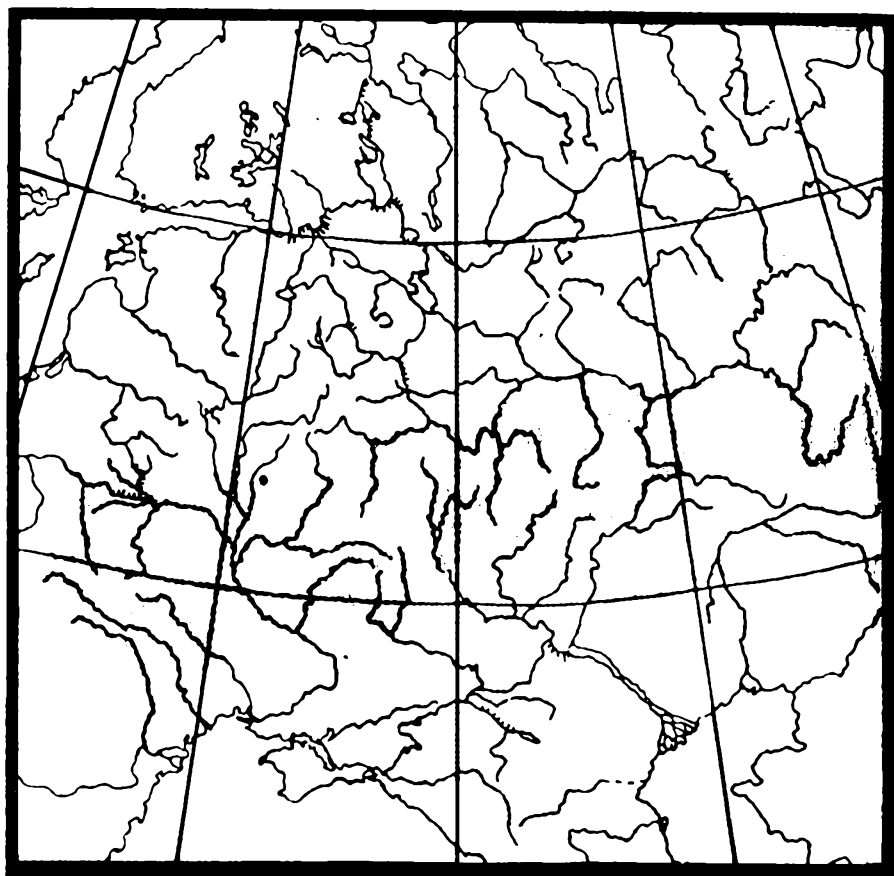


ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА



• НАУКА •

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА



МОСКВА
"НАУКА"
1994

УДК 581.526:837.2:34.29

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

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

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

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

Табл.43. Ил.58. Библиогр..448 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук О.В.СМИРНОВА

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

Редактор издательства Р.Л.ЦЫБУЛЬСКАЯ

Издание частично оплачено фондом Сороса

1906000000-164

В 323-94-1

042(02)-94

© Коллектив авторов, 1994

© Российская академия наук, 1994

ISBN 5-02-004556-X

ВВЕДЕНИЕ

За несколько тысячелетий активного освоения территории Восточной Европы, занятой широколиственными лесами, площадь их резко сократилась, а структура претерпела необратимые изменения. Существующие ныне фрагменты широколиственных лесов имеют островной характер: они окружены сельскохозяйственными угодьями, поселениями и другими антропогенно-измененными территориями.

Столь значительные преобразования и уничтожение зонального типа растительности привели к последствиям, еще не в полной мере осознанным как научной общественностью, так и специалистами по использованию природных ресурсов. Среди наиболее заметных последствий тысячелетнего использования широколиственных лесов следует назвать: изменение гидрологического режима (обмеление малых и средних рек, нарушение паводкового режима крупных рек), потеря почвенного плодородия, уменьшение биологической продуктивности и сокращение видового разнообразия.

Осознание необходимости изменения стратегии общения с природой в связи с надвигающимися глобальными катастрофами антропогенного характера в очередной раз ставит перед исследователями вопрос, каковы закономерности устойчивого существования биосистем, не испытавших необратимого антропогенного преобразования. Ведь именно познание структуры, динамики, функционирования таких биосистем, а также особенностей их размещения по территории должно послужить основой для оценки ущерба, нанесенного природе и для выработки методов восстановления и использования природных ресурсов в соответствии с основными законами экологии.

Применительно к восточноевропейским широколиственным лесам, с точки зрения восстановления и охраны природных ресурсов, актуальным представляется решение следующих задач:

- 1) определение видового состава древесных видов и реконструкция границ их распространения в доисторическое время;
- 2) реконструкция структуры и динамики климаксовых ценозов;
- 3) анализ способов природопользования в доисторическое и историческое время и выявление зависимости структуры и динамики сукцессионных биогеоценозов от особенностей ведения хозяйства;
- 4) разработка методов оценки сукцессионного статуса лесных биогеоценозов, моделирование динамических процессов на ценоотическом и надценоотическом уровнях;
- 5) создание дифференцированной системы методов охраны и восстановления природных ресурсов восточноевропейских широколиственных лесов.

Эти задачи в той или иной степени попытались решить авторы данной книги. Сознвая неравноценность отдельных ее глав, связанную с разной степенью проработанности тех или иных вопросов, мы стремились предложить читателю системное видение анализируемого объекта и обратить внимание на нерешенные проблемы.

Материалом для настоящей книги послужили натурные: популяционные, геоботанические, лесоводственные исследования авторов, охватившие территорию восточноевропейских широколиственных лесов от Украинского Закарпатья до Предуралья в 1963-1991 гг. Подробно пункты и методы исследования приведены в гл. 2.

Для более глубокого познания причин тех или иных антропогенных трансформаций широколиственных лесов были последовательно изучены: 1) архивные материалы по истории природопользования в конкретных лесных массивах за последние 200 лет; 2) письменные источники, отражающие состояние и характер использования в течение последнего тысячелетия; 3) археологические данные, воссоздающие историю природопользования с начала бронзового века (6000-5000 лет назад); 4) данные по споропыльцевому анализу, датированные средним и поздним голоценом (8000-2500 лет назад), дающие представление об изменениях границ зоны широколиственных лесов в разные временные периоды и при разной климатической обстановке.

Сопоставление этих данных дало возможность наметить причинно-следственные связи, определившие направление и темпы антропогенной трансформации зоны широколиственных лесов в Восточной Европе. Сочетание натурного исследования и математического моделирования позволило рассчитать скорости восстановительных смен (с учетом особенностей эцезиса), реконструировать не обнаруженные нами в природе сукцессионные этапы, проводить модельные эксперименты по воссозданию устойчивой структуры лесов, направленные на решение прикладных экологических задач.

При решении поставленных задач мы руководствовались следующими положениями, которые считаем принципиальными.

1. Одним из способов познания структуры и динамики биосистем является построение иерархических рядов и исследование членов ряда по принципу элемент-система. В данной работе использован фрагмент иерархического ряда биосистем: - особь - популяция - биоценоз - ландшафтный комплекс биоценозов. Исследования, проведенные на организменном уровне, дают возможность объяснить специфику популяционной жизни любого вида. Сравнение же особенностей популяционной жизни большинства видов, образующих ценоз, и выявление характера их взаимодействия позволяют определить специфику структурно-функциональной организации ценозов и их ландшафтных комплексов.

2. Основой для оценки состояния биосистем и прогнозов их развития является сопоставление возможностей системы (ее потенциалов) в оптимальных условиях и их реализации в различных условиях, в том числе в условиях экологического и антропогенного стресса. Для особей полное проявление потенциалов следует ожидать в условиях экологического оптимума при отсутствии внутри- и межвидовой конкуренции, для популяций - также в условиях экологического оптимума при отсутствии межвидовой конкуренции, для биоценозов и их комплексов - в состоянии климакс-мозаики (по: Уиттекер, 1980).

3. Причиной устойчивого существования климаксовых биеоценозов являются непрерывающиеся потоки поколений

популяций совместно обитающих видов. Возможность устойчивого оборота поколений и, следовательно, постоянного присутствия множества видов на одной территории достигается за счет перманентного появления свободных местообитаний разных (нано-, микро-, мезо-) размеров в результате процессов жизнедеятельности и смерти особей и их скоплений, образующих популяционные потоки. В экологии этот процесс получил название эндогенно (по отношению к биогеоценозу) обусловленных нарушений.

4. Несовпадение пространственных и временных характеристик популяционных потоков разных видов растений, животных и представителей других царств, а также асинхронность развития составляющих их особей определяют сложную стратификацию биоценоза и делают возможным комплементарное разделение ресурсов множеством видов, обитающих на одной территории. Следствием этого является одновременное присутствие в климаксовом биогеоценозе всех видов, экологические ареалы которых находятся на данной территории.

5. В климаксовом биогеоценозе потоки поколений множества видов разного систематического положения и трофических уровней объединяются в единую систему потоками поколений в популяциях эдификаторов (или эдификатора), наиболее сильно преобразующих среду обитания и структуру использования жизненно важных ресурсов всей совокупности видов.

Авторы благодарят студентов, аспирантов Московского государственного педагогического института, Московского государственного университета, разделивших с нами тяготы и радости экспедиционной жизни. Без их участия мы бы не смогли собрать и обработать представленный натурный материал. Благодарим сотрудников лесничеств России и Украины, сотрудников Каневского заповедника, таксаторов Киевского лесоустроительного предприятия и многих других наших коллег, которые всячески способствовали проведению исследований на огромном пространстве от Карпат и до Урала.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

1.1. Изменение видового состава и распространения Восточноевропейских широколиственных лесов в голоцене по споропыльцевым и археологическим данным

Современный видовой состав и, вероятно, структура широколиственных лесов в Восточной Европе сформировались в течение первой половины голоцена, а максимальное распространение эти леса получили в среднем голоцене (Доктуровский, 1925; Пьявченко, 1941, 1958; Зеров, 1950; Нейштадт, 1957, 1983; Крупенина, 1973; Серебрянный, 1971, 1973; Серебрянная, Ильвес, 1973; Серебрянная, 1976, 1978). Датировки периодов голоцена, проведенные разными авторами (Нейштадт, 1957, 1983; Серебрянная, 1978), ограничивают средний голоцен временем 8000 (7700) - 2500 лет назад и включают в него большую часть атлантического (или весь атлантический) и суббореальный период (табл.1.1). Современные датировки определяют климатический оптимум голоцена 5500 ± 500 лет назад (Климанов, 1978; Борзенкова, Зубаков, 1984). В это время (конец атлантического-начало суббореального периода) северная граница лесного пояса в Восточной Европе проходила по северной части Кольского полуострова (рис. 1.1), пересекала Белое море в самой узкой части, затем через Мезенскую губу следовала к среднему течению Печоры и Приполярному Уралу. Южную границу лесов в среднем голоцене восстановить необычайно трудно. Большая часть этой территории относится в настоящее время к зоне степей, торфяные отложения встречаются здесь очень редко и количество проанализированных местонахождений явно недостаточно. Все же условно южную границу лесов (включая лесостепь) можно провести по нижним

Таблица 1.1

Периодизация голоцена по палеоботаническим и археологическим данным

Нейшгадт, 1957	Нейшгадт, 1983		Серебрянная, 1978	Александровский, 1983	Сов.историческая энциклопедия 1962,1964,1965
Поздний голоцен 0-2500лет	Субатлан- тический период	Поздний средний ранний	Субатланти- ческий 0-2500 лет	Поздний голоцен (субатлант.период), 0-2500лет	Железный век 0-2700 (2900) лет
Средний голоцен 2500- 7700 лет	Субборе- альный период	Поздний Средний Ранний	Суббореальный период 2500 -5000 лет		Бронзовый век 2700(2900)- 5000(6000) лет
	Атланти- ческий период	Поздний Средний Ранний	Атлантический период 5000 - 8000 лет		----- Энеолит 5000(6000)- 7000 лет -----
Ранний голоцен 7700- 9800 лет	Бореаль- ный период	Поздний Средний Ранний	Бореальный период 8000 - 10000 лет	Ранний голоцен: пребореальный и бореальный период 8000 - 10300 лет	----- Мезолит 7000-10000 лет -----
Древний голоцен 9800- 12000 лет:	Субаркти- ческий период	Поздний Средний Ранний		Древний голоцен ранее 10300 лет	----- Поздний палеолит 10000 - 40000 лет

течениям рек Днестра, Южного Буга(место впадения Ингула), Днепра (устье Ингульца), к верховьям Токмака, Берды, севернее Донецка, далее на Ростов и Волгоград, затем на Уральск, Оренбург, Орск и верховья Тобола.

По споропыльцевым диаграммам в пределах всей территории распространения лесов в среднем голоцене по составу споропыльцевых диаграмм можно непосредственно проследить изменение флористического состава господствующих видов и косвенно судить об изменении растительных зон, т.е. состава и структуры слагающих их сообществ. Это связано с тем, что лишь недавно стали разрабатываться методы оценки количественного участия видов в растительном покрове по количеству пыльцы в пробах разного возраста (Bennett,1988), но для Восточной Европы такие работы еще не проведены.

Сравнение карт расположения разрезов голоценовых отложений М.И.Нейштадта (1957) и других авторов с картой зональных типов растительности европейской части быв. СССР 1974 г. (рис.1.1, а,б) дают возможность сделать следующие заключения. Современный контур северотаежных лесов по споропыльцевым данным делится на две части: в северной отсутствуют указания хотя бы на следы пыльцы широколиственных видов деревьев в голоцене, а в южной отмечено присутствие широколиственных видов в некоторых разрезах. Максимальное количество их пыльцы достигает 3-5%. В среднетаежных лесах следы присутствия некоторых широколиственных деревьев (обычно *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., некоторых видов рода *Ulmus* L.) отмечены почти в каждом разрезе, в части, датированной средним голоценом. На границе с южнотаежными лесами при незначительном количестве пыльцы широколиственных видов отмечено присутствие всех перечисленных выше видов и *Corylus avellana* L.

