

Глава 5

ЗАПОВЕДНИК КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ

5.1. Краткая характеристика природных условий

Государственный природный заповедник Калужские засеки находится на юго-востоке Калужской области на территории, пограничной с Орловской и Тульской областями, в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов [Растительность..., 1980].

Заповедник был организован в 1992 году в связи с присутствием здесь старовозрастных широколиственных лесов, малой нарушенностью территории сплошными рубками и распахками [Восточноевропейские..., 1994]. Заповедник включил в себя Ягодненское и частично Ульяновское и Ленинское лесничества Ульяновского леспромхоза. В настоящее время заповедник состоит из двух территориально не связанных друг с другом частей, находящихся на расстоянии 12 км друг от друга. Общая площадь заповедника – 18533 га; площадь северного участка (Ульяновское лесничество) – 6749 га; южного участка – 11784 га, из них 7136 га – Ягодненское и 4648 га – Ленинское лесничества. Заповедник в пределах 200 м от границ окружен охранной зоной, площадь которой 1935 га.

Территория заповедника находится в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности, на водоразделе рек Оки и Вытебети (приток р. Жиздры). Преобладающие высоты – 150–250 м н.у.м.; наивысшая точка – 275 м. Рельеф образован полого холмистым покровом ледниковой морены, эрозийный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью.

Коренные породы представлены отложениями мелового периода. Четвертичные отложения Днепровского оледенения представлены моренными и моренными лессовидными суглинками (северная часть Ягодненского лесничества и юго-восточная часть Ульяновского лесничества) и воднолед-

никовыми песками (остальная территория). Долина р. Вытебети – это современный и древний аллювий, а также водноледниковые отложения Днепровского оледенения. Мощность четвертичных отложений в основном не превышает 20 м.

В соответствии с почвенно-географическим районированием Нечерноземья [Физико-географическое..., 1963] территория находится на стыке Среднерусской провинции серых лесных почв и Среднерусской южнотаежной 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.

Среднегодовая температура +4,4°C. Среднегодовое количество осадков – 596 мм [Справочник..., 1967].

Максимальное количество осадков выпадает в июле–августе, минимальное – в декабре–январе. Средняя относительная влажность воздуха – 66–74%. Преобладают западные и юго-западные ветры.

5.2. Краткий очерк истории Калужских засек

Калужские засеки – название, которое с XVIII века применяли для части территории Калужской губернии, входившей в состав Заокской засечной черты Московского государства XVI–XVII веков. К Калужским засекам относятся Козельские, Перемышльские засеки, часть Лихвинских и Белевских засек. Территория заповедника включила в себя Козельскую Дубенскую засеку (Южный участок заповедника, Ягодненское лесничество), южную половину Козельской Столпницкой засеки (Северный участок, часть Ульяновского лесниче-

ства), а также фрагменты Белевской Бобриковской засеки, располагавшиеся на территории Козельского уезда.

Ниже мы кратко рассмотрим историю территории Калужских засек, обращая особое внимание на события, оказавшие значимое влияние на формирование растительного и почвенного покрова засек.

Памятники археологии, бесспорно относящиеся к палеолиту, для Калужской области неизвестны. В мезолите и неолите верховья р. Оки были заняты близкими по материальной культуре и происхождению племенами охотников и рыболовов.

В эпоху бронзы территория области была заселена двумя группами племен шнуровой керамики и боевых топоров: фатьяновской и среднеднепровской. Обе эти группы занимались производством хозяйства: земледелием, скотоводством, а также выплавкой меди и бронзы. С конца третьего тысячелетия до н.э. у них получает широкое распространение подсечное земледелие, о чем свидетельствует большое число рабочих топоров на каждой стоянке [Краснов, 1971; Крайнов, 1972].

Археологические памятники раннежелезного века (городища и селища), расположенные в центральной и южной частях Калужской области, относят к юхновской и верхнеокской культурам (VIII–VII века до н.э. – первые века н.э.). Поселенцы выплавляли железо, медь, бронзу; из железа изготавливали ножи, топоры, с первых веков н.э. – серпы. В хозяйстве сочетались земледелие, животноводство, рыболовство и охота. В первых веках н.э. во всем ареале этих культур формируется почепская культура (I–III века н.э.). В ее памятниках чаще встречаются изделия из металлов; основу хозяйства составляли животноводство и земледелие, вероятно, пашенное [Археологическая..., 1992]. В конце эпохи раннего железа и начале средневековья (IV–VII века н.э.) на территории области распространена мощинская культура. Основу хозяйства составляли животноводство и пашенное земледелие.

Славянская колонизация охватила бассейн Верхней Оки в VIII–IX веках. Практически вся территория Калужской области была заселена вятичами. К XII–XIII векам водораздельные территории практически полностью были охвачены трехпольной системой земледелия [История..., 1987].

В 1146 году на страницах летописей в связи с борьбой русских князей за власть впервые появляется г. Козельск на р. Жиздре. В 1223 году Русь “знакомится” с татарами, а в 1238 году происходит легендарная оборона Козельска от войск Батые.

Никоновская летопись (ПСРЛ, т. X, 1846, с. 111–112) позволяет примерно представить численность населения в то время: если после семинедельной осады часть защитников в открытом бою смогли “избища” до 4 тыс. воинов противника, то население города (вместе с предместьями) накануне нападения могло составлять более 10 тыс. человек.

В XIII–XIV веках население в краю вятичей увеличивается в связи с миграцией населения из среднего Приднепровья. В верхнеочье возникают новые княжества – со второй половины XIII века Козельский уезд входит в состав Карачевского княжества. После 1339 года начинается история Козельского удельного княжества [Евгин, 1996], которая для него оказывается историей борьбы Литвы и Москвы. В 1494 году Козельское княжество окончательно включено в состав Московского государства [Любавский, 1996]. В это время формируются звенья будущей засечной черты, у которых Иван III содержит постоянное войско.

На протяжении XVI века происходят татарские набеги на Московское государство, что приводит его к необходимости расширить меры защиты границ. С третьей четверти XVI века в податной системе Московского государства появляются “засечные деньги”, собиравшиеся на расходы по укреплению засечной черты [Яковлев, 1916]; для охраны черты были поставлены засечные приказчики, головы, сторожа.

Окончательное формирование единой Заокской засечной черты – первой засечной черты Московского государства – можно отнести к 1563–1566 годам. Под 1566 годом летопись отмечает завершение больших работ на засечной черте, дозор которым произвел Иван IV самолучно (ПСРЛ, т. XII, 1846).

При помощи дозорных книг засек 389, 390, 415, 416 второй половины XVII века и разрядных росписей за 1638 и 1639 годы А.И. Яковлев [1916] подробно установил топографию Заокской засечной черты. В черту входило 10 засек: Рязанские, Каширские, Веневские, Тульские, Крапивенские и др. Большинство этих засек распадалось на отдельные звенья (также именуемые засеками) со своими самостоятельными названиями.

Интересующие нас Козельские и Белевские засеки граничили с севера с Пермьшльской засекой, с востока – с засеками Лихвинскими. Козельские засеки включали в себя Столпницкую, Дубенскую, Кичинскую, Сенецкую засеки. Общая протяженность Козельских засек вместе с Белевской Бобриковской засекой составляла 92 версты 450 сажень. Для усиления защиты заповедных лесов Иван IV заселил прилегавшие места беглым

народом с назначением их в стражу и освобождением от различных податей и налогов [Савельев, 1876]. В 1571 году издается общий устав о сторожевой и станичной службе, выработанный совещанием детей боярских [Любовский, 1996].

Однако засечная черта не выступила панацеей от нашествий. Конец XVI века явился временем наиболее разрушительных татарских походов. Но, несмотря на многочисленные бедствия, население Козельска к началу XVII века было максимальным за всю историю и насчитывало около 15 тыс. человек.

В начале XVII века, в Смутное время, Козельские земли оказались вовлечены в разрушительные события, связанные с именами Лжедмитрия II, Шаховского, Болотникова и др. После набега “вольных людей” в 1610 году население Козельска уменьшилось более чем вдвое [Евгин, 1996]. В сельских поселениях к 1627 году число пустых дворов достигает 55% [Попов, 1937]. К этому привели продолжающиеся набеги крымских татар и иных “разбойных людей”, “украинских шаек”, а также голод 1601–1603 годов и эпидемия холеры. Засечная черта в смутное время не поддерживалась и практически перестала существовать.

После избрания царем Михаила Федоровича в 1613 году восстанавливаются ополчения, ежегодно высылаемые для защиты от крымских набегов [Готье, 1913]. Пушкарский приказ назначал и содержал штат должностных лиц, охранявших засеку преимущественно от местного населения. Кроме того, засеки были поделены на мелкие звенья, за охрану которых отвечали жители ближайших поселений.

Участившиеся в 1635 году набеги татар подвигли правительство срочно возобновить укрепление окраинных районов – в 1638 году производится реконструкция Заокской черты. Исторические материалы этих лет сохранились наилучшим образом, что позволяет составить довольно полное представление о ситуации на засечной черте, в частности, на Козельских и на Белевской Бобриковской засеках. Эти документы разобраны и частично опубликованы А.И.Яковлевым [1916].

После 1638 года Заокская засечная черта начинает терять свое оборонительное значение. Московское государство расширяет свои границы на юг и на восток, где создаются новые оборонительные линии. По уложению Алексея Михайловича в 1649 году засечные леса были выделены в отдельную категорию, помимо вотчинных, поместных, общих, въездных и поверстных [Врангель, 1841].

С 1638 по 1654 год на засечную черту лишь 4 раза выдвигалась полевая армия малой численности. Засеки по-прежнему охраняются сторожами, пытающимися “отводить порухи”, которые в это время в засеках чинятся в большом количестве. После кризиса начала XVII века вновь растет численность населения, в том числе за счет иммиграции из центральных районов, а также с Поднепровья. В это же время получает развитие промышленность – организуются все новые поташные (калийные) и смольчужные заводы, причем участки засек становятся центрами заводских конгломераций. Правительство, обеспокоенное скорым освоением засечных массивов, в 1659 году издает запрет обосновывать в засечных лесах и вблизи засек новые заводы без особого государева повеления.

В 1659–1660 и в 1676–1679 годах проводятся реконструкции засечной черты, при этом оба раза используются расчеты 1638 года. До конца XVII века на засечной черте проводят то частичные, то общие дозоры. Обычно за время между дозорами засечные укрепления успевают сгнить, а в засечных лесах “учинялись порухи”. Существует множество свидетельств порубок, пастьбы скота, распашек и даже основания поселений внутри засек (ЦГАДА, ф.1209, оп.1, №414, л.769; там же, №389, л.414) [Цветков, 1957].

В 1712 году Петр I, заботясь о вещественном обеспечении своей военной политики, основывает Тульский оружейный завод и Брянское адмиралтейство, ставшие основными потребителями леса из Калужских и Тульских засек. В то же время Петр уделяет значительное внимание сохранности и разведению лесов. Целый ряд законов, изданных им на протяжении царствования, строго ограничивает пользование лесами и предписывает проведение искусственного лесовозобновления [Арнольд, 1895, с.210]. Как известно, в 1722 году для непосредственного заведования заповедными лесами в составе Адмиралтейства учреждена должность обервальдмейстера, а в 1723 году издана новая, вальдмейстерская, инструкция, значительно расширившая вальдмейстерский состав. В инструкциях особо оговорен порядок описания и охраны засечных лесов, а пустоши внутри засек велено “вспахать и посеять желуди” [Цветков, 1957, с.140].

