в штуках на га / %									
	im1	im2	v1	v2	Сумма подроста	g1	g2	g3	s	Сумма генеративных
Ягодненское лесничество, <i>U. laevis</i>	334/76,6	46/10,6	19/4,4	12/2,8	411/94,3	8/1,8	5/1,2	10/2,3	2/0,5	25/5,7
<i>U. glabra</i>	454/62,6	196/7,0	25/3,5	19/2,7	694/95,7	8/1,1	6/0,8	15/2,0	2/0,3	31/4,3
Сурское лесничество <i>U. glabra</i>	201/27,8	445/61,5	37/5,1	4/0,6	687/95,0	26/3,6	10/1,4	1/0,1	1/0,1	37/5,0

Примечание. * - Суммарные возрастные спектры включают численность экземпляров вязов голого и гладкого семенного и вегетативного происхождения. Возрастные состояния: im₁ – имматурное первой подгруппы; im₂ – имматурное второй подгруппы; v₁ – виргинильное первой подгруппы; v₂ – виргинильное второй подгруппы; g₁ – молодое генеративное; g₂ – средневозрастное генеративное; g₃ – старое генеративное; s – сенильное. В знаменателе процентное участие особей возрастной группы от общей численности растений.

Рис. 4.1 . Суммарные онтогенетические спектры ценопопуляций *U. glabra* и *U. laevis* в Ягодненском и Сурском сообществах.



Ягодненское лесничество: А - *U. laevis*; Б – *U. glabra*; Сурское лесничество: В – *U. glabra*.

ленность проростков (рис. 4.2) значительное влияние оказывают неблагоприятные для прорастания семян и приживания проростков погодные условия (см. выше). Колебания численности ювенильных (рис. 4.3) растений связано с нерегулярностью появления всходов и погодными условиями в период их развития. Помимо названных причин следует указать и еще одну – гибель ювенильных растений из-за недостатка света под пологом леса. Незначительная продолжительность жизни растений этих возрастных групп не позволяет длительно переносить условия угнетения в “надежде” на их улучшения.

Левосторонность, как характерная черта возрастных спектров, отмечена многими авторами для разных видов древесных растений (Заугольнова, 1968; Whittaker, 1975; Чистякова, 1979; Дыренков, 1984; Манько, 1987; Смирнова, Чистякова и др., 1990 и др.).

Причины левосторонности онтогенетических спектров заключаются, прежде всего в резком увеличении биомассы особей при переходе от молодости к зрелости, что обуславливает большое изменение площадей питания в ходе онтогенеза особи. Следствием является чрезвычайно интенсивный отпад в прегенеративном периоде. Косвенно о размерах площадей питания можно судить по изменению радиуса корневой системы (см. табл. 3.2). У вяза голого он увеличивается в 100 и более раз при переходе от имматурного состояния к генеративному.

Участие имматурных особей в ценопопуляциях обоих видов колеблется от 87,2 до 96,2%, т. е. в обоих сообществах их в десятки раз больше, чем генеративных. Помимо основного максимума на прегенеративных растениях имеется дополнительный в генеративной части спектра. В ценопопуляциях вязов голого и гладкого в Ягодненском лесничестве велико участие старых генеративных растений (рис. 4.1), они составляют 43 – 46% от числа генеративных деревьев. Положение максимума во взрослой части ценопопуляций на этой возрастной группе обусловлено большой продолжительностью старого генеративного состояния у ильмовых в мезофитных условиях: она составляет 35-40% от продолжительности всего онтогенеза (табл. 3.2).

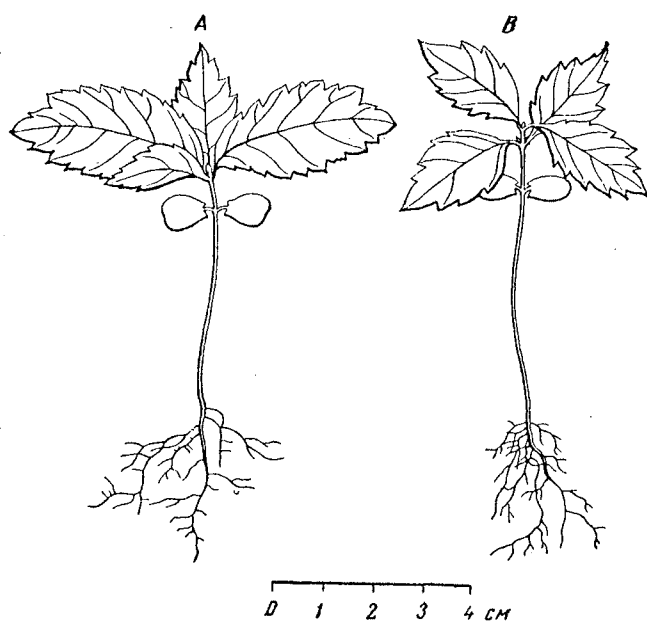


Рисунок 4.2. Проростки: А -- *Ulmus glabra*, В -- *Ulmus laevis*

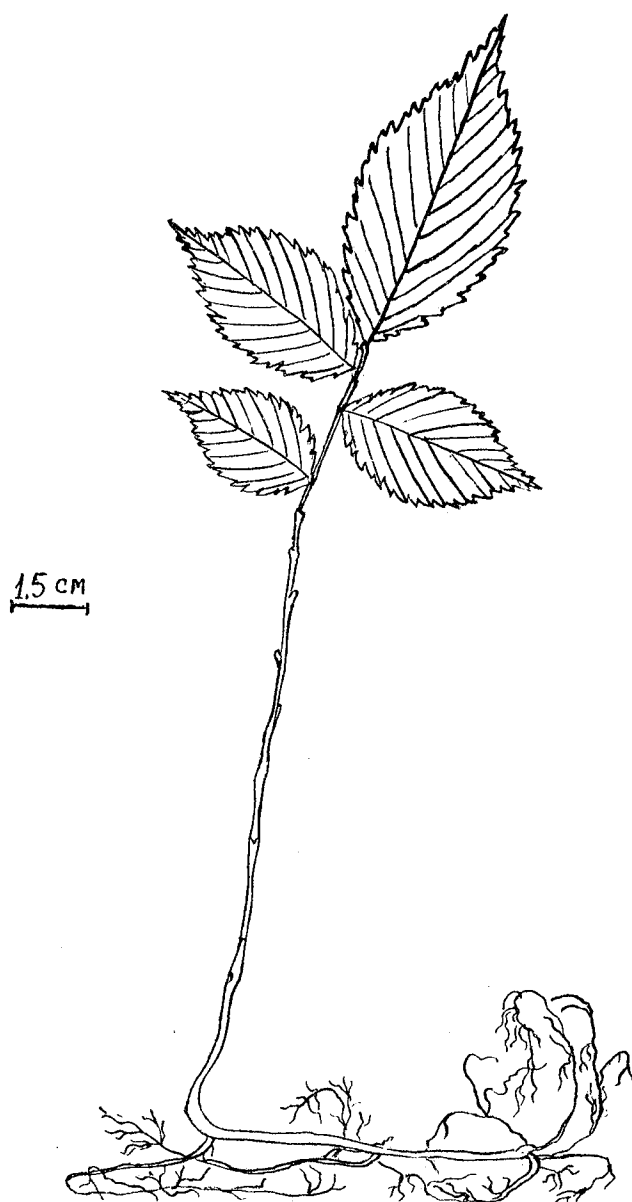


Рисунок 4.3. Ювенильное растение *Ulmus glabra*.

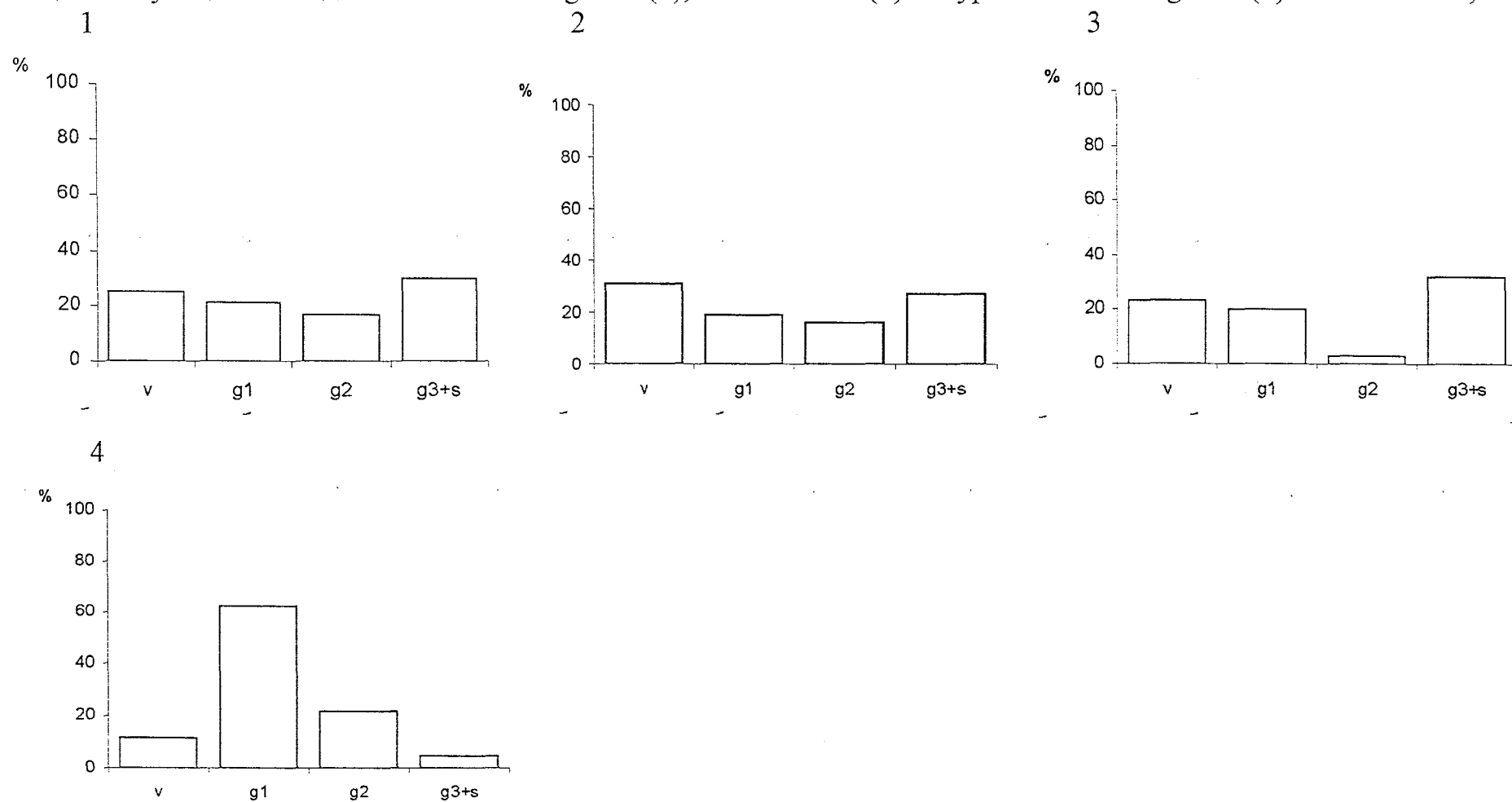
В ценопопуляции вяза голого в Сурском массиве локальный максимум отмечен на молодых генеративных растениях (рис. 4.1). Малочисленность деревьев средневозрастного и старого генеративного состояний связана с преобладанием в сообществах световых окон среднего размера, световой режим которых не обеспечивает условий для полного онтогенеза вяза. Некоторое увеличение размеров световой мозаики могло вызвать всплеск численности молодых генеративных растений вяза голого.

Изученные ценопопуляции вязов голого и гладкого, согласно классификации Т. А. Работнова (1950) с дополнениями А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969), являются полночленными нормальными. По положению абсолютного максимума на прегенеративных растениях суммарный спектр ценопопуляций вязов гладкого и голого относится к I типу (Заугольнова, Смирнова, 1978), для которого характерны левосторонние спектры. Приведенные варианты левосторонних спектров можно назвать полночленными с локальным максимумом на старых генеративных растениях (в Ягодненском сообществе) и молодых генеративных (в Сурском ценозе).

Для оценки степени устойчивости состояния ценопопуляций вязов голого и гладкого в исследованных сообществах были рассчитаны базовые возрастные спектры (по методике, предложенной А. А. Чистяковой, 1994). Базовый спектр — это “обобщенная характеристика динамически равновесного состояния ценопопуляции, к которому она стремится после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий” (Заугольнова, Смирнова, 1978). Расчет проводился на основе количественных биологических показателей особей вяза в каждом конкретном местообитании.

Для мезофитных сообществ были рассчитаны базовые спектры популяций вяза гладкого и голого (рис. 4.4). Оба вида имеют одинаковые расчетные базовые спектры: помимо максимума в левой части спектра, приуроченного к прегенеративным растениям, отмечен второй, дополнительный максимум численности на старых генеративных и сенильных особях, т. е. базовые спектры бимодальные. Реальные онтогенетические спектры в исследованных сообществах по соотношению возрастных групп близки к базовому, что

Рисунок 4.4. Базовый (1) онтогенетический спектр *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* и суммарные спектры ценопопуляций в Ягодненском - *Ulmus glabra* (2), *Ulmus laevis* (3) и Сурском - *Ulmus glabra* (4) лесничествах;



свидетельствует об устойчивом положении ценопопуляций вязов голого и гладкого в Ягодненском сообществе (рис. 4.4). Реальный суммарный онтогенетический спектр ценопопуляции вяза голого в Сурском массиве отличается от базового преобладанием в нем молодых генеративных особей. Скорее всего доминирование этой группы связано с некоторым улучшением световой обстановки исследуемого сообщества в последние десятилетия. Это улучшение произошло в результате естественной гибели многих деревьев клена остролистного, липы, ясеня, что было зарегистрировано на постоянной мониторинговой площади, заложенной в 1975 году.

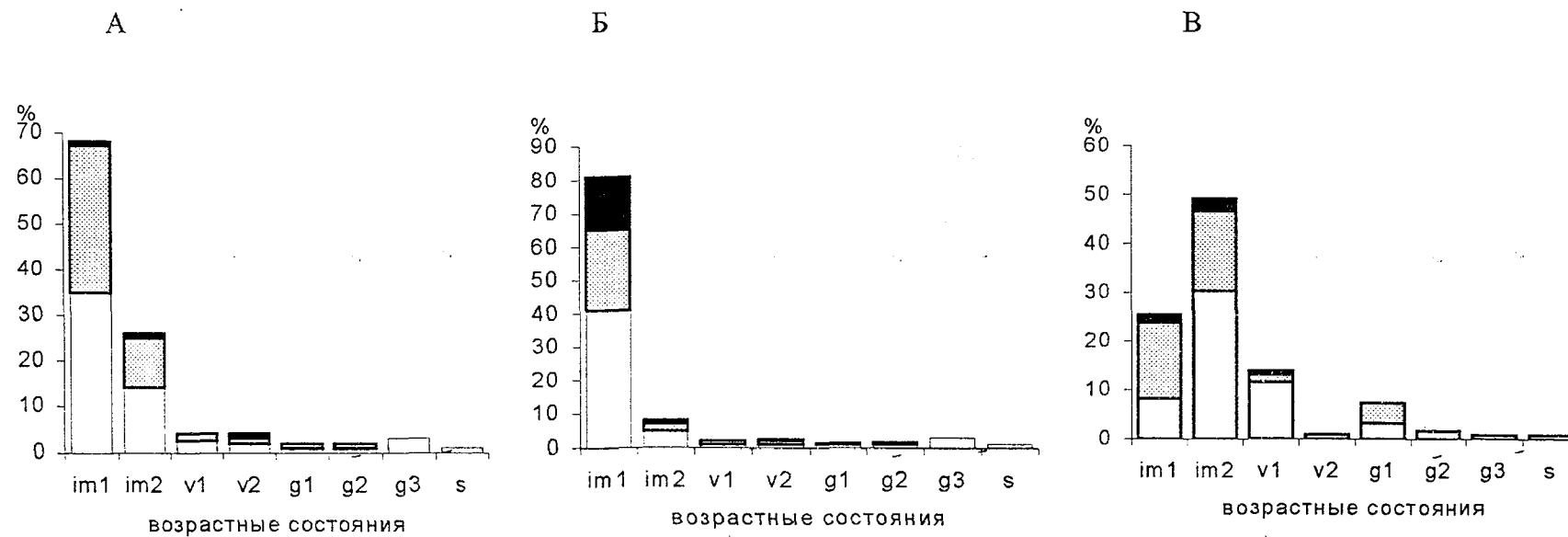
Ненарушенные сообщества, описанные в Ягодненском и Сурском лесничествах, близки между собой по составу, полноте, возрасту древостоя (см. табл. 3.4), однако соотношение особей семенного и вегетативного происхождения в онтогенетических спектрах ценопопуляций разное. В Ягодненском лесничестве доля особей семенного происхождения *U. glabra* составляет 86%, *U. laevis* – 83,3%; в Сурском – *U. glabra* – около 20%. Это объясняется лучшими условиями освещенности и увлажнения в Ягодненском лесничестве (см. табл. 3.5).

Общий характер спектров особей семенного происхождения у вязов гладкого и голого тот же, что и в суммарных спектрах, т. е. это спектры левосторонние с максимумом на молодых растениях. Сохраняются дополнительные максимумы в генеративной части (рис. 4.5). Доля имматурных особей (рис. 4.6; 4.7) *U. glabra* в Ягодненском лесничестве составляет 92,6%, в Сурском – 75,8%, *U. laevis* – 89,6%.

В Сурском лесничестве особи вегетативного происхождения по численности преобладают в ценопопуляции вяза голого, самоподдержание ценопопуляции *U. glabra* на 87,6% осуществляется вегетативно. Около 92% вегетативных потомков сформировались из эпигеогенных корневищ – ксилоризомов; 5,5% – из корневых отпрысков; 1,7 % – имеют порослевое происхождение. Эпигеогенные корневища образуются у прегенеративных особей, имеющих нормальную или пониженную жизненность (рис. 4.8).

Среди имматурных растений мезофитных сообществ почти половина особей имеет пониженную и низкую уровни жизненности (*U. glabra*: в Ягод-

Рис.4.5. Онтогенетические спектры семенных особей *U. glabra* и *U. laevis* в Ягодненском (А, Б) и Сурском (В) лесничествах.



Уровни жизненности:

□ - нормальная, ▨ - пониженная, ■ - низкая.

А – *U. laevis*, Б, В - *U. glabra*

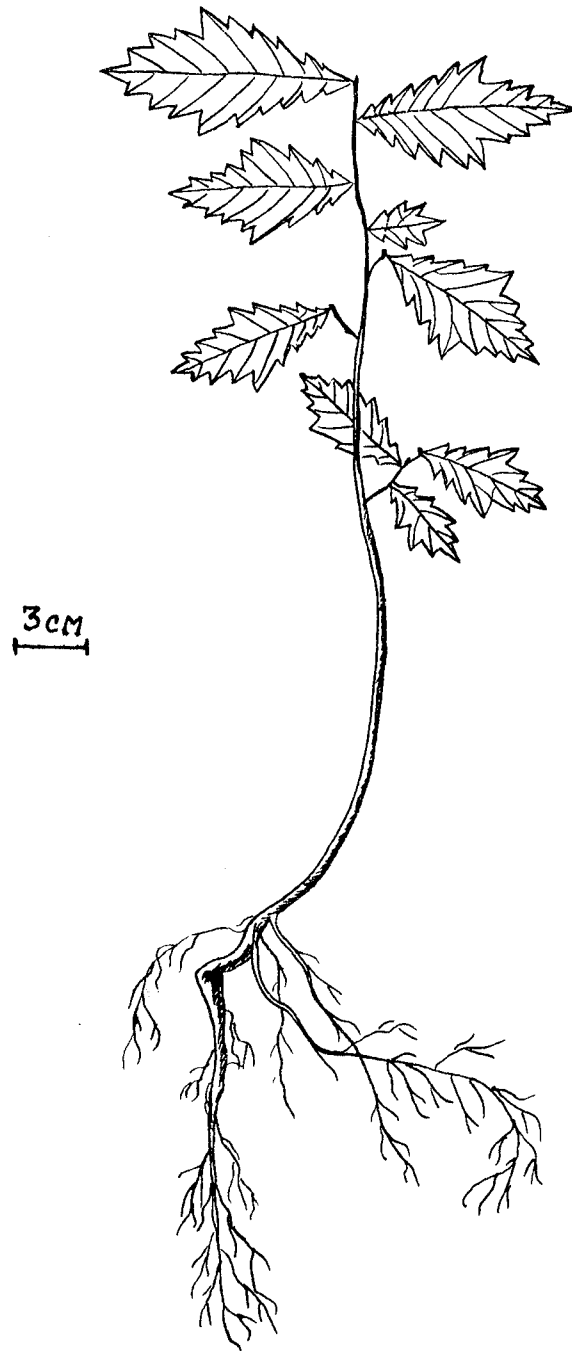


Рисунок 4.6. Имматурное растение *Ulmus glabra* (im₁).

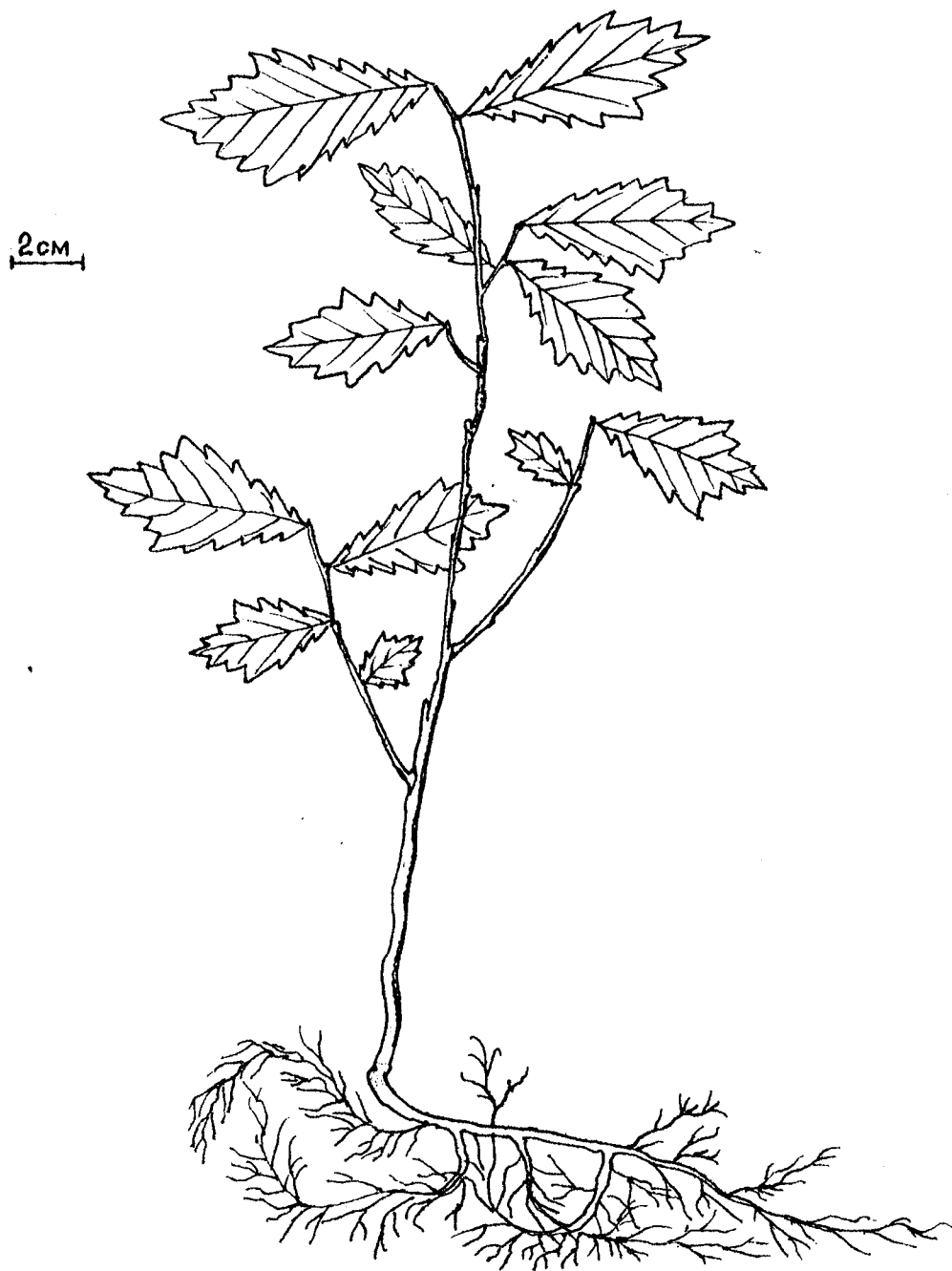


Рисунок 4.6.А. Имматурное растение *Ulmus glabra* (im₁).

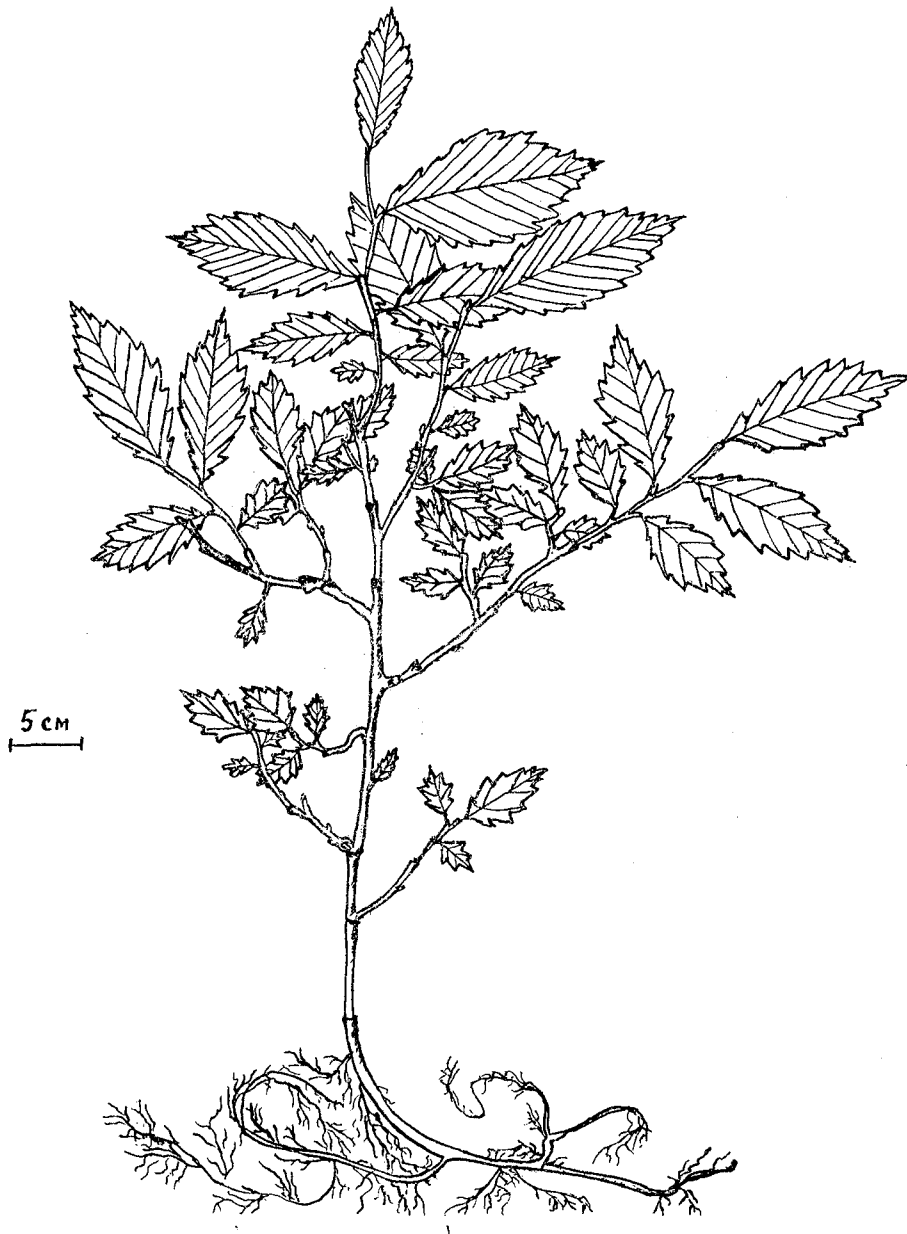


Рисунок 4.7. Имматурное растение *Ulmus glabra* (im₂).