В полосе современных южнотаежных лесов количество пыльцы широколиственных видов деревьев в пробах возрастает, достигая 5-10 %. В полосе широколиственно-еловых лесов, которая на нашей карте аналогична южной полосе южнотаежных лесов, по Е.М.Лавренко (1947) и М.И.Нейштадту (1957), картина (рис.1.1,б) существенно меняется: спектры всех разрезов

свидетельствуют о постоянном присутствии широколиственных видов с раннего голоцена; количество их пыльцы увеличивается в несколько раз, достигая максимума (54%) в разрезах Московской, Владимирской, Ярославской, Тверской областей, в Прибалтике, северной части Белоруссии, в Ульяновской, Пензенской и других областях. Одновременно во многих разрезах в среднем голоцене отмечен минимум пыльцы ели.

Археологические источники (см. далее) позволяют предположить, что территория современных южнотаежных и широколиственно-еловых лесов скорее всего была занята в то время широколиственными лесами с небольшим участием ели.

На территории современных широколиственных лесов и луговых степей виды широколиственных деревьев в среднем голоцене представлены значительными количествами пыльцы во всех разрезах.

На территории Полесий существенную долю составляет пыльца сосны, присутствие пыльцы ели весьма незначительно, в позднем голоцене ель встречается чаще. В западной части этой подзоны, как и в предыдущей, довольно много пыльцы граба и бука.

Многие исследователи голоценовых разрезов в современной лесостепи свидетельствуют о том, что это была территория с абсолютным господством лесного растительного покрова в среднем и отчасти позднем голоцене (Нейштадт, 1957, 1983; Пьявченко, 1958; Серебрянная, Ильвес, 1973; Серебрянная, 1976, 1978, 1992). Это подтверждается и наличием остатков костей лесных животных: оленей, лосей, кабанов, волков, лисиц, горностаев и зайцев на стоянках первобытного человека, датированных эпохой поздней бронзы (Таттар, 1974; Федорова, 1976; Динесман, 1977).

В то же время в пыльцевых спектрах в центральной части Среднерусской возвышенности, начиная со среднего голоцена, постоянно встречается пыльца культурных злаков, сорных Compositae и Chenopodiaceae (Крупенина, 1973, 1974; Динесман, 1976; Исаева-Петрова, 1982), зерна культурных злаков (Краснов, 1971). Здесь же обнаружены торфяники, погребенные смывом вследствие эрозии пахотного слоя в течение среднего голоцена. На юге Украины для этого времени регистрируется шестикратное

увеличение количества пыльцы полыней и сорных *Chenopodiaceae* (Артюшенко, 1970).

Современные подзоны разнотравно-ковыльных и ковыльно-типчаковых степей (рис.1.1) в разрезах на уровне среднего и отчасти позднего голоцена содержат большое (до 43%) количество пыльцы широколиственных видов деревьев. По представлениям М.И.Нейштадта (1957), широколиственные леса спускались в среднем голоцене до Черного моря, а по долинам Дона и Волги - до Азовского и Каспийского морей; через Ергиня соединялись широколиственные леса Кавказа и Приволжской возвышенности. Видовой состав фауны позвоночных Приазовья в это время указывает на преобладание лесостепных ландшафтов, а большое количество костей бобров - на значительную облесенность речных долин (Кириков, 1966; Крижевская, 1974; Лавров, 1981). Судя по составу палеофауны наземных моллюсков в нижнем Поволжье были широко распространены водораздельные леса в среднем голоцене (Матекин, 1950).

Сравнение ареалов широколиственных видов деревьев в среднем голоцене (Нейштадт, 1957; Серебрянный, 1971, 1973) и их современного распространения (Поварнищын, 1926; Козьяков, 1962; Горчаковский, 1968; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977, 1980, 1986) позволяют оценить изменения, происшедшие за 4000-5000 лет. В отношении дуба черешчатого, липы сердцевидной, видов рода *Ulmus* можно сделать заключение, что существенных сокращений ареалов не произошло (рис.1.1, а). Что касается ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) и видов рода *Acer* L., то вследствие плохой сохранности пыльцы их среднеголоценовые ареалы к настоящему времени не восстановлены. В связи с этим различия восточных границ у ясеня и дуба можно объяснить как различиями в экологии (Заугольнова, 1974; Рысин, Рысина, 1990), так и историческими причинами; это же можно сказать об *Acer campestre* L. и *A.pseudoplatanus* L. Современный ареал клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в значительной степени совпадает с ареалом дуба черешчатого; отсюда поэтому можно предположить, что в среднем голоцене в пору максимального расцвета широколиственных лесов ситуация была аналогичной.

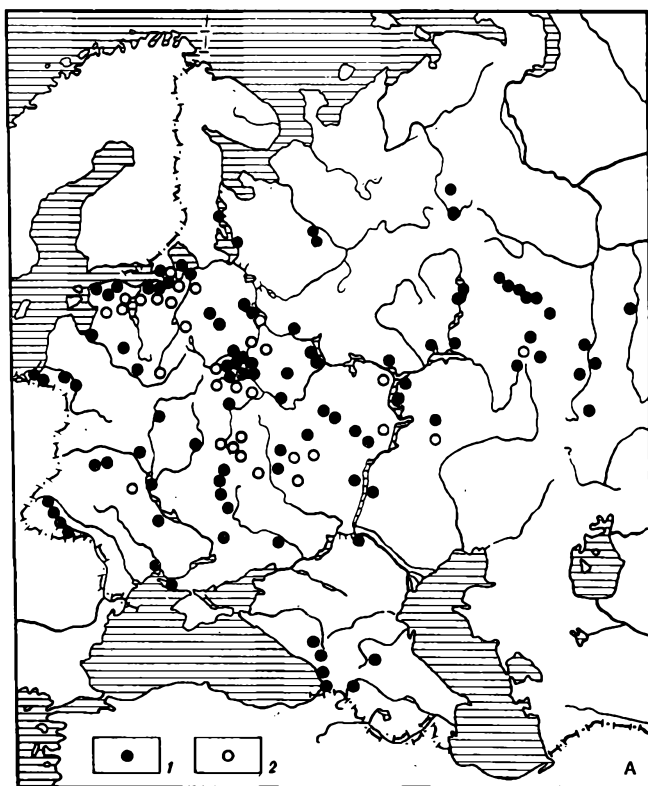


Рис.1.1. Распространение широколиственных лесов в среднем голоцене и в настоящее время

А - расположение разрезов голоценовых отложений, где обнаружена пыльца широколиственных видов деревьев: 1 - по Нейштадту (1957), 2 - по другим авторам. Б - современная зональная растительность и участие пыльцы широколиственных видов деревьев в среднем голоцене. Северные границы лесов: 1 - северо-, 2 - средне-, 3 - южно-таежных, 4 - широколиственно-еловых, 5 - широколиственных (включая луговые степи); степей: 6 - разнотравно-ковыльных, 7 - типчаково-ковыльных, 8 - пустынных; 9 - типичных пустынь. Содержание пыльцы широколиственных видов деревьев в спектрах среднего голоцене: 10 - 3-5%, 11 - 5-10%, 12 - 25-30(50)%, 13 - современное распространение широколиственных лесов, 14 - горные территории

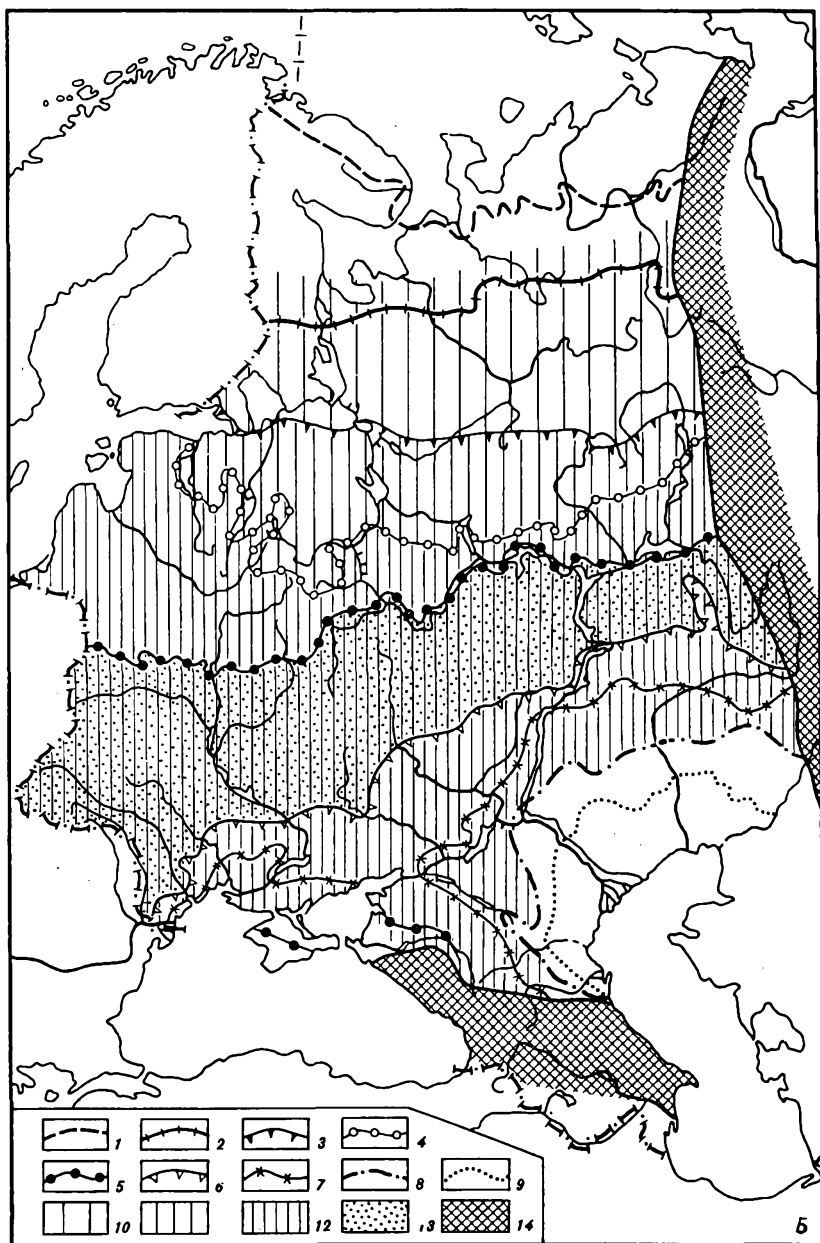


Рис. 1.1 (окончание)

В отношении бука лесного и граба обыкновенного данные противоречивы. Так, по Нейштадту (1957), спорадическая встречаемость пыльцы бука ограничивается верховьями Припяти в юго-западной части Белоруссии и р.Великой на границе Латвии и России, а граба - восточной частью Латвии и западной частью Смоленской области. По данным Р.В.Федоровой (1951), пыльца бука и граба позднего голоцена найдена в Прикаспийской низменности, а по данным А.К.Васильчука (1990), в Московской области, по данным Н.И.Пьявченко (1958), для среднего голоцена отмечена пыльца граба на территории современных Курской, Воронежской, Тамбовской, Оренбургской областей. П.Л.Горчаковский (1968), обобщивший данные по ареалу граба обыкновенного, приводит сведения о произрастании граба на Общем Сырте и бассейне р.Урал и в низовьях Волги. По его представлениям, это были остатки региональной южноуральской популяции граба плейстоценового возраста.

Однако при сохранении общих контуров ареалов по крайней мере основных доминантов Восточноевропейских широколиственных лесов: дуба, липы, клена остролистного, вяза, ясеня обыкновенного и др. - в течение позднего голоцена произошли катастрофические изменения широколиственных лесов как типа растительности. Южная граница (рис.1.1,6) отступила на север на 200-400 км, и лесной тип растительности сменился степным и полупустынным. Северная граница переместилась на юг на 300-700 км, на месте широколиственных лесов с елью образовались таежные леса (Нейштадт, 1957; Серебрянный, 1971, 1973).

Несомненно, что столь кардинальные изменения растительного покрова должны были иметь столь же существенные причины. Выяснению их посвящена огромная литература, детальное рассмотрение которой может быть проведено лишь в специальной монографии. Здесь же следует отметить, что авторы выделяют две основные причины: 1) существенные изменения климата и 2) средообразующее влияние человека позднего неолита и/или начала бронзового века. Странники гипотезы резкого изменения климата, опиравшиеся в основном на ботанико - географические данные (Танфильев, 1896; Берг, 1911, 1950; Герасимов, 1936),

считали, что в голоцене в течение суббореального и /или субатлантического периодов климат был значительно более теплый и сухой, чем в предшествующем атлантическом периоде. Вероятно, это привело к значительному смещению ландшафтных зон (Танфильев, 1912, 1926). Так северная граница степи, по Танфильеву, в суббореальном периоде проходила западнее Чернигова, через Серпухов, Рязань, южнее Владимира, далее через Нижний Новгород и Казань к устью Вятки. К северу на значительные пространства простиралась лесостепь. По представлениям Л.С.Берга (1913, 1950), лесостепь в суббореальный период достигала побережья Финского залива, Ленинградской и Вологодской областей. Если следовать этим предположениям и принять длительность суббореального периода (табл.1.1) в 2500 лет, то скорость, с которой двигалась степная и лесостепная растительность, должна была составить 0,5 км в год. В последующий, субатлантический, период лесная растительность, судя по современным остаткам лесов, должна была бы продвинуться на несколько сот километров к югу.