В 1732 году Анна Иоановна издает инструкцию “О заводе и о севе для флота вновь лесов”. В ней рекомендуется: “Дубовые и другие годные для флота деревья подчищать, сохранять и производить в удобных местах посевы лесов; подчищенные и засеянные участки обрывать канавами”

[Арнольд, 1895, с.211]. В этом указе впервые говорится о вызванных из Германии формейстерах, которым вверялся надзор за всеми подчиненными и засеянными пространствами и поручалось засеивать выбранные участки. Вероятно, наиболее старые сохранившиеся культуры дуба в Калужских засеках относятся именно к этому времени.

В 1737 и 1739 годах изданы указы о предоставлении в ведение оружейной конторы Тульского завода ряда засеков, в том числе Козельской засеки. Это событие во многом предопределило историю части Калужских и Тульских засеков в XVIII–XIX веках.

В 1772 году в Болховском, а 1774 году в Козельском уездах Калужской губернии проводится Генеральное межевание. Из экономических примечаний к планам Генерального межевания можно получить представление о состоянии территории засеков в то время: Козельские Столпицкая и Дубенская засеки принадлежали Тульскому заводу, Белевская Бобриковская засека была полностью распродана частным владельцам. К концу XVIII века она была частично распахана и вся порублена, лес был переведен в разряд дровяного. С Калужской стороны засеков поля располагаются на плакорных разрозненных участках около 150 десятин каждый; значительную площадь занимают леса. Орловская сторона в основном представляет собой открытое пространство с вкраплениями островков леса. Сенокосы сосредоточены по долинам рек и ручьев. Овраги, пересекающие пашню, заняты дровяным лесом [Восточноевропейские..., 1994]. Площади пашен и сенокосов относятся как 7:1 с Калужской стороны и 18:1 с Орловской. Помещичьи и крестьянские земли с обеих сторон от засеков имеют сходную характеристику: земля плодородная, урожай хлеба средственный, сенокосы травы между лесом средственные, лес дровяной (ЦГАДА, ф.1355, оп.1. №949 и др.).

К концу XVIII века состояние насаждений в засечных лесах ухудшилось [Попов, 1937]. Значительные преобразования лесного дела инициирует Павел I. В первую очередь, это учреждение Лесного департамента и издание инструкции формейстерам, которым надлежало “не токмо одно сохранение, но и разведение лесов вновь” [Арнольд, 1895, с.215]. В 1798–1804 годах проходят реформы в сфере охраны, лесоразведения, лесного образования.

Так, в 1803 году калужскому оберформейстеру предписывалось построить дом “с плантажем” по середине засеков в Козельске, “дабы удобнее исполнять свои предположения и обучать посевам лесов”

[Орлов, 1895, с.142]. В 1805 году в Козельских засеках открыта вторая в России лесная практическая школа. Множество документов свидетельствует, что к означенному времени Калужская губерния становится одним из центров лесокультурного дела, ее лесное хозяйство служит образцом для соседних губерний [Арнольд, 1895].

В период с 1700 по 1840 годы искусственное лесоразведение ставило своей целью выращивание леса на безлесных площадях: культуры дуба создавались главным образом посевом желудей по вспаханной почве в борозды. Дефицита безлесных площадей не было даже внутри засечных лесов, так как вырубкам часто затравивались скотом, превращаясь в пустоши [Арнольд, 1895; Попов, 1937; Цветков, 1957].

Значимые реформы в лесном хозяйстве произошли после учреждения в 1838 году Министерства государственных имуществ. Важной предпосылкой к ведению планового хозяйства явилась первая в России лесостроительная инструкция 1845 года. В этом же году в Козельских засеках проведено первое лесостроительство. Квартальная сеть и нумерация кварталов почти без изменений сохранились до сих пор. В 1846 году леса Калужской губернии разделены на 2 округа, 10 лесничеств. Леса бывшей Козельской засеки – трех Козельских лесничеств – составляли 40% (!) собственно казенных лесов губернии (Отчет Калужской палаты за 1846 год по управлению лесами, РГИА, ф.387, оп.28, ед. хр. 1322). С этого времени культуры в засеках проводятся “в той или иной мере почти ежегодно” [Попов, 1937]. По-прежнему значительная часть посадок производится на безлесных площадях с целью облесения старых пашен и лугов [Турский, 1884]. Кроме того, проводится обновление дубовых культур: по вырубкам в дубравах с оставлением семенишников и посевом (реже посадкой) дуба и ели. Сохранились ведомости посева и посадки леса за 1844–1852 годы (РГИА, ф.387, оп.28, ед. хр. 1024), по которым в казенных лесах Калужской губернии в 1849–1852 годах было засажено лесом 1480 десятин. Посадки продолжались и в 1853–1857 годах [Арнольд, 1891].

О состоянии земель юга Калужской губернии в это время емкое представление дают “Сведения об удобствах размещения всех родов войск в пределах Российской империи...” (РГВИА ВУА, ф.414, ед. хр. 55): “Лесами изобилуют южные части Калужской губ.: уезды Жиздринский, Козельский, частью Мосальский, Лихвинский, Перемышльский. По истреблении прежде больших корабельных лесов, осталось весьма мало леса этого рода по рекам Жиздре и Белье... Жигели терпят в лугах

большой недостаток... Пашни требуют сильного унаваживания, но по малому количеству лугов, число рогатого и мелкого скота слишком мало для успешного возделывания пахотных полей, которых пространство с истреблением лесов значительно увеличивается”.

Лесонстребление усиливается после 1861 года, в первую очередь на помещичьих землях. К 1868 году площадь, занятая лесами в Калужской губернии, по сравнению со временем Генерального межевания уменьшается более чем на 40%. Однако в Козельском уезде лесистость уменьшается не столь значительно – к 1851 году на 18%, а к 1896 году на 30% [Статистическое..., 1898]. Козельские засеки избежали истребления как со стороны помещиков – поскольку принадлежали к казенным лесам, так и со стороны государства – поскольку были приписаны не собственно к казне, а к Тульскому оружейному заводу, который их практически не эксплуатировал (см. [Гамель, 1826], ЦГИА, ф.387, оп.2, д.21755).

Важнейшими событиями, во многом определившими последующее состояние лесных насаждений, явились лесоохранительный закон 1888 года и закон 1899 года о взимании с лесопромышленников денежного залога, который использовался для создания лесных культур [Жуков, 1949; Речан и др., 1993]. В это время, вплоть до начала Первой мировой войны лесные культуры в Центральной России закладываются на поистине огромных пространствах [Морозов, 1950; Речан и др., 1993], продолжается создание лесопосадок и в Калужских засеках. Так, в 1909–1914 годах здесь посажено около 1000 десятин леса [Ежегодник..., 1911–1916].

Санитарные рубки в засеках велись работниками лесничеств довольно регулярно с 1890–1900-х годов [Попов, 1960]. Рубки главного пользования, прежде всего сплошные, проводились лесопромышленниками на арендуемых лесосеках, при этом на основной части лесосек проводилось искусственное лесовозобновление. Оборот рубки составлял в казенных дачах Козельского уезда 30–120 лет, в крестьянских лесах 10–15 лет [Статистическое..., 1898]. Почти фантастический факт об объеме вырубки казенного леса в 1898 году приводит Н.В.Пономарев [1901, с.144]: “в Калужской губ. удобной лесной площади в 1898 г. считалось 81786 дес., а вырубка была назначена с площади 41974 дес. Лесной департамент, поумерив, разрешил к отпуску 28500 десятин, в действительности отпущено 29713 дес.”. В таком случае за год было вырублено 36% площади казенных лесов губернии!

Таким образом, к 1914 году большая часть казенных лесов представляла собой культуры

разного возраста (от молодняков до уже перестойных насаждений), созданные с целью получения качественной деловой древесины в короткие сроки. Остальную часть насаждений представляли осинники, сформированные в результате сплошных многократных рубок широколиственного леса.

С 1914 года создание культур и уход за ними были прекращены. Рубки “по военным обстоятельствам” во время Первой мировой войны практически не затронули засеки, однако с 1917 года велись рубки “самые беспорядочные, большей частью выборочные, встречались и рубки сплошные небольшими участками на лучших почвах в целях расчистки и перевода в другие угодья” [Гуман, 1926]. К этому времени относится происхождение современного поколения деревьев значительной части мелколиственных (в первую очередь, осиновых) и порослевых широколиственных лесов засеков.

В 1925 году предпринимаются попытки упорядочить хозяйство: в числе первых организован Козельский лесхоз, проведено лесоустройство. Однако лишь в 1937 году были прекращены бессистемные рубки и возобновлено лесокультурное дело – на небольших площадях внутри засеков закладываются культуры дуба. Во время Второй мировой войны лесопользование вновь становится беспорядочным; особенно значительные рубки в засеках произведены в течение 1941–43 годов, когда по правобережью Вытебети и Жиздры проходили линии фронтов.

В ходе войны значительно уменьшилась численность населения региона. Многие сельхозземли были оставлены, на значительной их части в первые послевоенные годы были заложены культуры сосны и ели. К 1970-м годам лесистость района становится выше, чем в конце XVIII века. В 1970–80-х годах особо активно создаются еловые культуры, как на сплошных лесосеках, так и под пологом широколиственного леса. До середины 1980-х годов продолжалось активное побочное лесопользование (в первую очередь, лесной выпас, удаление сухостоя, сбор валежника).

В 1985–89 годах разражается мощный социально-экономический кризис, последствиями которого на момент создания заповедника в 1992 году стали: очередное сокращение численности населения, опустение многих деревень и поселков, забрасывание значительных сельхозплощадей, прекращение лесного выпаса и проч.

Подводя краткие итоги, можно заключить, что территория Калужских засеков имеет давнюю и разнообразную историю природопользования.

Главной причиной, определившей высокую сохранность здесь лесов, послужило административно-географическое положение территории – так или иначе пограничное в течение многих столетий. Задолго до создания заповедника природопользование на этой территории по различным причинам было ограничено. В XV–XVII веках леса засек сохраняло от уничтожения их оборонительное значение на границе государства; в XVIII–XIX веках – забота государства о резервах корабельного и строевого леса; в XX веке – отсутствие удовлетворительных дорог и сократившаяся (особенно после Второй мировой войны) численность населения.

Основными антропогенными факторами, оказывавшими влияние на формирование биогеоценотического покрова территории заповедника, в течение последних столетий являлись: а) для территории бывших засек – создание лесных культур, выборочные рубки, лесной выпас; б) для остальной территории – сельхозпользование (распанка, сенокосение, выпас), а после Второй мировой войны – создание лесных культур. К отдельным моментам истории мы еще вернемся при рассмотрении биологического разнообразия и сукцессионного состояния конкретных сообществ заповедника.

5.3. Оценка биоразнообразия растительности заповедника

По лесотаксационным материалам на территории заповедника можно выделить следующие основные типы растительных сообществ в ранге групп формаций (Прил., рис.5, 6): полидоминантные широколиственные леса (дубравы), осинники, березняки, сосняки, ельники и черноольшаники. Помимо этого, на территории заповедника присутствуют луга и ивняки, представляющие собой недавно заросшие луга и не отмеченные отдельно на плане лесонасаждений.