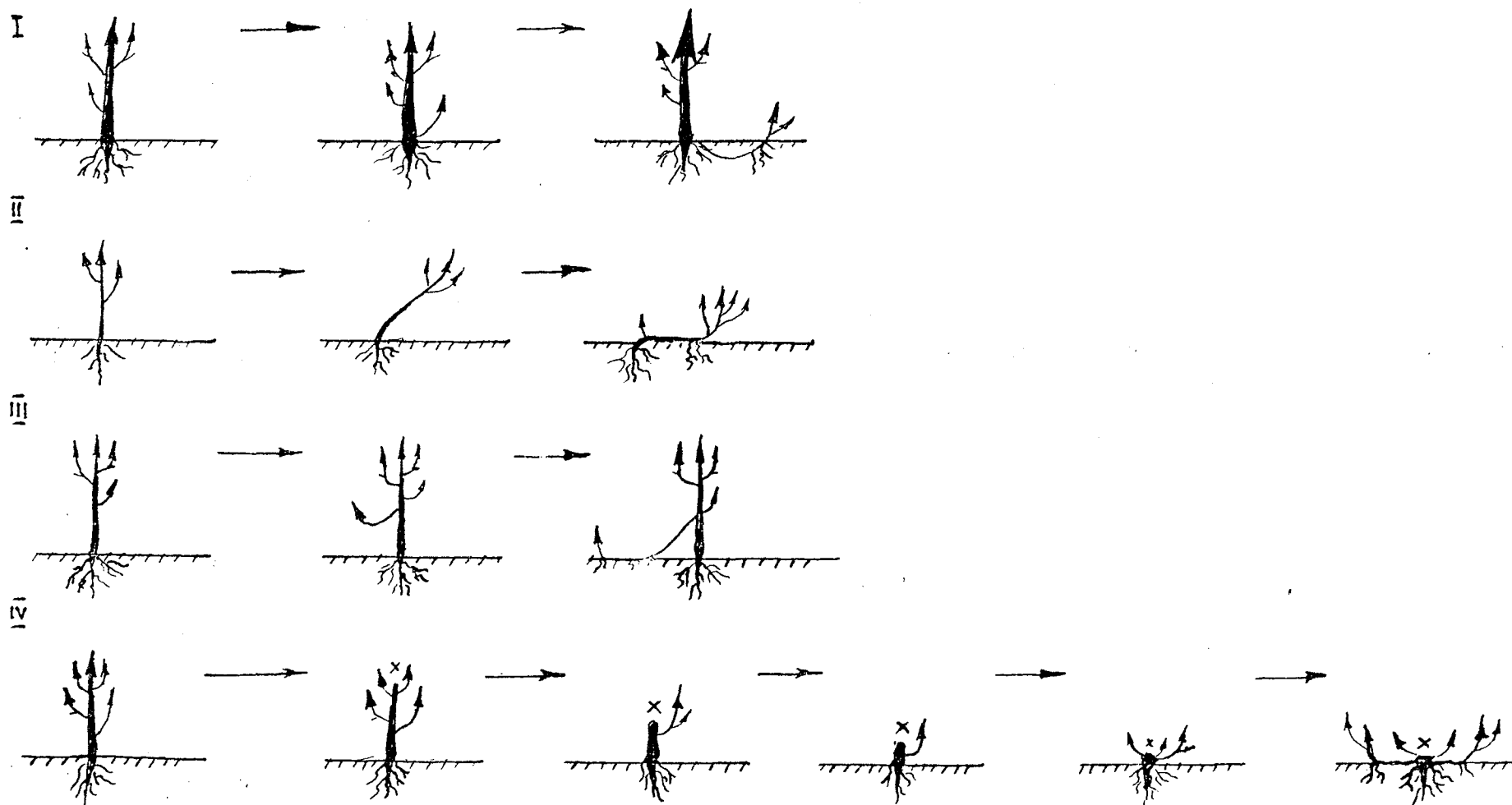


Рисунок 4.8. Способы образования эпигеогенных корневищ (схема): I – из спящих почек в основании ствола; II – при полегании и укоренении стволика; III – при укоренении нижних ветвей; IV – при выходе из квазисенильного состояния.

ненском – 49,1%, в Сурском – 47,2%, *U. laevis* – 48,1%) (рис. 4.5, рис.4.9; 4.10). Эта группа растений представляет собой резерв популяции, реализуемый при улучшении световых условий. При неблагоприятных условиях перераспределение особей по жизненности происходит в результате значительного отмирания подроста пониженной жизненности или перехода его на низкий и сублетальный уровни (в квазисенильное состояние). Большая часть растений с низкими уровнями жизненности отмирает, не завершив онтогенез полностью. Во взрослой фракции (v-s) в рассматриваемых сообществах преобладают особи нормальной жизненности. Участие генеративных деревьев вяза голого и гладкого не велико: в Ягодненском лесничестве *U. glabra* – 5%, *U. laevis* – 4%; в Сурском *U. glabra* – 6% (рис. 4.11). Соответственно, в рассматриваемых мезофитных сообществах *U. glabra* и *U. laevis* выполняют роль ассектаторов.

*Численность и онтогенетические спектры ценопопуляций U. glabra
в мезогигрофитных сообществах.*

В Присурской пойменной дубраве и Брянском полесье суммарные онтогенетические спектры ценопопуляций вяза голого имеют ярко выраженный левосторонний спектр с максимумом на имматурных особях (табл. 4.2, рис. 4.12). Ценопопуляции полночленные, нормальные. В сообществах преобладают неполовозрелые особи, их доля в составе ценопопуляций составляет 85,2% в Присурье и 95,6% в условиях Полесья.

Ценопопуляции вяза голого в Присурской дубраве и Брянском Полесье имеют сходные базовые спектры: бимодальные с максимумом на молодых генеративных растениях. Суммарные онтогенетические спектры вязов в исследованных сообществах близки к базовому, т. е. реальные ценопопуляции вяза в ненарушенных мезогигрофитных сообществах можно считать устойчивыми, дефинитивными (рис. 4.12).

Самоподдержание ценопопуляций вяза голого в рассматриваемых сообществах осуществляется в основном вегетативно (рис. 4.13): доля вегетативных

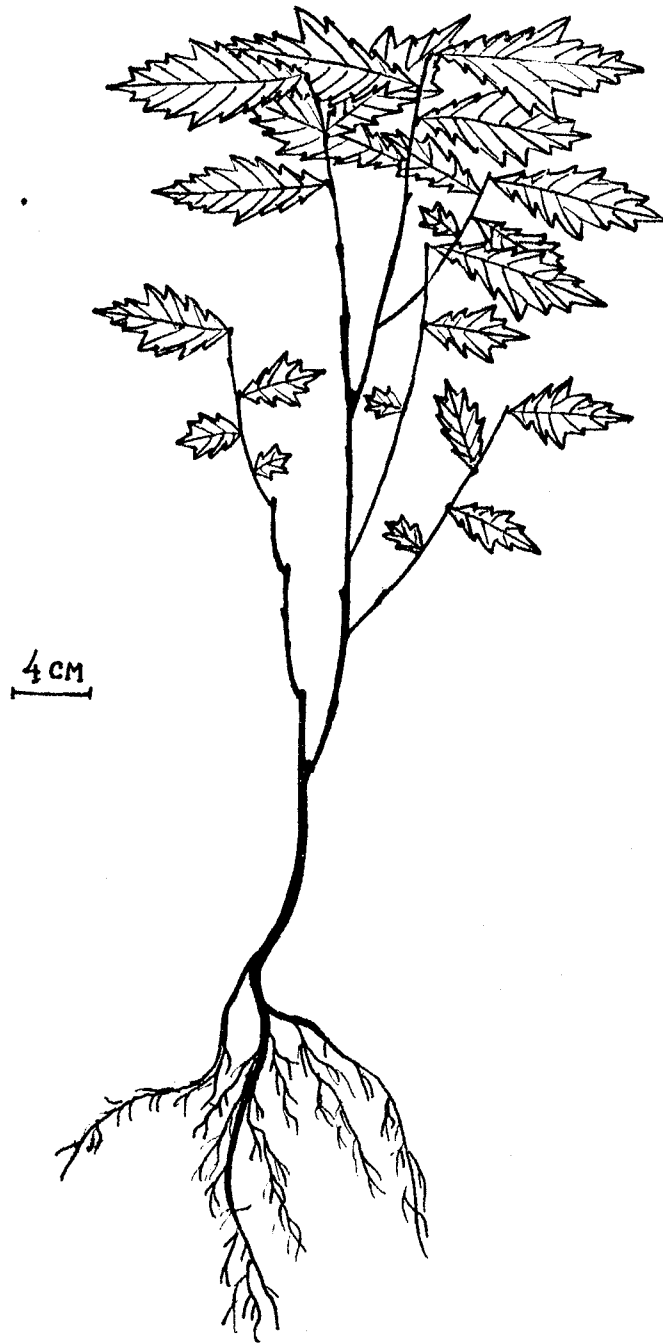


Рисунок 4.9. Имматурное растение *Ulmus glabra*
пониженной жизненности.

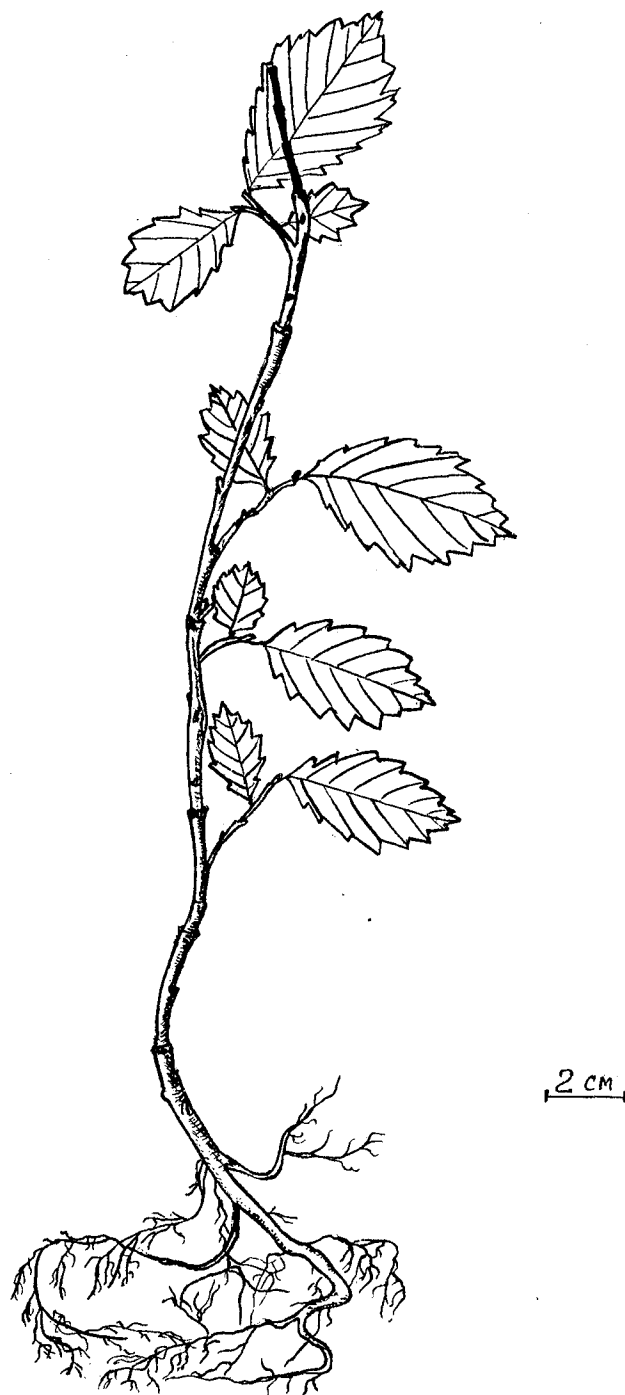
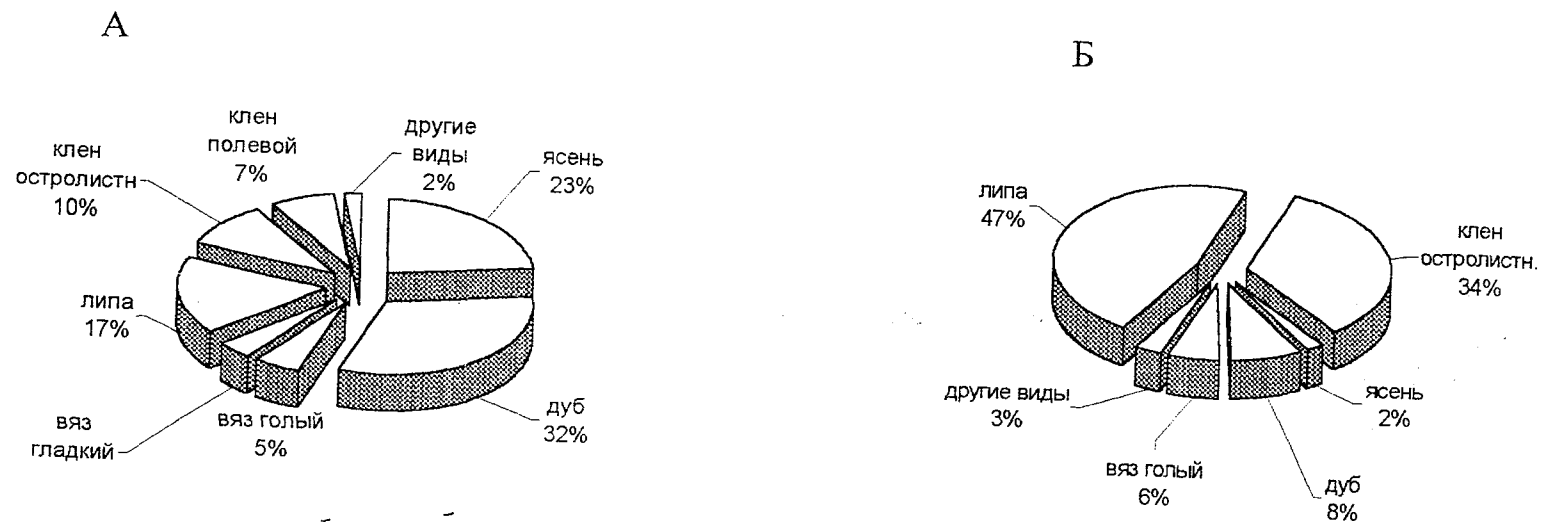


Рисунок 4.10. Растение *Ulmus glabra*
низкой жизненности.

Рисунок 4.11. Участие генеративных растений в составе Ягодненского (А), Сурского (Б) лесничеств.



Другие виды: осина, рябина обыкновенная, черемуха обыкновенная

Таблица 4.2. Суммарные онтогенетические спектры ценопопуляций *U. glabra*
в мезогигрофитных ненарушенных сообществах.

Пункт исследо- вания	в штуках на га / %									
	im1	im2	v1	v2	Сумма подроста	g1	g2	g3	s	Сумма генеративных
Присурье	260/24,6	393/37,2	88/8,3	159/15,0	900/85,2	79/7,5	45/4,3	31/2,9	1/0,1	156/14,8
Полесье	244/48,6	180/35,9	28/5,6	28/5,6	480/95,6	16/3,1	7/2,0	3/0,3	1/0,2	28/4,4

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 4.1.

Рисунок 4.12. Базовый (1) онтогенетический спектр и суммарные спектры
ценопопуляций *Ulmus glabra* в Присурье (2) и Брянском полесье (3).

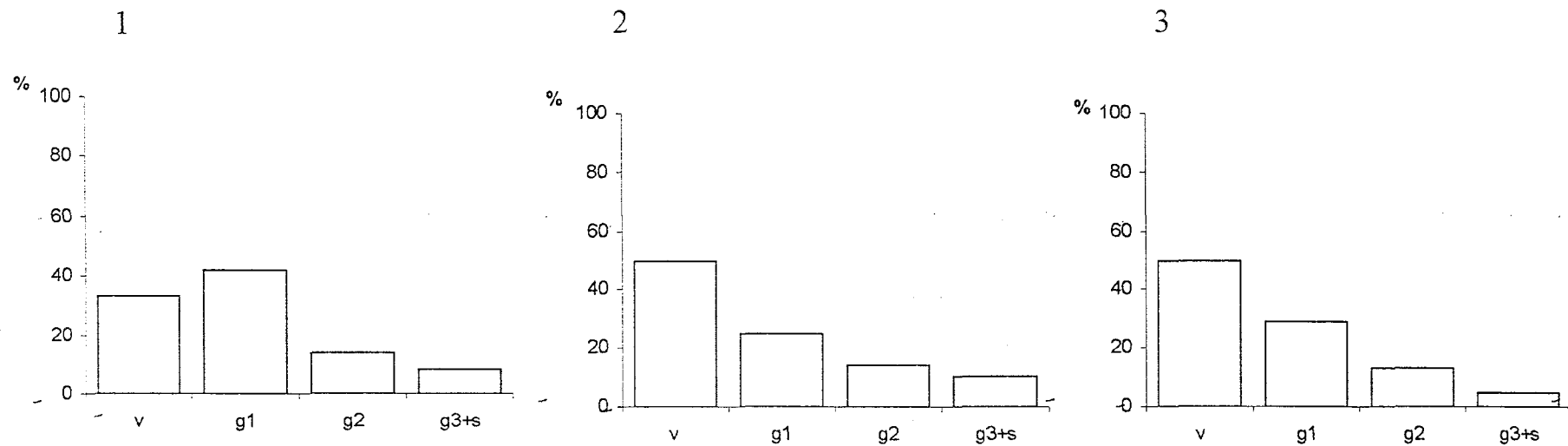
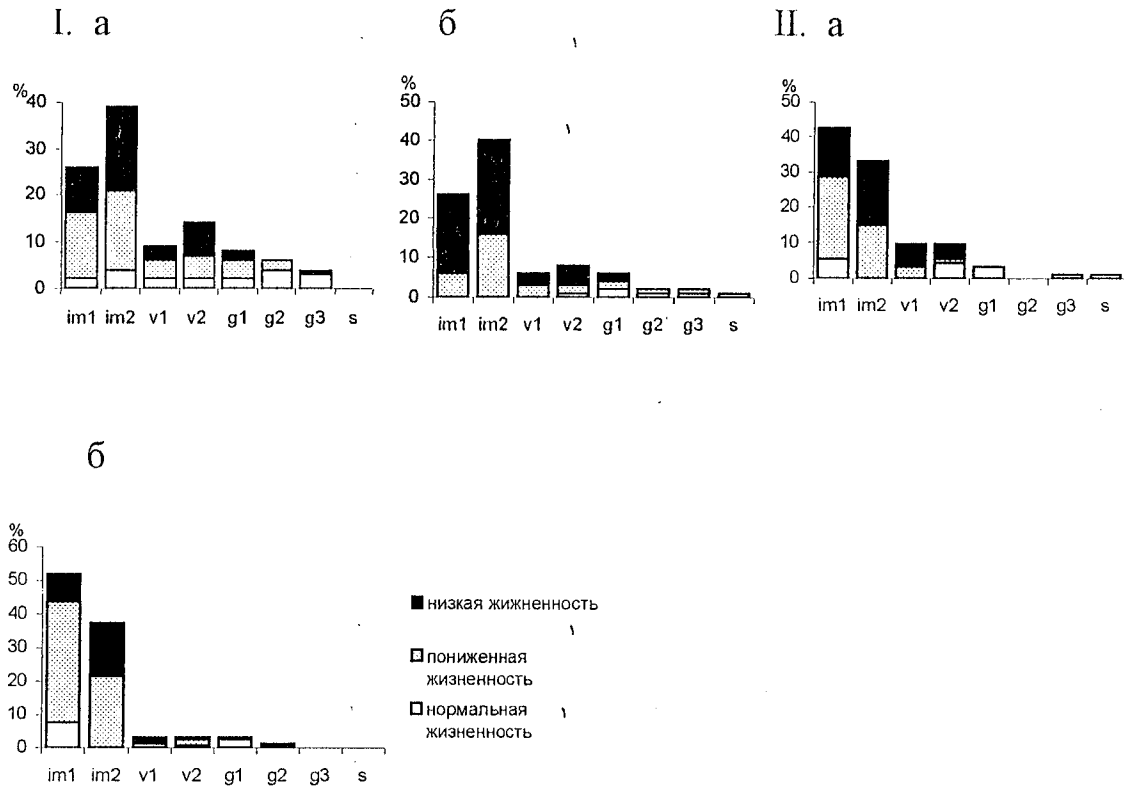


Рисунок 4.13. Онтогенетические спектры ценопопуляций вяза голого
семенного (а) и вегетативного (б) происхождения:
I – Присурье; II- Полесье.



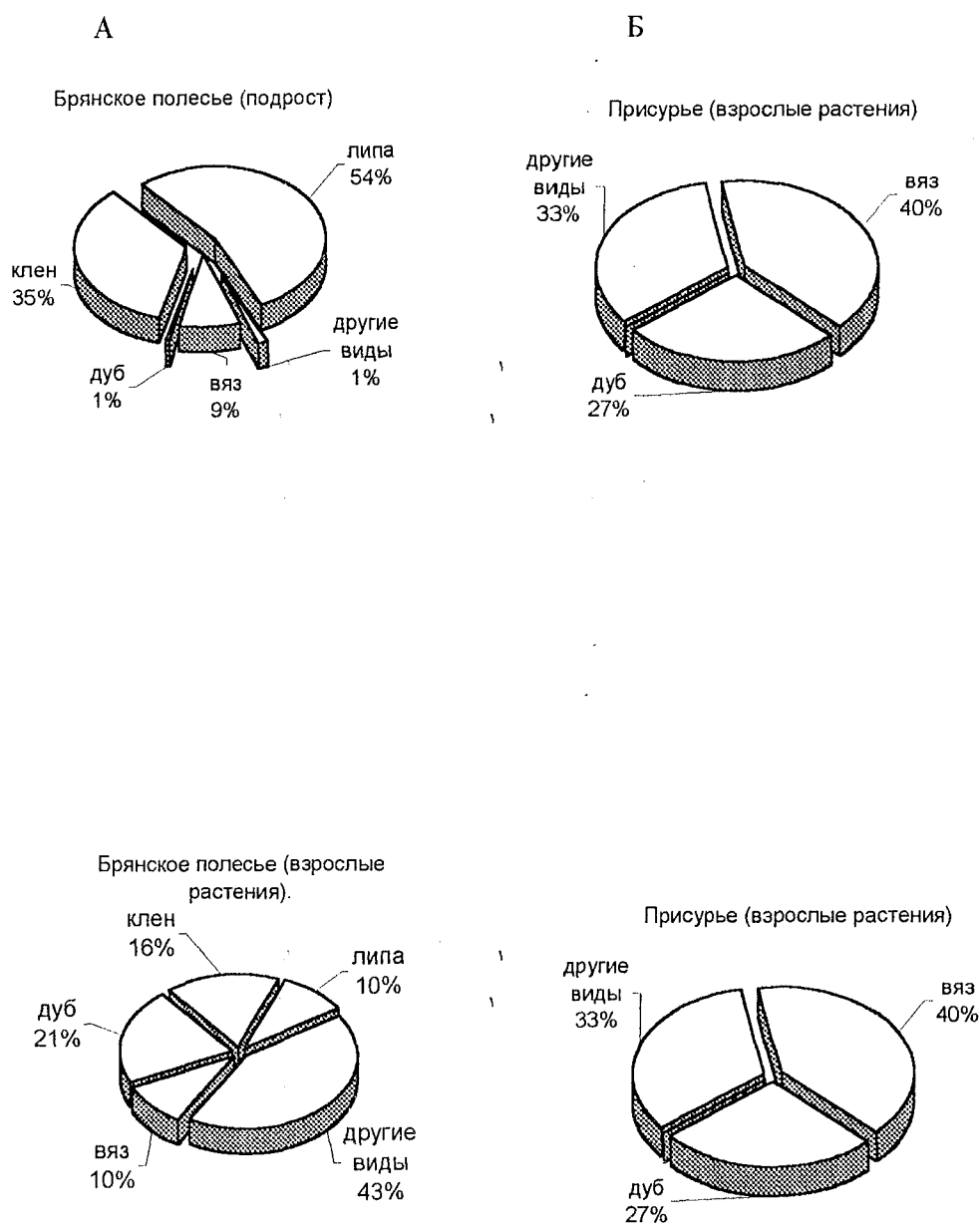
потомков составляет 74,2% в Присурье и 59% в Полесье от общего числа особей.

В условиях Присурья растения пониженных уровней жизненности встречаются практически во всех возрастных состояниях (im-g3), особенно их много среди неполовозрелых растений: они составляют 83,5 % в Присурской дубраве и 74,5 % в Брянском полесье, это почти в 1,5 – 2 раза больше, чем в мезофитных сообществах. Участие квазисенильных растений в Присурской дубраве и Брянском полесье отмечается в каждой возрастной группе прегенеративного периода: от 2,8 до 3,0% от числа растений каждого возрастного состояния. Причина увеличения доли особей вяза голого пониженных и низких уровней жизненности в мезогигрофитных сообществах объясняется более низкими, чем в мезофитных сообществах, значениями освещенности (табл. 3.4). Среди взрослых деревьев преобладают растения нормальной жизненности.