В качестве доказательства серьезного изменения климата в голоцене были использованы данные о наличии одного или нескольких пограничных горизонтов в торфяниках (Сукачев, 1914; Нейштадт, 1957) и увеличении в споропыльцевых диаграммах количества пыльцы трав. Однако по мере накопления материала выяснилось, что далеко не все торфяники имели пограничный горизонт (Герасимов, Марков, 1941), а те из них, которые его имели, часто отличались наличием в нем углей антропогенного происхождения (Комаров Н., 1951). Детальные археологические исследования показали, что время появления пограничного горизонта синхронизируется с эпохой бронзы в развитии человеческой культуры. В это время одним из способов обработки земель под пашню было выжигание торфяников (Советов, 1867).

Дальнейшее углубление исследований по изменению климата в голоцене в связи с использованием палеотемпературного и радио-углеродного методов (Ильвес, 1970; Хотинский, 1972, 1977; Кинд, 1976; Климанов, 1978; Борзенкова, Зубаков, 1984; Котляков, 1992) показало, что на протяжении последних 10000-12000 лет

климат неоднократно изменялся. Так, Э.О.Ильвес (1970), исследуя торфяники Эстонии радиоуглеродным методом, пришел к выводу, что в течение среднего и позднего голоцена (8000-400 лет назад) можно выделить семь периодов с прохладным и влажным летом и шесть - с теплым и сухим. По данным Н.В.Кинд (1976), в течение последних 10000 лет в Европе можно выделить по крайней мере шесть похолоданий с условной датировкой: 9800, 8500, 6500, 4500, 2000 и 700 лет назад. И. И.Борзенкова и В.А.Зубаков (1984) считают, что современные методы позволяют выделять колебания климата малой продолжительности (от нескольких сот лет и более) и малой амплитуды (от 0,5 до 1,0°С). На протяжении последних 16000 лет выделяется около 34 периодов (климатом), из них 14 теплых, продолжительность климатом колеблется от 200 до 2800 лет, они объединяются в три этапа.

1. *Анатермал* - 16500-9500 лет назад. Ему свойственны резкие колебания климата с чередованием потеплений - термохрон (длительность - 300-600 лет, температура воздуха близка к современной) и с более кратковременными похолоданиями, сопровождающимися увеличением площади континентальных и морских льдов.

2. *Мегатермал* - 9500-5500 лет назад. Это время теплого и относительно стабильного климата, когда летние температуры воздуха в умеренных и высоких широтах были на 2-3 выше современных. Солнечная радиация превышала современный уровень на 6-7%, содержание углекислоты было более высоким.

3. *Кататермал* начался 5500 лет назад и длится до настоящего времени. Этот этап отличается направленным снижением температуры и возрастанием нестабильности климата. За последние 5000 лет произошло не менее шести похолоданий, когда в умеренных и высоких широтах температура была ниже на 2-3° по сравнению с современной. Наиболее сильное похолодание отмечалось около 2200-2300 лет назад и во время малой ледниковой эпохи: 700-300 лет назад, когда возобновлял свой рост Гренландский ледниковый щит.

Такая сложная картина многократных потеплений и похолоданий, даже если она весьма приблизительно отражает былые

изменения климата, во-первых, значительно отличается от первичных представлений о наличии одного ксеротермического периода во второй половине голоцена и, во-вторых, опровергает предположения о значительных подвижках растительных зон, которые в противном случае десятки раз должны были менять свои границы со скоростью несколько километров в год.

Сторонники быстрых подвижек растительных зон совершенно не принимают во внимание биоэкологические закономерности расселения растений. Вполне очевидно, что потомство каждой особи распределяется в пределах радиуса репродуктивной активности (равного расстоянию эффективного опыления и дессиминации). В обобщающей работе И.Ф.Удра (1988) представлены вполне обоснованные расчеты миграционных возможностей основных ценозообразователей лесной зоны Европы (табл.1.2).

Показано, что пионерные лиственные лесообразователи мигрируют со скоростью 100 м в год; а светлохвойные - со скоростью 30-60 м в год. Таежные эдификаторы с легкими семенами с крылатками - 1025, с тяжелыми семенами - 15-20 м в год; ягодные кустарники - 40 -50 м в год. Эти и подобные данные имеют определяющее значение не только для соотнесения с реальностью миграционных теорий, трактующих перемещение растительных зон в голоцене, но и для расчетов темпов сукцессионных процессов в настоящее время, когда антропогенная деятельность привела к уничтожению естественной растительности на значительных пространствах (Коротков, 1992).

Одновременно с представлениями о быстрых и пространственно хорошо выраженных миграциях растительных зон в течение голоцена в Европе высказывались мнения и об относительно устойчивом существовании зон и об отсутствии заметных изменений климата. При этом основное внимание исследователей было направлено на южную границу лесов (лесостепь). В работах Д.К.Зерова (1950), Н.И.Пьявченко (1950), Ф.Е.Милюкова (1952), П.В.Маданова с соавт. (1967) и многих других на палеоботаническом материале обосновывается отсутствие продолжительных сухих периодов в голоцене и отсутствие заметных подвижек растительных зон (Марков и др., 1950; Гричук, 1951; Нейштадт,

Таблица 1.2

Скорость расселения и наиболее вероятные пределы скорости миграции основных видов древесных растений (по: Удра, 1988, с сокращениями)

Вид	Биотоп	Способ диссеминации	Дальность диссеминации	Начальный возраст пло- доношения	Скорость, м/год	
					расселе- ния	миграции
<i>Betula pendula</i>	Вне леса	Анемо- хорно	1000/2000	10(15)	100	100(133)
<i>B.pubescens</i>	В лесу	"	100-500	20	5-25	25
<i>Populus tremula</i>	Вне леса	"	1500/2000	15	100	100(133)
	В лесу	"	500-600	25	20-35	35
<i>Alnus glutinosa</i>	Вне леса	"	1000/2000	10-15	100	100
<i>A.incana</i>	В лесу	"	150-600	30	5-20	20
<i>Pinus sylvestria</i>	Вне леса	"	600-900	15	40-60	60
	В лесу	"	450-600	30	15-20	20
<i>Picea abies</i>	Вне леса	"	350-500	50	7-10	10
	В лесу	"	(1000)	(40)	(25)	(25)
<i>Quercus robur</i>	Вне леса	Зоохорно	300-500	50	6-10	10
	В лесу	Барохорно	25-50	50	0,5-1	1
<i>Fagus sylvatica</i>	Вне леса	Зоохорно	300-600	60	5-10	10
	В лесу	Барохорно	15-30	60	0,2-0,5	0,5
<i>Acer platanoides</i>	Вне леса	Анемо- хорно	50-100	50	1-2	2-5
	В лесу	"	(250)	(30)	(6)	(8)
<i>Acer tataricum</i>	Вне леса	"	90-150	15	6-10	10
	В лесу	"	30-90	30	1-3	3
<i>Tilia cordata</i>	Вне леса	"	150(300)	30	5(10)	5(10)
	В лесу	"	60-120	40	1,5-3	3
<i>Carpinus betulus</i>	"	"	90-150	30	3-5	5
<i>Ulmus glabra</i>	"	"	100-200	40	2,5	5
<i>Ulmus laevis</i>	Вне леса	"	150-300	30	5-10	10
	В лесу	"	100-200	40	2,5-5	5
<i>Fraxinus excelsior</i>	"	"	120-200 (400)	40	3-5	5(10)
<i>Sorbus aucuparia</i>	"	Зоохорно	500-1000	25	20-40	20-40
<i>Sambucus nigra</i>	"	"	100-500	10	10-50	10-50
<i>Cornus mas</i>	"	"	100-500	20	5-25	10(25)
<i>Corylus avellana</i>	"	"	50-100 (200)	10	5-10 (20)	10

1957). Согласно таким представлениям, заметное сокращение лесов на юге Восточной Европы должно иметь не только и не столько климатические причины.

Поиски этих причин имеют длительную историю. Так, еще в ранних работах В.Н.Сукачева (1902), П.Н.Крылова (1915), Б.А.Келлера (1921, 1923, 1931), А.Я.Гордягина (1890) высказывалось мнение, что современная растительность степной зоны представляет собой вторичное явление, возникшее вследствие истребления лесов человеком. Детальный анализ эволюции растительного покрова степей в голоцене привел Н.Ф.Комарова (1951) к вполне обоснованному выводу, что вся голоценовая история степей - это история взаимодействия скотоводов и земледельцев с первоначально лесными и лесостепными территориями, причем время активного освоения этих площадей совпадает с концом атлантического - началом суббореального периода.

Археологические и палеопедологические исследования (Мерперт, Смирнов, 1960; Мерперт, 1974; Маданов и др., 1967) показали, что курганные захоронения и поселения на территории современных степей Нижнего Поволжья, датируемые временем 3200-3500 лет назад, отличаются почвами, имеющими лесной облик; огромным количеством древесины в погребальных постройках и жилищах; большим разнообразием топоров, демонстрирующих повсеместное их использование и высокую культуру обработки дерева (Авдеев, 1948, 1953).

Довольно долго камнем преткновения в реконструкции доагрикультурного состояния растительного покрова степной и лесостепной зон являлась невозможность объяснить эволюционные процессы в почвах, в частности развитие черноземных почв после сведения леса. Многолетние дискуссии по этому вопросу отражены в работах Н.Ф.Комарова (1951), Е.А.Афанасьевой (1966), П. В.Маданова с соавт. (1967), А.Л.Александровского (1983) и других ученых. В настоящее время многие исследователи не отрицают возможности образования черноземов из лесных почв (проградация почв). Видимо, этот процесс происходил в том случае, когда после сведения лесов площади быстро зарастали травянистой растительностью и использовались как сенокосы и пастбища, но не

превращались в пашни (Тюрин, 1939, 1966; Павленко, 1955; Фатьянов, 1959; Афанасьева, 1966; Ахтырцев, 1967, 1969, 1979; Марголина и др., 1988).

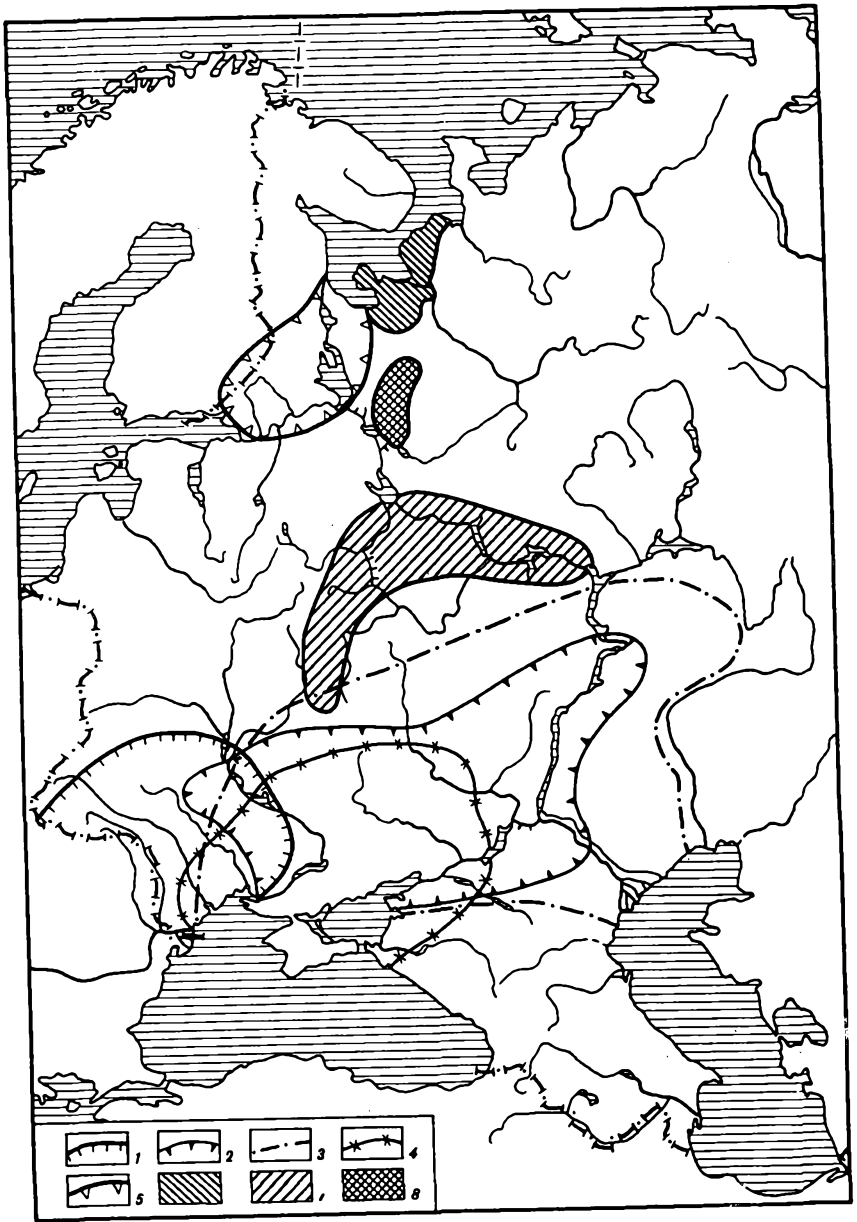
Существенный вклад в решение проблем реконструкции естественной растительности в разные периоды времени вносят работы археологов (Городцов, 1925, 1927; Мерперт, Смирнов, 1960; Краснов, 1971; Мерперт, 1974). По их мнению, для растительного покрова рассматриваемой территории фактором, принципиально изменившим его, был переход от присваивающей экономики (сбор плодов, корней, охота, рыболовство и др.) к производящему хозяйству: земледелию и скотоводству. Этот переход получил название неолитической революции. Воспроизводящее хозяйство (ранний неолит) на Балканском полуострове и в северо-западном Причерноморье начало распространяться 7000-8000 лет назад; в Центральной и Западной Европе - 6000-7000; в Северной и Восточной Европе - 5500-6000. В Центральной и Западной Европе 4000-4500 тысяч лет назад (развитый и поздний неолит) усиление антропогенного фактора в развитии растительности привело к уменьшению роли вяза и дуба и увеличению бука и ясеня (Долуханов, 1973). В неолите и последовавшем за ним бронзовом веке в качестве основного инструмента воздействия человека на природу выступал огонь. По данным В.А.Городцова (1925), отличительным признаком всех неолитических стоянок является пепелисто- или углестотемный культурный слой, распространенный на десятки верст. Палы совершались много раз и через небольшие промежутки времени.