На территории *Ульяновского лесничества* (см. Прил., рис.5): большая часть широколиственных лесов представлена в виде крупного монолитного массива, расположенного в пределах бывшей Столпичкой засеки; возраст деревьев в первом ярусе – от 80 до 130 лет. Кроме широколиственных лесов, в пределах бывшей засеки находятся небольшие участки березняков, возникших на брошенных пашнях и сенокосах внутри засеки, а также участки лесных культур сосны и ели, созданные в конце прошлого – начале нынешнего века. Внутри широколиственного массива проходит граница почвообразующих пород – на юго-

востоке залегают покровные и покровные лессовидные суглинки; на остальной территории распространены водноледниковые пески на моренных суглинках и карбонатных породах.

На запад и северо-запад от бывших засек в границах заповедника расположены земли, которые в течение длительного времени практически полностью были заняты сельхозугодьями. После Второй мировой войны на значительной части их площади (около 2000 га) были созданы культуры сосны и ели. На остальной площади брошенных сельхозугодий в настоящее время сформировались леса с доминированием березы.

Площадь осинников в Ульяновском лесничестве сравнительно невелика. Обычно участки осинников соседствуют с фрагментами широколиственных лесов внутри сосновых и березовых массивов.

Черноольшаники занимают небольшие площади, выгнанные по долинам малых рек. Большая часть их расположена в долине р.Песочни (притока р.Вытебети). Вследствие интенсивного выпаса, практиковавшегося до момента заповедания, а также полного отсутствия на исследуемой территории бобровых поселений, пойменные черноольховые сообщества здесь в основном заменены зарослями ивняков и лугами. Черноольшаники сохранились лишь в местах, где выпас был незначительным.

Луга, занимающие небольшие площади, расположены близ деревень и поселков, находившихся рядом (хутор Мызин), или непосредственно на современной территории заповедника (д.Кумово, п.Новая деревня). Основная часть этих деревень была покинута в 40–60-е годы нашего века, после чего вплоть до недавнего времени луга использовались под сенокосы и выгоны жителями более удаленных селений.

В *Ягодненском лесничестве* (см. Прил., рис.6): широколиственные леса представляют собой фрагменты некогда сплошного широколиственного массива Дубенской засеки; средний возраст дуба в насаждениях – 220 лет. Общая площадь широколиственных лесов практически равна площади широколиственного массива в Ульяновском лесничестве. Лучшие всего широколиственные леса сохранились в северо-восточной части лесничества. Почвообразующие породы здесь представлены покровными и покровными лессовидными суглинками.

Большую часть лесничества сейчас занимают осинники, сформированные в результате многократных выборочных рубок леса, в древостое которого преобладали широколиственные виды.

Помимо этого, значительная часть Дубенской засеки в течение последнего века была пройдена сплошными рубками. На части сплошных вырубок были созданы культуры ели и сосны, на некультуренных вырубках сформировались леса с преобладанием березы. Культуры сосны (возрастом до 130 лет) имеют небольшую площадь и расположены в основном в юго-западной части лесничества, где почвообразующими породами являются водноледниковые пески на моренных суглинках и карбонатных породах.

В Ягодненском лесничестве черноольшаники сохранились значительно хуже, чем в Ульяновском в связи с более интенсивным и длительным выпасом. Фрагменты ольшаников имеются в долинах рек Чичеры (она же Сирень, Мопок) и Дубенки. Сырые пойменные луга, сформированные выпасом и сенокосением, приурочены к долинам малых рек. Кроме того, имеются суходольные луга, занимающие крупные внутриводосборные поляны в северной части лесничества (Чичин луг), расчищенные изпод леса в XIX веке.

На территории *Ленинского лесничества* практически отсутствуют старовозрастные леса. Территория представлена молодыми рубками с несомкнувшимися культурами ели и сосны, переходящими в мелколиственные насаждения вследствие отсутствия ухода. Эта территория существенно менее интересна с точки зрения оценки и прогноза биоразнообразия по сравнению с выше описанными территориями. Кроме того, обследование ее затруднено по причине полного отсутствия дорог и просек. В связи с этим в дальнейшем анализе территория *Ленинского лесничества* не рассматривается.

Анализ биоразнообразия растительности проведен на основе геоботанических и популяционных демографических исследований в Ягодненском и Ульяновском лесничествах заповедника. Геоботанические описания собирались под руководством О.В.Смирновой, Р.В.Попадюка, Т.О.Янищкой и М.В.Бобровского студентами и сотрудниками МПГУ им. В.И.Ленина, МГУ им. М.В.Ломоносова, Пупинского университета в течение 1990–1998 годов во всех типах растительных сообществ заповедника на площадках 10×10 кв. м. Всего в анализ включено 755 геоботанических описаний.

5.3.1. Ординация и типизация растительных сообществ заповедника

Собранные геоботанические описания были разделены на группы соответственно крупным

типам растительных сообществ, выделенных в рамках групп формаций, описанных выше. По доминированию видов той или иной эколого-ценотической группы описания в пределах групп были разделены на подгруппы. Был использован следующий набор эколого-ценотических групп: неморальная, бореальная, нитрофильная, боровая, лугово-опушечная, водно-болотная. Все описания были обработаны по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова, Г.Элленберга и Э.Ландольта. Оценивались характеристики увлажнения почвы, освещенности-затенения, обеспеченности азотом, солевого богатства, кислотности почв, гумусированности почв, аэрированности субстрата. Далее выполнялась непрямая ординация всего массива описаний и проверялась корреляция 3-х осей ординации с балльными экологическими характеристиками геоботанических площадок (рис.5.1).

В результате было выявлено, что растительность варьирует вдоль основных осей ординации достаточно непрерывно, о чем свидетельствует отсутствие выраженных "окон" в облаке точек на ординационной диаграмме. Максимальное значение координат по первым двум осям составляет более 5 стандартных отклонений. Оси ординации хорошо коррелируют с балльными экологическими характеристиками описаний. Первая ось наиболее сильно коррелирует с освещенностью (коэффициент корреляции Спирмена $\rho_{01} = 0,89$ для EL, 0,87 для LL, -0,80 для Lc), вторая – с влажностью ($\rho_{02} = 0,84$ для EN, 0,83 для LH, 0,53 для Hd, где EL – освещенность и EN – влажность по Г.Элленбергу; LL – освещенность и LH – влажность по Э.Ландольту; Lc – освещенность и Hd – влажность по Д.Н.Цыганову). Третья ось ординации не имеет выраженной корреляции ни с одним из проверяемых параметров.

Для оценки биоразнообразия растительности было принято, что описания составляют отдельную группу, т.е. принадлежат к сообществу одного типа, если они в осях ординации представляют собой достаточно плотное облако со значением координат по осям не более 2-х стандартных отклонений. Для оценки разнообразия растительности разделение такой группы описаний на более мелкие группы, соответствующие сообществам более низкого ранга, нецелесообразно.

Для уточнения распределения описаний по группам использовался кластерный анализ и проводилась ординация описаний отдельных групп. Для иллюстрации на рисунке 5.2 приведены ординационные диаграммы групп описаний сосняков (А), ельников (Б), березняков (В) и широколиственных лесов (Г).

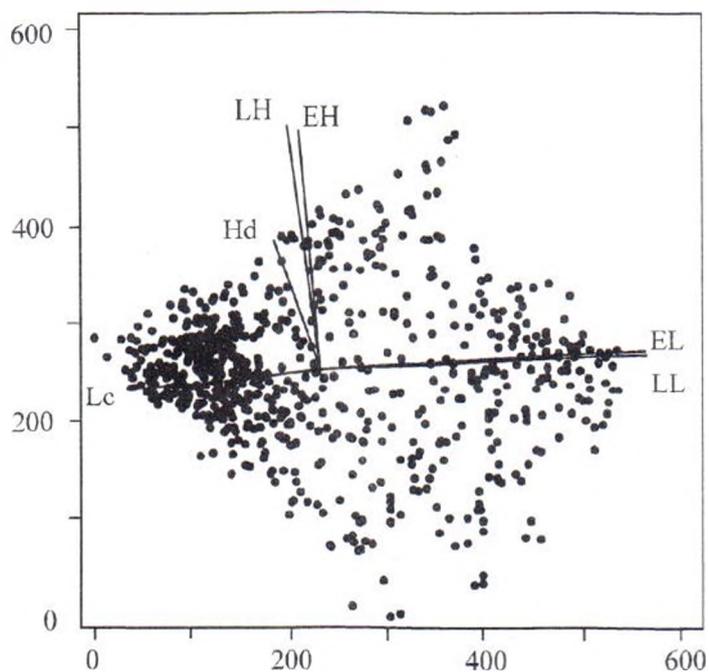


Рис.5.1. Положение описаний заповедника Калужские засеки в двух первых осях DCA вместе с векторами средовых градиентов
 Ось абсцисс – первая ось DCA, ось ординат – вторая ось DCA. Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100. Векторы средовых градиентов рассчитаны по шкалам Г.Элленберга [Ellenberg, 1974], Э.Ландольта [Londolt, 1977] и Д.Н.Цыганова [1985]. Обозначения шкал приведены в тексте

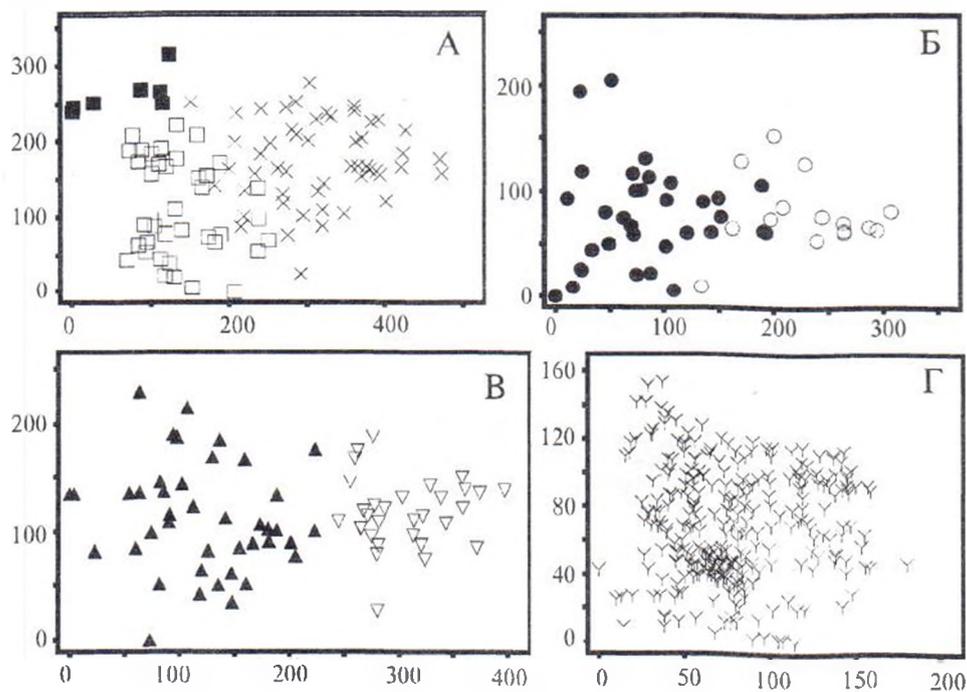


Рис.5.2. Положение описаний: А – сосняков, Б – ельников, В – березняков, Г – широколиственных лесов, в двух первых осях DCA
 Точки (описания) представлены разными символами в зависимости от принадлежности к той или иной из полученных в результате классификации групп. Обозначения по осям те же, что на рисунке 5.1. Символы соответствуют рисунку 5.3

На ординационных диаграммах описаний сосняков, березняков и ельников (см. рис.5.2, А-В) хорошо видна неоднородность состава травяного покрова в пределах указанных групп. Максимальные значения координат по осям ординации достигают 4-х стандартных отклонений. Такой уровень неоднородности свидетельствует о целесообразности выделения подгрупп, которые на рисунках соответствуют уточненным кластерам. В свою очередь, описания широколиственных лесов (см. рис.5.2, Г) представляют собой достаточно плотное облако с максимальным значением координат по осям 1,6 и 2 стандартных отклонения. Этот результат свидетельствует о высокой флористической однородности сообществ широколиственных лесов и нецелесообразности выделения в данной группе описаний сообществ более низкого классификационного уровня. Аналогичные результаты были получены при ординации описаний черноольшаников, осинников и ивняков.