В Присурской пойменной дубраве отмечена самая большая плотность ценопопуляции вяза голого. Так, плотность взрослых особей вяза голого в Ягодненском лесничестве составляет 40; в Сурском – 41; на ПП7 заповедника “Брянский лес” – 56; в Присурской пойменной дубраве - 315 особей на га. При этом общая плотность взрослых деревьев всех видов примерно одинакова и составляет соответственно: 813; 798; 780 и 817 особей на га. Большая плотность взрослых растений вяза голого в Присурье объясняется бедностью ее видового состава в связи с пойменным режимом увлажнения. В таких условиях выживают растения, способные переносить периоды затопления: вяз голый, дуб черешчатый, осина, ольха черная. В условиях Брянского Полесья аэрация почвы лучше, чем в условиях пойм (см. главу 1), что обеспечивает вязу голому возможность прохождения полного онтогенеза.

В Брянском полесье участие вяза не превышает 10% от общей численности деревьев всех видов: клена остролистного, липы, дуба. Плотность особей вяза голого в Присурье составляет 24% в составе подроста и 40% среди генеративных деревьев (рис. 4.14).

Рисунок 4.14. Участие древесных растений в составе сообществ
Брянского полесья (А) и Присурья (Б)



Другие виды: береза пушистая, осина, ольха черная.

Таким образом, в мезогигрофитных флористически богатых сообществах вяз голый выполняет роль ассектатора, во флористически обедненных – роль содоминанта.

4. 2. *Возрастная структура ценопопуляций U. glabra в нарушенных рубками сообществах.*

Изучение возрастной структуры ценопопуляций вяза голого мы проводили в нарушенных рубками сообществах, отличающихся условиями увлажнения:

1. в мезофитных – водораздельные леса памятника природы “Шнаевская ясеновая дубрава” Пензенской области (ПП4 и ПП5).

2 в мезогигрофитных – пойменные леса памятника природы “Присурская пойменная дубрава”, Пензенской области (ПП3) и леса Брянского Полесья, заповедник “Брянский лес”, Брянская область (ПП8 – ПП10).

По степени воздействия на лесные массивы выделяют рубки: сплошно-лесосечные (сплошные), постепенные¹ и выборочные (Ткаченко, 1952; Захаров, Морозов, Ярошенко, 1997). При проведении сплошной рубки древесный полог убирается за один прием и остается безлесная площадь – вырубка, которая одновременно заселяется особями разных видов деревьев (рубленое сообщество Присурья – ПП3 и ПП2 в заповеднике “Брянский лес”). Такие рубки могут повторяться многократно, что достоверно известно о ПП10 Брянского полесья. При выборочной рубке периодически вырубается часть деревьев определенного возраста, размеров, качеств или состояния. При группово-выборочной рубке осуществляется преимущественно групповое изъятие перестойных и спелых деревьев в соответствии с их размещением по площади. Примером сообщества, сформировавшегося после группово-выборочной рубки, служит ПП8 заповедника “Брянский лес”. Промежуточное положение занимают сообщества Шнаевской дубравы, формирующиеся после сплошной рубки с последующими браконьерными выборочными.

Численность и онтогенетические спектры ценопопуляций

U. glabra в мезофитных сообществах.

Влияние антропогенной нагрузки на возрастную структуру популяций вяза голого в мезофитных условиях исследовалось в памятнике природы “Шнаевская ясеневая дубрава”. В пределах охранной территории были выделены две пробные площади: ПП4 – дубо-ясенник осоково-снытевый и ПП5 – ясене-липняк снытево-волосисто-осоковый (табл. 3.4).

Доля подроста в составе сообществ составляет 99,5-99,6% от общей численности растений. Это несколько больше, чем в ненарушенных мезофитных сообществах. Среди неполовозрелых растений мезогигрофитных сообществ больше всего имеется имматурных растений 2-й подгруппы, они составляют 63,1% на ПП4 и 59% на ПП5 от общей численности подроста (табл. 4.3).

Ценопопуляции вяза голого в исследованных сообществах неполно-членные, в них отсутствуют старые генеративные деревья, а на ПП4 и средневозрастные генеративные растения (рис. 4.15). Отсутствие старых растений в составе сообществ объясняется небольшим промежутком времени с момента последней рубки – 80-100 лет. Этого интервала оказалось достаточно только для достижения *U. glabra* молодого генеративного состояния. Малочисленность генеративных растений связана с небольшими размерами световых окон, которые сдерживают пополнение этой группы из числа прегенеративных.

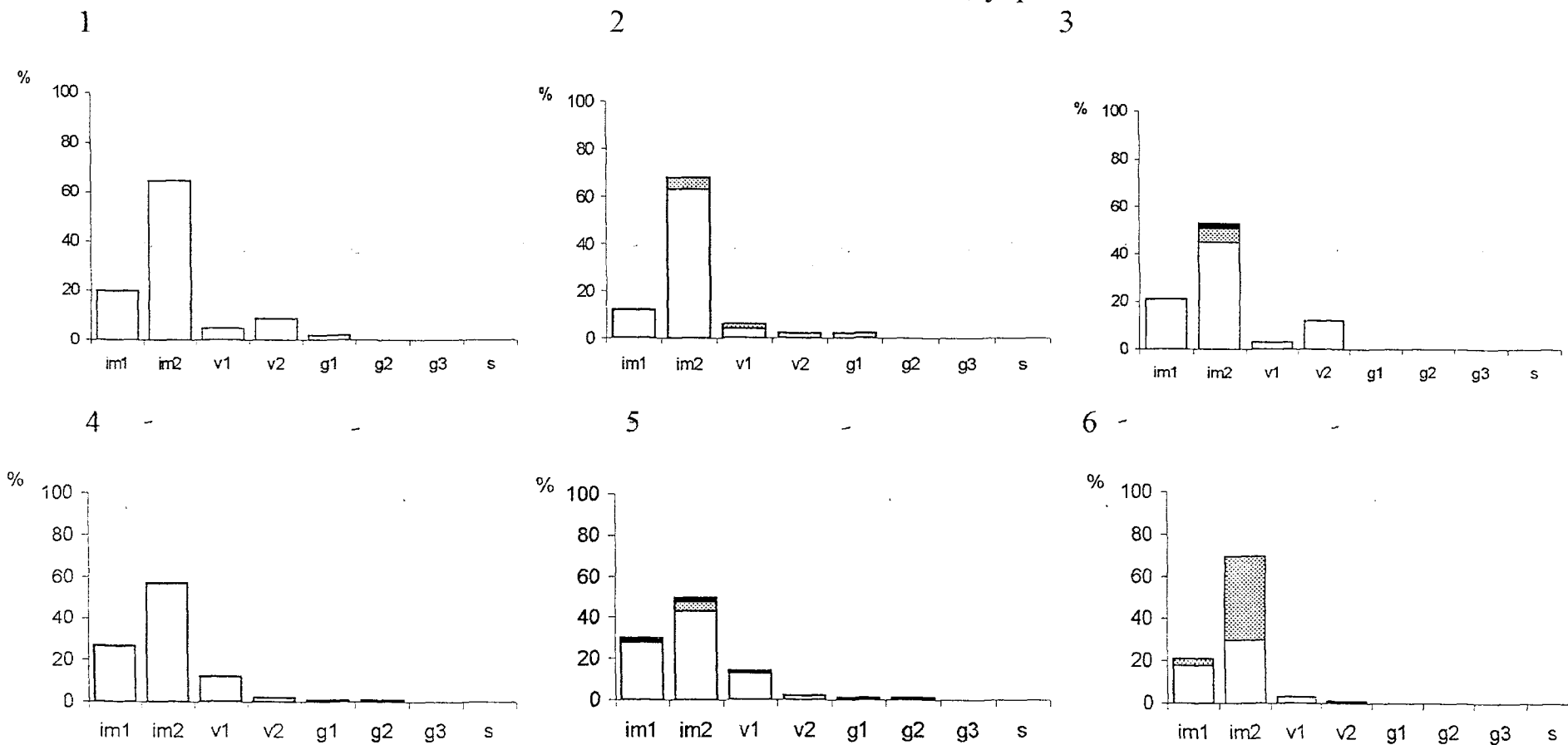
Несмотря на довольно высокую сомкнутость крон верхних ярусов 0,9 (в отдельных местах 1,0), в составе прегенеративных растений преобладают особи нормальной жизненности: 88% в ПП4 и 79% ПП5. Причина в наличии дополнительной подсветки за счет браконьерной рубки отдельных молодых генеративных деревьев дуба черешчатого и ясеня обыкновенного в возрасте 70-75 лет. На ПП4 насчитано 25 пней диаметром 40-50 см, их несколько меньше на ПП5. Большое количество особей пониженной жизненности на ПП5 объясняется плотностью взрослых растений высокорослого кустарника – лещины обыкновенной. Численность взрослых кустов ($v_2 - s$) лещины на ПП4 составляет 78, на ПП5 – 124 особи на га. В ценопопуляциях Шнаевского

Таблица 4.3. Суммарные возрастные спектры ценопопуляций вяза голого
в сообществах, формирующихся после рубок.

Сообщества	в штуках на га / %									
	im1	im2	v1	v2	Сумма подроста	g1	g2	g3	s	Сумма генеративных
ПП4	192/20,3	596/62,9	64/6,8	92/9,7	944/99,6	4/0,4	-	-	-	4/0,4
ПП5	214/26,9	468/58,8	96/1,2	14/1,8	792/99,5	2/0,3	2/0,3	-	-	4/0,5

Примечание. Условные обозначения те же, что и в таблице 4.1.

Рисунок 4.15. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Ulmus glabra* на ПП4 ПП5 Шнаеской ясеневой дубравы.



Суммарный (1) и онтогенетические спектры ценопопуляций *Ulmus glabra* семенного (2) и вегетативного (3) происхождения на ПП4; суммарный (4) и онтогенетические спектры ценопопуляций *Ulmus glabra* семенного (5) и вегетативного (6) происхождения на ПП5. Уровни жизненности: □ - нормальная, ▨ - пониженная, ■ - низкая.

массива практически отсутствуют особи низких уровней жизненности, так как ослабленные растения быстро выпадают из состава сообщества. Самоподдержание ценопопуляций вяза голого на исследованных сообществах осуществляется в основном вегетативным путем, за счет особей, формирующихся на ксилоризомах (97%). Доля растений порослевого и корнеотпрыскового происхождения незначительна.

В ценопопуляциях вяза голого в Шнаевской дубраве подроста больше, чем в Ягодненском и Сурском лесничествах, что связано с задержкой развития растений в условиях недостаточного освещения (табл. 4.1).

Численность и возрастные спектры ценопопуляций

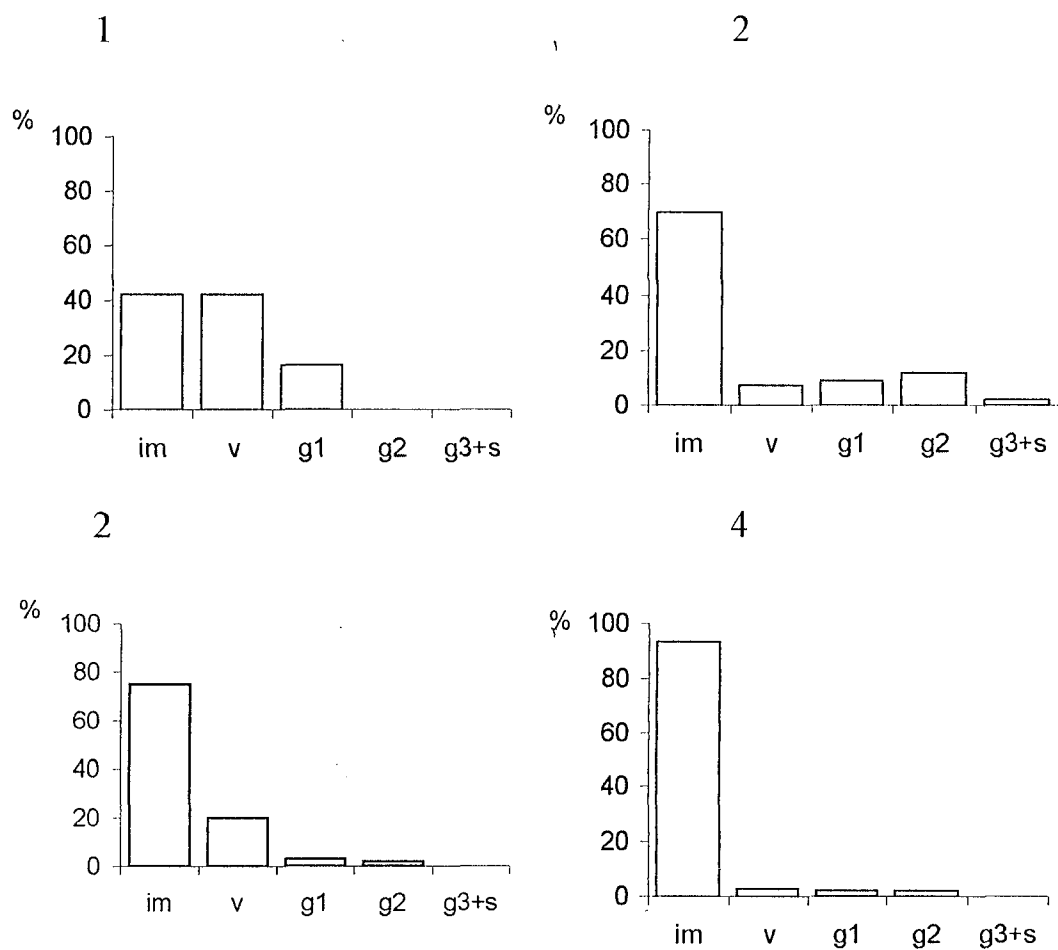
U. glabra в мезогигрофитных сообществах.

В нарушенных сообществах онтогенетические спектры ценопопуляций вяза голого сохраняют левосторонность (рис. 4.16): неполовозрелые растения составляют в ценопопуляциях от 85% (в Присурье) до 97% (в Полесье). Из них на долю имматурных растений соответственно приходится 43 и 65 - 92% от общего числа особей.

Онтогенетические спектры ценопопуляций *U. glabra* после сплошных рубок незавершенные: отсутствуют средневозрастные и старые генеративные особи (Присурье), либо только старые деревья (Полесье). Степень незавершенности спектров зависит от давности рубки к моменту исследования. Сила антропогенного воздействия сказывается на снижении плотности особей взрослой фракции (рис. 4.16). В сообществе с выборочными рубками (ПП8) ценопопуляция вяза полночленная. По численности взрослых деревьев (60 шт. на га) она близка к ценопопуляциям ненарушенных сообществ. Ее онтогенетический спектр с дополнительным максимумом на зрелых генеративных деревьях (рис. 4.16) отличается в этих условиях от базового спектра.

Несмотря на небольшую численность генеративных растений *U. glabra*, их высокая семенная продуктивность и практически ежегодное плодоношение

Рисунок 4.16. Суммарные онтогенетические спектры *Ulmus glabra*
в Присурье (ППЗ) – 1 и Брянском полесье: 2 – ПП8,
3 – ПП9, 4 – ПП10.



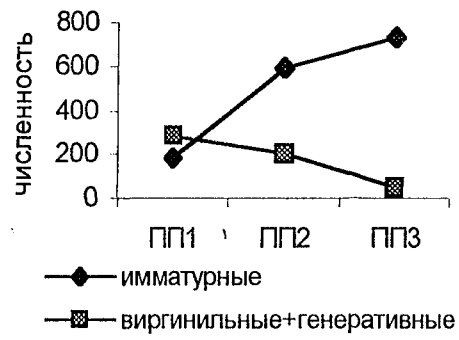
обеспечивают регулярное поступление в популяцию многочисленного потомства. Доля прегенеративных особей низких уровней жизненности в нарушенных сообществах значительно больше, чем в ненарушенных. Особенно она велика на площадях со сплошными рубками (Присурье – 74%, ПП8 Полесья – 61 %, ПП9 – 81 %, ПП10 – 77 %). Наблюдающиеся в результате рубок недостаток светового питания и некоторое иссушение почвы этих участков (табл. 3.4) снижают возможности приживания и развития молодых особей. Подрост вяза голого обычно развиваться на перегнивающих колодах отмерших деревьев (они всегда присутствуют в ненарушенных сообществах в результате вывалов старых деревьев), которые имеют постоянную влажность. Отсутствие подобных условий в сообществах, формирующихся после рубок, не обеспечивает возможности ежегодного приживания молодых растений вяза, особенно на ПП10. Здесь среди ювенильных растений нормальной жизненности преобладают растения первого года жизни: 63%. Резкое снижение численности имматурных особей по сравнению с ювенильными объясняется задержкой растений на ювенильном этапе развития и затем их гибелью.

При сравнении ценопопуляций вяза рубленых сообществ Присурья (ПП3) и Полесья (ПП9) видим, что в Присурье плотность ценопопуляции вяза значительно меньше: 100 и 750 особей на га соответственно. Незначительное участие вяза голого в Присурье объясняется неблагоприятным световым режимом (самые низкие балловые значения уровня освещенности, см. табл. 3.4), обусловленным наличием плотного полога подлеска из клена татарского. Особи вяза голого прегенеративного периода обнаружены только на участках, где подрост клена еще не сформировал плотного полога.

В ряду усиления нарушенности сообществ (ПП8 – ПП9 – ПП10) участие молодых растений (имматурных) возрастает по мере усиления их нарушенности. Для взрослых растений (v-g) характерна обратная зависимость, их число резко снижается в результате проведения рубок (рис. 4.17).

В исследованных сообществах ценопопуляции вяза голого возобновляются как семенным, так и вегетативным способом. На долю особей вегетативного происхождения приходится около 57-58% от общего числа растений. Показа-

Рис. 4.17. Зависимость численности растений *U. glabra* от степени нарушения сообществ.



тель интенсивности вегетативного возобновления (Чистякова, 1982), т. е. отношение численности прегенеративных растений вегетативного происхождения к численности генеративных, оказался равным на ПП18 – 4,0; на ПП19 – 7,6. На ПП10 и в Присурье генеративные особи вегетативного происхождения отсутствуют. Очевидно, что при дальнейшем спонтанном режиме развития исследованных сообществ, формирующихся после сплошных рубок разной интенсивности, можно ожидать незначительного участия или даже выпадения вяза голого и других светолюбивых видов деревьев из состава сообществ. В Брянском полесье это приведет к формированию чистых липняков и клено-липняков, березняков, а в условиях поймы (Присурье) – ценозов с доминированием клена татарского. При дальнейшем спонтанном развитии сообщества после группово-выборочной рубки популяция вяза сохранит свою полночленность и количественное участие этого вида, что позволит этому виду и в дальнейшем входить в состав исследованного ценоза в качестве ассектатора.

Заключение.

Изучение возрастного состава ценопопуляций вяза голого и вяза гладкого показало, что во всех исследованных ненарушенных сообществах популяции этих видов полночленные, нормальные. Возрастные спектры ценопопуляций *U. glabra* и *U. laevis* левосторонние с дополнительным максимумом в генеративной части.

В зависимости от условий экотопа и структуры сообществ у вяза голого выявлено два типа базовых спектров. В мезофитных условиях (Ягодненское лесничество) при наличии разномасштабной световой мозаики для вяза голого и вяза гладкого характерны бимодальные базовые спектры: абсолютный максимум приурочен к прегенеративным растениям, дополнительный максимум численности – на старых генеративных и сенильных особях. В мезогигрофитных условиях (Присурье, Полесье) для вяза голого характерен бимодальный базовый спектр: с дополнительным максимумом на молодых генеративных растениях. Подобный базовый спектр отмечен и для ценопопуляции вяза голого в мезофитных условиях Сурского лесничества.

Сходство конкретных онтогенетических спектров с базовыми свидетельствует об устойчивости оборота поколений и длительности существования ценопопуляции вяза голого в исследованных сообществах.

Наиболее благоприятные условия для реализации высокой семенной продуктивности у изученных видов складываются в Ягодненском лесничестве Калужской области. Причины гибели всходов и ювенильных растений вяза семенного происхождения в изученных сообществах разнообразны, но среди них ведущая роль принадлежит двум факторам: свету и влаге.

Разные способы рубок оказывают различное воздействие на возрастную структуру ценопопуляций вяза голого. В рубленых сообществах онтогенетические спектры ценопопуляций *U. glabra* сохраняют левосторонность: в сообществах доминируют имматурные растения.

Наименьшее воздействие на возрастную структуру оказывают групповые и группово-выборочные рубки: ценопопуляция вяза голого характеризуется полночленностью; плотность особей взрослой фракции близка с ненарушенными сообществами.

Наибольшее воздействие оказывают сплошные рубки: ценопопуляции вяза голого в сообществах имеют незавершенные онтогенетические спектры. При этом отмечается резкое снижение плотности взрослых растений, увеличение в ценопопуляциях доли особей пониженной и низкой уровней жизненности, доминирование вегетативного размножения.

Исходя из численности взрослых особей вяза голого в мезофитных (Ягодненское и Сурское лесничества) и мезогигрофитных флористически богатых сообществах (Брянское полесье) этот вид выполняет роль ассектатора, во флористически бедных (Присурье) – роль содоминанта.

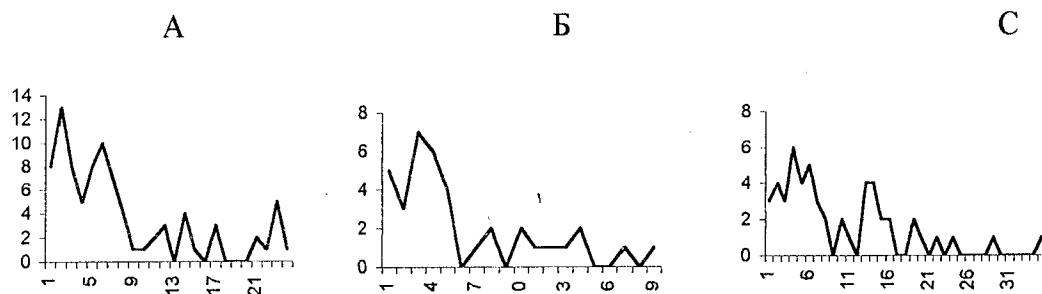
Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВЯЗА ГОЛОГО.

Наиболее подробно пространственная структура ценопопуляций вяза голого изучена в ненарушенных сообществах Калужской, Пензенской и Брянской областях. В исследованных сообществах особи вяза размещены по площади ценоза неравномерно. Тип размещения особей мы оценивали по характеру распределения частот плотностей (Плотников, 1968). Наши исследования показали, что для вяза характерен групповой тип размещения особей по территории ценоза (рис. 5.1). Это связано с приуроченностью подростка к световым окнам.

Одиночные деревья встречаются не часто и преимущественно в средневозрастном и старом генеративном состояниях. Неполовозрелые растения вяза входят в состав различных микрогруппировок, формирующихся в окнах, чаще многовидовых и разновозрастных. Видовой состав их может быть разнообразным (табл. 5.1).

В изученных ненарушенных сообществах окна больших размеров (площадью свыше 600 м²) характерны для каждого класса возраста. На рисунке 5.2 приведены фрагменты карт мозаичности полидоминантных широколиственных ценозов Сурского лесничества Пензенской области. Формирование прорывов произошло естественным путем в результате группового ветровала старых деревьев. Участие виргинильных растений вяза голого в составе подростка рассматриваемых окон изменяется в зависимости от возраста микрогруппировки (табл. 5.2): увеличение возраста приводит к уменьшению численности особей ильма на территории окна. Так, наибольшее участие особей вяза голого в составе подростка отмечено в молодых микрогруппировках (20-40 лет); в 40-60-летних - его численность

Рис. 5.1. Тип размещения особей вяза по площади
исследованных сообществ.



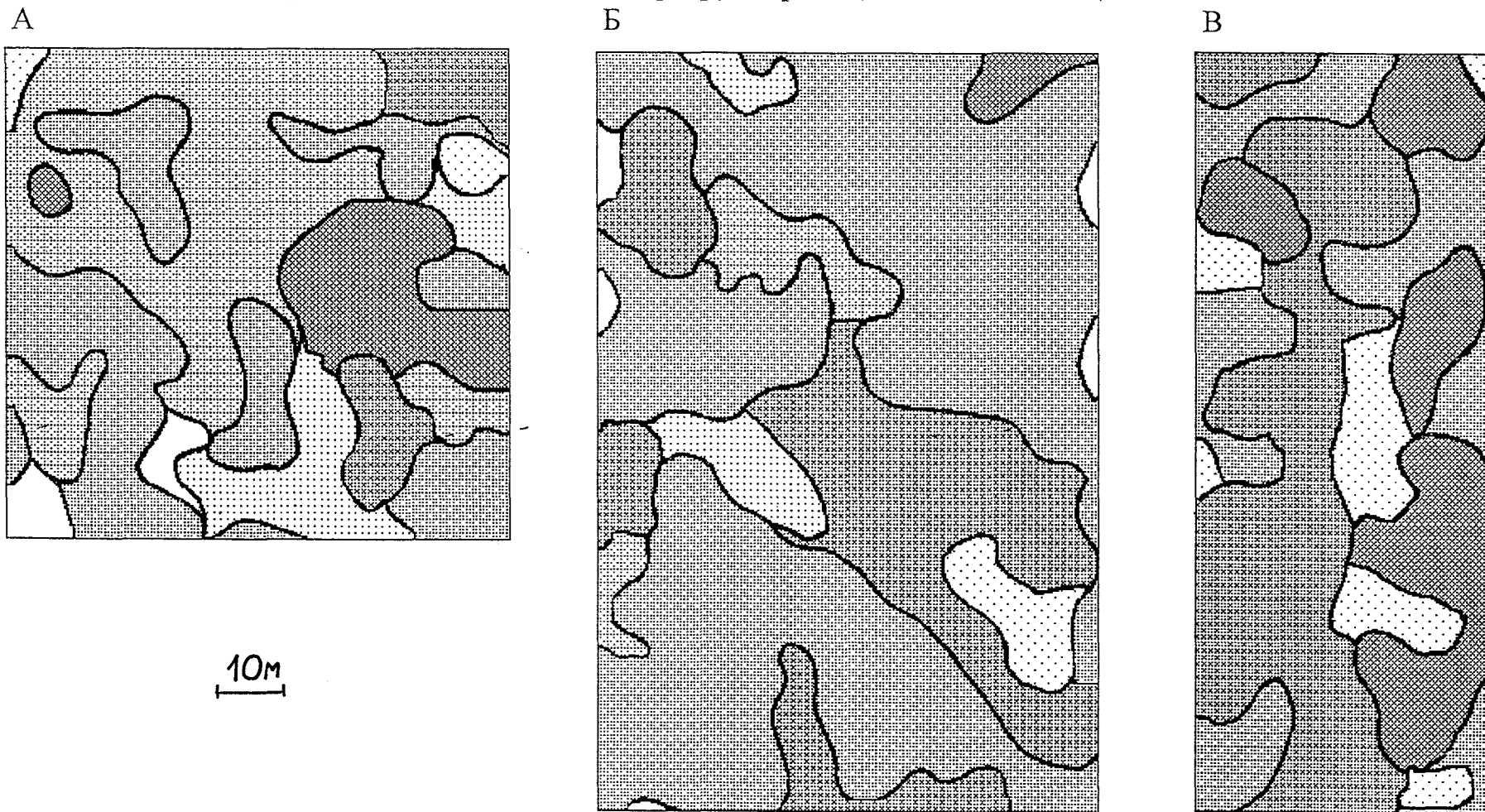
А – Сурское лесничество; Б – Полесье; С – Присурье.
По оси абсцисс – численность особей на учетной площадке,
по оси ординат – относительная частота наблюдений.