Активное освоение той территории Восточной Европы, которая сейчас занята степями: от пустынных до луговых (рис.1.2) - происходило уже в бронзовом веке. За это время здесь сменилось

→

Рис. 1.2. Распространение некоторых культур эпохи бронзы на территории Восточной Европы

1 - трипольская - 5500; 2 - древнеямная - 5000; 3 - срубная - 3500; 4 - киммерийская - 3200; 5 - карельская - 5000; 6 - беломорская - 4000; 7 - фатьяновская - 5000; 8 - каргопольская - 5000 лет назад



18 культур (БСЭ, 1951). Самая древняя, трипольская, культура существовала в юго-западной части рассматриваемой территории: в современной Молдавии, большей части Украины и в Южной России. На восток от этой территории жили племена древнеямной культуры. Начало оформления двух этих культур датируется временем около 6000 лет назад. Климат времен трипольской культуры отличался значительной влажностью и господством широколиственных лесов с лесной фауной (Пассек, 1949).

Основным занятием населения трипольской культуры было скотоводство и отчасти земледелие, а также выплавка медных орудий, требующая большого количества древесины; плотность населения (Арманд, 1955) достигала 30-35 человек на кв. км. В неолите и, возможно, в начале бронзового века земледелие было локализовано в поймах рек, а скотоводство - на водоразделах.

Уровень развития производящего хозяйства у племен древнеямной культуры был несколько ниже, чем у племен трипольской культуры. У них преобладали каменные и костяные орудия, бронзовых было значительно меньше. Они занимались звероловством, рыболовством и, вероятно, примитивным скотоводством (Городцов, 1927). У племен катакомбной, а затем и срубной культур, сменивших племена древнеямной культуры, уровень развития воспроизводящего хозяйства был уже достаточно высок. Основой экономической жизни было достигшее высокого развития скотоводство (Мерперт, 1974), домашними животными были лошади, крупный рогатый скот, овцы. Земледелие было распространено преимущественно в поймах. Население было оседлым и занималось, помимо скотоводства и земледелия, обработкой металлов, камня, кости, дерева, изготовлением материалов, подобных тканям (Городцов, 1927).

Поселения располагались по берегам рек, дома представляли собой полуземлянки с надземным бревенчатым срубом и двускатной крышей. При захоронении возводились сооружения из дерева, имитирующие по конструкции сложные дома (Мерперт, 1974).

Значительный рост скотоводства обусловил широкое расселение племен срубной культуры от р. Урал на востоке до р. Днепр на западе и от правых притоков Оки на севере до Кубани на юге.

Срубная культура датируется второй половиной второго тысячелетия до н.э. Судя по расположению курганов с захоронениями этих племен (хоронили в сложных деревянных сооружениях), леса в это время на данной территории еще не были сильно уничтожены (Городцов, 1925, 1927; Гожев, 1929), хотя область их сплошного распространения, видимо, начала расчленяться антропогенно сформированными степными участками. Как трипольские племена, возникшие на основе племен, проникших в Причерноморье из Ирана через Малую Азию и Балканский полуостров (Городцов, 1927), так и древние племена, зародившиеся в Волжско-Уральском междуречье, в процессе развития скотоводства активно (с помощью палов) и пассивно (путем истребления скотом подроста в лесах, разреживанием лесов) отодвигали границу лесостепных и лесных комплексов от побережий Черного и Азовского морей, от низовий Волги и Урала на север и северо-запад. Длительность сохранения лесов на этой территории (хотя бы в виде разобнесенных массивов) можно оценить следующим образом. Скифы, сформировавшиеся на основе племен срубной культуры, в седьмом веке до н.э. вытеснили киммерийцев из северного Причерноморья (рис.1.2) (Комаров, 1951; Скифы, 1992). По данным Геродота (Скифы, 1992), 2500 лет назад Скифия была безлесной. По споропыльцевым данным в позднем голоцене здесь были распространены типчаково-полянныи и разнотравноковыльные степи, сменившие лесную и лесостепную растительность среднего голоцена (Нейштадт, 1957). Анализ палеоботанических и археологических данных показывает, что от начала активного заселения Причерноморья (6000-5500 лет назад) до формирования скифских племен, т.е. за 3000-3500 лет южная граница широколиственных лесов (лесостепи) отступила на север на 400-600 км.; и это происходило в суббореальном периоде (табл.1.1., Борзенкова, Зубаков, 1984), когда похолодание должно было способствовать распространению лесов к югу (Серебрянная, 1978; Исаева-Петрова, 1982). Следует напомнить (табл.1.2), что при скорости миграции основных видов широколиственных деревьев около 10 м в год за 3500-3000 лет широколиственные леса продвинулись бы к югу не более чем на 30-35 км. Даже если не

учитывать миграционные способности растений, бросается в глаза несоответствие между возможной реакцией растительности на изменение климата в сторону более холодного и влажного и археологическими свидетельствами отступления широколиственных лесов к северу в областях активного скотоводства, земледелия, выплавки металлов. Все это заставляет предположить, что антропогенный, а не климатический фактор является ведущим в этом процессе.

Исследования рецентных биогеоценозов, проведенные Л.Г. Динесманом (1976, 1977, 1992), показывают, что позднеголоценовая ксерофитизация травяного покрова луговых степей не может быть объяснена изменениями климата. В степях Русской Равнины в позднем голоцене явлением, обусловившим распределение растительных зон, явилась пастбищная дигрессия. Антропогенное "остепнение" зоны широколиственных лесов отмечается в течение бронзового века и в Западной Европе (Rybnickova, Rybnicek, 1973).

Около 4000 лет назад, в суббореальный период земледелие и животноводство прослеживаются уже на большей части территории современных широколиственных лесов, вплоть до границ южнотаежных лесов (Краснов, 1971). Древнейшие следы возделывания пшеницы на территории Вологодской обл., в окрестностях Плесеева озера отмечены 3500-4000 лет назад. Существовавшие в те времена сорта пшеницы были занесены в северные районы Восточной Европы предками финно-угорских племен в период продвижения их из Западной Азии. В течение бронзового века (табл.1.1) земледелие было распространено преимущественно в зоне широколиственных лесов (включая и лесостепь), в течение железного века оно получило распространение и в южнотаежных лесах на территории обитания финно-угорских, балтских и отчасти славянских племен (Краснов, 1971; Бадер, 1974).

Постепенное проникновение земледельцев и скотоводов из южных в центральные районы Восточной Европы и частичная ассимиляция племен с присваивающей формой хозяйства (Краснов, 1971; Мерперт, 1974) привели к развитию земледелия не только в

поймах, но и на водоразделах, что повлекло за собой ряд существенных изменений во взаимоотношениях человека и природы. Пойменное земледелие может стабильно существовать за счет обогащения почв элементами минерального питания во время разлива рек. При выходе на водоразделы было "изобретено" подсечно-огневое земледелие, когда в качестве удобрения выступала зола, а в цикле : поле (от 1-3 до 5-7 лет) - сенокос или пастбище (не обязательная фаза, до 10- 12 лет) - лес (40-60 лет). Древний способ подсечно-огневого земледелия - сжигание высушенных на корню деревьев без срубания (а только сдирания - подрубания коры до камбия) удлиняет описанный цикл на 10-15 лет (Краснов, 1971; Осипов, Гаврилова, 1983). Подсечное земледелие на территории современных подзон широколиственных, хвойно-широколиственных лесов и, отчасти, южной тайги отмечено во время бронзового века у племен фатьяновской культуры. Их поселения найдены в междуречьях Оки и Волги, в бассейнах рек Москвы, Клязьмы и Суры, в окрестностях Ярославля. Фатьяновские памятники располагаются в самых различных топографических условиях, часто вдали от речных долин, на самых разнообразных почвах от легких до тяжелых. Это свидетельствует о возможностях охвата подсечно-огневым земледелием большей части лесной территории. О распространенности этого типа земледелия говорит огромное число рабочих топоров на каждой стоянке (Краснов, 1971).

До конца бронзового века подсечно-огневое земледелие распространилось в широколиственных лесах как в Восточной, так и в Средней, и Северной Европе. Палеоботанические и археологические материалы показывают, что в Восточной Европе на южных и западных окраинах лесов земледелие существовало 5000-6000 лет , а на основной части лесной полосы - 3500-4000 лет назад. В то же время на большей части территории, занятой широколиственными и хвойношироколиственными лесами до начала - середины первого тысячелетия н.э. (2000-1500 лет назад) отсутствуют сведения об употреблении упряжных пахотных орудий. В связи с этим возможность обработки большого участка земли одной семьей была незначительной. Размеры площади одной

подсеки составляют 0,01-0,06 га и менее (Краснов, 1971). Небольшие площади подсек и их непродолжительное использование приводило к тому, что ландшафты сохраняли собственно лесной облик. Кроме следов подсечно-огневого земледелия (от 3000 до 5000 лет назад) на всех поселениях лесной зоны присутствуют костные остатки крупного рогатого скота. В лесной зоне скот пасли на заброшенных полях и в лесу. Вольный выпас в лесу и интенсивные заготовки древесного корма на зиму (листья, ветви) сыграли очень важную роль в сокращении лесных пространств, может быть не меньшую, чем выжигание под пашни (Краснов, 1971; Комаров, 1951; Мильков, 1952). В частности, по представлению Брокман-Ероша и Рюбеля (цит. по: Комаров, 1951), сужение ареала пихты (*Abies alba* Mill.) в Западной Европе произошло вследствие заготовок веток на корм скоту.

Постепенное распространение воспроизводящего хозяйства (скотоводства и земледелия) из южных районов Восточной Европы в центральные и северные, появление новых более производительных орудий обработки земли приводили к сокращению лесных площадей, возникновению степных анклавов внутри бывшей полосы широколиственных лесов. В северной части этой полосы и в хвойно-широколиственных лесах в первую очередь изменялся видовой состав. Заброшенные пашни и пастбища начинали заселяться мелколиственными породами (виды рода *Betula*, *Salix* и *Populus tremula* L.) и сосной (*Pinus sylvestris* L.), которая охотно заселяет пашни и гари.

Таким образом, к началу железного века в Восточной Европе (около 3000 лет назад, поздний голоцен) в результате экстенсивных систем скотоводства, земледелия, использования большого количества леса на выплавку металлов существенно преобразовался растительный покров и животный мир.

1. Произошло смещение ландшафтных зон на север (Мильков, 1952), вопреки климатически обусловленной возможности смещения ландшафтных зон к югу в связи с похолоданиями.

2. Скотоводство на юге Восточной Европы в течение 3000-4000 лет привело к мощной ксерофитизации растительного покрова

и формированию типчаково-ковыльных и разнотравно-ковыльных степей на месте лесостепных ландшафтов (Динесман, 1992).

3. В центральной части Восточной Европы сократились площади широколиственных лесов, их расчленили и оттеснили луговые степи ("дикое поле").

4. В северной части Восточной Европы широколиственные и хвойно-широколиственные леса, включаемые в систему подсечноогневого земледелия изменили видовой состав: большее распространение получили виды с легко летучими семенами: сосна, береза, ивы, а в более северных районах и ель. Следствием подсечно-огневой системы земледелия явилось широкое распространение процесса оподзоливания почв (Осипов, Гаврилова, 1983).

Похожая ситуация в зоне широколиственных лесов сохранялась почти на всем протяжении двух последних тысячелетий за исключением индустриального периода (с середины XIX века), когда воздействие на природу перешло на новый качественный уровень: огромные площади пашен, загрязнение воды, почвы, воздуха, изменение уровня и режима рек и пр.

Летописные источники подтверждают представления, полученные от анализа археологических данных. Так, в современной лесостепи (Саушкин, 1947; Максимов, 1962; Кириков, 1979) соотношение участков лесов и луговых степей не является следствием разных почво-грунтовых условий, а представляет собой результат разного соотношения оседлого населения и кочевников в прошедшие эпохи. Видна четкая зависимость продвижения кочевников и степной растительности на север. Летописи хранят названия "Половецкие кочевья" для местностей в окрестностях г. Белополье и Харьков, по р.Проня. Северная граница татарских летних кочевий в XIV в. проходила по линии: верховья Северского Донца, Тихой Сосны, низовья Медведицы. Сотни тысяч овец и коз уничтожали лесную растительность, леса заменялись лугами, луговая растительность ксерофитизировалась, типчак продвигался все дальше на север в область широколиственных лесов.