В результате ординационного и кластерного анализа 755 геоботанических описаний в заповеднике Калужские засеки было выделено 13 типов растительных сообществ (рис.5.3): широколиственных лесов (Q), черноольшаников (А), ельников неморальных (PcN), ельников бореальных (PcB), сосняков неморальных (PnN), сосняков лугово-опушечных (PnM), сосняков боровых (PnF), осинников (Pp), ивняков (S), березняков неморальных

(BN), березняков лугово-опушечных (BM), лугов мезофитных (MH), лугов гигрофитных (MW).

Широколиственные леса занимают 25% площади исследованных лесничеств. Их древесный ярус сложен многими видами, представленными в относительно равных долях: *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Ulmus glabra* Huds., *Acer platanoides* L., *A. campestre* L. Константными видами травяного яруса (здесь и далее приводятся виды 5 и 4 классов константности) являются *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L. и др.

Осинники занимают 22% площади лесничеств. В травяном ярусе константными видами являются *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L., *Galeobdolon luteum* Huds..

Черноольшаники занимают около 1% площади. Константными видами травяного яруса являются *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Urtica dioica* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Impatiens noli-tangere* L. и др.

В травяном ярусе ивняков константными видами являются *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Lysimachia vulgaris* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Scutellaria galericulata* L.

Сосняки (11,5% площади лесничеств) по специфике травянистой растительности были

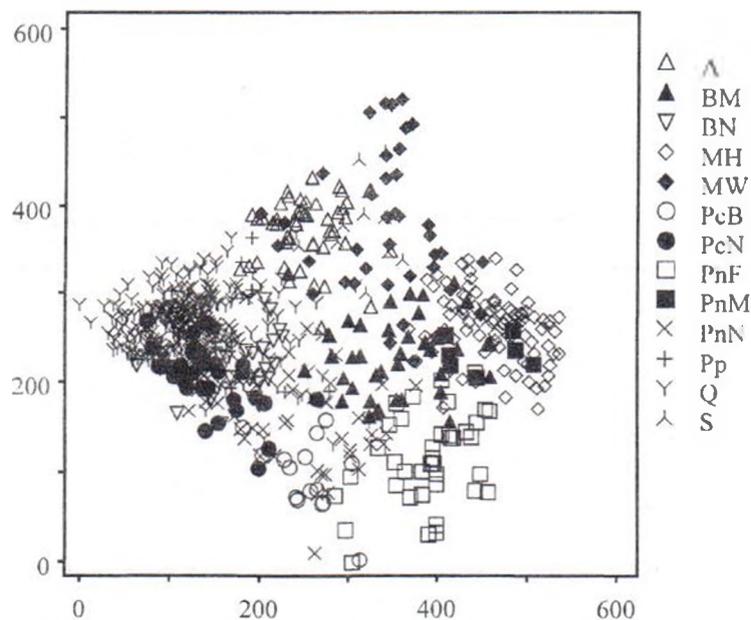


Рис.5.3. Положение всего массива описаний в двух первых осях ДСА с указанием типов растительных сообществ, выделенных в результате классификации

Обозначения осей те же, что на рисунке 5.1. Обозначения сообществ см. в тексте

разделены на лугово-опушечные, неморальные и боровые.

Лугово-опушечные сосняки в заповеднике занимают сравнительно небольшие площади вблизи современных или прошлых поселений. Они образованы в результате создания лесных культур на мезофитных лугах. Константные виды в травяном покрове — *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Veronica chamaedrys* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Galium mollugo* L., *Solidago virgaurea* L. Луговая растительность в молодых культурах до момента заповедания поддерживалась периодическими низовыми пожарами, возникавшими при выжигании примыкающих лугов. В более старых культурах луговая растительность сохранилась благодаря выпасу и, возможно, сенокосению. Заметим, что хорошо развитая луговая растительность сама по себе препятствует быстрой инвазии лесных видов, и ее долгое сохранение в лесах возможно даже при низкой периодичности воздействия факторов, уничтожающих лесные виды.

Как неморальные, так и боровые сосняки образованы в результате послевоенных посадок сосны на бывших сельхозугодьях, преимущественно на папнях. Среди этих угодий имелись фрагменты широколиственных лесов и, следовательно, существовала возможность заноса в культуры сосны лесных видов. Однако к настоящему времени неморальные сосняки развились только на тех участках, где после создания культур не было низовых пожаров, ограничивающих выживание всходов и развитие широколиственных деревьев, кустарников и неморальных трав. На таких участках уже 30–50-летние культуры сосны представляют собой лесные сообщества с многовидовым древостоем (где пока еще доминирует сосна), преимущественно с широколиственным подростом и с господством неморальных видов в травяном ярусе. Константными видами здесь являются *Stellaria holostea* L., *Convallaria majalis* L., *Galeobdolon luteum* Huds. и *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs. В то же время там, где периодически повторяющиеся низовые пожары (с частотой в 3–8 лет) препятствовали развитию широколиственных деревьев и кустарников и неморальных трав, сформировались боровые сосняки с небольшим числом видов деревьев и кустарников в подросте. Константные виды травяного яруса — *Anthoxanthum odoratum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Solidago virgaurea* L.

Внутри сосновых массивов заповедника неморальные и боровые сосняки чередуются в соответствии с прогенной обстановкой. Боровые сосняки обычно соседствуют с лугами, дорогами и другими источниками пожарной опасности. Например, зна-

чительные по площади участки боровых сосняков в северо-западной части Ульяновского лесничества граничат с лугами долины р. Вытебети, периодически выжигаемыми местным населением.

Березняки (26% площади лесничеств) большей частью образованы в результате спонтанного зарастания лугов и пашен. Березняки с лугово-опушечной травянистой растительностью поддерживались до момента заповедания выпасом и в редких случаях сенокосением. Константными видами травяного яруса являются *Fragaria vesca* L., *Veronica chamaedrys* L., *Angelica sylvestris* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. и др. Эти сообщества приурочены к существующим или заброшенным поселениям. При отсутствии покосов и выпаса березняки заселяются широколиственными деревьями и кустарниками и неморальными травами из ближайших сохранившихся фрагментов широколиственных лесов — формируются березняки неморальные. Однако продвижение большинства неморальных трав в такие березняки осуществляется со скоростями, составляющими сантиметры или десятки сантиметров в год.

Кроме того, значительная часть неморальных березняков (особенно в Ягодненском лесничестве) образована в результате зарастания березой лесосек после сплошных рубок широколиственного леса. Обычно это были летние рубки, в результате которых значительно страдал почвенный покров, образовывались обнаженные участки почвы, и береза получала возможность успешного приживания. Затем происходило восстановление травяного покрова с господством неморальных видов. Сейчас константные виды этих сообществ: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L.

Ельники (11,5% площади лесничеств) образованы в результате создания культур как на нелесной площади, так и на лесосеках внутри лесных массивов. При создании еловых культур на нелесной территории бореальные виды, как правило, первыми заселяют территорию. Однако даже при создании культур на лесосеке широколиственного леса существует такая возрастная стадия развития древостоя (при обычно высокой плотности культур), на которой его сомкнутость велика и травяной ярус максимально затенен. В это время бореальные виды (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Solidago virgaurea* L. и др.) получают преобладание в травяном ярусе, и формируется вариант бореального ельника (иногда с развитым моховым покровом) как воз-

растной стадии развития сообщества. При дальнейшем развитии происходит инвазия и/или разрастание существующих неморальных видов (*Galeobdolon luteum* Huds., *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort. и др.) – формируется ельник неморальный. Однако эти процессы могут быть замедлены или остановлены при высоком уровне рекреации или выпаса скота. Тогда формируется борсальный ельник как депрессивная стадия развития лесного сообщества.

Луговые сообщества, занимающие около 3% площади лесничеств, имеют различное происхождение. Гигрофитные (сырые пойменные) луга возникли вследствие интенсивного выпаса в долинах малых рек и ручьев. Константные виды этих сообществ – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L.

В основе формирования мезофитных лугов лежала расчистка лесной территории под пашню или сенокос. (Так, крупные луговые поляны внутри массива Дубенской засеки были расчищены под пашню в XIX веке.) Их константными видами являются *Achillea millefolium* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Campanula patula* L., *Centaurea jacea* L., *Festuca rubra* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Phleum pratense* L. и др. В дальнейшем луговая растительность поддерживалась сенокосением, а при его невозможности по какой-либо причине – выжиганием. В последние десятилетия получил широкое распространение также выпас на лугах скота, который продолжался на данной территории до момента заповедания.

5.3.2. Анализ экологических характеристик растительных сообществ

Как было показано выше, оси ординационной диаграммы (см. рис.5.1, 5.3) хорошо коррелируют с экологическими характеристиками описаний: первая ось – с освещенностью, вторая – с влажностью. Следовательно, факторы влажности почв и освещенности местообитания являются ведущими экологическими факторами, наиболее сильно влияющими на состав растительности заповедника. Ординационную диаграмму в данном случае можно рассматривать как модель экологического пространства территории по факторам влажности и освещенности.

Для анализа на ординационной диаграмме были рассчитаны центроиды групп описаний выделенных сообществ; они были соединены деревом минимальной протяженности (минимальным дендритом) (рис.5.4) [Ястребов, 1991]. Расположение центроидов на диаграмме и форма минимального

дендрита свидетельствуют о наличии трех скоплений центроидов – групп сообществ разного типа, объединенных сходными значениями экологических характеристик.

Первое скопление центроидов соответствует более затененным и влажным местообитаниям, где в травяном покрове господствуют виды неморальной эколого-ценотической группы. Оно включает широколиственные леса, осинники, березняки, ельники и сосняки неморальные. В этой группе широколиственные леса отличаются наиболее широким диапазоном фактора увлажнения и вместе с неморальными сосняками – широким диапазоном фактора освещенности (рис.5.5, 5.6).

Второе скопление центроидов, включающее мезофитные луга, березняки и сосняки лугово-опушечные, соответствует более светлым и менее влажным по сравнению с первой группой местообитаниям. В этой группе наибольшими диапазонами факторов отличаются мезофитные луга (по фактору увлажнения) и березняки лугово-опушечные (по фактору освещенности).