Таблица 5.1. Типы микрогруппировок с участием вяза голого,
встречающихся в исследованных сообществах.

Типы микрогруппировок		Видовой состав микрогруппировок	
		генеративные особи	неполовозрелые особи
одновозрастные многовидовые	Прегенеративные		вяз, липа, клен остролистный,
	Генеративные	вяз, липа, клен остролистный	
разновозрастные многовидовые	Имматурно- виргинильные		дуб, вяз, клен остролистный, липа, ясень
			дуб, вяз, осина, черемуха
			вяз, клен остролистный, липа
	Имматурно- виргинильно- генеративные	дуб, осина, ясень, липа, клен остролистный, вяз	вяз, ясень, липа, клен остролистный
		дуб, ясень, липа, клен остролистный, рябина, вяз	дуб, вяз, липа, ясень, клен остролистный, рябина
		липа, вяз, дуб, клен остролистный	вяз, клен остролистный, липа

Рисунок 5.2. Фрагменты карт мозаичности полидоминантных сообществ Сурского лесничества:

А - с доминированием 20-40-летних микрогруппировок; Б - 40-60-летних; В - 60-80-летних.



Возраст биогрупп: □ - 0-5 лет; ▤ - 5-10 лет; ▥ - 10-20 лет; ▦ - 20-40 лет;
 ▧ - 40-60 лет; ▨ - 60-80 лет; ▩ - 80-100 лет;

Таблица 5.2. Видовой состав виргинильных парцелл в Сурском лесничестве Пензенской области.

Окно	Площадь парцелл, м ²	Класс возраста, г	Видовой состав	Плотность, шт/га		
				деревьев		кустов лещины
				виргинильных	виргнильных + генеративных	
№1	около 600 м ²	20-40	5Ил4Яс1(Ко+Лп)	292	302	500
№2	1500 м ²	40-60	3Лп3Яс2Ко2Ил	79	123	39
№3	около 900 м ²	60-80	7Ко2Лп1(Ил+Р+Яс)	167	274	133

заметно сокращается, в более старых (60 – 80 лет) он выступает в качестве примеси к основному древостою. При этом в 20 - 60 – летних микрогруппировках преобладают особи этого вида семенного происхождения (59-68 %), в 60 – 80-летнем окне – вегетативного (61%).

Преобладание в молодых окнах особей вяза семенного происхождения объясняется высокой семенной продуктивностью, быстрыми темпами роста в молодости, что позволяет ему быстро захватывать освобождающиеся территории. В дальнейшем светолюбие вяза голого возрастает, и световой режим окон среднего размера не соответствует биологии вида. В таких условиях выживание вида обеспечивается способностью легко “торчковаться”, пережидая условия угнетения, а также возможностью ильма к вегетативному разрастанию при выходе из пониженного и низкого уровней жизненности (глава 1).

Для изучения размещения вяза голого в мезофитных водораздельных сообществах Калужского и Сурского лесничеств было рассмотрено более 80 разных по площади окон, которые объединены в 42 группы, отличающиеся по размеру друг от друга на 50 м². В таблице 5.3. приведены усредненные данные преобладающих в сообществе окон. Анализ размещения особей вяза показал, что минимальный размер окна, в котором встречается имматурный подрост вяза, составляет 100 м². В окнах площадью до 500 м² растения вяза могут пройти развитие до виргинильного состояния первой подгруппы. Полный онтогенез ильма в плакорных условиях возможен в прорывах размером 600 м² и более.

В мезогигрофитных условиях около 70% генеративных особей вяза развиваются в окнах среднего размера, т. е. в прорывах площадью до 400 - 600 м².

Размеры окон, обеспечивающие прохождение полного онтогенеза вяза голого, с учетом биоэкологических свойств вида (глава 1) позволяют

Таблица 5.3. Онтогенез вяза в окнах разного размера.

Размер окон, м ²	Плотность особей разных возрастных состояний, шт/м ²																					
	im1			im2			v1			v2			g1			g2			g3		S	
	н	п	низ	н	п	низ	н	п	низ	н	п	низ	н	п	низ	н	п	низ	н	п	н	п
100	1	2		7			2															
300	1	5		14	6		2															
500	1	8	1	2	21	1																
600	18	16	4	17	10	1	3	7	2	4	2		1			1			1		0,3	
1000	13	14	19	7	15	5	1	1		1	1					1			2		0,5	
1400	11	17	20	5	18	13	1	1		4	2		1			1					0,5	
1800	9	18	25	2	20	18	1			3			2						1		0,2	
2200	10	23	28	9	43	27	24	12	15	7	3		1			2			1		0,3	

Примечание. Уровни жизненности: н – нормальная, п – пониженная, низ – низкая.

определить минимальную площадь устойчивого существования популяции ильма в разных по экологии сообществах. Расчет видоспецифичной площади устойчивого существования популяции проводили по формуле (Смирнова и др., 1988):

$$S_{\text{популяции}} = S_0 \cdot \frac{T_{\text{онт.}}}{T_{\text{им}}} \cdot P,$$

где $S_{\text{популяции}}$ – минимальная площадь устойчивого существования популяции; S_0 – площадь окна, достаточная для прохождения полного онтогенеза; $T_{\text{онт.}}$ – продолжительность онтогенеза, годы; $T_{\text{им}}$ – продолжительность имматурного состояния, годы; P – коэффициент периодичности плодоношения, равный числу лет между годами обильного плодоношения.

Для мезофитных сообществ минимальный размер площади устойчивой популяции вяза голого равен:

$$S_{\text{популяции}} = 600 \text{ м}^2 \cdot \frac{180}{15} \cdot 2 \approx 1,1 - 1,4 \text{ га},$$

для мезогигрофитных условий:

$$S_{\text{популяции}} = 400 - 500 \text{ м}^2 \cdot \frac{120}{10} \cdot 2 \approx 0,6 - 1,0 \text{ га}.$$

Таким образом, в условиях повышенного увлажнения площадь устойчивого существования популяции вяза голого меньше, чем в условиях водоразделов.

Приведенный способ расчета минимальной площади устойчивого существования популяций деревьев не учитывает множества случайных по отношению к популяции внешних воздействий абиотического и биотического характера (Восточноевропейские..., 1994). В формуле, например, не учтены влияния эпизоотий и эпифитотий, плотности грызунов и копытных животных и т. п. Следовательно, в конкретных сообществах площадь

устойчивого существования популяций деревьев может быть только больше, но не меньше.

Формирующиеся в верхнем пологе окна имеют разную ориентацию по сторонам света. В Сурском лесничестве - они чаще всего направлены длинной стороной с северо - запада на юго - восток, в Ягодненском - помимо такой ориентации, довольно обычны окна с направлением север - юг, в Присурской пойменной дубраве, Брянском полесье - окна чаще всего ориентированы с запада на восток. Изредка в массивах встречаются окна с ориентацией северо - восток—юго - запад. Преобладание отмеченных ориентаций связано с направлением господствующих ветров в исследованных местностях. Исследования показали, что плотность особей вяза не зависит от ориентации окна; в близких по размеру окнах, но по-разному ориентированных, она примерно одинакова (табл. 5.4).

Ориентация окна влияет на размещение особей в его пределах, причем, чем старше растение, тем отчетливее его приуроченность к определенному участку окна. Молодые особи вяза встречаются на всей площади окна (рис. 5.3). Небольшое колебание плотности особей обусловлены возможностями заноса зачатков и условиями их приживания. Отмечено снижение численности особей в центре больших окон по сравнению со средними окнами. Причина кроется в том, что в окнах больших размеров центральная часть занята лещиной, которая препятствует развитию подроста вяза. Взрослые деревья вяза обнаруживают строгую приуроченность к определенным участкам окна (рис. 5.4). При ориентации окна среднего размера СЗ—ЮВ вяз голый встречается преимущественно в центре, на северо - востоке и востоке окна. При ориентации север—юг - взрослые особи вяза приурочены к центральным, северным и северо—восточным участкам. В окнах, ориентированных с запада на восток, вяз встречается на северо—западе, севере, северо—востоке.

Таблица 5.4. Плотность взрослых особей вяза голого в
окнах разного размера и ориентации, шт/м².

Ориентация окон	Размер окон, м ²	Количество особей в окне, шт.			Суммарная плотность, шт/м ²
		виргинильные	генеративные	всего	
СЗ – ЮВ	600	2	1	3	0,5
С – Ю	600	2	1	3	0,5
СЗ – ЮВ	1500	8	4	12	0,8
С – Ю	1300	8	3	11	0,8
СВ – ЮЗ	1400	8	2	10	0,7
СЗ – ЮВ	1900	8	4	12	0,6
С – Ю	2200	12	3	15	0,7

Рисунок 5.3.

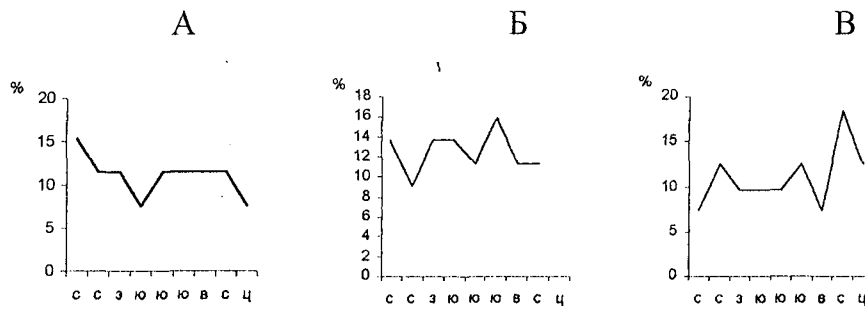
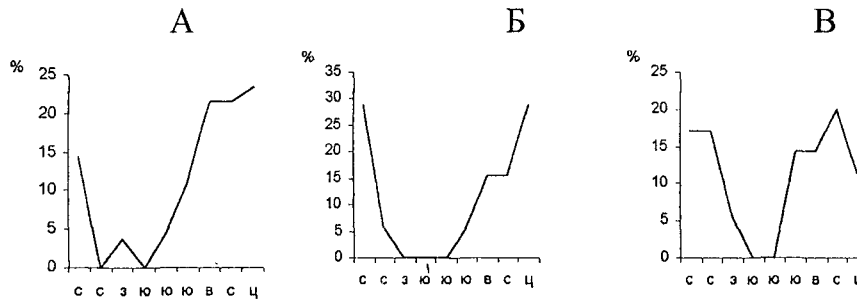


Рисунок 5.4.



Доля участия имматурных (рис.5.3) и взрослых (рис.5.4) особей вяза голого в разных частях окон, ориентированных: А - с запада на восток,

Б - с северо-запада на юго-восток, В - с севера на юг.

По оси абсцисс - стороны света: с- север, сз - северо-запад,

з - запад, юз - юго-запад, ю - юг, юв - юго-восток, в - восток,

св - северо-восток, ц – центр.

Предположив, что размещение растений связано с разницей в световом режиме, мы рассчитали размеры и расположение затененных участков в разное время дня. При этом были приняты во внимание высота деревьев, окружающих окно; широта местности и размеры окна. В разных участках окон были проведены геоботанические описания растительности, с последующей обработкой данных по экологическим шкалам Н. Д. Цыганова (1983).

Распределение света в течение дня мы рассматривали в пределах больших и средних окон, т. е. там, где отмечены жизнеспособные взрослые особи. Световой режим был рассчитан для всего периода вегетации (с 1 мая по 31 августа), но на рис. 5.5. представлен только в некоторые дни.

Оказалось, что наиболее благоприятный световой режим в первой половине дня и в полдень складывается в северной половине, в центре и частично восточной частях окна. Рассчитанные площади теневых участков и их расположение подтверждаются промерами радиационного режима в пределах окон (табл. 6.1.), т. к. именно эти участки прорывов имеют самые большие показатели ФАР.

Северная половина и центр окна, как наиболее благоприятные участки по световому режиму, отмечаются и другими исследователями (Молчанов, Губарева, 1965; Чистякова, 1996). Сходная экологическая характеристика участков окон разных размеров приводится в работе А. А. Молчанова и В. А. Губаревой (1965). Авторы отмечают, что в прорывах площадью примерно 600 м² наиболее освещена северная половина окна и по мере продвижения на юг интенсивность этого показателя падает. Наиболее высокие температуры воздуха исследователи отмечают на северо-западе и в центре окна. Наименьшее количество осадков выпадает под пологом леса, наибольшее в середине прорыва, значительное количество у северо-западной и юго-восточной стены леса. В такой же последовательности

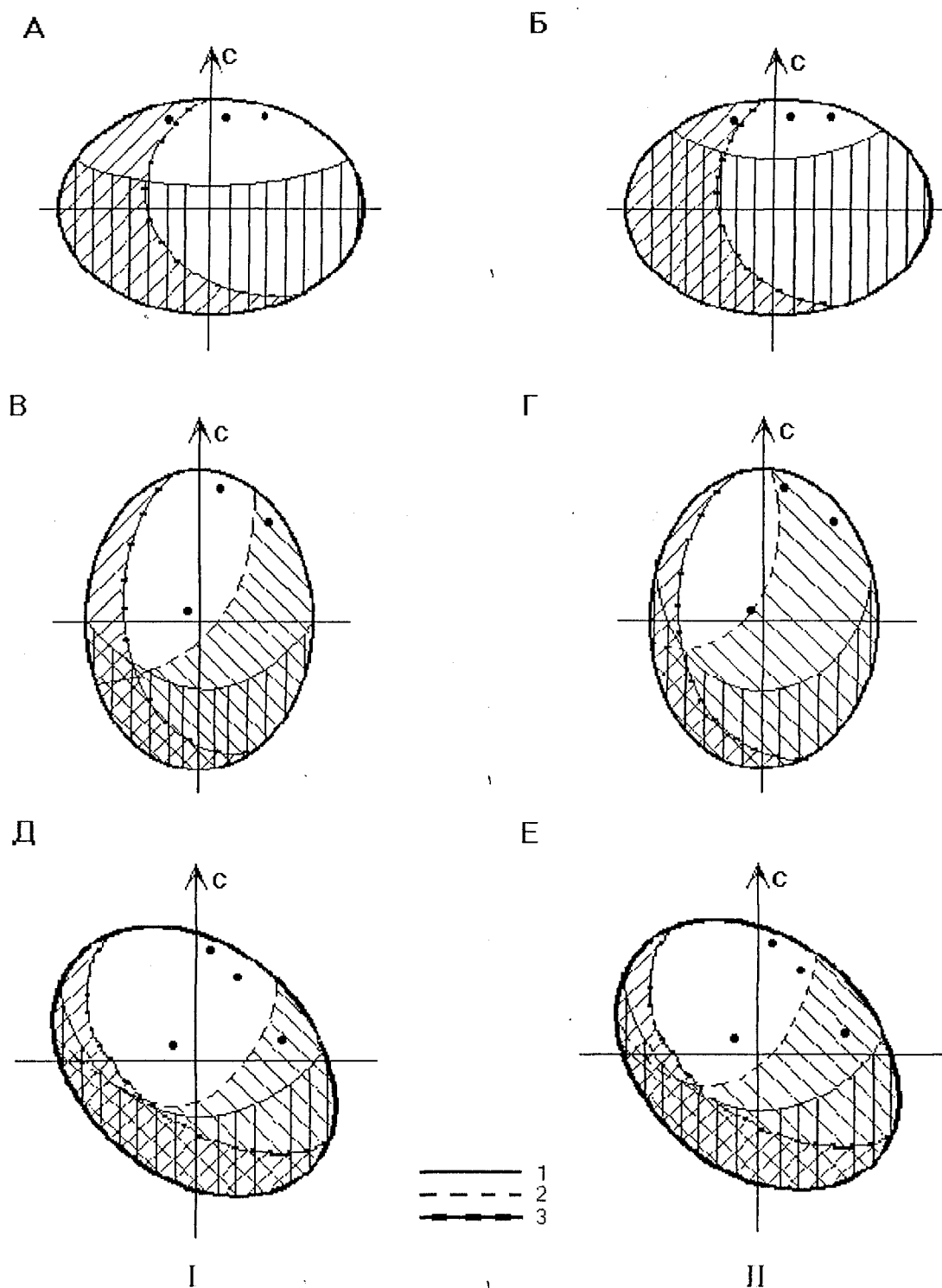


Рисунок 5.5. Световой режим и размещение растений *Ulmus glabra* в пределах средних (А, Б) и больших (В-Е) окон, ориентированных: А, Б - с запада на восток; В, Г - с севера на юг; Д, Е - с северо-запада на юго-восток. Точками отмечена приуроченность взрослых особей *Ulmus glabra*. Заштрихованы затененные участки окна: 1 - в 10 часов, 2 - в 12 часов, 3 - в 16 часов. I - 16 июня; II - 16 июля.

располагаются и показатели интенсивности испарения с покрова и почвы. Наибольшее промерзание почвы характерно центральным и южным участкам окна, наименьшее северным. Сходные экологические характеристики присущи и крупным прорывам (Молчанов, Губарева, 1965).

В пределах окон видовой состав трав практически не изменяется, однако на их территории выделяются участки с различным обилием. С учетом сказанного, факторный анализ по экологическим шкалам подтвердил, что для северных, восточных, центральных частей окон характерен лучший световой режим, здесь же отмечены более высокие баллы увлажнения почвы. Лучше всего прогревается север и центр окна (табл. 5.5).

Исходя из наших исследований, а также данных литературы, можно считать наиболее благоприятными для роста и развития вяза северную, частично восточную и центральную части окна. Как показал анализ карт размещения (рис. 5.3; 5.4) взрослые особи вяза приурочены именно к этим участкам.

Заключение.

Полный онтогенез вяза возможен в сообществах с хорошо выраженной мозаикой окон возобновления, причем в плакорных условиях элемент мозаики – окно - к виргинильному состоянию должен иметь площадь 600 м² и более. Чем крупнее размеры окон, тем лучше состояние ценопопуляции вяза: она более многочисленна, в ней возрастает доля длительно живущих растений. В мезогигрофитных условиях, при лучшем режиме увлажнения, почвенном и углеродном питании, чем в мезофитных условиях, возможно снижение потребностей вяза в свете. В таких условиях полный онтогенез вяза возможен в окнах средних размеров –

Таблица 5.5. Оценка некоторых экологических факторов среды
в пределах окон по шкалам Н. Д. Цыганова (1983).

Место- обитание	Экологический фактор	Участки окна				
		север	юг	запад	восток	центр
Пойма	Световой режим, Lc	4,65	4,22	4,34	4,37	4,69
	Увлажнение, Hd	12,90	12,72	12,85	12,88	12,95
	Температурный режим, Tm	8,4	8,37	8,4	8,27	8,47
Плакор	Световой режим, Lc	5,92	5,38	5,4	5,52	5,93
	Увлажнение, Hd	12,36	12,08	12,23	12,36	12,32
	Температурный режим, Tm	8,49	8,47	8,49	8,5	8,59

площадью до 600 м². Специфические экологические условия поймы: повышенная влажность, лучший питательный почвенный режим, усиленное выделение углекислоты обеспечивают снижение потребностей растений к свету, компенсируя его недостаток. В мезогигрофитных условиях вяз способен проходить полный онтогенез при наличии окон средних размеров.

Особи вяза голого, развивающиеся в условиях повышенного увлажнения, имеют более высокие темпы развития, чем растения мезофитных экотопов.

Распределение вяза в пределах элемента мозаики – окна – определяется световым режимом на его территории. Вне зависимости от ориентации окна вяз занимает наиболее светлые участки и лучше всего себя чувствует на территориях, освещенных в первую половину дня.

Глава 6. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ULMUS GLABRA* В СООБЩЕСТВАХ, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ РЕЖИМАМИ УВЛАЖНЕНИЯ И СТЕПЕНЬЮ НАРУШЕННОСТИ.

6.1. ОСОБЕННОСТИ ТЕМПОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ ВЯЗА ГОЛОГО В ЭКОТОПАХ, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ РЕЖИМОМ УВЛАЖНЕНИЯ.

Влияние экотопа на темпы роста и развития растений вяза голого изучалось в плакорных и пойменных сообществах Пензенской области: Присурской и Шнаевской дубравах. Крупные размеры окон плакорных лесных сообществ обеспечивают благоприятный радиационный режим для роста и развития подроста вяза. Исходя из высокой потребности растений вяза голого к световому питанию можно предположить, что средние размеры окон пойменных лесных сообществ должна была бы привести к уменьшению плотности вяза голого, однако этого не происходит: в условиях поймы вяз голый увеличивает свою численность в 5 – 5,5 раз. Мы попытались выяснить причины высокой численности ценопопуляций вяза голого в пойменных лесных сообществах.

Наши исследования, а так же многочисленные данные литературы, указывают, что в мезофитных условиях главными лимитирующими факторами развития вяза голого является световой режим в пределах окна и наличие влаги в определенные периоды сезона вегетации (Смирнова, Чистякова и др., 1990; Веретенников, 1992; Восточноевропейские..., 1994). В мезогигрофитных местообитаниях, где влаги достаточно, только один из этих факторов является лимитирующим – свет.

Г. Ф. Железнов (1940) отмечает, что специфические экологические условия поймы обеспечивают не только повышенную влажность и лучший питательный почвенный режим (см. главу 3), но и, очевидно, усиленное

выделение углекислоты, которая также способствует развитию молодых растений, особенно в условиях леса. При почти одинаковом световом режиме в насаждениях нагорного плато и поймы лучшее развитие самосева в пойме объясняется более высоким содержанием влаги в почве и лучшим питательным режимом, в том числе и углекислотой.

Обычное содержание CO_2 в воздухе – 0,032 объемных процента или 0,63 мг/л – на умеренном или сильном свете лишь отчасти удовлетворяет фотосинтетические потребности растений в углекислоте. Интенсивность фотосинтеза может быть увеличена путем повышения концентрации CO_2 (Миртов, 1961; Кобак, 1964; Алексеев, 1975).

Поступление углекислоты в наземную толщу биогеоценоза идет двумя путями: с одной стороны, атмосфера внутри древостоя (“атмосфера ценоза”) находится в постоянном воздухообмене с атмосферой, омывающей лесной массив (“свободной атмосферой”). Второй путь: выделение CO_2 с поверхности почвы, причем весь процесс тесно связан с количеством углекислоты, образующейся в почве (Lundegardh, 1924; Мина, 1960; Кобак, 1964). В свою очередь, содержание CO_2 в почве является результатом 3-х процессов: 1. химических превращений в почве; 2. дыхания корней растений; 3. деятельности микроорганизмов при разложении органического вещества. Последние два источника приводят к созданию таких количеств углекислого газа (до 199 кг/га сутки), которые, диффундируя из почвы, являются достаточными, чтобы создавать внутри древостоя свой режим CO_2 , отличный от режима открытого пространства (Мина, 1955).

По данным Лундегарда (Lundegardh, 1924), количество углекислоты, продуцируемое почвой, и концентрация CO_2 в приземном слое воздуха насаждений меняются в зависимости от условий местообитания и характера растительности.

Содержание CO_2 в воздухе в первую очередь зависит от сомкнутости древостоев. По наблюдениям К. И. Кобака (1964) концентрация углекислоты в лиственных насаждениях с большой полнотой в приземном слое заметно выше, поэтому подрост под пологом лиственных деревьев находится в лучших условиях углеродного питания. Условия повышенных концентраций CO_2 (Gligic, Vojin, 1958) дают возможность подросту, пока он находится в “обогащенной углекислотой зоне”, мириться с низкими интенсивностями света. Это привело к появлению концепций о теневыносливости и даже “тенелюбии” подроста (Нестеров, 1954).

В. Н. Мина (1960) отмечает, что наибольшая интенсивность выделения CO_2 с поверхности почвы характерна для дубовых насаждений, что вероятно приводит и к более высоким концентрациям углекислоты в приземном слое.

Е. Н. Воронкова (1966) установила, что при повышенных концентрациях CO_2 в воздухе, освещенности не ниже 15 тыс. лк и температуре воздуха от 18 до 25° С создаются оптимальные условия для наибольшего увеличения интенсивности фотосинтеза у сеянцев древесных и кустарниковых видов. Повышение концентрации углекислого газа в 2 – 3 раза (наиболее благоприятные концентрации от 0,05 до 0,35%), вызывает увеличение интенсивности фотосинтеза на 25 – 30 % и он продолжает увеличиваться по мере повышения концентрации газа до 10 – 15 кратной. Воздушная подкормка древесных саженцев нецелесообразна при освещенности ниже 5,0 тыс. лк, при температурах выше 25 - 30° С и ниже 10° С.

Для более полного анализа экологических условий, складывающихся на территории сообществ, мы провели изучение ФАР и определение концентраций углекислого газа в приземном слое воздуха. Исследования проводили в окнах площадью 600 м², т. е. в условиях, где возможен

полный онтогенез вяза голого как в плакорных, так и в пойменных местообитаниях.

Радиационный режим изучали в разных частях окна (на высоте 0,5 и 1,5 м) в течение светового дня. Было установлено, что в исследованных сообществах, окна одинаковых размеров имеют сходный радиационный режим (табл. 6.1).

Радиационный режим в исследованных окнах меняется следующим образом: в утренние часы значения ФАР колеблются в пределах 1,1 – 2,3 тыс. лк, и только ближе к полуденному времени (10-12 ч.) превышают 5 тыс. лк и достигают 8-12 тыс. лк. Исключение составляют южные участки окна, где максимальные значения ФАР не превышают 4-5 тыс. лк в течение всего светового дня. По исследованиям И. С. Малкиной и др. (1970), Ю. Л. Цельникер (1978), развитие подроста всех видов растений невозможно при интенсивности ФАР ниже 10%. По данным физиологов (Карпов, 1956; Малкина и др., 1970), подрост может повысить свою фотосинтетическую активность и компенсировать отрицательное воздействие древесного и травянистого ярусов за счет использования солнечных бликов под пологом леса. Однако при большой сомкнутости древостоя возможность использования энергии бликов не велика.

Для оценки возможного влияния концентраций углекислого газа на рост и развитие вяза голого в окнах размером 600 м² мы проводили определение количества выделяющегося из почвы CO₂ с 10-кратной повторностью в одно и то же время суток в мезо- и мезогигрофитных местообитаниях. Было установлено, что при температуре 22°C в течение 1 часа с поверхности почвы в условиях поймы выделяется [CO₂] = 31,91±0,68 мг/л; в плакорных - [CO₂] = 11,69±0,29 мг/л, т. е. в мезогигрофитных условиях почва выделяет углекислого газа в 2,7 раза больше, чем в мезофитных местообитаниях. Высокие концентрации углекислоты, продуцируемое почвой в условиях повышенного увлажнения, приводят к увеличению

Таблица 6.1. Радиационный режим окон площадью 600 м²
в условиях разного увлажнения.