Следует отметить, что неравномерность заселения территории Восточной Европы, сложная динамика демографической структуры

населения, связанная с периодическими войнами, эпидемиями и пр. создали такую запутанную картину лесных и нелесных площадей, что объяснить ее без детальных сведений о конкретных территориях не всегда удается. Особый интерес в данном отношении представляют летописные источники и другие архивные материалы. Так, в качестве примера можно привести документальные свидетельства господства в X-XIII в. широколиственных лесов в современной зоне южной тайги в районе Новгорода, Ярославля, Костромы, с одной стороны (Очерки по истории Русской деревни, 1959), а с другой - в современной зоне разнотравно-ковыльных степей в районе Кировограда (Кириков, 1979). Возможность нормального развития широколиственных лесов в столь значительном широтном диапазоне еще раз подтверждают высказанное раньше предположение, что современное зональное членение Восточной Европы имеет антропогенно-климатический характер.

Заключение. Краткий обзор истории развития широколиственных лесов во второй половине голоцена приводит к убеждению, что наиболее мощным фактором, преобразующим растительность и животный мир, выступала в течение всего этого времени со все увеличивающейся интенсивностью хозяйственная деятельность человека. При этом современный "зональный" облик Восточной Европы был сформирован уже на границе бронзовой и железной эпох (около 3000 лет тому назад). Появление огромных безлесных пространств (современная зона степей) и в дальнейшем почти полная их распашка коренным образом изменили гидрологический режим этой территории, а следовательно, и климатическую ситуацию. Вследствие такого изменения зонального членения растительного покрова Восточной Европы леса современной лесостепной и степной зоны из зонального типа растительности превратились в аazonальный.

Антропогенная аридизация южной части лесов привела к уменьшению видового разнообразия лесной флоры и фауны, сохранению только наиболее экологически толерантных видов,

значительному ослаблению возможностей расселения популяций лесных видов деревьев, кустарников и трав. Кроме того, аридизация чрезвычайно затруднила, а в некоторых случаях сделала невозможным искусственное разведение лесов в степи (см. обзор Комарова, 1951; многочисленные труды Украинского и Волгоградского институтов агролесомелиорации).

Не только в пределах современных степей и лесостепей, но и в зонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов уничтожение лесов и распашка привели к тому, что наиболее распространенными стали островные леса. Произошедший при этом разрыв локальных популяций основных древесных эдификаторов (дуба черешчатого, ясеня обыкновенного и др.), с одной стороны, и уничтожение крупных позвоночных животных, с другой - поставили преграду для естественного регулирования численности популяций в островных биогеоценозах и тем самым лишил одного из механизмов поддержания устойчивого климаксового состояния.

Многочисленное выжигание лесов в системе подсечно-огневого земледелия существенно изменило почвенный покров современных лесных территорий и в южных регионах привело к господству экологически толерантных видов, и в частности к существенному распространению ели обыкновенной в зоне широколиственных лесов.

Практически полное уничтожение таких мощных средообразователей из позвоночных животных, как бобры и зубры, неестественные колебания численности крупных копытных: лосей, оленей, кабанов - настолько существенно изменили пространственную структуру широколиственных лесов и экологический состав флоры и фауны, что, подобно археологическим исследованиям, сейчас мы можем проводить лишь гипотетическую реконструкцию климаксовых биогеоценозов широколиственных лесов. Основой для таких реконструкций должны служить детальные исследования биологии, экологии и взаимоотношений популяций уцелевших ценозообразователей.

1.2. Флористический и эколого-ценотический анализ широколиственных лесов

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Распределение числа видов по экологическим группам
шкала Д.Н.Цыганова

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 1.5

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

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

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

- 1) подольские бучины (*Fagetum podolicum*) включают 111 видов;
- 2) лесостепные грабовые широколиственники украинские (*Carpinetum-Nemoretum ucrainicum* s.l.) - лесостепь между Днестром и Ворсклой, 236 видов;
- 3) полесские грабовые широколиственники (*Carpinetum-Nemoretum polesanicum*) - Правобережное Полесье Украины, 150 видов;
- 4) донские смешанные широколиственники (*Mixto-Nemoretum tanaiticum* s.l.) - лесостепь бассейна р.Дона с Северским Донцом от р.Ворсклы до р.Хопра, 160 видов;
- 5) северные приокские липовые широколиственники (*Tilietum-Nemoretum okense*) - Тульские засеки, 127 видов;
- 6) приволжские липовые широколиственники (*Tilietum-Nemoretum volgense*) - лесостепное правобережье Волги от Жигулей до Саратова, 103 вида;
- 7) предуральские смешанные широколиственники (*Mixto-Nemoretum praeuralense*) - Южное Предуралье, 100 видов;
- 8) уральские липняки (*Tilietum uralense*) - западные предгорья Южного Урала, 82 вида;
- 9) молдавские горнодубовые дубравы (*Quercetum Petraeae caricosum moldavicum*) - южная часть Бугско-Днестровского водораздела), 123 вида;
- 10) колючекустарниковые дубравы *Spinoso-Fruticeto-Quercetum herbosum thutaico-borysthenicum*) - южная окраина Правобережной Лесостепи Украины, 181 вид;
- 11) кустарниковые дубравы байрачные Молдавии (*Fruticeto-Quercetum vallense moldavicum*) - левобережье Днестра в Молдавии, 88 видов;
- 12) кустарниковые дубравы байрачные Донецкого бассейна (*Fruticeto-Quercetum vallense donetzicum*) - Донецкий бассейн, 172 вида;
- 13) кустарниковые дубравы осоковые донские (*Fruticeto-Quercetum caricosum tanaiticum*) - лесостепь бассейна Дона, 99 видов;
- 14) приволжские кустарниковые дубравы разнотравные (*Fruticeto-Quercetum herbosum volgense*) - лесостепь правобережья Волги от

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 1.6

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

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

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

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

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

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

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

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

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

МЕТОДОЛОГИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

Системный подход к изучению биологических объектов можно рассматривать в качестве ведущей парадигмы современной биологической науки. Накопление огромных массивов данных в отношении сложных динамических систем (организмов, популяций, ценозов, экосистем, ландшафтов) с неизбежностью ставит задачу систематизации и интеграции сведений в виде стройной и логически непротиворечивой картины, отражающей основные черты их организации. Системная концепция базируется, во-первых, на понятии системы как совокупности взаимосвязанных элементов, во-вторых, на представлении о структурной иерархии живого, включающей биосистемы нескольких уровней, в-третьих, на представлении о целостности системы, которая обеспечивается взаимосвязями элементов. Для целей данной работы представляется целесообразным сначала осуществить членение объектов на составные части (т.е. провести анализ), а затем рассмотреть природный объект и его функции в целом (т.е. реализовать синтез).

Практика фитоценологических и экологических исследований позволяет следующим образом представить основные принципы системного анализа: 1) любой природный объект имеет иерархическую структуру и может быть разделен на части разного ранга по признакам, которые соответствуют функциям, выполняемым самой биосистемой и ее частями; выбор диагностических признаков из массы феноменных определяется их функциональной значимостью, которая в свою очередь зависит от целеполагания биосистемы соответствующего ранга; 2) функционирование любой биосистемы можно представить как изменение ее интегральных параметров (реакция целого), параметров ее частей и их соотношений; 3) для биосистем каждого ранга определяются элементарные единицы и устанавливается их соответствие друг

другу; 4) структура и функционирование биосистем разного иерархического ранга рассматриваются с учетом вещественно-энергетических и информационных связей как между частями биосистемы, так и с системами выше и ниже лежащего ранга.

Системный синтез может быть реализован в двух формах: в виде построения разного рода моделей (вербальных, графических, аналитических, алгоритмических) и в виде экспертных систем, представляющих собой формализованные по определенным правилам знания экспертов о структуре и функционировании биосистем.

Анализ соответствует процессу редукции (разбиению) биосистем на структурные части. Основные правила такой редукции: 1) иерархически организованная биосистема может быть разделена на части двумя способами: на подсистемы, обладающие теми же системообразующими свойствами, что и сама биосистема, и на элементы, которые обладают свойствами биосистемы другого иерархического уровня; 2) содержательный анализ должен включать рассмотрение структур и связей между биосистемами не менее чем трех иерархических уровней; 3) необходимо учитывать специфику системообразующих свойств биосистем каждого уровня.

2.1. Способы членения исследуемых биосистем

В настоящей работе в качестве центрального объекта системного анализа рассматривается территориальная фитоценотическая биосистема (фитоценохора). Совокупность фитоценохор разного масштаба образует растительный покров. Конкретные фитоценохоры, с одной стороны, можно рассматривать как подсистемы растительного покрова, а, с другой, как структурные элементы биогеоценотического покрова той же территории. В табл. 2.1 приведено соотношение как пространственных вариантов подсистем, так и иерархическое структурирование, включающее биосистемы разного уровня.

В качестве элементарной фитоценохоры рассматривается фитоценоз, занимающий однотипный энтопий (термин Л.Г.Раменского, 1971), который характеризуется сходством условий увлажне-

Соотношение подсистем и элементов для надорганизменных биосистем

Структурный уровень	Подсистемы разного пространственного масштаба				
	Макромасштаб		Мезомасштаб		Микромасштаб
Биогеоценоз	Биота (БГЦ покров географической зоны) провинции		Биогеоценоз энтопийный доминантный		Парцелла
Фитоценологический	Растительный покров географической зоны провинции		Фитоценохора энтопийная доминантная		Микроценоз (биограмма)
Популяционный	Популяция: географическая региональная		Популяция экологическая ценотическая:		Элементарная демографическая: единица или: популяционный локус

ния (положением в рельефе) и подстилающих почвообразующих пород; в дальнейшем она названа "энтопийной фитоценохорой". Такая фитоценохора соответствует чаще всего рангу ассоциации во флористической классификации и определяется по диагностическим видам со сходной или значительно перекрывающейся экологической амплитудой по ведущим факторам.

Однако в пределах однородного энтопия в современном растительном покрове очень часто формируются растительные сообщества, различающиеся набором доминантов, что является результатом прежде всего хозяйственной деятельности человека. На степени доминирования основано выделение типов леса в большинстве используемых лесотипологических классификаций (Воробьев, 1953; Курнаев, 1968, 1980 и др.), что позволяет различать более однородные синтаксономические и хорологические единицы в пределах однотипного энтопия. Фитоценохоры, выделенные в пределах однотипного энтопия по доминантным видам можно рассматривать как фитоценотические подсистемы более низкого ранга по сравнению с "энтопийной". В качестве наиболее однородной подсистемы фитоценотического уровня в настоящей работе рассматривается микроценоз (Сахаров, 1950). Для выделения и характеристики энтопийной фитоценохоры и более однородных подсистем фитоценотического уровня использованы: 1) набор диагностических видов, 2) состав доминантов.

Состав и строение энтопийной фитоценохоры определяются прежде всего экологическими возможностями видов и их взаимодействием, т.е. их биологическими потенциями;

соответственно, структура энтопийной фитоценохоры отражает имманентные свойства растительного сообщества. Фитоценохоры, выделенные в границах энтопии на основе доминантов, представляют собой сукцессионные или микросукцессионные варианты "энтопийной фитоценохоры". По своему объему они соответствуют понятию элементарного ландшафта или фации (Глазовская, 1988; Исаченко, 1991).

Помимо подсистем, выделяемых на хорологической основе, в пределах элементарной фитоценохоры дифференцируются функциональные многовидовые подсистемы - синузии. Синузии трактуются как внутриценотическая совокупность видов растений, активное функционирование которых происходит в одном масштабе времени и пространства, что определяет сходство и различие их потребностей в ресурсах. Такая трактовка синузии наиболее близка к понятию гильдии (Пианка, 1981).

Необходимость синузимального членения сообществ при анализе их структуры и функционирования связана прежде всего с тем, что в лесах функциональная роль синузий: деревьев, кустарников и трав резко различается. Особая значимость древесной синузии состоит в том, что ее виды по мере роста и развития всех поколений деревьев пронизывают всю толщу фитоценохоры от нижнего до верхнего яруса.

Рассмотрим соотношение фитоценохор более крупного размера и большей степени неоднородности по сравнению с "энтопийной". Совокупность энтопиев, расположенных по направлению гидрохимического потока, образует катену (Глазовская, 1988). Фитоценохоры, соответствующие катенам, как правило, носят комплексный характер, катенные комплексы в зависимости от масштаба неоднородности могут проявляться как мезо- или макрокомплексы (Грибова, Исаченко, 1972). В лесной зоне, где градиенты факторов в пределах катены невелики, а экологические амплитуды большинства видов значительно перекрываются, в ненарушенном растительном покрове фитоценохора в пределах катены может не дифференцироваться по избранным признакам (диагностическим видам и доминантам), тогда "энтопийная" и "катенная" фитоценохоры практически не различаются.

Следующая более крупная фитоценохора может рассматриваться в пределах элементарного речного бассейна (обычно 3-4 порядка); совокупность фитоценохор речных бассейнов разных порядков в пределах однотипно геологически организованной территории формирует фитоценохору района (соответствует ландшафтному району - Исаченко, 1991).

Как показывает анализ развития растительного покрова зоны широколиственных лесов в голоцене (см. гл. 1), выделение фитоценохор в ранге речного бассейна и их совокупностей приобретает глубокий биологический смысл, когда растительность рассматривается в тесной связи с деятельностью млекопитающих (бобров), существенно преобразующих среду и связанных в своей жизнедеятельности с водотоками. Даже беглое рассмотрение структуры фитоценохор в ранге речного бассейна и ландшафтного района дает возможность осознать роль биогеоценотических взаимосвязей между растительностью и крупными млекопитающими.