Третье скопление центроидов, включающее черноольшаники, гигрофитные луга и ивняки, соответствует светлым и средним по освещенности сырым местообитаниям с господством в травяном покрове видов черноольшаников и гигрофитных лугов. Сообщества черноольшаников и гигрофитных лугов отличаются широкими диапазонами значений по факторам освещенности и увлаж-

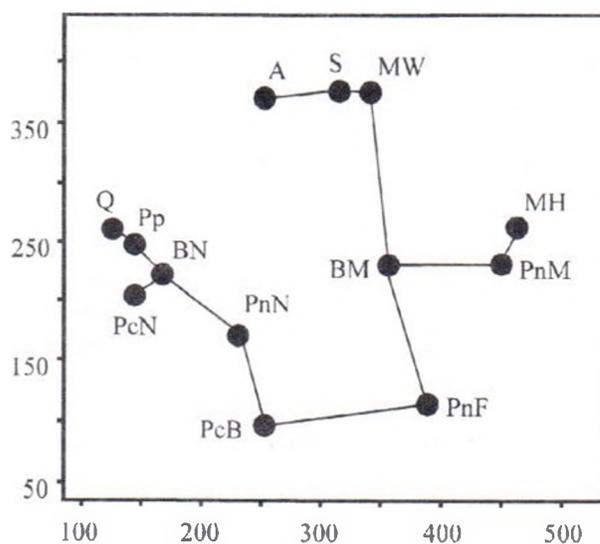


Рис.5.4. Центроиды групп описаний, соединенные деревом минимальной протяженности (минимальным дендритом) в двух первых осях DCA

Обозначения те же, что на рисунке 5.3

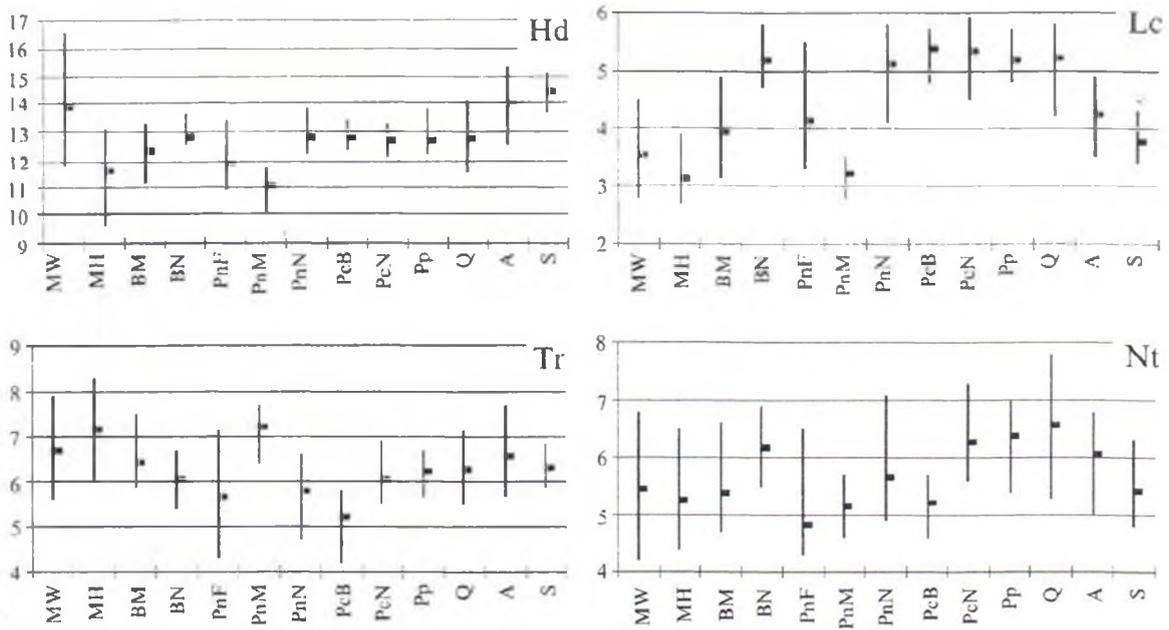


Рис.5.5. Средние значения и диапазоны экологических факторов растительных сообществ, полученные при обработке геоботанических описаний по шкалам Д.Н.Цыганова

По оси абсцисс – типы растительных сообществ, по оси ординат – значения экологических шкал. Обозначения шкал: Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала солевого богатства почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Lc – шкала освещенности-затенения. Обозначения типов сообществ см. в тексте

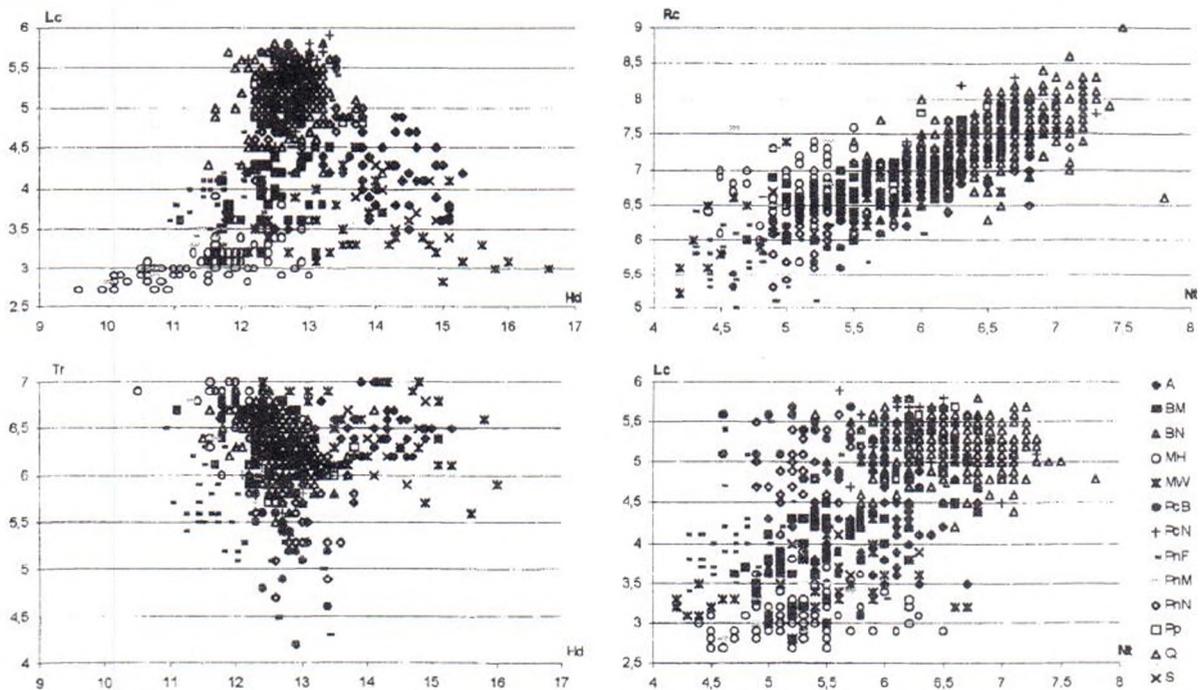


Рис.5.6. Экологическое пространство сообществ в заповедника

Обозначения типов сообществ см. в тексте. Rc – шкала кислотности почв. Обозначения остальных шкал см. на рисунке 5.5

нения, в то время как ивняки занимают достаточно узкую область в рассматриваемом экологическом пространстве (см. рис.5.6).

Обособленно расположены центроиды ельников бореальных и сосняков боровых. Бореальные ельники соответствуют средним по увлажнению и затененным местообитаниям (см. рис.5.5). Боровые сосняки отличаются максимальным диапазоном по фактору освещенности и сравнительно низкими значениями фактора увлажнения.

Факторы кислотности, солевого и азотного богатства почв и др. показывают относительно слабую корреляцию с ординационными осями. По шкалам кислотности почв, солевого богатства почв и обеспеченности азотом большинство сообществ занимает среднее положение. К бедным и кислым можно отнести почвы сосняков всех типов – сообществ, расположенных на песчаных почвах и имеющих общую предшествующую историю, включающую длительное сельхозпользование и многократные пожары. К богатым солями относятся почвы мезофитных лугов; к богатым азотом – почвы широколиственных лесов.

5.3.3. Оценка альфа-разнообразия растительных сообществ

Видовая насыщенность в различных сообществах изменяется в широких пределах – от 8 до 86 видов на 100 кв. м. При этом на большей части площадок встречено от 20 до 45 видов при модальном числе видов 31 (табл.5.1).

Высокая видовая насыщенность (35–50 видов на 100 кв. м) характерна для луговых сообществ и сообществ, возникших на месте залежных лугов: березняков и сосняков лугово-опушечных. Довольно высок данный показатель в сообществах

черноольшаников и ивняков. Наиболее бедными по видовой насыщенности являются бореальные ельники. В целом видовая насыщенность хорошо коррелирует со средними значениями факторов солевого богатства почв и освещенности (коэффициенты корреляции равны 0,8 при $p < 0,05$).

Флористическое богатство сообществ в целом коррелирует с видовой насыщенностью. Рекордом по общему числу видов являются мезофитные луга, за которыми следуют гидрофитные луга и березняки лугово-опушечные. Наиболее бедными являются бореальные ельники. Интересно отметить довольно высокое значение видового богатства широколиственных лесов при средней видовой насыщенности, которое объясняется высокой гетерогенностью сообщества, что отражено и в максимальном значении индекса Уиттекера (см. табл.5.1). Значения видового богатства, так же как и видовой насыщенности, хорошо коррелируют со средними значениями факторов солевого богатства почв и освещенности, а также с шириной диапазона фактора увлажнения (коэффициенты корреляции равны 0,7 при $p < 0,05$).

Оценка видового богатства по синузиям демонстрирует довольно устойчивое присутствие многих видов деревьев и кустарников во всех лесных сообществах. Наиболее богаты древесными видами широколиственные леса, ольшаники. Интересно, что также высоко число видов деревьев на лугах (в ярусе С), где после прекращения выпаса и сенокосения идет их активная инвазия.

Синузия кустарников представлена наиболее богато в сообществах черноольшаников, а также на лугах и в лугово-опушечных березняках, что объясняется высокой освещенностью соответствующих местообитаний.

Распределение числа видов травянистой синузии по сообществам сходно с распределением

Таблица 5.1

Сводная таблица значений альфа-разнообразия исследованных лесных сообществ, бета- и гамма-разнообразия растительности заповедника Калужские засеки (обозначения типов сообществ см. в тексте)

Характеристики видового разнообразия	MW	MH	BM	BN	PnF	PnM	PnN	PcB	PcN	Q	Pp	A	S	Для заповедника	
Средняя видовая насыщенность на 100 кв. м	33,6	47,1	48,9	29,2	26,2	53,4	28,1	21,0	24,5	29,2	29,5	36,0	38,5	32,7	
Число видов	деревьев	19	19	16	14	13	10	16	9	15	19	14	20	10	27
	кустарников	17	18	18	12	14	7	13	10	9	13	10	18	11	27
	трав	258	374	243	112	139	153	144	57	89	232	97	218	132	534
Общее число видов	294	411	277	138	166	170	173	76	113	264	121	256	153	588	
Число видов потенциальной флоры	600	565	484	344	396	487	433	311	378	394	378	427	420	869	
Представленность видов потенциальной флоры, %	0,49	0,72	0,57	0,4	0,41	0,34	0,4	0,24	0,29	0,67	0,32	0,6	0,36	0,67	
Индекс Уиттекера H'	7,75	7,72	4,67	3,73	5,33	2,18	5,16	2,62	3,62	8,03	3,10	6,12	2,97	16,95	
Число уникальных видов в сообществе	18	77	7	0	6	5	0	0	0	15	1	17	4		