Время, ч	Высота, м	ФАР в % от полной									
		Мезогигрофитные условия (Присурский массив)					Мезофитные условия (Шнаевский массив)				
		С	Ю	З	В	Ц	С	Ю	З	В	Ц
8	0,5	0,7	0,42	0,66	0,36	0,58	0,74	0,4	0,68	0,35	0,5
	1,5	0,66	0,54	0,78	0,54	0,66	0,62	0,55	0,75	0,51	0,68
9	0,5	3,0	0,9	2,0	2,1	1,8	2,9	0,7	2,1	2,5	1,5
	1,5	3,5	0,8	2,5	3,5	3,5	3,0	0,6	2,3	2,9	2,9
10	0,5	6,7	1,5	6,3	2,5	6,5	6,4	1,9	6,6	2,8	6,0
	1,5	5,3	1,8	6,0	3,0	5,3	5,7	1,5	5,8	3,1	5,6
11	0,5	9,4	3,2	9,7	7,2	8,2	9,9	3,2	9,4	7,5	8,3
	1,5	10,4	2,4	8,4	8,0	8,6	9,0	3,1	9,2	8,0	8,0
12	0,5	21,4	5,6	10,4	14,6	18,0	19,8	5,3	9,9	14,9	17,6
	1,5	17,2	4,9	12,6	12,8	16,8	20,2	5,0	11,6	12,4	16,9
13	0,5	20,7	4,1	12,0	15,9	20,0	18,4	3,7	12,5	15,2	19,7
	1,5	24,8	4,6	11,1	13,3	18,4	22,3	4,0	10,9	12,8	19,0

Примечание. В таблице приведен радиационный режим окон первой половины дня – времени наибольшей фотосинтетической активности. Участки окна: С – север, Ю – юг, З – запад, В – восток, Ц – центр. Результаты t-теста сравнения парных выборок: t (крит.)=2,00; t(выч.)=1,55; df=59. Согласно полученным цифрам на 95% уровне значимости выборки не имеют различий.

[CO₂] и в приземном слое, создавая лучшие условия углеродного питания для развития растений вяза голого. Исходя из данных Е. Н. Воронковой (1966), очевидно, что только в южных частях окон средних размеров (из-за низкой освещенности - ФАР < 5 тыс. лк) повышенные концентрации углекислого газа не оказывают благоприятное воздействие на развитие растений.

Оценка и сравнения темпов развития имматурных особей вяза голого первой подгруппы в мезо- и мезогигрофитных условиях показало, что особи *U. glabra*, развивающиеся в условиях поймы имеют более высокие темпы роста и развития, чем растения мезофитных экотопов (табл. 6.2). Так, за 3 года жизни в пойме подрост вяза голого достигает размеров 5-6-летних растений, обитающих в условиях плакора. Особи вяза голого в пойме в 1,9-2 раза превышают водораздельные особи вяза по среднегодовым приростам в высоту, биомассе листьев; в 1,6 раза - по площади листовой поверхности. Пойменные растения вяза имеют в 3-летнем возрасте несколько меньшее значение сухой биомассы побегов и диаметра стволика, однако в 6-летнем возрасте они обгоняют особи на плакорах по этим показателям. Для всех растений вяза голого в пойме (100%) характерно ежегодное формирование истинных пролептических побегов, в плакорных местообитаниях они были отмечены только у 17% особей на 4-ом году жизни. Возможность формирования вязом истинных пролептических побегов отмечалась Шпетом (Spath, 1912; Грудзинская, 1960), образованию которых предшествует ясно выраженный период покоя. Истинные пролептические побеги появляются под влиянием благоприятного сочетания внешних условий, чаще всего осенью или в конце лета. Очевидно, такими благоприятными факторами в пойме являются увлажнение и увеличение содержания углекислого газа. В условиях повышенной влажности онтогенез изучаемых видов вяза осуществляется значительно быстрее: в пору плодоношения они вступают в возрасте 25 – 30 лет, а

Таблица 6.2. Некоторые биометрические показатели вегетативных имматурных особей вяза голого, развивающихся в условиях разного увлажнения.

Условия местообитания	Абсо- лютный возраст, г	Биометрические показатели							% про- лепти- ческих побегов
		Средняя высота, см	Среднегодо- вой прирост в высоту, см	Сухая биомасса		S листовой поверхно- сти, см ²	Удельная плотность, г/см ²	D ство- лика, см	
				побегов	листьев				
Мезогигрофитные	3	47,79±2,2	15,93±0,065	1,48±0,01	1,87±0,02	1367,5±64,8	0,0014±0,002	0,29±0,00	100
								6	
Мезофитные	5-6	45,59±2,1	7,85±0,35	2,53±0,02	1,01±0,02	865±41,8	0,0012±0,004	0,47±0,01	17

заканчивается генеративный период в 90 – 120 лет. Сенильное состояние короткое: около 10 лет (табл. 6.3). Самые большие размеры взрослых деревьев вяза голого отмечены в мезофитных условиях Калужских засек, характеризующихся богатыми почвами и постоянством режима увлажнения в течение сезона (диаметр ствола – 50-60 см, диаметр кроны - 7-8 м, высота – 28-30 м). В мезогигрофитных условиях размеры генеративных растений вяза голого наименьшие (диаметр ствола – 20-25 см, диаметр кроны – 1,2 – 2,0 м, высота – 20 – 25 м). В мезофитных условиях Сурского сообщества рассматриваемые параметры занимают промежуточное положение (диаметр ствола – 30 - 35 см, диаметр кроны - 1,7 – 2, 7 м, высота – 25 - 27 м).

Таким образом, в мезогигрофитных условиях при оптимальных значениях температуры, влажности и почвенного питания, повышенные концентрации CO_2 в приземном слое обеспечивают снижение потребностей растений к свету. Согласно закону Рюбеля (закон компенсации факторов), специфические условия поймы компенсируют недостаток света. Вяз голый, обладающий высокой поймовынос-ливостью, способен проходить полный онтогенез при наличии световых прорывов среднего размера.

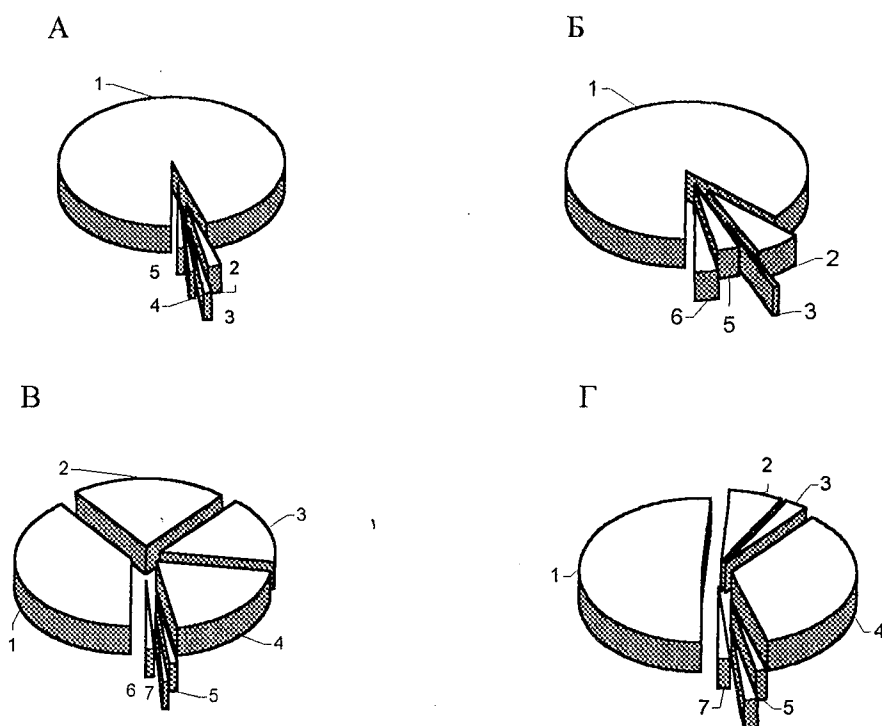
6.2. ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ULMUS GLABRA В СООБЩЕСТВАХ, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ РЕЖИМОМ УВЛАЖНЕНИЯ И СТЕПЕНЬЮ НАРУШЕННОСТИ.

Было установлено, что в ненарушенных сообществах как в мезофитных, так и в мезогигрофитных условиях для вяза голого наиболее типична жизненная форма “одноствольное дерево” (рис. 6.1). В Ягодненском лесничестве на долю растений этой жизненной формы приходится – 95%, в Сурском – 87%, в Присурье – 40%, в Полесье – 51%. Изменение режима увлажнения приводит к увеличению разнообразия жизненных форм в пределах сообществ. В мезогигрофитных увеличивается вегетативная подвижность деревьев вяза. В условиях поймы деревья вегетативно-под-

Таблица 6.3. Продолжительность основных этапов онтогенеза *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* в разных по увлажнению сообществах.

Условия	Продолжительность онтогенетических состояний, г					
	im	v	g1	g1	g3	s
Мезофитные (Ягодненское и Сурское лесничества)	20	20	30	40	60	10
Мезогигрофитные (Присурье и Брянское полесье)	10	20	40	20	20	10

Рис. 6.1. Спектры жизненных форм вяза голого в ненарушенных мезо- и мезогигрофитных сообществах: А – Ягодненское лесничество, Б – Сурское лесничество, В – Присурье, Г – Полесье.



Жизненные формы: 1- одноствольное дерево, 2 – одно- и многоствольные торчки, 3 – куртинообразующее дерево, 4 – факультативный стланик, 5 – порослеобразующее дерево, 6 – немногоствольное дерево, 7 – многоствольное дерево.

вижных жизненных форм (куртинообразующее дерево, факультативный стланик) составляют 36%, в Полесье – 37,2%, тогда как в мезофитных сообществах их участие не превышает 1-2%.

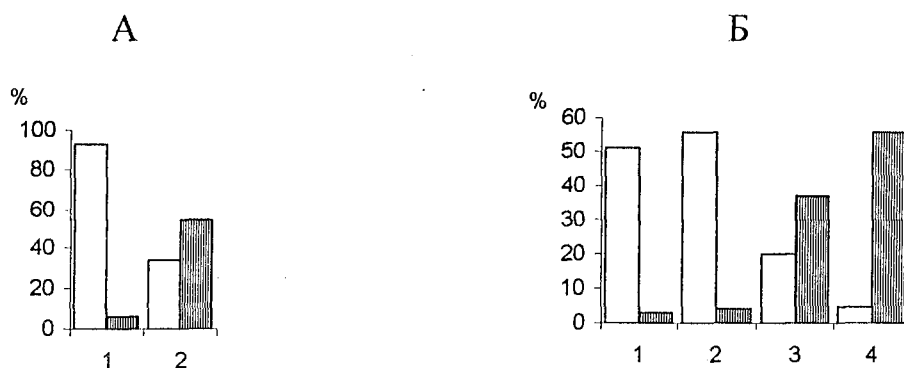
После рубок в составе популяций вяза голого возрастает численность особей, имеющих жизненные формы немного- и многоствольных деревьев, т. е. деревьев-“кустов” (рис.6.2). Возрастание участия кустовидных жизненных форм наблюдается при разных условиях увлажнения и сопровождается значительным сокращением одноствольных деревьев. В Шнаевской дубраве жизненная форма дерево-“куст” составляет около 50% взрослых особей (рис. 6.3.А). В Сурском сообществе, формирующемся в сходных экологических условиях, суммарная доля немного- и многоствольных деревьев является незначительной и составляет около 3%. Тенденция к увеличению кустовидных форм роста в нарушенных сообществах хорошо прослеживаются в Брянском полесье (рис. 6.3.Б). В сообществах, формирующихся после многократных сплошных рубок, вяз представлен преимущественно немного- и многоствольными деревьями (около 60%), одноствольные деревья встречаются достаточно редко (6%). Выборочные рубки не затрагивают структуры сообщества в целом и потому в них соотношение разных форм роста сохраняется.

Развивающиеся после рубок сообщества отличаются высокой сомкнутостью крон верхних ярусов (табл. 3.2), что приводит к ухудшению режима освещения. В составе ценопопуляций вяза голого увеличивается доля “торчков” (рис. 6.4, 6.5). В зависимости от возраста “торчка”, диаметр ксилоподия колеблется от 1,5-2,5 см до 3,5-5 см. В мезогигрофитных условиях выход из состояния “торчка” происходит, в результате вегетативного разрастания (рис. 6.6, 6.7). На ксилоподии трогаются в рост одновременно несколько (2-5) спящих почек, формируя эпигеогенные корневища. Это приводит к образованию своеобразной куртины, состоящей, как правило, из парциальных образований материнской особи (j и im_1, im_2) и соединенных короткоксилоризомным корневищем. Чаще всего в квазисенильное состояние



Рисунок 6.2. Многоствольное дерево *Ulmus glabra*.

Рис. 6.3. Спектры жизненных форм вяза голого в сообществах разной степени нарушенности.

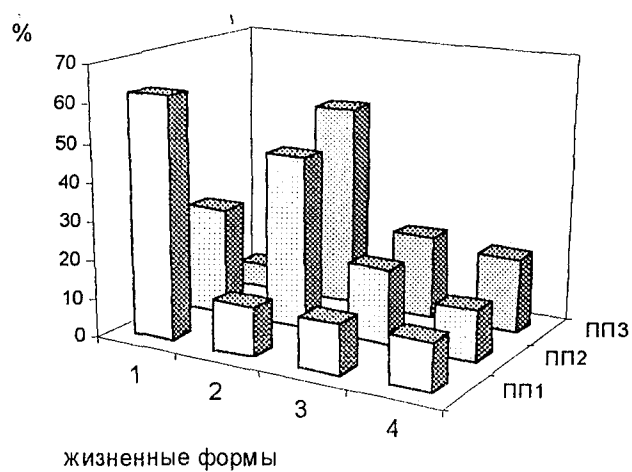


Жизненные формы: □ - одноствольное дерево, ▨ - дерево - "куст"

А – Пензенская область: 1 – Сурское лесничество, ненарушенное сообщество; 2 – Шнаевская дубрава, сообщество, формирующееся после сплошной рубки;

Б – Брянская область: 1 – ненарушенное сообщество, 2 – ПП1, 3 – ПП2, 4 – ПП3.

Рис. 6.4. Спектры жизненных форм вяза в сообществах с разным режимом освещения.



Жизненные формы: 1 – одноствольное дерево, 2 – “торчок”, одно- и многоствольный, 3 – факультативный стланик, 4 – порослеобразующее дерево.



Рисунок 6.5. “Торчок” *Ulmus glabra*.

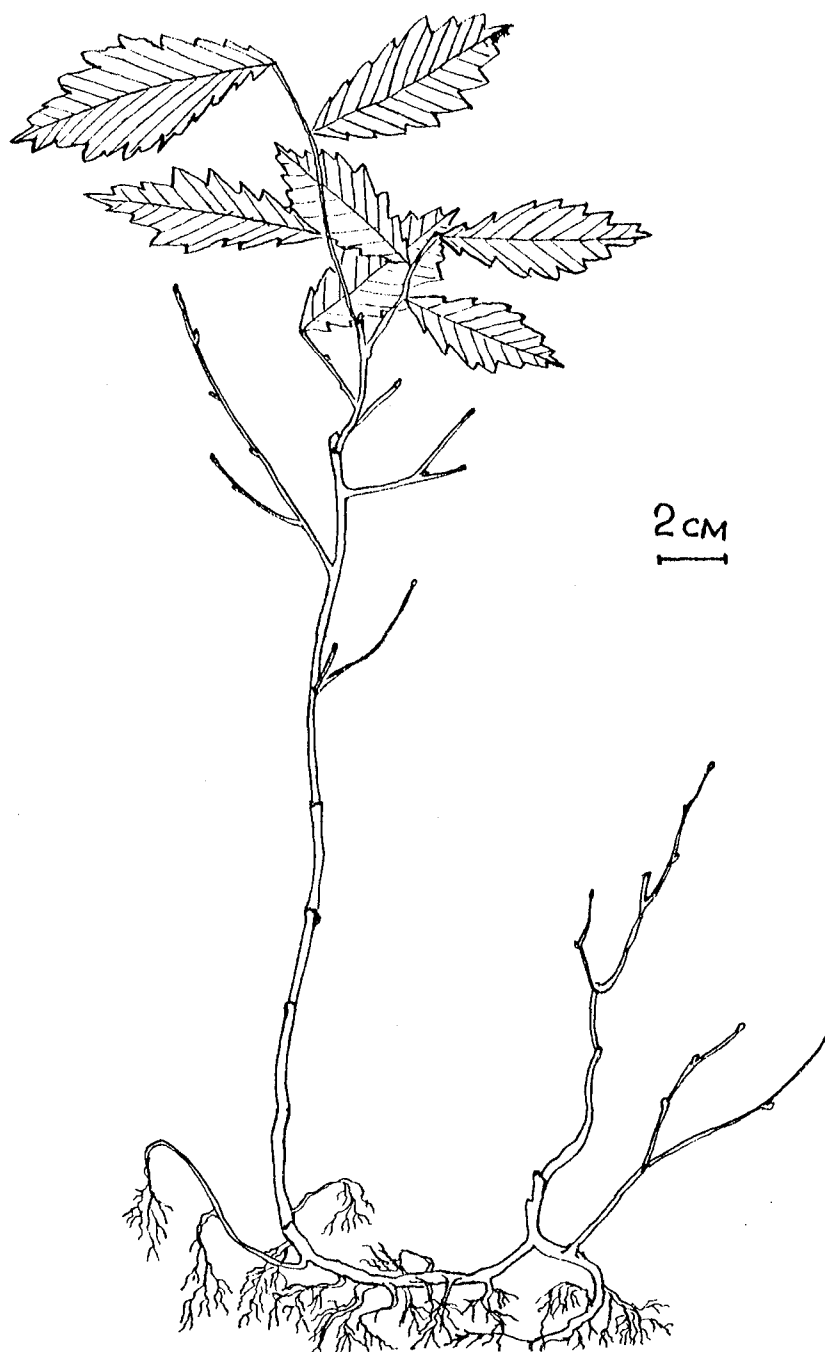


Рисунок 6.6. Выход из состояния “горчка” *Ulmus glabra*.

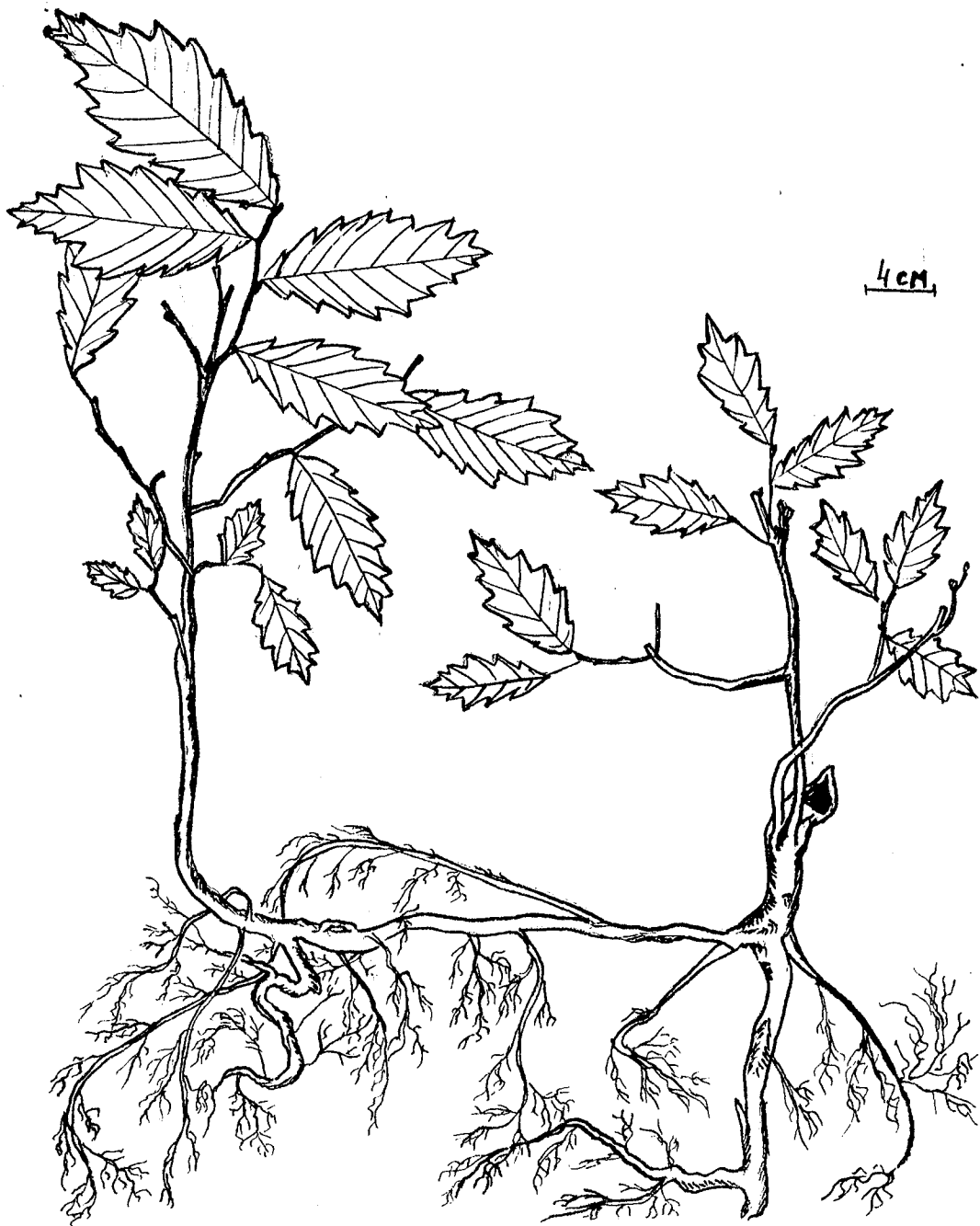


Рисунок 6.7. Имматурное растение *Ulmus glabra* сублетальной
жизненности с плагиотропным участком.

переходят имматурные растения (особенно im_2), несколько реже встречаются виргинильные “торчки”. До тех пор, пока процессы отмирания не затронули корневую систему, сублетальный подрост вяза способен при улучшении условий сформировать взрослое дерево и пройти все этапы онтогенеза (рис. 6.8). Жизненная форма - факультативный стланик – формируется во влажных массивах и в результате полегания стволика. На образовавшемся плагиотропном участке формируются придаточные корни и ортотропные побеги (рис. 6.9, 6.10).

В рубленых сообществах заповедника “Брянский лес” отмечено самое большое количество “порослеобразующих деревьев”. Пробуждение спящих почек в основании стволов отмечается как у генеративных, так и у виргинильных особей. В последнем случае, пробуждение сопровождается усыханием верхней части стволика растения.

В целом, в исследованных массивах у ильмовых обнаружено 7 вариантов жизненных форм (рис. 6.11): в хороших и сравнительно хороших условиях - одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, дерево-куст (немного- и многоствольный), куртинообразующее (длиннокорневищное или корнеотпрысковое) дерево; в условиях угнетения - одноствольный и многоствольный торчки, факультативный стланик.

Изменение эколого-ценотической ситуации вызывает смену жизненных форм ильмовых: одноствольное дерево становится многоствольным, полегание и укоренение ветвей способствуют появлению полустлаников и стлаников. При недостатке света, в условиях повышенной влажности, а также в сообществах с разной степенью нарушенности возрастает доля вегетативно подвижных жизненных форм.

Способность к образованию полного набора жизненных форм, говорит о большой экологической и фитоценотической пластичности ильмовых.

Разнообразие жизненных форм ильмовых определяет выживание вида в неблагоприятных условиях.