Структура и видовой состав еще более крупных фитоценохор (в ранге географической провинции) связаны, с одной стороны, с распределением тепла и влаги под влиянием общеклиматических факторов, а с другой, с историей формирования ареалов разных видов.

На экосистемном уровне "энтопийная" фитоценохора будет диагностировать биогеоценоз, соответствующего пространственного масштаба и степени неоднородности, а биогеоценоз, выделяемый на доминантной основе, в понимании В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса (Основы лесной биогеоценологии, 1964), будет представлять подсистему "энтопийного" биогеоценоза. Понятие парцеллы используется в данной работе в ее исходном смысле, т.е. парцелла рассматривается как наименьшая подсистема биогеоценотического уровня, соответствующая микроценозу на фитоценотическом уровне. Наиболее крупные пространственные биосистемы биогеоценотического структурного уровня выделяются в границах фитоценохор, соответствующих масштабов.

Обратимся к системам популяционного уровня и рассмотрим соотношение пространственных подсистем, т.е. популяций разного ранга.

В основе выделения самых низких (элементарных) популяционных единиц лежат собственные свойства популяций как надорганизменных систем. В соответствии с основными функциями популяций (поддержание численности и генетической структуры) существует два подхода к выделению элементарных популяционных единиц: генетический и демографический.

Генетический подход основан на процессах, обеспечивающих поддержание генетической структуры и перераспределение генетического материала, поэтому основным признаком популяционной единицы оказывается возможность свободного генетического обмена (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985; Малиновский и др., 1988). Такие элементарные единицы называются по-разному: просто популяции, панмиктические, локальные, местные, естественно-исторические популяции. Далее для такой единицы мы будем использовать название локальной популяции. Основные признаки локальной популяции: значительное (в течение многих поколений) существование на данном месте, устойчивость генетической структуры, возможность панмиксии, отсутствие барьеров для скрещивания. При выделении таких единиц в природе реально можно использовать лишь последний критерий; все остальные требуют предварительного специального изучения популяционной структуры или переноса зачатков.

Исследования, посвященные исследованию локальных популяций дуба черешчатого (Семериков, 1986), позволяют представить систему популяционных единиц, основанную на генетическом подходе, у растений с достаточно обширным ареалом. Самостоятельные локальные популяции входят в состав отдельных лесных массивов непрерывных в пространстве. Следующей единицей может быть система локальных популяций, разобщенных в пространстве и обладающих сходной генетической (и фенетической) структурой: автор приводит пример таких массивов дуба, удаленных на 30 км в пределах одного речного бассейна (Семериков, 1986).

Более крупной единицей оказывается совокупность (группа) популяций, соответствующая крупному ландшафтному региону (Поволжье, Урал, Предуралье, Общий Сырт). Такие совокупности,

видимо, могут рассматриваться как географические (региональные) популяции. Если речь идет о сложно расчлененной территории (Кавказ), то крупная (географическая) популяция может быть представлена совокупностью более мелких, соответствующих геоботаническим провинциям и подпровинциям. Таким образом, система популяционных единиц выглядит следующим образом: скальная популяция (популяция речного бассейна) - провинциальная популяция - географическая (региональная) популяция. Можно заключить, что элементарная единица выделяется по признакам самой популяции, а все остальные находятся в соответствии с крупными ландшафтными подразделениями, которые выделены либо по признакам растительности (геоботанические провинции), либо по климатическим и геоморфологическим признакам (регионы).

Развитие демографического подхода при изучении популяций растений (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Смирнова, 1987) позволило сформулировать представление об элементарной демографической единице (ЭДЕ) у растений (Заугольнова и др., 1992). Эту единицу можно определить как множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории. Пространственно агрегированная совокупность одновозрастных особей одного вида в данной работе рассматривается в качестве популяционного локуса.

ЭДЕ любого вида растений имеет два специфических диапазонных признака: размер занимаемого пространства и длительность оборота поколений. У растений разных размеров и жизненных форм размеры ЭДЕ и длительность оборота поколений отличаются на несколько порядков. Например, размер ЭДЕ у деревьев составляет 10000 - 1000000 кв.м, у трав - 0,1-10 кв.м, а продолжительность оборота поколений - 100-10000 и 1-100 лет соответственно. Это свойство популяционной жизни приводит к тому, что ЭДЕ образуют как хорологический, так и хронологический континуум, т.е. непрерывный во времени и пространстве покров живого.

Поскольку ЭДЕ разных видов растений обладают различной

пространственной структурой и протяженностью, границы их часто размыты, а степень наложения не одинакова, совокупности ЭДЕ видов формируют континуальный растительный покров (рис. 2.1). Если градиент большинства абиотических факторов оказывается небольшим, то такой "узор" из разных ЭДЕ практически не имеет внутри себя каких-либо четких пространственных границ, т.е. в пространстве мы наблюдаем слабо флюктуирующий по составу непрерывный популяционный "поток". Членение такого покрова оказывается по необходимости условным.

Основными признаками для расчленения "популяционного потока" в пространстве могут быть свойства абиотических компонентов ландшафта как более стабильных и определяющих существование популяций. Поэтому в качестве основной популяционной единицы предлагается выделять популяцию в пределах однородного энтопия; она названа экотопической популяцией (Заугольнова и др., 1993).

В биологической литературе накоплен такой фактический материал, который дает основание для выделения этой популяционной единицы. Во-первых, разные условия местопроизрастания отражаются на численности и демографической структуре популяций (Ценопопуляции растений, 1988), во-вторых, на пыльцевом режиме (Петрова, 1988) и как следствие - на эволюционных трендах (Юрцев, 1987). На равнинных территориях границы между экотопическими популяциями широкоареальных видов могут оказаться вполне условными или будут определяться чисто антропогенными факторами.

Для многих видов растений, особенно в лесах, воздействия внешних экологических факторов преобразованы фитосредой самого растительного сообщества, т.е. энтопий оказывает не только прямое, но и опосредованное (через фитоценоз) воздействие на жизнь популяций. Именно по этой причине в течение последних 30 лет центральным понятием в русско-язычной популяционной литературе было понятие ценотической популяции. Впервые это понятие было использовано Т.А.Работновым (1950), а сам термин и его определение появились позже (Петровский, 1961; Корчагин, 1964).

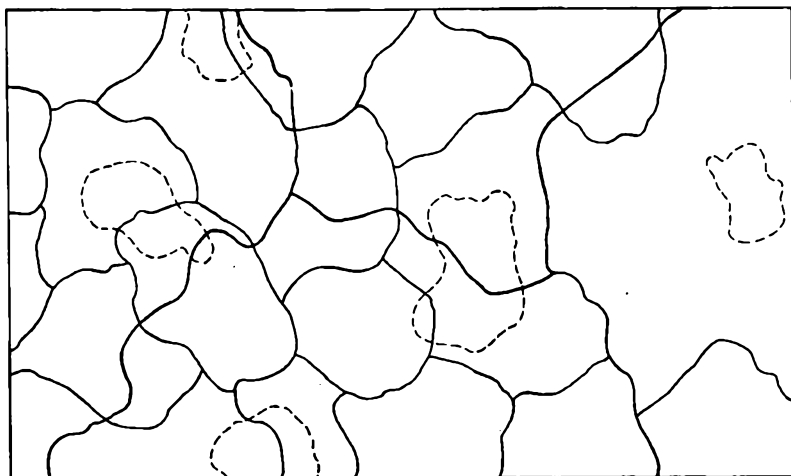


Рис. 2.1. Гипотетическая схема, показывающая наложение ЭДЕ разных размеров

Пунктиром, тонкими и толстыми линиями обозначены границы ЭДЕ разных размеров (соответственно от мелких до крупных)

Ценоотическая популяция выделяется в пределах одного растительного сообщества, авторы понятия не устанавливают синтаксономический его ранг. Для этого предложено (Ценопопуляции растений, 1988) использовать базовую фитоценоотическую единицу - ассоциацию. Поскольку в советской фитоценологии дольше, чем в других странах, господствовала доминантная классификация сообществ, то маркером ассоциации чаще всего выступали популяции видов-доминантов. При всей противоречивости и несовершенстве такой единицы, использование ее вполне оправдано по двум причинам: 1) антропогенные воздействия часто приводят к дифференциации однородного энтопия по составу растений - доминантов, 2) условия существования для видов могут различаться в сообществах с разными доминантами даже в пределах одного энтопия. Таким образом, мы приходим к необходимости использовать при изучении лесной растительности следующий ряд популяционных единиц: ЭДЕ - ценоотическая популяция - экотопическая популяция.

Множественность популяционных единиц заставляет рассмотреть их соотношение (табл.2.2). Уровень наших знаний позволяет

Таблица 2.2

Соотношение равных популяционных единиц у растений

Подход	Популяционные единицы разного масштаба			
	Генетический	Локальная популяция	Группа популяций	
Демографический подход	ЭДЕ Ценопопуляция Экотопическая популяция	Популяция речного бассейна	Региональная популяция (провинции)	Географическая популяция

провести корректное сравнение лишь частично для территориальных единиц меньше речного бассейна.

Соотношение между размером ЭДЕ и ценопопуляции различны в зависимости от их пространственной протяженности: 1) ЭДЕ значительно меньше, чем ценопопуляция; такая ситуация наблюдается у растений с мелкими ЭДЕ (например, у подавляющего большинства травянистых растений); 2) ЭДЕ соразмерна с ценопопуляцией, такой вариант может встречаться у видов с крупными ЭДЕ (деревья, кустарники) при резкой дифференциации растительного покрова и небольшой протяженности фитоценозов. Наконец, для видов с крупными ЭДЕ возможен и такой случай, когда ценопопуляция окажется меньше, чем ЭДЕ; это обстоятельство будет свидетельствовать о том, что ценопопуляция находится в демографически неустойчивом состоянии.

Поскольку экотопическая популяция выделяется в границах однотипного энтопия, она по размерам может совпадать с ценопопуляцией в том случае, если состав и структура фитоценоза полностью определяется условиями экотопа. Если структура фитоценозов сильно изменена антропогенными факторами, как правило, в пределах одной экотопической популяции можно выделить несколько ценопопуляций.

Здесь в качестве примера приведем соотношение между экотопической и ценопопуляциями дуба черешчатого в Приокско-Террасном заповеднике (рис.2.2). Границы экотопической популяции выделены по следующим признакам энтопия: положению в рельефе (пологий склон речной террасы), характеру и мощности подстилающих пород (известняки, прикрытые сверху песчаными наносами мощностью до 1м). В пределах этого

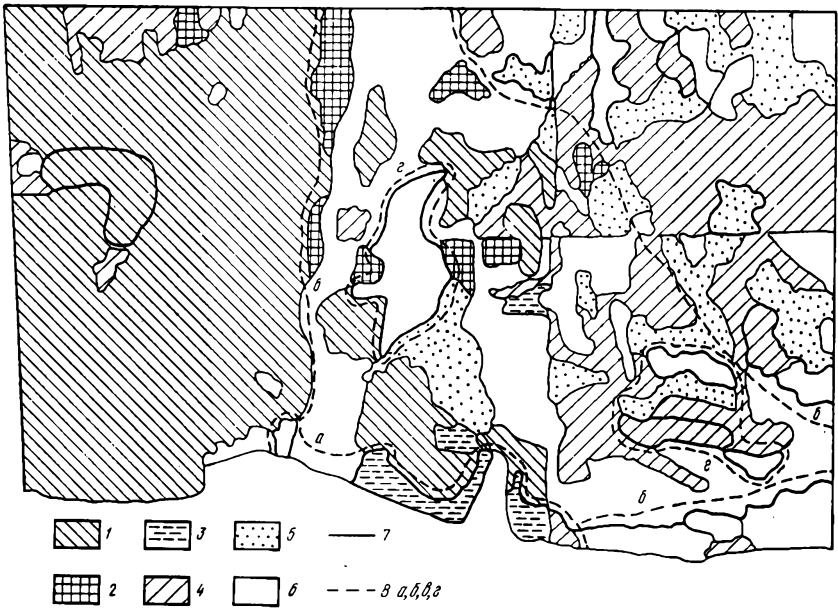


Рис.2.2. Соотношение экотопической и ценогических популяций дуба, расположенных на верхних террасах реки Оки (Приокско-Террасный заповедник)

Сообщества с доминированием: 1 - сосны обыкновенной, 2 - ели обыкновенной, 3 - липы сердцевидной, 4 - березы бородавчатой, 5 - осины, 6 - нескольких видов.

Границы популяций: 7 - ценогических, 8 - экотопических: а - на супесчаных почвах, подстилаемых приречным аллювием, б - на дерново-карбонатных и дерново-подзолистых почвах на песках, подстилаемых известняками, в - на дерново-подзолистых почвах на песках, подстилаемых моренной, г - на дерново-подзолистых почвах на песках, подстилаемых тяжелыми суглинками

эктопия ныне существует несколько разрозненных ценопопуляций, сформированных хозяйственной деятельностью и выделяемых на основе доминантного подхода.

Локальные популяции, выделенные на основе сходства фенетической структуры (Семериков, 1986), могут занимать территорию разной протяженности и в зависимости от степени неоднородности растительного покрова будут соответствовать либо ценогической, либо экотопической популяции (табл. 2.2). Можно предположить, что в условиях сплошного распространения лесов,

локальная популяция будет занимать один или несколько речных бассейнов низкого порядка.

Теперь обратимся к рассмотрению структурно-функциональной иерархии, где надорганизменные биосистемы каждого уровня рассматриваются как элементы выше расположенной биосистемы (вертикальные колонки табл. 2.1).