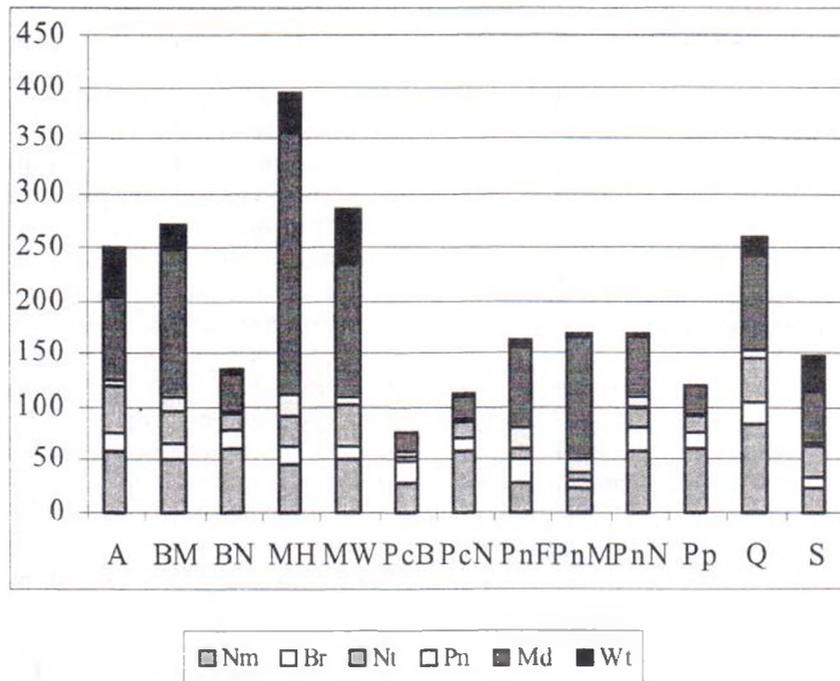


Рис.5.7. Эколого-ценотические спектры видового богатства в сообществах заповедника

По оси абсцисс – типы сообществ, по оси ординат – число видов в соответствующей субвыборке геоботанических описаний. Обозначения типов сообществ см. в тексте. Обозначения эколого-ценотических групп: Nm – неморальная; Br – бореальная; Nt – нитрофильная; Pn – боровая; Md – лугово-опушечная; Wt – водно-болотная

общего числа видов. Здесь хотелось бы подчеркнуть высокое богатство видами трав таких лесных сообществ, как широколиственные леса и черноольшаники.

Результаты расчета эколого-ценотической структуры видового разнообразия, вычисленной по флористическим спискам сообществ и по среднему числу видов на площадке в пределах сообщества одного типа (рис.5.7, см. Прил., рис.3Г), позволяют косвенно проанализировать варьирование видового богатства и насыщенности. Оказалось, что при невысоких значениях видовой насыщенности сообщества могут отличаться довольно высокими значениями видового богатства за счет травянистых видов “нетипичных” для данного сообщества эколого-ценотических групп. Так, например, видовое богатство широколиственных лесов относительно возрастает за счет увеличения доли лугово-опушечных, нитрофильных и бореальных видов, а видовое богатство гиргофитных лугов – за счет появления неморальных, бореальных и боровых видов (см. рис.5.7). Те же сообщества, у которых в среднем совпадает эколого-ценотическая структура травяного покрова на площадке и в целом в сообществе, либо сохра-

няют, либо “ослабляют” (как сообщество лугово-опушечных сосняков) свои позиции в распределении видового богатства.

В целом наибольшая видовая насыщенность свойственна сообществам с доминированием лугово-опушечных и водно-болотных трав, что полностью соответствует эколого-ценотической структуре региональной флоры.

Расчет представленности потенциальной флоры сообществ и заповедника в целом (см. табл.5.1) позволяет оценить флористические потери при современном уровне экологических параметров территории. Наибольшая близость реальной флоры к потенциальной (представленность не менее 60%) отмечена в сообществах мезофитных лугов, широколиственных лесов и черноольшаников; наименьшая для данного заповедника (менее 30%) – в сообществах ельников. Наименьшая представленность потенциальной флоры в ельниках всех типов скоррелирована с наименьшей видовой насыщенностью и минимальным богатством этих сообществ. Последнее объясняется неблагоприятными экологическими условиями, характерными для данных сообществ заповедника, находящихся на начальных стадиях восстанови-

тельной сукцессии (см. раздел 5.4). Отметим также, что представленность потенциальной флоры, так же как и видовое богатство сообществ, хорошо коррелирует со средними значениями факторов солевого богатства почв и освещенности и с шириной диапазона фактора увлажнения (коэффициенты корреляции равны 0,8 при $p < 0,05$).

5.3.4. Оценка гамма- и бета-разнообразия растительности

Полный список флоры сосудистых растений заповедника включает 703 вида [Шовкун, Янищкая, 1999]. В геоботанических описаниях флора заповедника представлена довольно полно: на площадках встречено 588 видов – 27 видов деревьев, 27 видов кустарников и 534 вида трав. Эколого-ценотический состав списка видов представлен в таблице 5.2.

Таблица 5.2

Эколого-ценотический состав списка видов геоботанических описаний заповедника Калужские засеки

Группа	Число видов	Доля видов, %
Неморальная (Nm)	97	17
Бореальная (Br)	28	5
Нитрофильная (Nt)	52	9
Боровая (Pp)	24	4
Лугово-опушечная (Md)	282	48
Водно-болотная (Wt)	68	12

Из таблицы видно, что наибольший процент в заповеднике составляют лугово-опушечные виды, наименьший – виды бореальной группы. (Заметим, что сумма процентного участия видов разных групп во флоре не равна 100, т.к. 5% видов списка не вошло в используемую эколого-ценотическую классификацию.) Учитывая объем группы в используемой классификации, отметим, что наиболее полно во флоре заповедника представлены виды неморальной (82% от списка видов этой группы, имеющих в базе) и нитрофильной (81% эколого-ценотической групп, а наиболее бедно – виды водно-болотной группы (49%). Заметим, что представленность потенциальной флоры, рассчитанная для всего заповедника в целом, составляет 67% (см. табл.5.1), что также является достаточно хорошим показателем видового разнообразия территории.

Внутренняя неоднородность сообществ выделенных типов (бета-разнообразие) оценивалась величиной индекса Уиттекера (см. табл.5.1), которая оказалась максимальной у сообществ

широколиственных лесов и лугов всех типов, а минимальна – у сосняков луговых. Последний факт, по-видимому, определяется малой площадью сообщества данного типа в заповеднике и не является типичным.

Величина индекса Уиттекера для растительности всего заповедника равна 16,95 (см. табл.5.1), что в 2–8 раз превышает значения индекса для отдельных сообществ и свидетельствует о высоком уровне мозаичности территории заповедника и разнообразии местообитаний.

Бета-разнообразие сообществ заповедника оценивалось через коэффициенты сходства Жаккара и анализ минимального дендрита (см. рис.5.4). Анализ показал, что максимальные коэффициенты сходства (но не более 0,57) отмечены внутри отдельных групп сообществ с преобладанием неморальных видов, лугово-опушечных видов и водно-болотных видов. При этом интересно, что сообщество широколиственных лесов оказалось наиболее флористически сходным с черноольшаниками, а березняки лугово-опушечные – с мезофитными и гигрофитными лугами. Наименьшим флористическим сходством с другими сообществами заповедника обладают сосняки боровые и лугово-опушечные, а также ельники бореальные.

Отметим, что наибольшее число уникальных видов (77) содержит флора мезофитных лугов (см. табл.5.1) – их число больше совокупного числа уникальных видов остальных сообществ. Все они относятся к флоре открытых местообитаний и, соответственно, должны исчезнуть из флоры заповедника после зарастания залежей.

Таким образом, анализ разнообразия растительности выявил довольно высокий уровень флористического богатства территории, обеспеченный, с одной стороны, наличием богатых сообществ открытых местообитаний, сформированных предшествующим природопользованием, а с другой стороны – довольно высоким уровнем видового богатства полидоминантных широколиственных лесов. При среднем уровне видовой насыщенности широколиственных сообществ для поддержания высокого уровня видового богатства существенно, что они являются весьма гетерогенными по своей внутренней структуре и занимают в целом обширную территорию – более 4600 га. Вместе с тем изменение общего биоразнообразия заповедника определяется в большой мере ходом сукцессионных процессов в растительности, которые рассмотрены в следующем разделе.

5.4. Оценка сукцессионного состояния сообществ

(на основе анализа демографической структуры популяций деревьев) и прогноз изменения биоразнообразия растительности заповедника

5.4.1. Анализ демографической структуры популяций деревьев в различных сообществах заповедника

В связи с тем, что широколиственные леса представляют собою наименее нарушенные сообщества и именно их присутствие на территории послужило причиной создания здесь заповедника, при оценке сукцессионного состояния сообществ мы опишем их более подробно.

Нами выделено шесть основных вариантов широколиственных лесов (Q1–Q6), сходных флористически, но отличающихся структурой, состоянием популяций древесных видов и, соответственно, сукцессионным статусом.

Сообщества Q1, Q2, Q3 представлены в основном на территории Ягодненского лесничества. Они образованы в результате создания лесных культур дуба в XVIII–XIX веках на более или менее длительно безлесных участках внутри массива засечных лесов: на пустошах, луговых полянах, пашнях или просто на расчищенных лесосеках. Об этом свидетельствуют как исторические данные о преобладании до конца XIX века практики создания культур на безлесных площадях [Жуков, 1949], так и наши исследования структуры насаждений и почвенного покрова. В течение некоторого времени после посадки (вероятно, около 30–40 лет) в культурах проводили рубки ухода, берегли их от скота, о чем свидетельствуют хорошие приросты древесины – крупные годичные кольца первых лет жизни дубов на пнях и кернах. В дальнейшем судьба этих сообществ была различной.

Многовидовой разновозрастной широколиственный лес с выраженной оконной мозаикой Q1 (например, в кв. 8, 11 Ягодненского лесничества) сформировался в результате длительного спонтанного развития лесного сообщества. Он характеризуется полночленным левосторонним онтогенетическим спектром популяций всех широколиственных деревьев, кроме дуба (рис.5.8); малой долей мелколиственных видов в древостое; подавляющим преобладанием в сообществе деревьев семенного происхождения. Популяции дуба

и мелколиственных видов регрессивные. Для этого типа сообщества, в отличие от всех других, характерны также наличие валежа разного размера и степени разложения; хорошо выраженный ветровальный микрорельеф. Ранее довольно подробно описаны мозаично-ярусная организация этих сообществ, структура травяного покрова [Восточно-европейские..., 1994, гл. 6, 7]. Богатство микроестообитаний, многие из которых связаны с элементами ВПК, определяет присутствие богатого набора травянистых растений интрофильной и неморальной эколого-ценотических групп.

Парковый широколиственный лес Q2 (к примеру, в кв. 1, 3, 6, 9 Ягодненского лесничества) при сходной начальной истории с предыдущим сообществом развивался при постоянном интенсивном воздействии лесного выпаса. В результате до прекращения выпаса (окончательно в 1992 году) было угнетено возобновление древесных видов, и насаждение приобрело так называемый парковый (или пасторальный) облик, характеризующийся отсутствием подроста и подлеска. Деревья имеют как семенное, так и порослевое происхождение – вегетативное возобновление осины, липы, ясеня стимулировалось выпасом и выборочными рубками низкой интенсивности. В настоящее время популяции широколиственных видов (кроме дуба) имеют инвазионный тип строения и соответствующий ему неполночленный левосторонний онтогенетический спектр. В сообществе встречаются молодые ВПК, образованные в результате ветровала старых деревьев дуба.

Широколиственный лес Q3 (кв. 5, 11, 15 Ягодненского лесничества и др.) сформирован в результате условно-сплошных рубок широколиственного леса конца XIX – начала XX века, при которых вырубались все деревья, за исключением дуба. При рубках, проводимых, по-видимому, в зимнее время, в значительной мере был сохранен подрост широколиственных видов, и нынешнее взрослое поколение деревьев (80 и более лет) представлено как порослевыми, так и семенными особями при преобладании первых. Онтогенетические спектры популяций широколиственных видов (кроме дуба) полночленные, левосторонние. Значительную долю в древостое составляют береза и осина, популяции которых регрессивны. ВПК разного возраста, немногочисленные в сравнении с Q1.