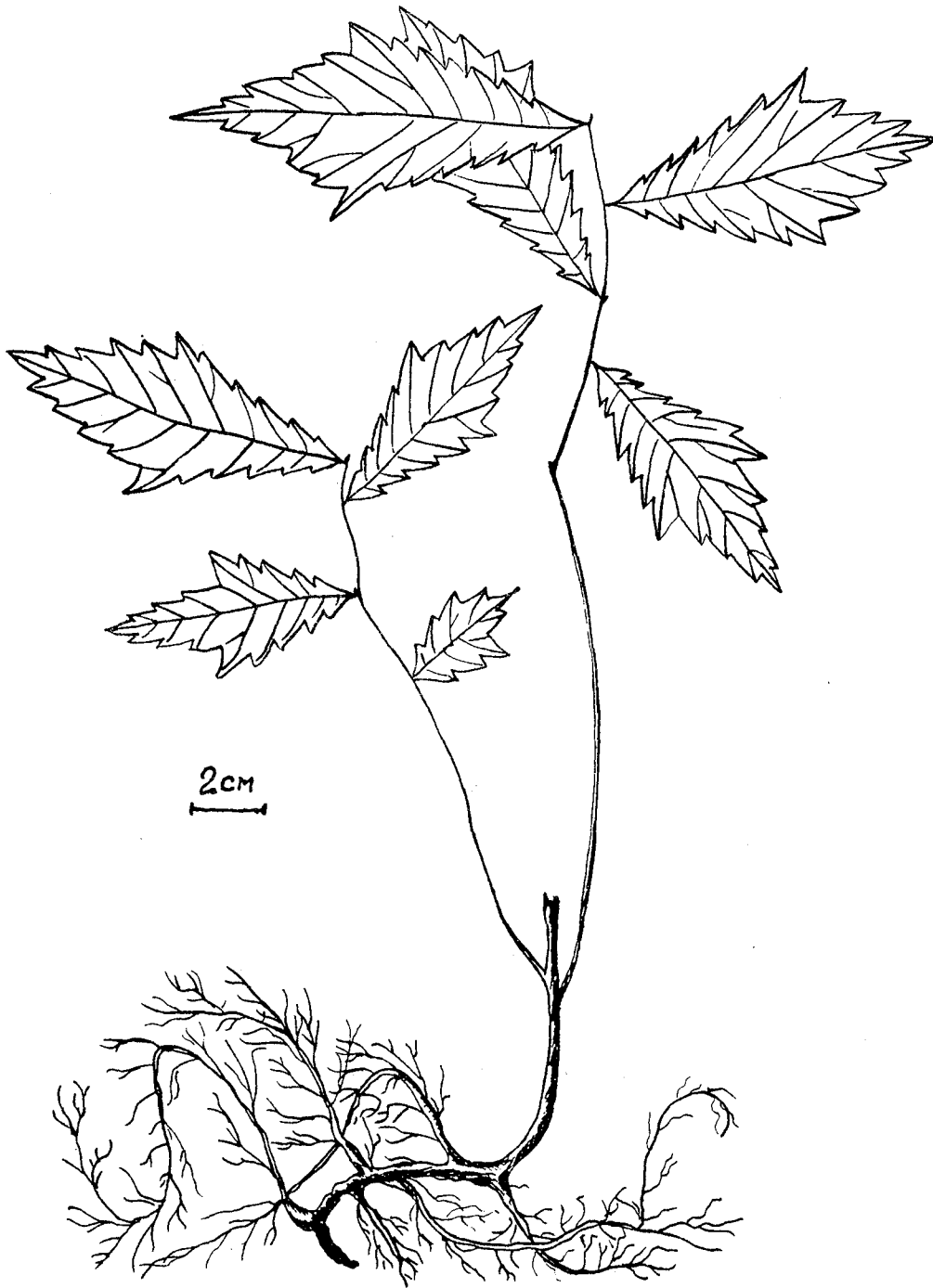


Рисунок 6.8. Имматурное растение *Ulmus glabra*,
развившееся из “торчка”

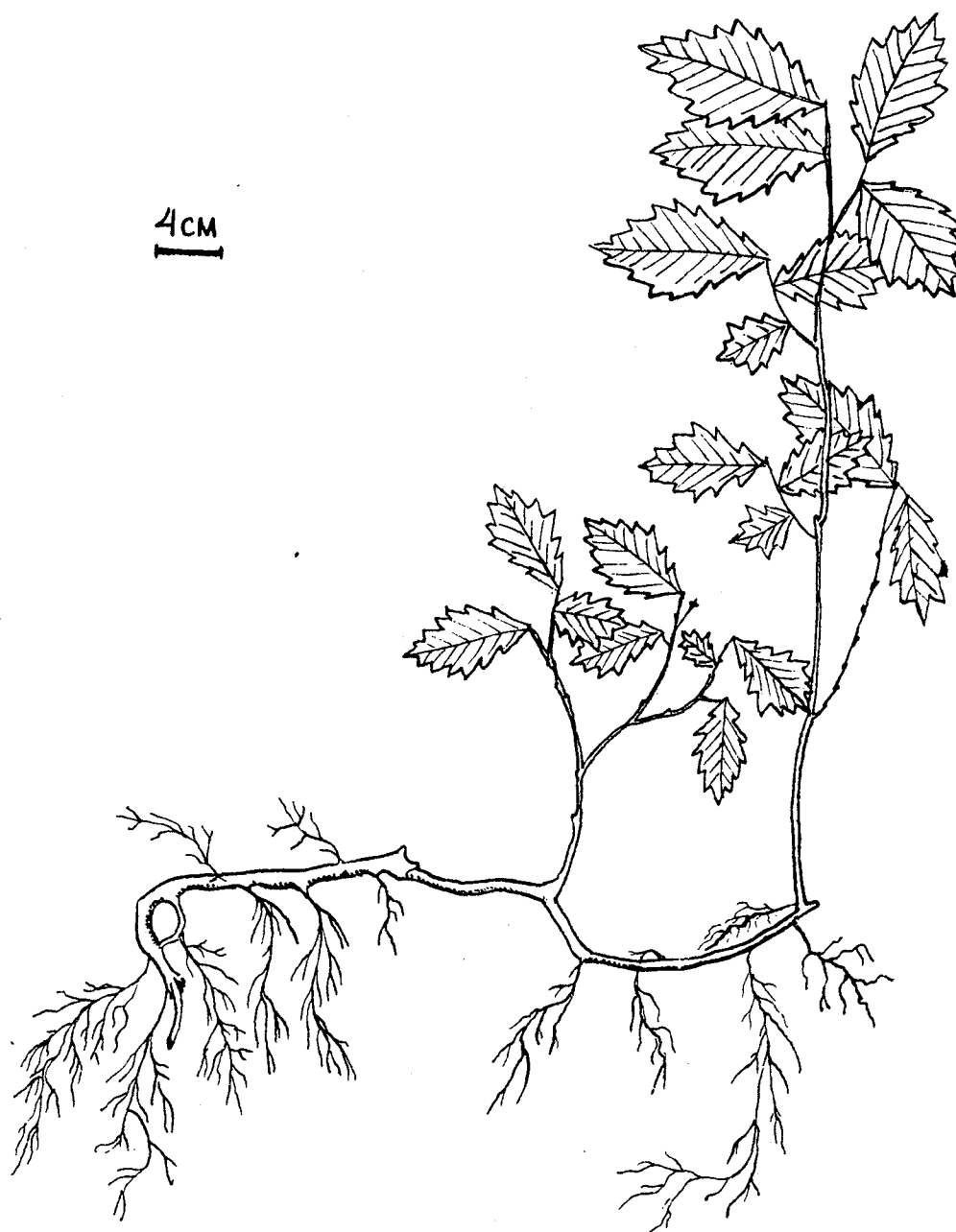


Рисунок 6.9. Образование эпигеогенного корневища при полегании
стволика имматурного растения *Ulmus glabra*.

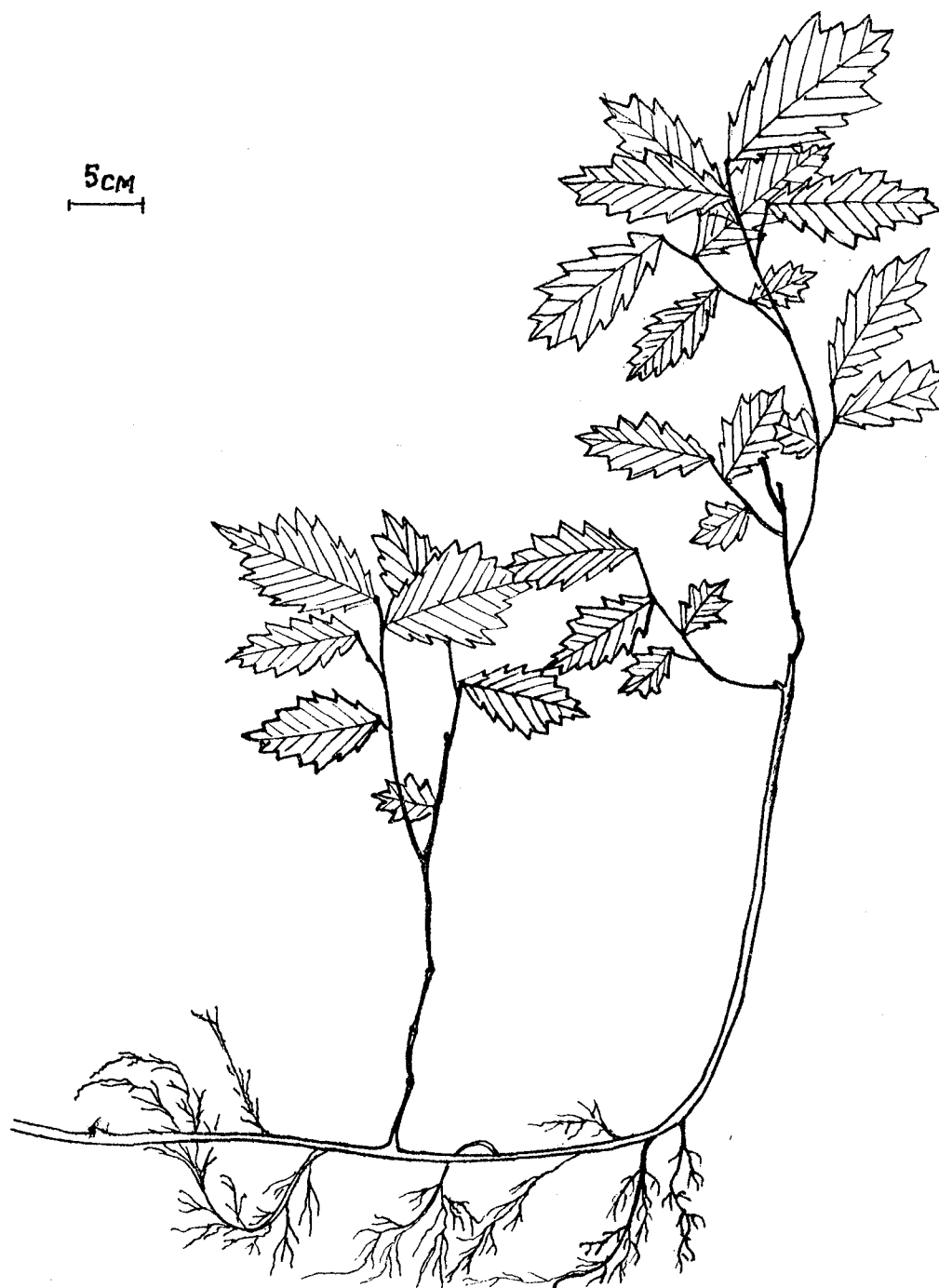


Рисунок 6.10. Жизненная форма – факультативный стланик.

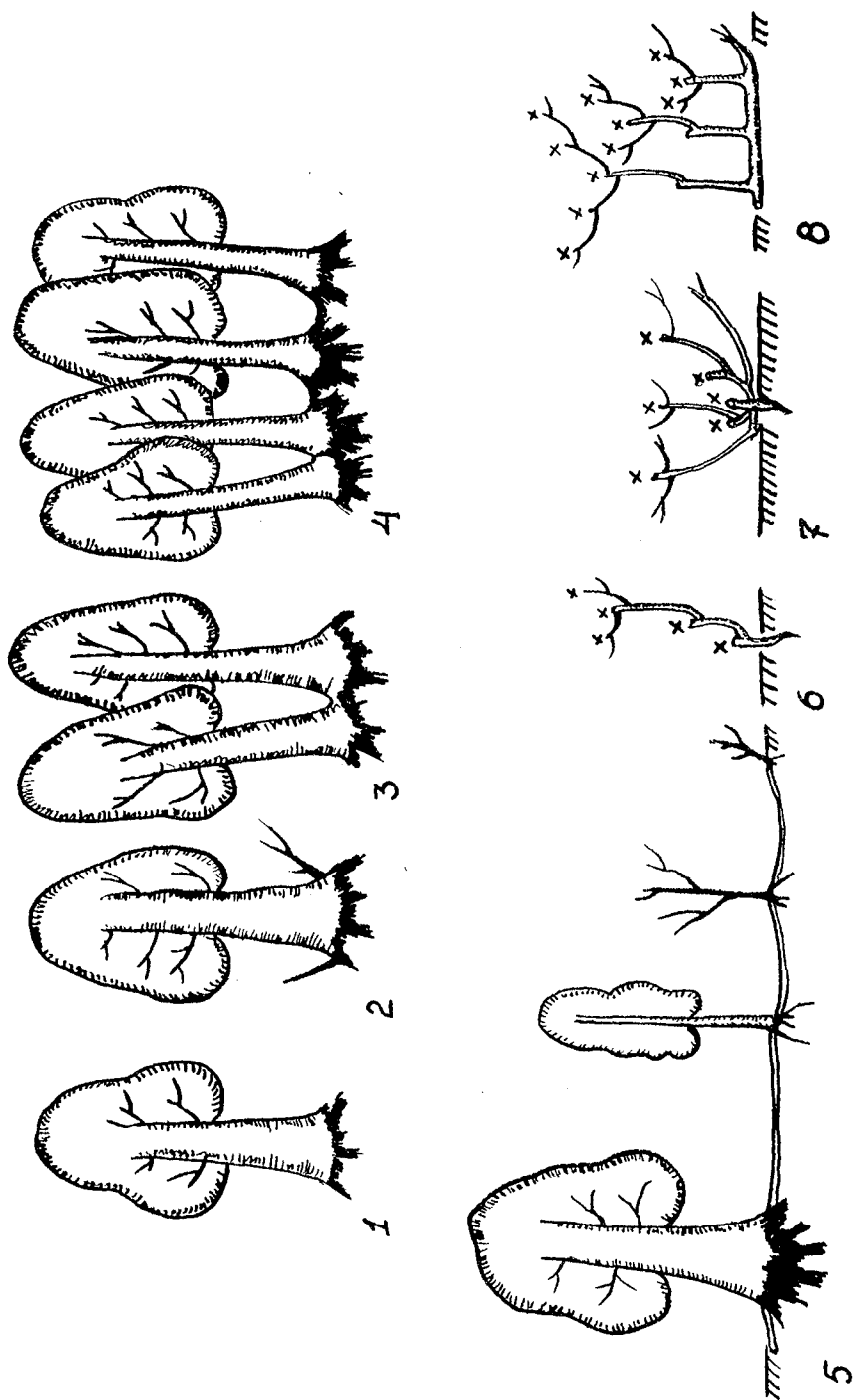


Рисунок 6.11. Жизненные формы *Ulmus glabra* в исследованных сообществах.

Заключение.

Наши исследования показали, что для изученных видов вязов характерны разные типы поливариантности. В соответствии с классификацией Л. А. Жуковой (Ценопопуляции растений, 1988) можно выделить:

1. Временную поливариантность, которая выражается в разных темпах индивидуального развития вязов в мезофитных и мезогигрофитных экотопах. Общая продолжительность жизни вязов в мезогигрофитных условиях в среднем составляет 120 лет, в мезофитных - 180. Различия темпов онтогенеза изученных видов проявляются в имматурном и старом генеративном состояниях.
2. Поливариантность размножения, которая у вязов проявляется в изменении соотношения способов самоподдержания ценопопуляций при изменении режима влажности (возрастании вегетативной подвижности и размножения в условиях повышенной влажности и затенения).
3. Морфологическую поливариантность, которая характеризуется наличием семи жизненных форм и трех вариантов онтогенеза: а) завершённого, б) неполного, и в) сложного с чертами омоложения.
4. Размерную поливариантность, которая проявляется в разных уровнях жизненности в зависимости от условий экотопа.

Выводы.

1. *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis*, в исследованных лесных сообществах, выступают как биологические аналоги, что проявляется в одинаковом наборе жизненных форм, практически полном сходстве способов вегетативного размножения и качественных характеристик возрастных состояний.
2. Полный онтогенез *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* нормальной жизненности (без задержек и реверсий) осуществляется только в прорывах верхнего полога - окнах. Минимальные размеры световых окон, необходимые для устойчивого развития рассматриваемых видов в мезофитных условиях составляют 600 - 800 м², в мезогигрофитных - 300 - 600 м².
3. Особенности экотопа определяют общую продолжительность онтогенеза исследованных видов: наибольшая длительность свойственна вязу голому в мезофитных условиях. Экологически обусловленный состав древесной синузии (полидоминантный в мезофитных и олигодоминантный в мезогигрофитных условиях) определяет ценотическую роль вязов: в полидоминантных сообществах они выступают в качестве ассектаторов, в олигодоминантных в качестве содоминантов древесной синузии.
4. Ориентация окон определяют особенности размещения взрослых деревьев вязов голого и гладкого в пределах разных зон окна. Оптимальные микроусловия для роста и развития *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* складываются в северной, центральной и частично восточной частях окон.
5. Устойчивые (дефинитивные) возрастные спектры ценопопуляций обоих видов вяза - левосторонние с абсолютным максимумом на

имматурных особях. По положению дополнительного максимума в возрастных спектрах вяза голого выявлено 2 типа базовых спектров ценопопуляций. В мезогигрофитных условиях локальный максимум приурочен к молодым генеративным; в мезофитных условиях - к старым генеративным и сенильным деревьям.

6. Для пространственной структуры ценопопуляций характерно групповое размещение особей вяза голого, обусловленное приуроченностью растений к определенным участкам световых окон. Одиночное распределение возможно только у зрелых и старых генеративных деревьев в связи с возрастным самоизреживанием древостоев.
7. Уничтожение мозаики окон возобновления вследствие сплошных рубок приводит к значительному снижению плотности взрослых особей вяза, к увеличению в ценопопуляциях рассматриваемых видов растений пониженной и низкой жизненностей и к преобладанию вегетативного размножения над семенным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

1. Агроклиматический атлас мира. М. - Л.: 1972. 126 с.
2. Агроклиматические ресурсы Брянской области. Л.: Гидрометеоиздат. 1972. 92 с.
3. Агроклиматические ресурсы Пензенской области. Л.: Гидрометеоиздат. 1972. 113 с.
4. Агроклиматический справочник по Брянской области. Л.: Гидрометеоиздат. 1960. 111 с.
5. Алексеев В. А. К методике измерения освещенности под пологом леса // Физиология растений. 1969. Т. 10. Вып. 2. С. 244 -247.
6. Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука. 1975. 228 с.
7. Алексеев И. А. Об усыхании ильмовых пород в Теллермановском лесу и Хоперском заповеднике. Лесное хоз-во. 1958. № 8. С. 49 - 50.
8. Андронов Н. М. Виды рода ильмовых и их хозяйственное значение. Л. 1951. 22 с.
9. Андронов Н. М. Вязы СССР (произрастающие естественно и интродуцированные) // Техн. информ. Лен. лесотехн. акад. Л. 1955. №35-36. С. 31.
10. Антипов Н. И. Влияние голландской болезни на водообмен листьев вяза гладкого во время засухи. Лесоведение. 1982. №1. С. 74 - 76.
11. Арнольд Ф. К. Русский лес. СПб. 1898. Т. II. Ч. I. 795 с.
12. Асосков А. И. Порослевая способность наших древесных пород // Исследования по лесоводству. М. - Л.: Сельхозгиз. 1931. С. 34 - 42.
13. Атлас Калужской области. М.: ГУГК. 1971. 124 с.
14. Атлас Пензенской области. М. 1982. 33 с.
15. Атрохин В. Г., Кузнецов Г. В. Лесоводство. М.: Агропромиздат. 1989. 400 с

16. Белов С. В. Воздействие ветра на лес // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. 1976. Вып. 5. С. 103 – 108.
17. Белостоков Г. П. Формирование габитуса кустовидного подроста вяза гладкого // Лесоведение. 1981. №2. С. 82 - 86.
18. Бессчетнов П. Внедрение в культуру хозяйственно ценных древесных пород. Алма-Ата. 1962. 243 с.
19. Биология древесных растений. Минск: Наука и техника. 1975. 264 с.
20. Борисов А. А. Климаты СССР. В прошлом, настоящем и будущем. Л.: Изд-во ЛГУ. 1975. 432 с.
21. Буланая М. В. Варианты жизненных форм черемухи обыкновенной (*Prunus radus* L.) в разных частях ареала // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. 1986. С. 81-86.
22. Бухольцев А. Н. Учебно-методическое пособие по курсу физиологии растений. М.: Просвещение. 1986. С. 48-49.
23. Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата: Наука. 1978. 288 с.
24. Вакуров А. Д. Леса Калужской области // Леса СССР. Т. 2. Подзона южной тайги и смешанных лесов. М.: Наука. 1966. С. 238-256.
25. Вакуров А. Д. Леса Пензенской области // Леса СССР. Т. 3. Леса юга Европейской части СССР и Закавказья. М.: Наука. 1966. С. 54-77.
26. Вамбольдт Н. И. Солеустойчивость отдельных видов древесных пород и кустарников // Вопросы мелиорации и кормопроизводства на комплексных солонцовых почвах и поливных землях в Северном Казахстане. Целиноград. 1984. С. 133-144.
27. Ванин А. И. Дендрология. М. - Л.: Гослесбумиздат. 1960. 248 с.
28. Варминг Е. Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ. СПб. 1901. 542 с.

29. Василевич В. И. Использование парциальных сопряжений для анализа структуры фитоценоза. Докл. АН СССР. 1963. Т. 148. N 1. С. 56-60.
30. Васильев Н. Г. Ильм. М.: Агропромиздат. 1986. 80 с.
31. Вахрамеева М. Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена // Вестник МГУ. 1975. Сер. 6. С. 116 – 119.
32. Вегетативный лес. М.: Сельхозиздат. 1963. 448 с.
33. Вересин М. М. И др. Столетний опыт лесоразведения в Савальском лесничестве. М.- Л.: Гослесбумиздат. 1963. 356 с.
34. Веретенников А. В. Основные физиологические процессы и условия внешней среды в онтогенезе древесных растений // Лесной журнал. 1992. № 5. С. 9 – 14.
35. Власов Е. И. О признаках спелости и всхожести семян ильмовых // Записки Воронежского с-х ин-та. 1929. Т. 12. С. 129-142.
36. Воронкова Е. Н. Газообмен у травянистых и древесных растений при повышенной концентрации углекислого газа в воздухе. М. 1966. 154 с.
37. Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. М.: Изд-во Центральной карантинной лаборатории. 1936. 7 с.
38. Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Ермакова И. М. Жизнеспособность особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений. М.: Наука. 1976. С. 44-61.
39. Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Чистякова А. А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. 1987. С. 7-24.

40. Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. 1994. 364 с.
41. Выгодская Н. Н. Радиационный режим и структура горных лесов. Л.: Гидрометиздат. 1981. 160 с.
42. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. VIII, №9-10. С. 1113-1443.
43. Гамм И. Порослевой лес. 1896. 247 с.
44. Георгиевский А. Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журнал. 1992. Т. 77. № 6. С. 52 – 62.
45. Георгиевский С. Д. Сборник научных трудов инст. биол. АН СССР. Минск. 1949. Вып. 1. С. 52-62.
46. Герасимов И. П. О почвенно-климатических фациях равнин СССР и прилегающих стран // Тр. Почвенного ин-та АН СССР. 1938. Вып. 5. С. 12-15.
47. Голландская болезнь ильмовых пород и борьба с ней. М.: Лесная пром-ть. 1964. 8 с.
48. Горчаковский П. Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. // Тр. ин-та экологии растений и животных. Вып. 59. Свердловск. 1968. 207 с.
49. Гридина А. И., Щербатова Т.А. Агроклиматические ресурсы вегетационного периода // Атлас Пензенской области. М. 1982. С. 9.
50. Гроздов Б. В. Дендрология. М. – Л. 1952. 366 с.
51. Гроздов Б. В. Дендрология. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1960. 355 с.
52. Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. // Тр. по геоботан. обслед. пастбищ ССР Азербайдж. Баку. 1929. Сер. А. Вып.1. С. 1-75.
53. Гроссгейм А. А. Программы и методика работ на геоботанических стационарных пунктах // Тр. по геоботан. обслед. пастбищ ССР Азербайдж. Баку. 1931. Сер. С. Вып.5. С. 1-29.

54. Грудзинская И. А. Широколиственные леса предгорий Северо-Западного Кавказа. // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР. 1953. С. 5 -186.
55. Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журнал. 1960. № 7. Т. 45. С. 968-978.
56. Грудзинская И. А. О гетеробластном развитии *Ulmus*. // Ботан. журн. 1974. Т.59. №8. С. 1160-1171.
57. Грудзинская И. А. *Ulmus glabra* Huds. // Ареал деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. 1977. Т. 1. С.127 -128.
58. Грудзинская И. А. Семейство *Ulmaceae* Mirb. Систематика, география, вопросы органогенеза. Л. 1979. 39 с.
59. Дворецкая Е. И., Казуто О. Н. Влияние влажности почвы на накопление сухого вещества, содержание хлорофилла и растворимых углеводов в однолетних и двулетних сеянцах вяза обыкновенного и дуба черешчатого // Вестник Московского ун-та. Сер. Биологии, почвоведения, геологии, географии. № 1. 1957. С. 105-111.
60. Денисов А. К. Развитие придаточных корней в песчаном аллювии древесными и кустарниковыми породами южной тайги. // Бот. журн. Т. 45. №10. 1960. С. 1516-1522.
61. Дервиз-Соколова Т. Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 15-23.
62. Деревья и кустарники СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1951. Т. 2. С. 493-509.
63. Дервянкин П. В., Миколаевский Н. Э. Патологическое сокотечение у ильмовых пород // Лесоведение. 1994. № 3. С. 54-61.

64. Дерюгина Т. Ф., Оликер Б. С. Сезонный ритм роста однолетних побегов *U. Laevis* и *U. Glabra* // Ботаника (исследования). Минск: Наука и техника. 1977. Вып. XIX. С. 161-164.
65. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей. М.: Изд-во "Прометей" МГПИ им. В. И. Ленина. 1989. Ч. 1. 106 с.
66. Долгошев В.И. Сроки сбора семян вяза // Лесное хоз-во. 1951. №4. С. 92-93.
67. Долгошов В. И. Опыт классификации древесных пород и кустарников по интенсивности их плодоношения // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М. 1964. С. 9-13.
68. Дорогов А. И. Краткий физико-географический очерк. Климат. Почвы // Природа Пензенской области. Пенза. 1955. С. 5-12; 73-118; 154-250.
69. Дорошенко В. Ф. Некрозно-раковые болезни защитных лесных насаждений и пути их оздоровления // Защитное лесоразведение и повышение плодородия почв. Тез. докл. Всесоюз. науч.-технич. совещания. 1988. С. 36-37.
70. Дудина В. С. Голландская болезнь ильмовых пород. М.: Сельхозгиз. 1938. 46 с.
71. Дылис Н. В., Уткин И. М., Успенская И. М. О горизонтальной структуре биогеоценозов. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 65-72.
72. Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения, XXI. М.: Наука. 1969. 55 с.
73. Дыренков С. А., Чертов О. Г., Кобах Э. О., Шергольд О. Э., Конисев Г. П. Структура и динамика ненарушенных древостоев средне-

- и южнотаежных ельников Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск: Изд-во ВНИИЛМ. 1970. Вып. 5. С. 71-74.
74. Дюкова Г. Р., Затеева Б. Н., Секерко М. М. Почвенная карта // Атлас Пензенской области. М. 1982. С. 13.
75. Евстигнеев О. И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при разной освещенности // Бот. Журн. 1988. Т. 73. №12. С. 1730-1736.
76. Евстигнеев О. И. Фитоценоотипы и отношение лиственных деревьев к свету. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биол. Наук. М.: МГПИ. 1990. 215 с.
77. Евстигнеев О. И. Дифференциация деревьев широколиственных лесов по отношению к свету // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. 1994. С. 104-113.
78. Евстигнеев О. И., Почитаева М. В., Желонкин С. Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменных дубрав реки Большая Кокшага. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 80-87.
79. Евстигнеев О. И., Татаренкова Н. А. Онтогенез сосны обыкновенной в разных экологических условиях Неруссо-Деснянского Полесья. Депонированная рукопись № 933-ЛХ. М.: ВНИИЦлесресурс. 1995. 55 с.
80. Енькова Е. И. Культура дуба центральной лесостепи // Науч. Записки Воронежского лесотехнического ин-та. Воронеж. 1960. Т. 20. С. 46-70.
81. Жаков С. М. Климат // Природа Пензенской области. Пенза: Приволжское книжное изд-во. 1970. С. 47-82.
82. Жаков С. М. Дефицит увлажнения и водные ресурсы территории Пензенской области // Природа и географические проблемы сель-

- ского хозяйства Пензенской области. Пенза: Изд-во Пензенская правда. 1974. С. 36-42.
83. Жаков С. М., Гридина А. И., Щербатова Т. А. Климатическая карта // Атлас Пензенской области. М. 1982. С. 10.
84. Железнов Г. Ф. Естественное возобновление дуба и система рубок в дубово-вязовых пойменных лесах в зависимости от экологических отношений // Растение и среда. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 1940. С. 217-236.
85. Жуклис А. П. Голландская болезнь ильмовых пород Литовской ССР, исследование биологии ее возбудителя *Cerastostomella ulmi* и уточнение мер борьбы с нею. Вильнюс. 1958. 21 с.
86. Забаровский Е. П. Лесная ботаника. М. – Л. 1932. 256 с.
87. Забаровский Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М. 1971. 23 с.
88. Забаровский Е. П., Варасова Н. Н. Прорастание семян некоторых видов ильмовых и сохранение ими всхожести. Л. 1958. 22 с.
89. Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М.: Наука. 1968. С. 81-102.
90. Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. Общ. Биология. 1978. Т. 39. № 6. С. 849-858.
91. Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Препринт. Пушкино: ПНЦ РАН. 1995. 51 с.
92. Захаров В. П., Морозов А. С., Ярошенко А. Ю. Зеленым о лесе и лесном хозяйстве. М.: Лесной клуб неправительственных организаций. 1997. 89 с.