Биогеоценотическая парцелла на фитоценотическом уровне рассматривается как соответствующая микроценозу (многовидовой био группе), а на популяционном представляет совокупность популяционных локусов или элементарных демографических единиц разных видов. Учет единиц этого масштаба важен для понимания роли гетеротрофных компонентов с мелкоразмерными популяциями в совокупной динамике вещества, энергии и популяционных структур.

Ценотическая популяция определяется в границах фитоценохоры, выделенной на доминантной основе в ранге ассоциации. Биогеоценотические связи, осуществляемые в этом пространственном масштабе, будут связаны с другим комплексом животных, радиус активности которых перекрывает внутривидовые единицы. Экологическая популяция соответствует "энтопийной" фитоценохоре (в ранге ассоциации, выделенной на флористической основе) и биогеоценозу энтопийного масштаба. В этом случае ведущие экосистемные связи могут поддерживаться крупными животными, радиус активности которых соответствует масштабу преобразований, вызванных древесными эдификаторами. Все более крупные пространственные варианты популяций, фитоценохор и биоценозов выделяются на основе ландшафтно-территориальных подразделений: района, провинции (подпровинции) и зоны (подзоны).

2.2. Принципы системного анализа в исследуемых биосистемах

В основу системного анализа положено выявление связей как между подсистемами внутри элементарной фитоценохоры, так и между ее элементами разного структурного уровня. В связи с полифункциональностью биосистем связи между ними настолько

многогранны и разнообразны, что не представляется возможным исследовать сразу большинство из них. Поэтому важно определить функциональные приоритеты и на их основе строить анализ связей.

Поиск ведущих связей базируется на следующей цепочке представлений: устойчивость - кругооборот - структура. Устойчивость рассматривается авторами данной работы как спонтанное свойство поддерживать специфический для биосистем кругооборот вещества, энергии и структур. Структура рассматривается как носитель информации (Раутиан, 1988). Следовательно, наиболее важными являются те связи, которые обеспечивают непрерывность такого круговорота. Центральным для поддержания устойчивости экосистем и биоценозов (фитоценозов в том числе) оказывается круговорот поколений особей в популяциях. Прекращение такого круговорота с неизбежностью влечет исчезновение соответствующей пространственной популяционной системы. Если эти видовые популяции составляют структурную основу биоценоза, их исчезновение ведет к разрушению экосистемы в целом.

В качестве ведущего структурного круговорота в фитоценозах широколиственных лесов рассматривается оборот поколений видов деревьев-эдификаторов. Он и определяет последовательность рассмотрения связей: 1) между онтогенетическими группами организмов в популяциях деревьев; 2) между популяционными единицами разных видов внутри синузий; 3) между синузиями.

Для системного анализа весьма важным оказывается представление об организации биосистем, которое включает понятие структуры (состав, строение, связи) как инварианты биосистемы, динамики как последовательности временных состояний и механизмов устойчивости как системы адаптивных реакций.

В данной работе в качестве основного приема анализа организации лесов использовано сопоставление позиций и потенциалов биосистем нескольких уровней, т.е. сравниваются оптимальные и реализованные стратегии их самоподдержания. Этот прием использован для биосистем организменного, популяционного, ценотического и экосистемного уровня. Он позволяет оценить степень отклонения реального состояния биосистемы от

оптимального (для самоподдержания). На организменном уровне этот прием использован для сравнения экологических возможностей особей разных онтогенетических групп и видов по отношению к свету и их реализации в современных широколиственных лесах. На популяционном уровне проведено сопоставление современных позиций (на основе реальной демографической структуры) и потенциалов, определяемых видоспецифичной стратегией самоподдержания. На ценозотическом и экосистемном уровне критерии для сравнения позиций и потенциалов не до конца отработаны, но без представлений о потенциальной флоре и фауне, а также структуре ценозов невозможно найти точку отсчета в оценке нарушенности живого покрова.

2.3. Современная лесная парадигма (или Гар-парадигма)

Изложенные в начале главы методологические принципы системного анализа представляют собой попытку обобщить накопленные знания о структуре растительного покрова зоны широколиственных лесов. В этом разделе предлагается обзор современных представлений о динамике лесной растительности, ее основных факторах и механизмах; система таких представлений получила название геп-парадигмы (гар -прорыв).

Основные положения парадигмы:

1. Вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные леса имеют сходные принципы мозаично-ярусной организации.

2. Естественные леса представляют собой сукцессивную мозаику элементов мозаично-ярусной структуры.

3. Элементы мозаично-ярусной структуры выделяются по скоплениям синхронно развивающихся популяционных локусов древесных видов. Скопления, в свою очередь, формируются в естественных лесах после нарушений, приводящих к образованию прорывов в сплошном пологе леса.

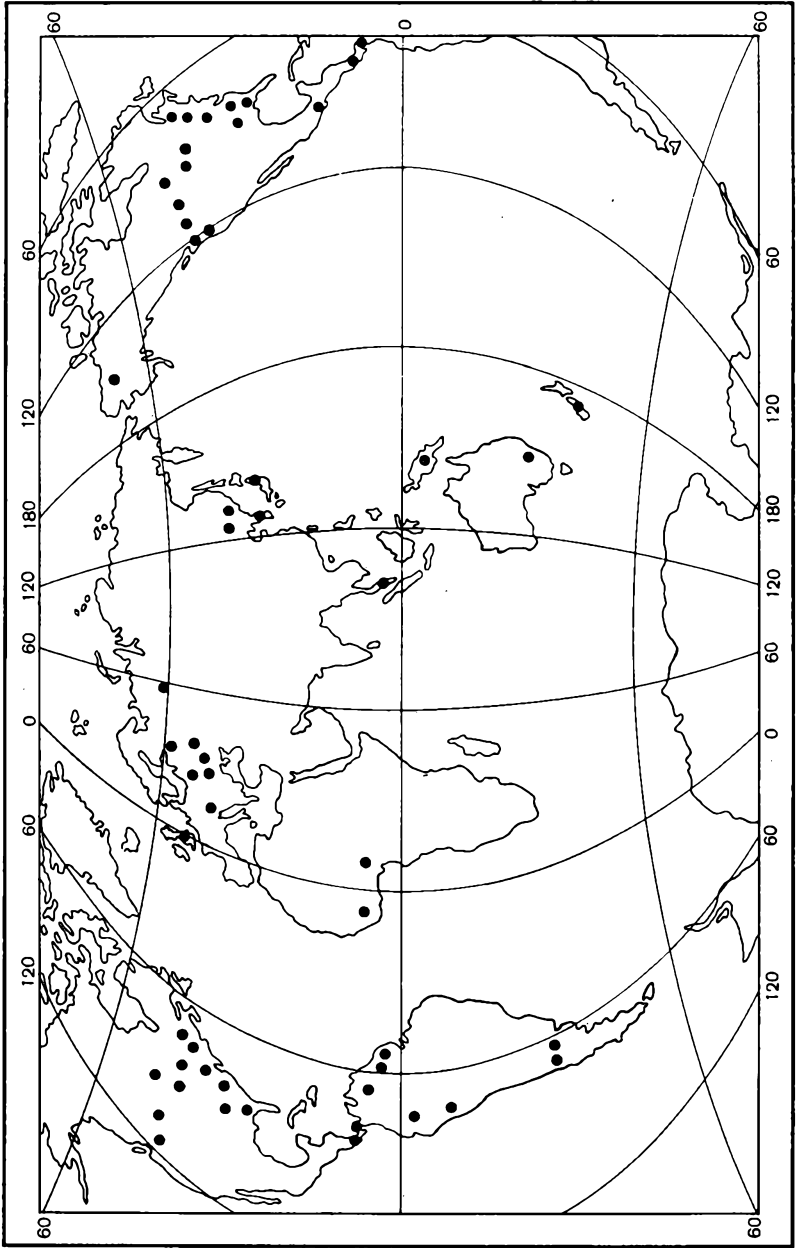
4. Размеры прорывов (gaps, "окон") в пологе леса определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания.

5. Онтогенез древесных видов в лесных ценозах, включающей стадии молодости, зрелости, старения и смерти, определяет популяционную жизнь видов подчиненных синузидей автотрофов и в некоторой степени популяционную жизнь гетеротрофов.

6. Устойчивое существование лесного массива возможно лишь при условии закономерного сочетания элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Истоки современных представлений о том, что естественный лес представляет собой мозаику пятен, различающихся по структуре и флористическому составу, восходит к работам А.Уотта (Watt, 1925, 1947) и А.Обревилля (Aubreville, 1971). Первый описал буковый лес как закономерное сочетание пятен, находящихся на разных стадиях развития. Он выделил три основные стадии цикла возобновления леса, последовательно сменяющих 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. Предтечей современных представлений является и А.Обюревиль, работавший в тропических лесах и предложивший мозаичную теорию возобновления леса (Ричардс, 1961; Aubreville, 1971).

Современные исследователи лесов, с теми или иными дополнениями используют терминологию А.Уотта (Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Martines-Ramos et al., 1988, 1989; Special feature..., 1989; Whitmore, 1982, 1988). Они выделяют три основные стадии возобновления леса (стадии окна, построения, зрелости), которые выделяются по возрастным этапам онтогенеза дерева. В связи с этим лес рассматривается как пространственная мозаика пятен (популяционных локусов одного или нескольких видов), находящихся на разных этапах развития и изменяющихся во времени в результате динамических процессов (рис.2.3). Элементы мозаично-ярусной структуры ненарушенных лесов соответствуют возрастной биогеоценотической парцелле в понимании Н. В.Дылиса (Основы лесной биогеоценологии, 1964; Дылис, 1978; Исупова, Турков, 1975; Турков, 1985; Смирнова и др., 1989, 1990;



Аргунова, 1992). Подчеркивая неизменность флористического состава всего лесного массива (или лесного ландшафта), существующего как система асинхронно развивающихся пятен, Ф.Борман и Г.Ляйкенс (Bormann, Likens, 1979) предложили называть это явление "изменчивой мозаикой устойчивого состояния".

География исследований. В настоящее время, с точки зрения новой лесной парадигмы, исследованиями охвачены практически все варианты естественных лесных сообществ разных географических областей (рис.2.4) (Коротков, 1991).

Уровни мозаичности. Проведенные работы показали, что мозаичность лесной растительности проявляется на разных уровнях: ландшафтном, ценоотическом, внутривотическом (парцеллярном и внутривотцеллярном) (Whitaker, Levin, 1977; Скворцова и др., 1983; The ecology..., 1985). В одной из работ (Clark, 1990) приводится следующая иерархия мозаик (табл.2.3).

Таблица 2.3

Варианты лесных мозаик

Размер мозаики, кв.м	Причины появления
100 000 - 10 000 000	Ураганы, паводки, землетрясения, пожары
1000 - 10 000	Штормовые ветры, групповые вывалы в результате болезней или др. причин
100 - 1000	Вывалы отдельных деревьев
10 - 100	Опадение отдельных ветвей

Как видно из приведенной таблицы, естественные нарушения обусловлены как экзогенными, так и эндогенными причинами, между которыми имеется плавный переход. В данной работе рассматриваются размеры мозаики, не превышающие 10000 кв. м.

Параметры, характеризующие естественные нарушения. Мозаичность лесной растительности связана с режимами естественных нарушений (The ecology..., 1985), поэтому основным направлением многих исследований лесных территорий разных географических зон является изучение режимов нарушений (Webb et al., 1972; Brokaw, 1985; The ecology..., 1985; Stewart, 1986;

←
Рис. 2.3. Схема расположения исследованных ценозов с выраженной мозаикой окон возобновления (gap-mosaics)

Масштаб 1:150.000.000

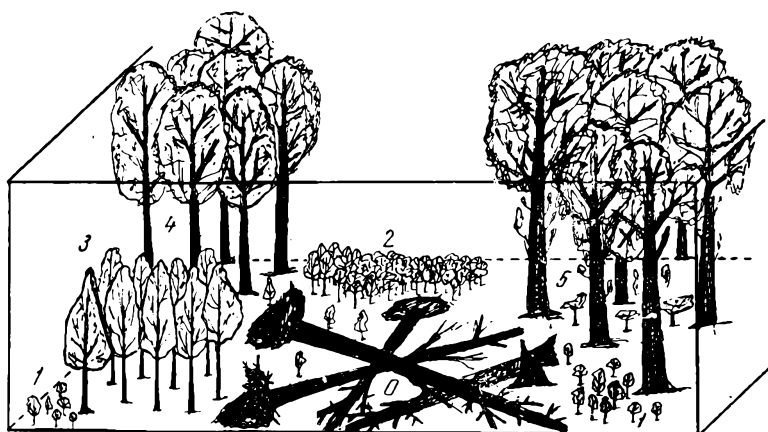


Рис. 2.4. Схема мозаично-ярусной структуры ненарушенных лесных ценозов

0 - группа распада; 1 - начало формирования иматурной группы; 2 - полное формирование иматурной группы; 3 - виргинильная группа; 4 - группа средневозрастных генеративных деревьев; 5 - группа старых генеративных деревьев

Webb, 1988; Taylor, Quin, 1988; Barden, 1989; Runkle, 1989). К важнейшим параметрам, характеризующим режимы нарушений, относятся: пространственное распределение окон (gaps), частота их появления (число окон, образующихся в единицу времени), площади и размеры окон, возникающих в результате нарушений (обычно определяется % от общей площади исследуемой территории), время оборота окон и др. Средняя скорость образования окон после отмирания деревьев относительно слабо варьирует в разных лесных массивах (Barden, 1989; Brokaw, 1985; Runkle, 1985, 1989). Существенной характеристикой структуры и динамики лесного массива является распределение окон по классам размеров и соотношение площадей окон разных размеров в пределах лесного массива (Hubbel, Foster, 1986). В результате получают вложенные ряды мозаик разного размера. Для выяснения подобных закономерностей исследования проводятся на обширных площадях, составляющих у разных авторов от 5 до 50 га (Hubbel, Foster, 1986; Martines et al., 1988). Для описания динамических систем разных уровней, возникших после нарушений разного размера и

интенсивности, предложен термин patch dynamics (пятнистая динамика).