Леса варианта Q4 занимают большую часть территории широколиственного массива в границах бывшей Столпичской засеки (Ульяновское лесничество). Они возникли после создания лесных культур дуба (в конце XIX – начале XX века),

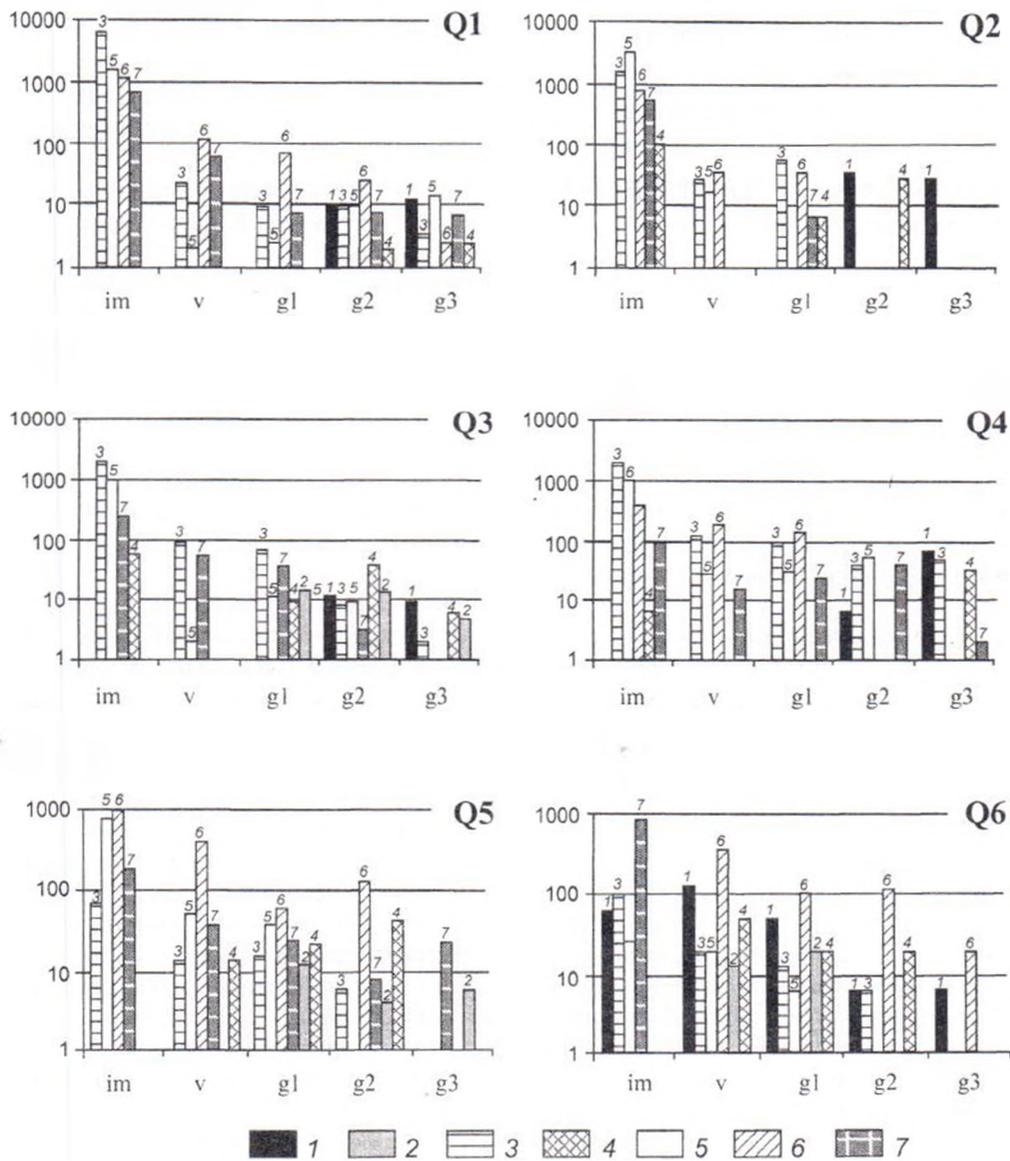


Рис.5.8. Онтогенетические спектры популяций деревьев в различных вариантах широколиственных лесов

По оси абсцисс – онтогенетические состояния: im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное; по оси ординат – десятичный логарифм числа особей. 1 – *Quercus robur*; 2 – *Betula verrucosa*; 3 – *Fraxinus excelsior*; 4 – *Populus tremula*; 5 – *Acer platanoides*; 6 – *Tilia cordata*; 7 – *Ulmus scabra*. Остальные обозначения см. в тексте

которым предшествовала сплошная рубка широколиственного леса. Уход за культурами практически не производился, и в результате современный древостой представлен семенными дубами и порослевыми широколиственными деревьями других видов одинакового возраста (80–110 лет). Онтогенетические спектры популяций деревьев имеют структуру, сходную с Q3. При этом встречаются участки с заметной долей осины в древостое; береза практически не участвует в сообществе. Сейчас происходит массовый распад поколения дуба лесокультурного происхождения,

сопровождающийся увеличением участия в травяном покрове нитрофильных видов.

Сообщества варианта Q5 сформированы в результате многократных выборочных рубок широколиственного леса разной интенсивности, часто при наличии умеренного лесного выпаса. Такие сообщества занимают небольшие площади по всей территории заповедника. Основной вид древесного яруса – липа; большинство взрослых деревьев имеет порослевое происхождение. Мелколиственные виды зачастую принимают заметное участие в сложении древостоя. Одна из особен-

ностей этих сообществ – отсутствие дуба в составе древесного яруса. Популяции остальных широколиственных видов имеют неполночленные, преимущественно левосторонние онтогенетические спектры. ВПК практически отсутствуют.

Сообщества варианта Q6 представляют небольшие участки широколиственных лесов по оврагам. Ранее они были окружены открытыми сельхозугодьями. На территории Ульяновского лесничества большинство таких широколиственных участков сейчас окружены сосновыми и березовыми массивами. В Ягодненском лесничестве такие леса занимают овраги среди внутрилесных луговых полей и по границе заповедника. В прошлом это умеренно выпасаемые дровяные леса. Соответственно, основную долю древесного яруса составляют порослевые (иногда в 4–5 поколения) особи липы, дуба, в меньшей мере – осины и ясеня. Это единственный вариант широколиственного леса, в котором дуб имеет близкое к нормальному демографическое строение популяций. Сходное строение имеют популяции липы; остальные широколиственные виды представлены неполночленными левосторонними популяциями, в которых целиком или почти полностью отсутствуют взрослые и старые генеративные особи. ВПК практически отсутствуют.

Осинники, сформированные на месте широколиственных лесов в результате многократных выборочных рубок, по состоянию популяций древесных видов схожи с широколиственными сообществами Q5, с той разницей, что в древесном ярусе доминирует не липа, а осина. Популяция осины имеет регрессивное строение. Дуб практически отсутствует; популяции остальных широколиственных видов имеют левосторонние неполночленные возрастные спектры. Формированию полночленных популяций широколиственных видов пока препятствует высокая сомкнутость древостоя.

В *черноольшаниках* заметную роль в древостое играют осина и береза, внедрившиеся в сообщество в результате рубок, а сейчас имеющие регрессивные популяции. Популяция ольхи черной имеет фрагментарный возрастной спектр: здесь представлены взрослые и старые генеративные особи и молодые иматурные особи. Долгое время возобновлению ольхи препятствовал выпас и выборочные рубки. Сейчас ольха снова возобновляется по валежу и ольховым кочкам. Широколиственные виды (кроме дуба) и ель имеют инвазионные популяции.

Как в борových, так и в неморальных сосняках наблюдается инвазия широколиственных деревьев.

Однако степень продвинутости этого процесса различна в зависимости от давности и интенсивности низовых пожаров. На рисунке 5.9 (PnB) видно, что в *борových сосняках* популяции широколиственных деревьев представлены в основном иматурными особями. При очередном низовом пожаре подавляющее большинство этих особей гибнет, затем снова продолжается инвазия. Наиболее успешно развиваются популяции дуба, устойчивого к низовым пожарам: отдельные его особи уже достигли молодого генеративного состояния. Заметим, что в борových сосняках довольно велико число иматурных особей березы и сосны. Особи этих видов более взрослых возрастных состояний ($v - g2$) имеют одинаковый абсолютный возраст, соответствующий давности создания культур.

Онтогенетические спектры, представленные на рисунке 5.9, PnB–PnN, соответствуют соснякам, в которых уже более 10–20 лет не было низовых пожаров. Соответственно, здесь выше численность инвазионного поколения широколиственных видов, представленного не только иматурными, но также виргинильными и молодыми генеративными особями. Кроме дуба (наиболее многочисленного), клена остролистного, ясеня, здесь в небольшом количестве присутствует липа. В сукцессионном плане этот вариант сообщества занимает промежуточное положение между борowymi и неморальными сосняками.

На гистограмме онтогенетических спектров популяций деревьев в *сосняке неморальном* (см. рис. 5.9 – PnN) видно смещение “инвазионной волны” по сравнению с сосняком боровым: больше число виргинильных и молодых генеративных широколиственных деревьев, под пологом которых возобновление затруднено (соответственно, сейчас здесь меньше иматурных особей). Лидером инвазии здесь, как и в борových сосняках, является дуб. Возобновления сосны, напротив, практически нет.

Сосняки луговые до недавнего времени имели парковый облик – они представляли собой одновозрастные одновидовые леса, в которых отсутствует подрост и подлесок. После прекращения выпаса и сенокосения появилось семенное возобновление сосны (особо обильное на ранее интенсивно выпасаемых участках), также началась инвазия мелколиственных видов и дуба. В будущем можно ожидать формирования здесь смешанного (мелколиственно-широколиственно-соснового), а во втором поколении – елово-широколиственного леса, где в травяном ярусе будут преобладать виды теневой флоры: неморальные, нитрофильные,