93. Зудилин В.А. Голландская болезнь ильмовых, биология ее возбудителя и обоснование мер борьбы. М. 1971. 23 с.
94. Иванов А. Ф., Пономарева А. В., Дерюгина Т. Ф. Отношение древесных растений к влажности и кислотности почвы. Минск. 1966. 232 с.
95. Исаченко Х М Деревья и кустарники наших лесов. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1961. 50 с.
96. Калюжная Н. С., Горбачева О. В., Дидык Л. К. Ильмовый листоед *Galerucella luteola* bull. (Coleoptera, Chrysomelidae) как вредитель зеленых насаждений на юге Ергеней (Калмыкия) // Энтомологическое обозрение. 1995. Т. 74. Вып. 1. С. 45-51.
97. Керн Э. Э. Деревья и кустарники. М. – Л. 1925. С. 79.
98. Керн Э. Э. Важнейшие иноземные древесные породы, пригодные для разведения в СССР. Сельхозгиз. Л. 1934. С. 79-82.
99. Киселева К. В. Морфологические отличия проростков ильма (*U. Scabra* Mill.) и вяза (*U. Laevis* Pall.). Научные доклады высшей школы. // Биол. Науки. 1964. № 4. С. 103-105.
100. Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка. 1990. 352 с.
101. Кобак К. И. Некоторые вопросы снабжения углекислотой лесных биогеоценозов // Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Л. 1964. Т. 2. С. 61-98.
102. Кожевникова Н. Д. Биология и экология тянь-шаньской ели: ценопопуляционный анализ. Фрунзе: Илим. 1982. 240 с.
103. Колесниченко М. В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесн. Пром-ть. 1968. 152 с.
104. Колобов Н. В. Климат Среднего Поволжья. Казань. 1968. 252 с.
105. Колпиков М. В. Общее лесоводство. М. 1955. 402 с.

106. Кормилицын А. М. Лесоводственные шкалы древесных пород для Таджикистана // АН СССР. Таджикский филиал. Сталинабад. 1949. Вып. 16. С. 19-23.
107. Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. Науки. 1991. № 8. С. 7-20.
108. Красовская И. В. О размножении древесных пород корневыми черенками. // Ботан. Журн. Т. XXXI. № 5. 1951. С. 453-467.
109. Крайнев Д. К. Столетний опыт степного лесоразведения. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1949. 48 с.
110. Крюкова Е. А. О возбудителе голландской болезни ильмовых в засушливой зоне юго-восточной европейской части РСФСР // Защита леса от вредителей и болезней. М.: Колос. 1972. С. 153-161.
111. Крюкова Е. М., Плотникова Т. С. Защита дуба и вяза от инфекционного усыхания // Бюл. ВНИИ агролесомелиорации. 1991. Вып. 2 (63). С. 36-42.
112. Кузьмичев Е. П. Голландская болезнь ильмовых в городских насаждениях // Защита растений. 1987. Т. 7. С. 34-37.
113. Кулык П. Р., Куприянов В. В. Климатические карты периодов // Атлас Пензенской области. М. 1982. С. 11-12.
114. Курицын И. И., Марденский Н. А. География Пензенской области. Саратов. 1991. 96с.
115. Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука. 1968. 355 с.
116. Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 1973. 203 с.
117. Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. // Тр. Ботан. Инст. Изд. АН СССР. 1952. Сер. III (Гео-бот.). Вып. 8. С. 40-70.

118. Лозина-лозинская А. С. Деревья и кустарники СССР. М.-Л. 1951. Т. 3. С. 493-509.
119. Лосицкий К. Б., Цымек А. А. Твердолиственные леса СССР. М.: Лесная пром-ть. 1972. 239 с.
120. Лысоконь П. Ф. Наблюдения над зимостойкостью древесных растений в Ботаническом саду. Минск. 1938. 63 с.
121. Мазуренко М. Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Бот. Журн. Т. 63. № 4. 1978. С. 593-603.
122. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. Фотосинтез и дыхание подроста. М.: Наука. 1970. 184 с.
123. Манько Ю. И. Ель аянская. Л.: Наука. 1987. 280 с.
124. Маслов А. Д. Вредители ильмовых пород и меры борьбы с ними. М.: Лесн. Пром.-сть. 1970. 230 с.
125. Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79 – 88.
126. Медведев Я. С. Описание дикорастущих и одичавших деревянистых растений Кавказа с указанием их распространения, свойств и употребления // Деревья и кустарники Кавказа. Тифлис. 1919. С. 276-278.
127. Мелехов И. С. Лесоведение. М.: Лесн. Пром-ть. 1980. 406 с.
128. Мина В.Н. Интенсивность образования углекислоты и ее распределение в почвенной воздухе в выщелочных черноземах в зависимости от состава лесной растительности. Тр. Лаборатории лесоведения. 1960. Т.1. С. 127-144.
129. Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 1985. 136 с.
130. Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа. 1989. 37 с.

131. Миркин Б. М., Соломещ А. И., Ишбирдин А. Р., Алимбекова Л. М. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. М. 1989. 46 с.
132. Миртов Б. А. Газовый состав атмосферы Земли и методы его анализа. Изд-во АН СССР. 1961. 135 с.
133. Молчанов А. А., Губарева А. А. Формирование и рост дуба на вырубках в лесостепи. М.: Наука. 1965. 255 с.
134. Морозов Г. Ф. Биология наших лесных пород. М.: Новая деревня. 1922. 106 с.
135. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. 3 изд. Л.: Госиздат. 1926. 368 с.
136. Морозов Г. Ф. Избранные труды (Учение о лесе). М.: Изд-во АН СССР. 1970. 599 с.
137. Напалков Н. В. Плодоношение древесно-кустарниковых пород в Волжско-Камском заповеднике // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М. 1964. С. 20-22.
138. Нестеров В. Г. Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1954. 656 с.
139. Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И. Влияние света на древесные растения. Минск: Наука и техника. 1969. 175 с.
140. Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф. Древесные растения и влажность почвы. Минск: Изд-во Наука и техника. 1972. 152 с.
141. Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф. Влияние затопления на транспирацию саженцев некоторых древесных пород // Вестн АН БССР. Серия биол. наук. 1975. №4. С. 89-91.
142. Ниценко А. А. О фитоценотипах // Ботан. Журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 797-810.
143. Ниценко А. А. К познанию ильмовых лесов СССР. Лесоведение. 1967. N 1. С. 46-53.

144. Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука. 1982. С. 7-31.
145. Павлов Н. И., Протопопова Е. Н. Влияние загрязнения воздуха на посевные качества семян и рост сеянцев ильмовых // Охрана и рациональное использование природных ресурсов Западной Сибири. 1985. С. 158-159.
146. Пеньковский В. М. Деревья и кустарники как производимые, так и дикорастущие в Европейской части России, на Кавказе и в Сибири. Херсон. 1901. Ч. 2. С. 181-190.
147. Плотников Н. В. О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ // Лесоведение. 1968. № 5. С. 35-43.
148. Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев. 1944. 460 с.
149. Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев: Изд. АН УССР. 1955. 456 с.
150. Погребняк П. С. Общее лесоводство. М.: Колос. 1968. 440 с.
151. Полтинкина И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 79-88.
152. Понятовская В. М. Стационарное изучение травянистых сообществ лесного пояса Южной Киргизии. // Тр. Ботан. Инст. АН СССР. 1959. Сер. III (Геоботан.). Вып. 8. С. 156-240.
153. Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. Брянск.: Приокск. Кн. Изд-во. 1975. 610 с.
154. Прох Л. З. Ветровалы леса и штормовые ветры в Украинских Карпатах. Обнинск: Изд-во ВНИИГМИ. 1976. 79 с.
155. Пятницкий С. С. Курс дендрологии. Харьков. 1960. 240 с.

156. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. М. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7-204.
157. Работнов Т. А. Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 4. С. 147-151.
158. Работнов Т. А. Изучение ценоотических популяций растений в целях выяснения «стратегий» жизни видов растений. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 2. С. 5-17.
159. Работнов Т. А. Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ. 1985. 176с.
160. Растительный покров СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. Ч. 1. 460 с.
161. Рекомендации по борьбе с голландской болезнью ильмовых пород и ее переносчиками в Киргизии. Фрунзе: Илим. 1981. 20 с.
162. Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение (на основании геоботанических исследований в Воронежской губернии). // Вестн. Опытн. Дела. Воронеж. 1929. С. 1-18.
163. Раменский Л. Г. Проективный учет и описание растительности. М.: Изд. ВАСХНИЛ. 1929. 55 с.
164. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. Бот. 1935. № 4. С. 25-41.
165. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 1938. 619 с.
166. Ремизов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. М.: Лесн. Промышленность. 1952. 324 с.

167. Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. 1980. 429 с.
168. Ричардс П. У. Тропический дождевой лес. М.: ИЛ. 1961. 448 с.
169. Ровский В. М., Озолин Г. П. Размножение ильмовых пород корневыми черенками. // Лесное хоз-во. 1950. № 2. С. 89.
170. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 1962. 378 с.
171. Серебряков И. Г., Доманская М. Г., Родман Л. С. О морфогенезе жизненных форм кустарника на примере орешника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 2. С. 57-70.
172. Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М. 1972. Т. 1. С. 84-169.
173. Сивков С. И. Методы расчета характеристик солнечной радиации. Л.: Гидрометеорологическое изд-во. 1968. С. 148-149.
174. Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. Пром-ть. 1983. 187 с.
175. Смирнова В. А. Зимостойкость и морозостойкость древесных растений Белоруссии. Минск. 1968. 254 с.
176. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 1987. 205 с.
177. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомина И. И. Квazисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений. // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 216-225.
178. Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Чистякова А. А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1423-1433.
179. Смирнова О. В., Чистякова А. А. И др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере ши-

- роколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино. 1990. 92 с.
180. Солонович И. А. Пойменные прирусловые дубравы Припятского заповедника // Ботаника (исследования). 1976. Вып. 1. С. 55-75.
 181. Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники. Л. 1934. С. 338-343.
 182. Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л. 1938. 575 с.
 183. Суражь У. Об отношении древесных и кустарниковых пород к интенсивности освещения // Лесн. Журн. 1890. № 2. С. 196-213.
 184. Тимофеев В. П. Выращивание лиственницы. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1948. 123 с.
 185. Тимофеев В. П. Урожай семян в лиственничных насаждениях лесной опытной дачи Сельскохозяйственной Академии им. К. А. Тимирязева. М. 1948. Вып. 8. С. 69-72.
 186. Тимофеев В. П. Отечественный опыт полезащитного лесоразведения. Некоторые итоги прошлого // Науч. Вопросы полезащит. Лесоразведения. Вып. 1. 1951. С. 5-37.
 187. Ткаченко М. Е. О зимней и летней рубке // Лесное хоз-во и лесн. Пром-ть. 1930. № 6. С. 15-16.
 188. Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.- Л.: Гослесбумиздат. 1952. 599 с.
 189. Травень Ф. И. Опыт полезащитного лесоразведения на юго-востоке. М.: Сельхозгиз. 1955. 134 с.
 190. Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении // Темнохвойные леса Среднего Урала. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: Наука. 1979. Вып. 128. С. 121-140.

191. Турков В. Г. Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск. 1985. 226 с.
192. Турский М. К. Лесоводство. М. 1900. 379 с.
193. Турский М. К. Лесоводство. Изд 6-е. М.: Гос изд-во с-х. лит-ры. 1954. 352 с.
194. Тюрин А. В. Сезонное развитие дуба и его спутников в Европейской части СССР. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1954. 62 с.
195. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и волновых энергетических процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
196. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119-134.
197. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука. 1979. 295 с.
198. Федотов И. Н. Смешанные культуры лиственницы сибирской на юго-востоке // Лесное хоз-во. 1957. № 3. С. 25-27.
199. Федотов И. Н., Евстигнеев О. И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск: Грани. 1997. С. 5-37.
200. Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: Изд-во МГУ. 1963. 450 с.
201. Харитонович Ф. Н. Биология и экология древесных пород. М.: Лесн. пром-ть. 1968. 304 с.
202. Цветков М. А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: Изд-во АН СССР. 1957. 213 с.
203. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука. 1978. 212 с.

204. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 1976. 215 с.
205. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). М.: Наука. 1988. 183 с.
206. Цепляев В. П. Леса СССР. М.: Сельхозгиз. 1961. 456 с.
207. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 1965. 215 с.
208. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья. 1995. 992 с.
209. Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Вып. 2. С. 129-137.
210. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85-97.
211. Чистякова А. А. Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. № 2. С. 11-17.
212. Чистякова А. А. Жизненные формы деревьев и их эколого-ценотическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. 1986. С. 70-75.
213. Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев). Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1988. Вып. 6. С. 93-105.
214. Чистякова А. А. Методика сбора материала и специфика онтогенеза деревьев // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. М.: Изд-во МИШ, 1989. С. 3-11.

215. Чистякова А. А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов Европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биологические науки. 1991. № 8. С. 30-45.
216. Чистякова А. А. Структурно-динамические аспекты устойчивости популяций лиственных деревьев // Журнал общей биологии. М. 1994. С.564-572.
217. Чистякова А. А. Возрастная мозаичность восточноевропейских широколиственных лесов // Лесоведение. 1996. №4. С. 29-38.
218. Чистякова А. А., Кутыгина И. С. Вяз шершавый, ильм горный // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. М.: Изд-во МГПИ. 1989. С. 82-89.
219. Чистякова А. А., Евстигнеев О. И. Популяционное поведение лиственных деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. 1994. С. 113-132.
220. Шафранова Л. М. О некоторых возможных переходах от кустарников к травам (на примере рода *Potentilla* L.) // Биологические науки. 1967. № 7. С. 70-76.
221. Шенников А. П. Из результатов исследования морфологии и изменчивости сообществ травянистой растительности. Дневник I Всесоюзн. съезда русск. ботаников в Петрограде в 1921 г. Пгр. 1921.
222. Шенников А. П., Баратынская Е. П. Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ. I. Журн. Русск. ботан. общ. 1923. Т. 8.
223. Шефер-Сафонова Е. Я. Влияние влажности почвы на развитие некоторых древесных пород // Опыты и исследования. М. 1934. С. 39-69.
224. Шиманюк А. П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М.: Учпедгиз. 1957. 479 с.

225. Шиманюк А. П. Дендрология. М.: Лесн. пром-ть. 1974. 264 с.
226. Штанько А. В., Крупышев П. В. Сезонная ритмика древесно-кустарниковых растений для садоводства и озеленения населенных пунктов // Сезонная ритмика декор. древес. растений. М. 1989. С. 3-13.
227. Эйтинген Г. Р. Лесоводство. М. 1949. 416 с.
228. Ярошенко П. Д. Горизонтальное расчленение растительных сообществ // Вопросы ботаники. М. - Л.: Изд. АН СССР. 1960.
229. Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.-Л.: АН СССР. 1961. 324 с.
230. Ярошенко П. Д. Микрофитоценозы (микрогруппировки) в работах зарубежных исследователей // Экология. 1974. № 5. С. 68-74.
231. Яценко В. М., Фиргер В. В. и Шепель Н. Г. К вопросу о создании лесных защитных насаждений на территориях, прилегающих к Пермскому заводу СМС // Пробл. охраны и рационального использования природных ресурсов Западно-Уральского Нечерноземья. Тезисы докладов обл. науч.-технической конференции. 1988. С. 41-43.
232. Aubreville A. Regeneration patterns in the closed forest of Ivory Coast // World Vegetation Types. N. Y.: Columbia Univ. Press. 1971. Н. 41-55.
233. Barden L. S. Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1989. Vol. 70. № 3. P. 558 – 559.
234. Bormann F. H., Likens G. E. Pattern and Process in Forested Ecosystem: Disturbance, Development and Steady State based on the Hubbard Brook Ecosystem Study. N. Y.: Springer Verlag. 1979. 253 p.
235. Braun H. J., Vanaselow G., Khalisy M. Die mogliche Verbreitung des "Ulmenstorbens" durch Wurzelverwachsungen bei Ulmus

- carpinifolia Gled. // *European J. Forest Pathol.* 1978. Bd. 8. H. 3. S. 146 – 154.
236. Brokaw N. V. L. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests // *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Orlando e. a.: Acad. Press. 1985a. P. 53 - 69.
237. Brokaw N. V. L. Gap-phase regeneration in tropical forest // *Ecology*. 1985b. Vol.66. № 3. P.682-687.
238. Brokaw N. V. L., Scheinel S. M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. // *Ecology*. 1989. V. 70. № 3. P. 538-541.
239. Canham R. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps // *Ibid.* 1988. Vol. 69. № 3. P. 58-63.
240. Clements F. E. Nature and structure of the climax. // *J. Ecol.* 1936. V. 24. № 1. P. 252-284.
241. Curtis J. T. A prairie continuum in Wisconsin // *Ecology*. 1955. P. 558-566.
242. Curtis J. T. The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. Madisou. 1959. 230 p.
243. Curtis J. T., Mc Intosh R. P. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin // *Ecology*. 1951. V. 32. № 3. P. 476-498.
244. Dale V. H., Hemstrom M., Franklin J. M. Modelling the long-term effects of disturbances of forest succession, Olympic Peninsula, Washington // *Canad. J. Forest Res.* 1986. Vol. 16. P. 56-57.
245. Danert S. Familie Ulmaceae // *Urania Pflanzenreich. Hohere Pflanzen 1*. Leipzig – Vena – Berlin. Urania – Verlag. 1971. P. 229-231.
246. Daubenmire R. F. Plant communities. A textbook of plant synecology. N. Y. Harper and Row. 1968. 300 p.
247. Falinski J.B. Uprooted trees, their distribution and influence on primeval best biotope // *Vegetation*. 1978. Vol. 38. № 3. P. 175-183.

248. Franklin J. F., Klopsch M., Luchessa K. J. Timing and causes of mortality in natural coniferous forests of Oregon and Washington // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1984. Vol. 65. № 3. P. 206.
249. Geiger R. The climate near ground. USA, Cambridge: Harvard Univ. Press. 1965. 494 p.
250. Gligic, Vojin. Kohlenstoffdioxyd als ökologischer Faktor // Bull. de l'Academie serbe des Sciences. Classe des Sciences mathematiques et natureles. 1958. H. 7. S. 149-154.
251. Grime J. P. Plant strategies and vegetation process. N. Y. 1979. 222 p.
252. Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis. Heidelberg: Springer Verlag. 1978. P. 82-88.
253. Hartshorn G.S. Application of gap theory to strip clear – cuts in Peruvian Amazon // Ecology. 1989. Vol. 70. № 3. P. 576-569.
254. Hibbs D. E. Gap dynamics in hemlock-hardwood forest // Can. J. For. Res. 1982. Vol. 12. № 3. P. 522-527.
255. Hopkins B. Pattern in the plant communities // Journ. Ecol. 1957. V. 45. № 2. P. 451-463.
256. Hubbel S. P., Foster R. B. Canopy gaps and dynamics of neotropical forest. // Plant Ecol. Oxford e. a.: Blackwell Sd. Publ. 1986. P. 77-96.
257. Hytteborn H., Packham Y.R., Verwijst T. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the Montane virgin forest on northern Sweden // Vegetatio. 1987. Vol. 72. № 1. P. 3-19.
258. Jones E. W. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperature zone // New Phytol. 1945. Vol. 44. № 2. P. 130-148.
259. Leibundgut H. Über die Dynamic europaischer Urwaldforschung // Allgem. Forstzeitschr. 1978. H. 24. S. 686-690.

260. Leibundgut H. Europäische Urwalder Bergtufe. Bern; Stuttgart: Haupt. 1982. 308 s.
261. Lorimer C. G. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure // Ecology. 1989. Vol. 70. № 3. P. 565 – 567.
262. Lundegardh B. Der Kreislauf der Kohlensäureversorgung in der Natur. Jena. 1924. 178 s.
263. Martinez-Ramos M., Alvarez- Buylla E. et al. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest // Journ. Ecol. 1988. V. 76. № 3. P. 700-716.
264. Maitinez - Ramos M., Sarukhan J., Pinero D. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. // Plant Population Ecology. Oxford: Blackwell Sci. Publ. 1988. P. 293-313.
265. Martinez - Ramos M., Alvares - Buylla E., Sarukhan J. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest // Ecology. 1989. V. 70. № 3. P. 555-558.
266. Mayer H. Die Verjungung des Gebirgswalds // Schweiz. Zeitschr. Forstw. 1976. Bd. 127. H. 1. S. 14-30.
267. Putz F. E. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Islands. Panama // Ibid. 1983. Vol. 64. № 5. P. 1069-1074.
268. Runcle J. R. Gap regeneration in some old-growth forests of eastern United States // Ecology. 1981. Vol. 62. № 4. P. 1041-1051.
269. Runcle J. R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America // Ecology. 1982. Vol. 63. № 5. P. 1533 – 1546.

270. Runcle J. R. Disturbance regimes in temperate forest // The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.: Acad. Press. 1985. P. 17-33.
271. Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Evstigneev O. I., Minaeva T. Y., Shaposhnicov E. S., Morozov A. S., Yanitskaya T. O., Kuznetsova T. V., Ripa S. I. et al. Current state of coniferous broad leaved forest in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamics. Preprint. Pushchino, PRC RAS. 1995. 76 p.
272. Special Feature: Treefall Gaps and Forest Dynamics // Ecology. 1989. V. 70. № 3. P. 535-576.
273. Spies T. A., Franklin J. F. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest // Ecology. 1989. Vol. 70. № 3. P. 543-545.
274. Tansley A. G. Types of british vegetation. Cambridge. 1911. 416 p.
275. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando ect.: Acad. Press. 1985. XIV. 472 p.
276. The mosaic-cycle concept of ecosystem. Ed. By H. Remmert // Ecol. Stud. V. 85. Heidelberg ect.: Springer Verlag. 1991. 168 p.
277. Unl C. et al. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps // Ibid. 1988. Vol. 69. № 3. P. 167-185.
278. Watt A. S. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Part 2. Sections 2, 3. The development and structure of beech communities on the Sussex Down // Journ. Ecol. 1925. V. 13. P. 27-73.
279. Watt A. S. Pattern and process in the plant community // Journ. Ecol. 1947a. V.35. № 1-2. P. 1-22.
280. Watt A. S. Contributions to the ecology of bracken Pteridium aquilinum. IV. The structure of the community // New Phytologist. 1947b. V. 46. № 1. P. 97-121.

281. Whittmore T. C. On pattern and process in forest // The Plant Community as a Working Mechanism. Oxford e. a.: Black well Sci. Publ. 1982. P. 45-59.
282. Whittmore T. C. The influence of tree population dynamics on forest species composition // Plant Population Ecology: Oxford: Black well Sci. Publ. 1988. P. 273-292.
283. Whittmore T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees // Ecology. 1989. Vol. 70. № 3. P. 536-538.
284. Whittaker R. H. A consideration of climax theory. The climax as a population and pattern // Ecol. monogr. 1953. V. 23. № 1. P. 41-78.
285. Whittaker R. H. Vegetation on the Great Smoky mountains, Oregon and California // Ecol. monogr. 1956. V. 26. № 1. P. 1-80.
286. Whittaker R. H. Classification of natural communities // Bot. Rev. 1962. V. 28. № 1. P. 1-239.
287. Whittaker R. H. Gradient analysis of vegetation // Biol. Rev. 1967. V. 42. № 2. P. 207-264.
288. Whittaker R. H. The design and stability of plant communities // Unifying concepts in ecology. The Hague: Wageningen. 1975. P. 169-181.
289. Whittaker R. H., Lewin A. S. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Population Biol. 1977. V.12. № 2. P. 117-139.

Геоботаническая характеристика ГПП 1
(Инзенский массив)

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,7	0,8	0,8	0,7	0,8	0,7	0,8	0,8
А	<i>Tilia cordata</i> Mill.	5	4	4	5	6	5	5	5	4	5
А	<i>Acer platanoides</i> L.	3	3	4	3	3	4	4	4	3	3
А	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+		+				+		
А	<i>Quercus robur</i> L.	+	+					+			+
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	30	40	30	50	50	40	30	30	50	50
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	3	3	4	3	2	2	3	3	3	3
В	<i>Acer platanoides</i> L.	4	3	2	2	3	3	3	3	4	4
В	<i>Quercus robur</i> L.	+						+			+
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+		+			+	+		
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	+	+	1	1		1	1	+	+
В	<i>Corylus avellana</i> L.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+
В	<i>Lonicera xylosteum</i> Lindl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	60	80	75	80	90	90	60	70	60	60
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	3	3	3	2	3	2	1	4	3	3
С	<i>Quercus robur</i> L.	+						+			
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+		+				+			
С	<i>Acer platanoides</i> L.	2	2	3	2	1	3	2	3	2	2
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	1	+	+	+		+		+	+
С	<i>Corylus avellana</i> L.	+	+	1	1	1					+
С	<i>Lonicera xylosteum</i> Lindl.	+	+		+		+		+	+	
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+		+	+	+		+	+		+
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3	3	2	3	3	3	3	2	3	3
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2
С	<i>Mercurialis perennis</i> L.	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2
С	<i>Asperula odorata</i> L.	1	1	+	+	+	+	+	+	+	1
С	<i>Stellaria holostea</i> L.	1	1	1	1	1	1	1	+	+	1
С	<i>Asarum europaeum</i> L.	+	+	+		+	+		+		
С	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	+		+		+		+	+		+
С	<i>Convallaria majalis</i> L.	+	+							+	+
С	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	+	+	+		+			+		
С	<i>Milium effusum</i> L.	+			+		+	+		+	+
С	<i>Orobis vernus</i> L.	+	+		+	+	+	+		+	+
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	+		+	+			+	+	+	+
С	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+		+	+	+		+	
С	<i>Epipactis latifolia</i> (L.) All.	r				r					

Приложение 2.