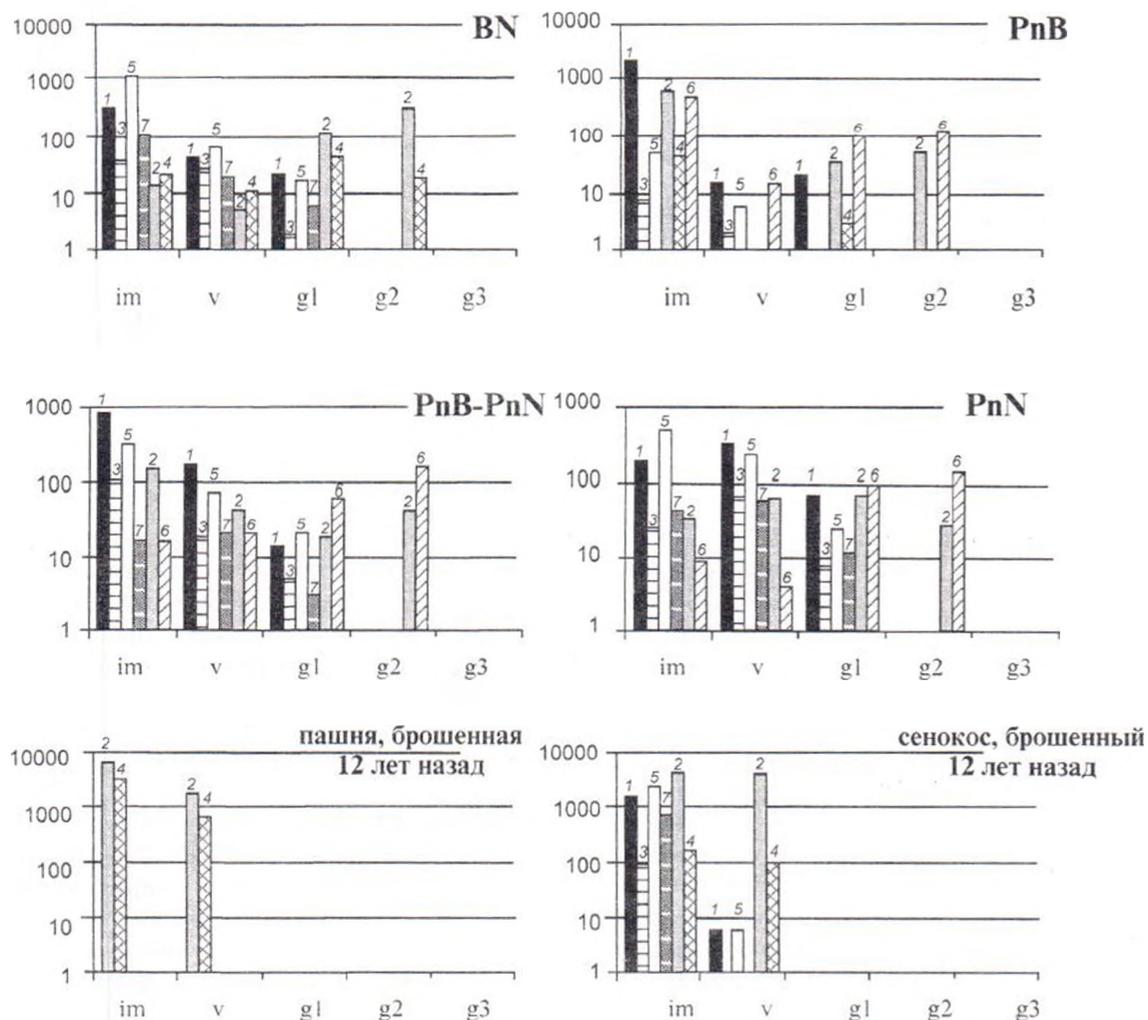


Рис.5.9. Онтогенетические спектры популяций деревьев в различных производных сообществах

Обозначения те же, что на рисунке 5.8

бореальные. Однако этот процесс идет медленнее, чем в сосняках других типов.

Ситуации в *луговых и неморальных березняках* схожи с описанными выше для сосняков соответствующих типов. Отличие луговых березняков от сосняков в том, что кроме мелколиственных видов и дуба здесь началась инвазия клена остролистного, ясеня. Возможно, это связано с большей удаленностью луговых сосняков от широколиственных сообществ, которые служат источниками зачатков этих видов.

Неморальные березняки отличны от сосняков несколько меньшим числом подроста (см. рис.5.9 – BN) при меньших различиях в численности подроста разных широколиственных видов. На

настоящий момент лидируют по скорости развития особи дуб и клен остролистный.

Интересная ситуация наблюдается в ельниках. В наиболее старых *неморальных ельниках* (возрастом 120–130 лет) онтогенетические спектры популяций широколиственных видов крайне сходны с таковыми в широколиственных лесах вариантов Q1 и Q4, с той разницей, что здесь отсутствует дуб, а у остальных видов ниже численность зрелых и старовозрастных генеративных особей. Возобновление ели единично. Вероятно, такое положение связано с тем, что эти культуры создавались на небольших площадях внутри широколиственного массива: еще до начала плодоношения ели произошла инвазия широко-

лиственных видов деревьев, кустарников, трав, позже препятствовавших ее возобновлению. В дальнейшем можно ожидать возобновление ели по валежу, что характерно для елово-широколиственных и таежных лесов (см. рис.5.9). В сходных условиях, на граничащем с Калужскими засеками участке национального парка Угра в старовозрастном широколиственном лесу мы встречали успешное возобновление ели по валежу при его отсутствии на почве.

В более молодых ельниках неморальных (представляющих собой преимущественно культуры возрастом 40–50 лет, созданные на бывших сельхозземлях) наблюдается успешная инвазия как всех широколиственных видов деревьев (кроме дуба), так и ели.

Ельники бореальные характеризуются небольшой численностью подроста, что связано в первую очередь со значительным затенением. Здесь присутствуют преимущественно иматурные особи таких тенелюбивых видов, как липа, ель, клен остролистный. По мере увеличения возраста древостоя уменьшается его сомкнутость, что сопровождается инвазией широколиственных видов деревьев, кустарников, трав.

На *мезофитных лугах* после прекращения выпаса и сенокосения идет активная инвазия древесных видов. Заселение площади происходит неравномерно – древесные локусы приурочены к участкам, где дернина была нарушена деятельностью кабанов, мышевидных грызунов, кротов. В результате через 10–15 лет после начала инвазии образуется разреженный древесный полог, где лидерами по численности являются береза и осина (см. рис.5.9). Однако одновременно здесь встречаются почти все древесные виды, при этом дуб и клен остролистный по скорости развития не уступают мелколистным видам.

Для сравнения отметим, что заселение деревьями брошенных пашен в охранной зоне заповедника происходит иначе (см. рис.5.9). Уже через 3–4 года после начала инвазии здесь образуется сомкнутый древесный полог с участием березы, осины, ивы козьей. Сомкнутость уменьшается только через 15–20 лет – лишь тогда становится возможным заселение территории широколиственными видами. При этом их численность много меньше, чем на зарастающем лугу, гораздо ниже и их скорости роста.

На *гигрофитных лугах* возобновление древесных видов возможно только на валеже. Соответственно, на участках рядом с лесом можно ожидать возобновления деревьев в ближайшие десятилетия, на удаленных от леса участках лу-

говая растительность сохранится весьма длительное время.

5.4.2. Оценка сукцессионного состояния сообществ и прогноз изменения биоразнообразия растительности заповедника

При широком спектре вариантов начальных стадий сукцессий, определяемом предшествующими способами использования территории, и нынешнем разнообразии растительных сообществ довольно четко проявляется общая тенденция к формированию двух вариантов субклимаксных сообществ:

1. Черноольшаников, существование которых тесно связано с поймами малых рек и ручьев. Основными факторами разнообразия местообитаний (преимущественно сырых, средних по освещенности) здесь выступает средообразующая деятельность самих водотоков, популяций черной ольхи и речного бобра (увеличивающего численность после создания заповедника). В травяном покрове господствуют виды нитрофильной группы при значительном участии неморальных и водноболотных видов.

2. Широколиственных лесов (иногда с участием ели), охватывающих основную часть территории. Ведущим средообразующим фактором здесь является популяционная жизнь деревьев; в целом преобладают затененные и влажные местообитания. В травяном покрове господствуют виды неморальной эколого-ценотической группы при значительном участии нитрофильных видов.

Широколиственные леса и черноольшаники на территории заповедника уже сейчас близки к теневому субклимаксу: в популяциях большинства деревьев конкурентной и толерантной стратегии осуществляется нормальный оборот поколений – они имеют нормальную или близкую к нормальной возрастную структуру. Эти сообщества уже сейчас обладают широкими диапазонами значений ведущих экологических факторов (влажности и освещенности) при большом разнообразии микроместообитаний. Как следствие, широколиственные леса и ольшаники имеют наибольшее среди всех лесных сообществ биологическое разнообразие (см. раздел 5.3.3), которое в дальнейшем не претерпит значительных изменений.

Другие сообщества, находящиеся на длительно лесной территории и преобразованные рубками разного типа (*осинники, часть березняков неморальных*), несмотря на демографические различия, формируют широколиственные леса уже в первом

послерубочном (т.е. современном) поколении. В дальнейшем, по мере формирования мозаики окон возобновления и возрастания числа местообитаний биологическое разнообразие здесь достигнет уровня теневого широколиственного субклимакса.

Лесные сообщества, возникшие в результате зарастания сельхозугодий (*березняки*) или создания лесных культур (*сосняки, ельники*), более отдалены от формирования субклимакса. Общим для них сукцессионным процессом являются инвазия широколиственных деревьев и кустарников, лесных (неморальных, бореальных, нитрофильных) видов трав, сопровождающаяся регрессией светолюбивой флоры.

В зависимости от рассмотренных выше особенностей сообществ формирование теневого широколиственного (елово-широколиственного) леса идет разными темпами, и образование субклимакса произойдет в различные времена. Продвинутость сукцессионных процессов и близость сообществ к теневому лесу соотносится больше с предшествующим природопользованием и современным состоянием напочвенного покрова, чем с составом древостоя. В целом при отсутствии внешних по отношению к растительности воздействий уже при жизни нынешнего поколения деревьев – через несколько десятков лет – практически на всей территории заповедника будет сформирован теневой лес (исключения представляют лишь участки гидрофильных лугов, зарастание которых может затянуться на длительное время), а через одно-два поколения широколиственных деревьев – теневого субклимакса. Соответственно, к этому времени из состава флоры исчезнут виды, не способные возобновляться в условиях теневого леса.

Среди трав потери будут происходить прежде всего среди видов лугово-опушечной и боровой групп. Из деревьев наиболее “яркими” потерями будут дуб и сосна, в настоящее время доминирующие в древостое примерно на 30% площади описываемой территории. Возобновление сосны, происходящее в сосняках луговых и боровых, уже сейчас крайне малочисленно. Дуб активно возобновляется во многих сообществах – в сосняках и березняках всех типов, на мезофитных лугах, однако уже в следующем поколении вместе с исчезновением этих сообществ прервется и возобновление дуба. Специальные мероприятия, необходимые для сохранения световой флоры тра-

вянистых растений и светолюбивых видов деревьев, с успехом могут быть осуществлены на примыкающих к заповеднику территориях национальных парков Утра и Орловское полесье.

Заключение

Особенностью растительного покрова Калужских засек является высокое участие в нем поддоминантных широколиственных лесов. Для этих сообществ характерны: высокое видовое богатство, прежде всего широколиственных видов деревьев и видов трав теневой флоры. Такое положение объясняется в основном двумя причинами:

1. Разнообразные в прошлом антропогенные факторы действовали одновременно на сравнительно небольшие площади: мелкоконтурность хозяйства сочеталась с большой лесистостью территории. Благодаря этому после прекращения воздействий не возникало препятствий для расселения видов и протекания демутиаций.

2. Значительная часть территории на протяжении длительного времени (часто превышающего продолжительность жизни древесных edificаторов) не испытывала антропогенных воздействий, которые серьезно препятствовали бы ходу восстановительных сукцессий этих сообществ.

К настоящему времени на территории заповедника достигнута степень восстановления теневого зонального (широколиственного) субклимакса, не имеющая аналогов среди других широколиственных лесов Европейской России. Однако следует обратить внимание на тот факт, что ценопопуляции дуба черешчатого при отсутствии экзогенных по отношению к растительности воздействий в скором времени окажутся не способны к самоподдержанию. Ведущую роль в формировании структуры теневого зонального субклимакса играет популяционная жизнь всех остальных видов широколиственных деревьев.

Соседство близких к субклимаксу широколиственных лесов и разнообразных производных сообществ с различной историей природопользования делает Калужские засеки уникальным объектом для изучения биологического разнообразия и его связи с историей природопользования и с сукцессионной динамикой растительности.