Геоботаническая характеристика ПП 2
(памятник природы "Присурская пойменная дубрава")

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,7	0,8	0,8	0,7	0,6	0,8	0,8	0,8
А	<i>Quercus robur</i> L.	3	2	2	3	3	3	2	2	3	3
А	<i>Populus tremula</i> L.	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2
А	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+								+	
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	60	60	70	80	50	60	60	60	60	60
В	<i>Quercus robur</i> L.	2	1	2	2	1	2	2	1	1	2
В	<i>Populus tremula</i> L.	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2
В	<i>Acer platanoides</i> L.		+			+				+	
В	<i>Acer tataricum</i> L.	+	+	+					+	+	+
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+		+	+				+		
В	<i>Lonicera xylosteum</i> Lindl.	+	+			+		+			+
В	<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.				+						
В	<i>Padus avium</i> Mill.	+	1	+	+	+	+		+	+	
В	<i>Rhamnus cathartica</i> L.					+				+	
В	<i>Ribes nigrum</i> L.	+		+			+	+			
В	<i>Rosa majalis</i> Herrm.	+	+	+	+	+			+	+	+
В	<i>Salix caprea</i> L.					+					
В	<i>Salix dasyclados</i> Wimm.	+									
В	<i>Salix fragilis</i> L.								+		
В	<i>Sambucus racemosa</i> L.						+				
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.			+				+			
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	80	80	80	70	90	70	60	70	80	80
С	<i>Quercus robur</i> L.	+	+			+	+	+		+	+
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	2	1	1	1	2	2	1	2	2	2
С	<i>Padus avium</i> Mill.	2		+	+			+	+		+
С	<i>Populus tremula</i> L.	+							+	+	+
С	<i>Acer platanoides</i> L.	2	1								
С	<i>Acer tataricum</i> L.		+		+	+		+			
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.						+			+	
С	<i>Lonicera xylosteum</i> Lindl.			+							+
С	<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.						+				
С	<i>Rhamnus cathartica</i> L.				+	+					
С	<i>Ribes nigrum</i> L.	+	+						+		
С	<i>Rosa majalis</i> Herrm.	+				+		+			
С	<i>Salix caprea</i> L.			+							
С	<i>Salix dasyclados</i> Wimm.							+		+	
С	<i>Salix fragilis</i> L.	+									
С	<i>Sambucus racemosa</i> L.				+	+					
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	3	2	1	1	2	1				+
С	<i>Urtica dioica</i> L.	4	+	2	1	2	3	3	3	3	3
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3	3	2	1	1	1	+	3	3	1
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+			+	+		+		+
С	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.				+	+					
С	<i>Aristolochia clematitis</i> L.			+						+	
С	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	1	1								
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	1			+	+	1	1		1	1
С	<i>Chelidonium majus</i> L.		+		+	+					

C	<i>Convallaria majalis</i> L.	+		1	+	+			+		+
C	<i>Dactylis glomerata</i> L.		1	+	+	+	+		+	+	
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+				+	+			+	+
C	<i>Fragaria vesca</i> L.		+		+			+	+		
C	<i>Galium mollugo</i> L. s. l.		+	+	+	+		+	+		
C	<i>Geum urbanum</i> L.	+	1	+	+	+	+			+	+
C	<i>Glechoma hederacea</i> L.	+		+		+	+		+	+	
C	<i>Glyceria nemoralis</i> (Uechtr.) Uechtr. et Koern.			+	+						
C	<i>Heracleum sibiricum</i> L.	+					+				
C	<i>Lamium purpureum</i> L.		1		+	+	1				
C	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	+	+					+		+	
C	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.					+	+				
C	<i>Mercurialis perennis</i> L.	+		+	+	+	+	+	+		+
C	<i>Prunella vulgaris</i> L.		+							+	
C	<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.	+						+	+		
C	<i>Rosa majalis</i> Herrm.	+		+						+	+
C	<i>Rubus caesius</i> L.	+		1		1		1	+	+	+
C	<i>Rubus idaeus</i> L.	+		+	+	+		+		+	+
C	<i>Stellaria holostea</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+	+
C	<i>Vicia cracca</i> L.						+		+		
C	<i>Viola mirabilis</i> L.		+			+				+	+

Геоботаническая характеристика ГП 3
(памятник природы “Присурская пойменная дубрава”)

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,7	0,8	0,8	0,7	0,8	0,7	0,8	0,8
А	<i>Quercus robur</i> L.	3	1	2	1	3	1	3	1	1	+
А	<i>Populus tremula</i> L.	2									
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	30	40	30	50	50	40	30	30	50	50
В	<i>Quercus robur</i> L.				+	+		+			
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+			+		+			+
В	<i>Padus avium</i> Mill.	+						+		+	
В	<i>Populus tremula</i> L.			+							+
В	<i>Acer platanoides</i> L.		+			+		+			
В	<i>Acer tataricum</i> L.	1	1	1	3	1	3		3	2	2
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+						+			
В	<i>Lonicera xylosteum</i> Lindl.					+					
В	<i>Rubus idaeus</i> L.	1									
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+						+			
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	60	80	75	30	50	60	60	40	60	60
С	<i>Quercus robur</i> L.	+						+			
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+				+		+		+	+
С	<i>Padus avium</i> Mill.			+							
С	<i>Populus tremula</i> L.		+		+						+
С	<i>Acer platanoides</i> L.	+						+			
С	<i>Acer tataricum</i> L.	1		1	1	+	+	+	+	+	+
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+									
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	4	1	3		3	1	3	2	1	1
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	3		+		+		2			
С	<i>Convallaria majalis</i> L.	+	+	+		+		+		+	+
С	<i>Geum urbanum</i> L.	1	+	+	+	1			+		
С	<i>Glechoma hederacea</i> L.	+		1		+		1			+
С	<i>Lysimachia nummularia</i> L.		+	1	+			+			
С	<i>Rubus idaeus</i> L.	+								+	
С	<i>Stellaria holostea</i> L.	2		3		+	+	2			+
С	<i>Urtica dioica</i> L.	2	2	1	2	2	3	2	2	1	1

Приложение 4.

Геоботаническая характеристика ПП 4
(памятник природы “Шнаевская ясеневая дубрава”)

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,6	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7	0,6	0,6	0,6	0,7
А	<i>Quercus robur</i> L.	3	2	2	1	3	3	2	2	2	3
А	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	4	3	3	2	3	4	3	3	2	2
А	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	1	2	3	2	2	1	1	2
А	<i>Acer platanoides</i> L.	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2
А	<i>Populus tremula</i> L.	+	+		+	1	1	+	+	+	+
А	<i>Betula pendula</i> Roth.	r									
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	80	60	70	50	60	60	70	60	60	70
В	<i>Acer platanoides</i> L.	3	2	2	1	1	2	2	1	3	1
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2
В	<i>Quercus robur</i> L.	1	1			+		+	+	+	
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	1	2	2	1	1	2		1	1
В	<i>Corylus avellana</i> L.	1	1	+		+		+	+	+	+
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	2	1	1	2	1	2	2		1
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+				+		+		
В	<i>Padus avium</i> Mill.	+		+							+
В	<i>Populus tremula</i> L.	+			+	+				+	+
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	60	70	60	70	70	80	80	70	80	70
С	<i>Acer platanoides</i> L.	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1	2	3	2	1	1	2	1	1	1
С	<i>Padus avium</i> Mill.	+		+	+	+			+	+	
С	<i>Populus tremula</i> L.	+	+		+		+				+
С	<i>Quercus robur</i> L.	+	+			+	+				+
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	1	1	1	+	1	1	1	1	+	+
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1
С	<i>Corylus avellana</i> L.	+	1	+	+			+	1	+	
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	+	+	+		+				+
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.			+					+	+	
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	4	3	4	2	2	3	3	3	3	3
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	2	2	1	2	2	1	1	2	2	2
С	<i>Glechoma hederacea</i> L.	2	2	1	2	2	1	1	1	1	1
С	<i>Asarum europaeum</i> L.	+	+			+	+	+		+	+
С	<i>Convallaria majalis</i> L.			+		+			+	+	
С	<i>Dactylis glomerata</i> L.	1		1	+	+	+	+		1	
С	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	+	+		+				+	+	+
С	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.		+	+	+			+	+	+	
С	<i>Geum urbanum</i> L.	+	+	+	+	+	+			+	+
С	<i>Melampyrum nemorosum</i> L.		+			+		+	+		
С	<i>Melica nutans</i> L.	+		+	+		+				+
С	<i>Milium effusum</i> L.			+		+		+	+	+	+
С	<i>Orobis vernus</i> L.	1	1		+	+			+	1	1
С	<i>Poa nemoralis</i> L.		+	+			+	+		+	
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	+		+	+		+		+		+
С	<i>Stellaria holostea</i> L.	1	1	+	1	1	+	+	1	1	1
С	<i>Viola mirabilis</i> L.		+	1				+		+	+

Приложение 5.

Геоботаническая характеристика ПП 5
(памятник природы “Шнаевская ясеневая дубрава”)

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,8	0,8	0,7	0,7	0,8	0,9	0,8	0,8
А	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3	3	2	2	2	3	3	2	3	3
А	<i>Populus tremula</i> L.	4	3	3	3	4	4	3	3	3	3
А	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2
А	<i>Quercus robur</i> L.	1	1	1	1	+		+	1	1	1
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	80	80	80	70	80	80	70	70	60	70
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2	2	2	1	1	2	2	3	3	2
В	<i>Populus tremula</i> L.	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2
В	<i>Acer platanoides</i> L.	2	2	1	1	2	2	2	1	1	2
В	<i>Acer tataricum</i> L.	+	+	+	1			+	+	1	1
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+			+	+	+			
В	<i>Corylus avellana</i> L.	2	2	1	1	1	2	2	+	+	1
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	3	3		2	2	3	3	3	2	2
В	<i>Padus avium</i> Mill.	+			+				+	+	+
В	<i>Quercus robur</i> L.	+		+	+	+	+			+	
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	1		+	+	1	+	+	1
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	60	60	60	50	60	60	70	60	50	60
С	<i>Acer platanoides</i> L.	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
С	<i>Padus avium</i> Mill.	+	+		+	+	+				
С	<i>Populus tremula</i> L.			+	+	+		+			
С	<i>Quercus robur</i> L.	+	+			+		+	+		
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+			+	+	+		+		
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	1	1	1	2	2	1	1	2
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+		+	+	1	1	+	+	1	+
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	3	3	2	3	3	3	2	3	3	3
С	<i>Glechoma hederacea</i> L.	2	2	2	2	1	2	2	2	1	1
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1
С	<i>Asarum europaeum</i> L.		+	+			+	+			+
С	<i>Convallaria majalis</i> L.	+		+	+	+			+		
С	<i>Corilus avellana</i> L.	1	1	1	+	1	1	+	+		+
С	<i>Dactylis glomerata</i> L.	1		+	+		1	1	1		1
С	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott		+			+	+			+	
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	1	2	2	1	1	1	2		1
С	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	+		+	+				+	+	+
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1	1	2	2	1	1	1	+	+	
С	<i>Geum urbanum</i> L.			+	+	+		+		+	+
С	<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	+	+	+	+		+				
С	<i>Melica nutans</i> L.		+		+				+	+	
С	<i>Milium effusum</i> L.	+				+		+	+		+
С	<i>Orobis vernus</i> L.				+		+	+	+		
С	<i>Poa nemoralis</i> L.		+						+	+	+
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	+		+	+			+	+	+	
С	<i>Stellaria holostea</i> L.	1	1	+		+	1	1	1	1	+
С	<i>Viola mirabilis</i> L.	1	1	+				+	+		

Геоботаническая характеристика ПП 6

(заповедник "Калужские засеки")

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,8	0,7	0,8	0,8	0,8	0,7	0,8	0,8
А	<i>Quercus robur</i> L.	3	3	2	2	3	3	2	2	3	3
А	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	4	4	2	2	3	3	2	2	1	2
А	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	2	1	2	3	2	2	1	2
А	<i>Acer platanoides</i> L.	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2
А	<i>Populus tremula</i> L.	1		1	1	2			1	1	1
А	<i>Acer campestre</i> L.	1	1			1	1	1		1	1
	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	1	1	+	1	1		1		1
А	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1		1			1	1	1		1
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	80	80	80	80	70	70	80	80	80	80
В	<i>Acer platanoides</i> L.	2	2	1	2	2	2	3	2	2	2
В	<i>Acer campestre</i> L.	1	2	1	1	1	1			1	1
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	1	2	2	1	2	2	1	2
В	<i>Quercus robur</i> L.	1	2	2	1	2		1			1
В	<i>Populus tremula</i> L.	2			1			1	1	1	
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2	2	2	1	2	2		2	2	2
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	2	1	1	2		1	1	1		1
В	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1		1	1	1			1	1	1
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1	+				+		+		
В	<i>Corylus avellana</i> L.	1		1	1			1			1
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+		+	+		+	+	+	+	
В	<i>Padus avium</i> Mill.		+			+	+				+
В	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	+		+	+			+			
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	60	60	70	70	60	60	60	70	70	70
С	<i>Acer platanoides</i> L.	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1
С	<i>Acer campestre</i> L.	1	1				1	1	1	1	
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	2	+	1	2	2	+	2	2
С	<i>Quercus robur</i> L.	1			1		+	+		+	
С	<i>Populus tremula</i> L.	+		+					+		
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1	1	1	2		+	+		+	
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	2			2	1		1	1	1
С	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1		1	1			1	1		+
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+		+	+		+				
С	<i>Corylus avellana</i> L.			+	+			+	+		
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+		+						+	
С	<i>Padus avium</i> Mill.						+	+			
С	<i>Lonicera xylosteum</i> L.				+	+					
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3	3	2	2	2	3	3	2	1	2
С	<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	3	3	3	4	3	3	3	2	3	3
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	2	2	3	2	1	1	2	2	2	2
С	<i>Glechoma hederacea</i> L.	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2
С	<i>Adoxa moschatellina</i> L.	1				1	1			+	+
С	<i>Asperula odorata</i>	1		1	1			+	+	+	+
С	<i>Asarum europaeum</i> L.		+	+	+	+		+			
С	<i>Athyrium filix-foemina</i> (L.) Roth	+					+	+			
С	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott		+					+			
С	<i>Mercurialis perennis</i> L.	+	1		1	+			+	+	
С	<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb) Cavara et Grande						+				

C	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.			+				+			
C	<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	+									
C	<i>Alchemilla vulgaris</i> L.				+					+	+
C	<i>Anemone ranunculoides</i> L.		+	+			+	+	+		
C	<i>Anemone sylvestris</i> L.					+				+	
C	<i>Angelica sylvestris</i> L.		+		+	+			+		
C	<i>Bromopsis benekenii</i> (Lange.) Holub.	+	+	+				+		+	
C	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray				+	+					
C	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.			+			+	+			
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+									
C	<i>Fragaria vesca</i> L.									+	+
C	<i>Geum rivale</i> L.	+					+		+		+
C	<i>Geum urbanum</i> L.		+	+				+		+	+
C	<i>Convallaria majalis</i> L.	+			+	+	+				
C	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.							+			
C	<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	+								+	+
C	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+		+	+				+		
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt		+				+	+			
C	<i>Melica nutans</i> L.	1				+				+	
C	<i>Milium effusum</i> L.	+			+	+				+	
C	<i>Orobis vernus</i> L.	+		+				+	+		
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.		+				+	+			
C	<i>Poa nemoralis</i> L.	+		+		+				+	
C	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	+			+	+			+	+	+
C	<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce		+					+			
C	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	+		+					+	+	
C	<i>Stellaria holostea</i> L.	+	+		+		+	+		+	+
C	<i>Stellaria nemorum</i> L.	+			+	+					+
C	<i>Urtica dioica</i> L.						+				
C	<i>Veronica longifolia</i> L.			+							
C	<i>Viola mirabilis</i> L.	+							+		
C	<i>Viola canina</i> L.		+								+

Геоботаническая характеристика ПП 7

(заповедник "Брянский лес")

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	Древесный ярус										
A	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,7	0,8	0,7	0,8	0,8	0,7	0,8	0,8
A	<i>Populus tremula</i> L.	3	3	3	3	3	+	2	2	+	+
A	<i>Quercus robur</i> L.	4	2	3	3	3	3	2	3	2	3
A	<i>Acer platanoides</i> L.	2	3				2	2			2
A	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.								2	3	1
A	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	3				2	2		2	2
A	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			2							
A	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.								2		
A	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	2	1								
B	Ярус подроста и подлеска										
B	Средняя сомкнутость крон	80	60	70	80	60	40	30	40	40	40
B	<i>Acer platanoides</i> L.	3	3	2	2	3	3	2	3	+	
B	<i>Tilia cordata</i> Mill.	3	3	2	2	3	2	2	2	3	2
B	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	+	3	3	+	+	1	2		2
B	<i>Quercus robur</i> L.	1	1					1		1	
B	<i>Populus tremula</i> L.										r
B	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			+							
B	<i>Acer campestre</i> L.						+				
B	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.		+	+		+	+		+	+	+
B	<i>Corylus avellana</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+	+
B	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.						2				
C	Травяной ярус										
C	Среднее проективное покрытие, %	60	60	40	50	50	60	70	70	70	80
C	<i>Acer platanoides</i> L.	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+
C	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C	<i>Equisetum palustre</i> L.			+	+	+	+		+		
C	<i>Padus avium</i> Mill.			+							
C	<i>Populus tremula</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C	<i>Quercus robur</i> L.	+				+	+	+		+	+
C	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+
C	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	4	3	3	3	2	3	3	3	2	2
C	<i>Actaea spicata</i> L.				+				+		
C	<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb) Cavara et Grande									+	
C	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth			+		+					
C	<i>Asarum europaeum</i> L.	+	1	+	+	+	1	2	2	2	2
C	<i>Carex digitata</i> L.	+						+		+	
C	<i>Carex pilosa</i> Scop.	2	+					2	1	3	+
C	<i>Cardamine amara</i> L.						+				
C	<i>Circaea lutetiana</i> L.			+		+					
C	<i>Convallaria majalis</i> L.	2	1		+	+		+	+	1	+
C	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.					+	+				
C	<i>Dryopteris carthusiana</i> H.P.Fuchs		+	+	+	+				+	
C	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	+									
C	<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	+	2	2	2	2	2	3	3	3	2
C	<i>Geum rivale</i> L.			+							
C	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	2	3	+	3	2	2	+	1	1	3
C	<i>Geum urbanum</i> L.		+	+		+					+
C	<i>Glechoma hederacea</i> L.		+			+	+		+		

C	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	1									
C	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	+	+	2	+	+	2	+	+	+	+
C	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+	+		+	+	+	+	+	+	+
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	+		+	+				+	+	+
C	<i>Malus sylvestris</i> Mill.									+	
C	<i>Mercurialis perennis</i> L.	1	1		2	2	3	+	1	+	3
C	<i>Milium effusum</i> L.	+	1	+	+	+	+	+		+	1
C	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.				+	+	+	+	+		+
C	<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench			2	+	+	+				
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.					+				+	
C	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.							+			
C	<i>Platanthera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.			r							
C	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	+	1		+	1	+	+	+	+	+
C	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	+	+	1	+	+	1	+	1	+	+
C	<i>Rubus saxatilis</i> L.			+		+		+	+	+	
C	<i>Solanum dulcamara</i> L.			+	+			+			
C	<i>Solidago virgaurea</i> L.								+		
	<i>Sorbus aucuparia</i> L.										+
C	<i>Stachys sylvatica</i> L.					+	+				
C	<i>Stellaria holostea</i> L.	2	1	1	+	2	+	1	1	2	1
C	<i>Trientalis europaea</i> L.								+		
C	<i>Urtica dioica</i> L.		+	2		+	1				
C	<i>Vicia cracca</i> L.					+		+	+		
C	<i>Viola mirabilis</i> L.	+		+		+	+	+	+	1	+

Приложение 8.

Геоботаническая характеристика ПП 8

(заповедник "Брянский лес")

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	Древесный ярус										
A	Средняя сомкнутость крон	0,8	1,0	80	80	90	90	90	90	90	90
A	<i>Quercus robur</i> L.	3	4	4	3	3	4	3	5	3	4
A	<i>Populus tremula</i> L.	4	5	5	2	2	3	3		2	3
A	<i>Acer platanoides</i> L.	2	3			3	2	2	1	2	3
A	<i>Fraxinus excelsior</i> L.			2		3		3	2		3
A	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	3	+		3		3	2		3
A	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2		2		1	2				
A	<i>Ulmus glabra</i> Huds.		+					+	2		
A	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			r				r	2		
A	<i>Salix caprea</i> L.								2		
A	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.						3				
B	Ярус подроста и подлеска										
B	Средняя сомкнутость крон	30	60	60	100	50	30	60	40	80	40
B	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	2	3	2	2	4	3	3	3
B	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	1	3	2	+				2
B	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	3	1	3	2	2	+	3	+	+	2
B	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.		+	+	+	+		+		+	
B	<i>Corylus avellana</i> L.		+	2			2		2	3	+
B	<i>Fraxinus excelsior</i> L.				+		1	+	+	+	
B	<i>Populus tremula</i> L.			+	2	+					
B	<i>Quercus robur</i> L.				2						
C	Травяной ярус										
C	Среднее проективное покрытие, %	60	90	90	90	40	80	70	70	40	80
C	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	+	1	1	2	+	+	+	+
C	<i>Tilia cordata</i> Mill.	1	1	+	2	1	1	2	+	+	+
C	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+
C	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+
C	<i>Corylus avellana</i> L.	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+
C	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+	1	1	+	1	1	+	+
C	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.			+							
C	<i>Populus tremula</i> L.	+	+		+	+	+	+	+		
C	<i>Quercus robur</i> L.	+		+		+	+	+	+	+	+
C	<i>Adoxa moschatellina</i> L.							+	1		
C	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	2	3	2	2	3	3	2	2	+	3
C	<i>Actaea spicata</i> L.			r	r						r
C	<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb) Cavara et Grande	+					+				
C	<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub					+		+	+	+	
C	<i>Angelica sylvestris</i> L.					r					
C	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.										+
C	<i>Asarum europaeum</i> L.	+	+	+	1	1	1	+	+	1	+
C	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth				+					r	r
C	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.							+		+	
C	<i>Calamagrostis epigaeos</i> (L.) Roth									+	
C	<i>Carex digitata</i> L.		+		r			r			
C	<i>Carex pilosa</i> Scop.	+	+	2	2	+	+	1	2	1	
C	<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.			r							
C	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.			r	+	+	+				

[illegible]

Приложение 9.

Геоботаническая характеристика ПП 9
(заповедник "Брянский лес ")

Ярус	Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Древесный ярус										
А	Средняя сомкнутость крон	0,8	0,8	0,8	0,8	0,7	0,7	0,8	0,6	0,8	0,8
А	<i>Acer platanoides</i> L.	3	3	4	1	1	1	1	1	1	1
А	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.							+		+	+
А	<i>Populus tremula</i> L.	5	5	4	+	2	2	3	3	3	3
А	<i>Quercus robur</i> L.				+						
А	<i>Tilia cordata</i> Mill.		3	3		+		+	+		2
А	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+			1	+		+	+	+	+
В	Ярус подроста и подлеска										
В	Средняя сомкнутость крон	30	20	20	20	30	30	60	60	60	60
В	<i>Acer platanoides</i> L.				+	+	+	+	1	1	+
В	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.					+					
В	<i>Corylus avellana</i> L.		+	3	1		+				+
В	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.			+						+	+
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.				1						
В	<i>Padus avium</i> Mill.	+	+					+	+	+	
В	<i>Populus tremula</i> L.						1	1	1	1	2
В	<i>Quercus robur</i> L.					+					
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.								+		
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	2	2	2	2	+	1	1	1	+
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+			1	+		+	+	+	+
В	<i>Viburnum opulus</i> L.			+							
С	Травяной ярус										
С	Среднее проективное покрытие, %	60	70	70	60	70	80	60	60	70	60
С	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
С	<i>Corylus avellana</i> L.	+	+		+	+	+	+		+	
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	+	2	+	+	+	+	+	+	+	+
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.				+	+		+	+	+	+
С	<i>Padus avium</i> Mill.	+	1	+	+	+		+	+	+	+
С	<i>Populus tremula</i> L.		+	+			+				
С	<i>Quercus robur</i> L.				+	+		+	+		
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	1	+	+		+	+	+	+	+
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
С	<i>Viburnum opulus</i> L.										+
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3	3	2	3	3	2	3	2	1	3
С	<i>Actaea spicata</i> L.		+								+
С	<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb) Cavara et Grande		+								
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.			r							
С	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	+									+
С	<i>Carex pilosa</i> Scop.	2			+	+	+	+	+		+
С	<i>Chelidonium majus</i> L.	+						+	+	+	+
С	<i>Convallaria majalis</i> L.	2	2	1	+	+	+	+	+	+	+
С	<i>Dryopteris carthusiana</i> H.P.Fuchs	+	+		+	+		+	+	+	
С	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	+			+	+	+	+		+	+
С	<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	3	3	3	2	1	1	2	1	1	1
С	<i>Galium intermedium</i> Schult.	2	2	1	2	1	2	1	1	+	+
С	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	2	2	1	2	1	2	1	1	+	+
С	<i>Geum urbanum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
С	<i>Glechoma hederacea</i> L.	2				+	+	+	+	+	+
С	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.		+	+	+	+		+		1	+

Приложение 10.

Геоботаническая характеристика ПП 10

(заповедник “Брянский лес”)

[illegible]

Приложение 11.

Пример геоботанического описания ГПП1 (Сурское лесничество) по сторонам света в пределах окон.

Части окна	Виды	Окна			
		1	2	3	4
Север	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	4	3	2	2
	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	2			
	<i>Mercurialis perennis</i> L.	2	2	2	3
	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	2	3		3
	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.		2		
	<i>Carex pilosa</i> Scop.		2	2	1
	<i>Paris quadrifolia</i> L.		1	2	1
	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.		2	1	2
Юг	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3		4	3
	<i>Carex pilosa</i> Scop.	2		2	2
	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	2			
	<i>Mercurialis perennis</i> L.	3			
	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.		3	2	3
	<i>Convallaria majalis</i> L.		2		
	<i>Lonicera xylosteum</i> L.				3
	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.				2
Запад	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	4	4	4	2
	<i>Carex pilosa</i> Scop.	3		2	
	<i>Mercurialis perennis</i> L.	3	2	1	2
	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	3			
	<i>Acer platanoides</i> L.		2	1	
	<i>Glechoma hederacea</i> L.		1		
	<i>Urtica dioica</i> L.			2	
	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.			2	1
Восток	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3	3	3	4
	<i>Mercurialis perennis</i> L.		2		2
	<i>Paris quadrifolia</i> L.		2		
	<i>Carex pilosa</i> Scop.	2	3	3	4
	<i>Acer platanoides</i> L.	2			
	<i>Stellaria holostea</i> L.	1			
	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	2	2		4
	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.				
Центр	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	3	2		1
	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	3	3		+
	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.		2	1	1
	<i>Carex pilosa</i> Scop.			1	1
	<i>Mercurialis perennis</i> L.	2	2	2	