Параметры окон и экологические режимы. К важнейшим параметрам окон относятся размеры (диаметр, длина, ширина, площадь), ориентация по сторонам света, высота окружающей окно растительности (Barton et al., 1989; Hubbel, Foster, 1986; Poulson, Platt, 1989). Данные параметры определяют световой режим, влажность, температуру и скорость ^{ветра?} света. В этом отношении интересны лесоводственные работы В.Д.Огиевского (1966) начала века и современные работы (Молчанов, Губарева, 1965; Minckler, Woerheide, 1965), где приводятся результаты анализа микроклиматических условий для котловинных и узколесосечных вырубок разного размера и ориентации. По сравнению с сомкнутым пологом в окнах возрастает интенсивность и продолжительность освещения, изменяется спектральный состав света (Barton et al., 1986; Chazdon, Fletcher, 1984). Амплитуда суточных температур в окне выше, чем под пологом леса; влажность воздуха в окне уменьшается, а влажность почвы возрастает, что связано с уменьшением транспирации. Определение светового режима в разных элементах мозаики лесного массива позволяет рассчитать структуру поля освещенности в лесах с разной степенью выраженности окон (Цельникер, 1978; Евстигнеев и др., 1992; Torquebiau, 1988).

В лесах умеренных широт по сравнению с тропическими окна отличаются более высокой гетерогенностью микроклиматических факторов (Runkle, 1989). Интересная зависимость освещенности от соотношения диаметра окна (D) и высоты полога (H) приведена в работе (Minckler, Woercheide, 1965). При отношении $D:H$, равном 0:1, освещенность составляет 10%, при 0,5:1 - 20-45%; 1:1 45-70% и при соотношении 2:1 - 65-90%.

Детальный анализ искусственных окон по изменению освещенности, температуры воздуха и почвы, количества осадков, глубины снегового покрова и промерзания почвы имеется в старых лесоводственных работах (Ефимов, 1961; Молчанов, Губарева, 1965; Огиевский, 1966; Борисов, 1970). Представляет значитель-

ный интерес сравнение этих данных с данными, полученными в естественных окнах.

В отличие от окон, созданных путем рубки деревьев, ветровальные окна характеризуются дополнительной пестротой в распределении экологических факторов, что связано с наличием ветровально-почвенных комплексов (Турков, 1979; Скворцова и др., 1983; Коротков, 1990; Hartshorn, 1978; Schaetzl et al., 1989a, 1989b).

Заращение окон происходит за счет нескольких составляющих: бокового разрастания крон деревьев, окружающих окно; роста в высоту деревьев нижних ярусов и подроста, существовавших до образования окна; возобновления и роста вновь поселившихся видов. В зависимости от размеров окна соотношение этих процессов будет различным (Hibbs, 1982; Hubbel, Foster, 1986; Denslow, 1987; Чистякова, 1991). Так, в лиственных лесах Массачусетса (США) (Hibbs, 1982), малые окна с диаметром менее $1/2$ высоты полога закрываются вследствие бокового разрастания крон окружающих окно деревьев со скоростью 6-14 см/год. В окнах среднего размера (диаметр окна составляет от $1/2$ высоты до полной высоты полога) создаются условия для нормального развития теневыносливых видов. В крупных окнах (с диаметром более одной высоты дерева) начинают возобновляться и затем доминируют светолюбивые виды. Для каждого региона в конкретных ситуациях размеры окон, необходимые для развития светолюбивых видов, выше, чем для развития теневыносливых. Так, в тропических лесах критический размер окон для нормального возобновления и роста пионерных видов составляет более 0,1 га (Whitmore, 1988).

В работе, проведенной во влажных тропических лесах Панамы (Brokaw, Sheiner, 1989), представлены результаты 10-летних исследований 30 окон разного размера (20-700 кв. м). Сравнение флористического состава и его динамики во времени в окнах разного размера привело к выводу, что различия видового состава связаны с размерами окон.

Стратегии возобновления. Огромное видовое разнообразие исследованных лесов, особенно тропических, вызвало необхо-

димось выделить группы видов, отличающихся особенностями возобновления в окнах, а следовательно, ролью в структуре и динамике естественных лесов. Эти виды имеют, как правило, отличающиеся биологические характеристики. По реакции на образование окон Т.Уайтмор (Whitmore, 1982, 1988) выделяет две крупные группы видов: пионерные и климаксовые. Для пионерных видов характерно прорастание на полном свете, выживание и рост сеянцев возможны лишь при высокой освещенности (в крупных окнах). Климаксовые (непионерные) виды прорастают как в тени, так и на полном свете, а сеянцы могут некоторое время выживать под пологом леса. Каждая из этих групп в свою очередь может подразделяться по размерам (мега-, мезо-, микро-, и нанопанерофиты) (Swaine, Whitmore, 1988). Естественно, что выделенные группы могут оказаться неоднородными (Bazzaz, Pickett, 1980), а по основным признакам (длительности жизни, репродуктивному усилию, продуктивности и др.) виды образуют континуальные ряды (Forsier, 1975; Whitteker, Lewin, 1977).

Помимо широко распространенного деления видов на климаксовые и пионерные предложены более дробные классификации. Так, С.Хуббел и Р.Фостер (Hubbel, Foster, 1986) выделяют три группы (или три регенерационные гильдии): основные виды (соответствуют климаксовым по (Swaine, Whitmore, 1988), ранние пионерные и поздние вторичные виды (обе эти группы соответствуют пионерным видам). Ранние пионерные виды отличаются невысокой продолжительностью жизни, высокой семенной продуктивностью, наличием запаса жизнеспособных семян в почве. Поздние вторичные виды - длительноживущие - не образуют запаса семян в почве. Оригинальная классификация древесных видов приводится в работе (Tanaka, 1987). В работе (Whitteker, Lewin, 1977) виды разделяются на климаксовые, полуклимаксовые, сукцессивные и подчеркивается, что биота ненарушенных лесов включает виды всех типов стратегий. Каждый вид играет свою уникальную роль в сукцессивной мозаике естественных лесов, что еще раз нашло отражение в работе А. А.Чистяковой (1991), посвященной мозаичным сукцессиям в малонарушенных широколиственных лесах.

Минимальные площади выявления популяционной жизни. Определение размеров окна, в котором нормально развиваются виды с тем или иным типом стратегии, отличающиеся не только набором биологических свойств, но и разными экологическими требованиями, в частности разным отношением к свету, дало возможность подойти к определению минимальной площади выявления популяционной жизни того или иного вида. Так в тропических дождевых лесах Мексики для светолюбивого *Cecropia obtusifolia* (Moraceae) эта площадь составила 5 га, для теневыносливого *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) - 0,06 га (Martinez -Ramos et al., 1988, 1989). Аналогичные данные получены для видов деревьев, составляющих восточноевропейские широколиственные леса (Смирнова и др., 1988, 1989, 1990). Авторы этих работ подчеркивают, что для полного выявления популяционных параметров - рождаемости, смертности, скорости перехода из одного состояния в другое и др. - необходимы детальные исследования на всех этапах цикла возобновления леса и что площадь исследования не должна быть меньше площади выявления популяционной жизни.

Различные группы видов в окнах могут иметь разное происхождение и разную судьбу (Connel, 1989). В публикациях многих авторов обсуждаются вопросы происхождения колонистов лесных окон и механизмы, вызывающие изменения видового состава в окнах при их зарастании. Новое поколение колонистов может быть представлено угнетенными сеянцами и подростом, сеянцами, появившимися из почвенного запаса семян, а также из семян, занесенных со стороны. Видовой состав групп, заполняющих окна, определяется типом нарушений и зависит от взаимодействия нескольких механизмов, обеспечивающих заселение, рост, смертность и др., выяснение которых представляет сложную задачу для экологов (Marks, 1974; Grubb, 1977; Whitteker, Lewin, 1977; Runkle, 1989; Connel, 1989). Исследователи, разрабатывающие новую лесную парадигму, обращают пристальное внимание на процессы распространения зачатков и выживания молодых растений до начала плодоношения. Так, в работе (Schupp et al., 1989) проводится сравнение трех стадий цикла возобновления леса по

особенностям потока зачатков и выживания растений в окнах тропических лесов.

Внутрипарцеллярная мозаика, связанная с вывалами. Крайним членом в иерархии мозаик, рассматриваемых в новой лесной парадигме, является мозаика, связанная с падением одного дерева (внутриоконная, или внутрипарцеллярная, мозаика) (Карпачевский, Строганова, 1981; Скворцова и др., 1983; Whitteker, Lewin, 1977; Hartshorn, 1978; Schaeztl et al., 1989 a,b). В идеале окно, образованное вывалом одного дерева, имеет гантелеобразную форму с тремя основными зонами биологического влияния (Tropical Trees..., 1978). Первая зона расположена вокруг основания дерева и характеризуется максимальным нарушением почвы. В результате вывала образуется почвенный ком и западина. Образование вывалов детально обсуждается во многих работах (Скворцова и др., 1983; Beatty, Stone, 1986; Schaeztl et al., 1989 b). Вторая зона расположена вокруг упавшего ствола и характеризуется минимальным нарушением подпологовой растительности и почвы. Третью зону составляет упавшая крона, которая производит сильное нарушение растительности. Размеры такого окна существенно зависят от размеров дерева и его окружения. В природе практически не удастся найти окна, имеющего идеальную форму. Часто падение одного дерева вызывает вывалы и поломы соседних деревьев. В тропических лесах картина осложняется вследствие переплетения стволов лианами (Putz, 1988). Некоторые исследователи первую и вторую зону вывала рассматривают как ветровально-почвенный комплекс (ВПК) со специфическими характеристиками микроэкотопов в его составе (Скворцова и др., 1983). Разные элементы ВПК представляют собой своеобразные регенерационные ниши, благоприятные для возобновления разных видов (Скворцова и др., 1983; Grubb, 1977). В умеренных лесах площадь, занятая ветровально-почвенными комплексами, может составлять от 8 до 25% всей площади, а время существования ВПК составляет многие десятки лет (Скворцова и др., 1983; Webb, 1988); в тропических лесах, по данным некоторых исследователей (Putz, 1983), ветровально-почвенными комплексами занято около 1% площади, что связано с высокими темпами

разложения древесины и быстрым выравниванием микрорельефа после ливневых дождей.

Для некоторых видов деревьев, относящихся к пионерным, возобновление в естественных лесах полностью зависит от нарушения почвы вывалами. Это верно как для лесов умеренных, так и тропических широт (Putz, 1983; Veblen, 1989; Webb, 1988). Быстрое заселение вывалов пионерными видами может использоваться для их датировки (Martinez-Ramos et al., 1989). Она основана на определении абсолютного возраста дерева. Недавно образовавшиеся бугры благоприятны для прорастания семян, так как конкуренция за ресурсы ослаблена, подстилка не препятствует укоренению растений, почва характеризуется высокой порозностью и хорошей аэрацией (Ruel et al., 1988; Schatzel et al., 1989a). Что касается отличий химического состава почвы, то для бугров отмечено (по сравнению с ненарушенным почвенным слоем) уменьшение количества некоторых элементов минерального питания (N, P) и запасов органического вещества (Beatty, 1984; Vitousek, Denslow, 1986). В некоторых работах показано, что в лесах с бугрово-западинным микрорельефом распределение возобновления не является случайным. Так, Б.Коллинз и С.Пикет (Collins, Pickett, 1982) показали статистически достоверную приуроченность большей части деревьев к буграм. В работе (Schatzel et al., 1989a) приводится пример, показывающий, что 60% всех деревьев в лесу Нью-Брансуик (Канада) произрастает на буграх, 38% деревьев на ровной поверхности и только 2% в западинах.

Условия возобновления в западинах, как правило, менее благоприятны, что связано повторяющимися время от времени застоями воды и льда и толстым слоем подстилки. Кроме того, здесь может уплотняться почва и аэрация становится более слабой (Скворцова и др., 1983; Beatty, 1984; Cook, Lyons, 1983). Следует отметить, что многие виды предпочитают возобновляться на стволах упавших деревьев (Spurr, Barnes, 1980; Thompson, 1980; Denslow, 1987; Hytteborn et al., 1987; Webb, 1988). Постоянное проведение санитарных рубок приводит к тому, что эти виды не имеют условий для возобновления даже в заповедниках (Коротков, 1990). Еще в 1936 г. Сернандер разработал 6-балльную шкалу разложения

стволов и обнаружил, что всходы ели появляются лишь на двух последних стадиях разложения (цит. по: Schaetzl et al., 1989a). Балловые оценки степени разложения стволов даются и в более поздних работах (Скворцова и др., 1983; Sollins et al., 1987).

Интересную иллюстрацию положения о том, что разные виды предпочитают возобновляться в определенных микроместообитаниях, приводит С.Уэбб (Webb, 1988). Автор исследовал особенности заселения массовых ветровалов в хвойно-широколиственных лесах Миннесоты (США). Возобновление хвойных чаще встречалось на разлагающейся древесине пней и стволов деревьев. Клены (*Acer saccharum*, *A. rubrum*) возобновлялись только на ненарушенных вывалами участках; береза (*Betula papyrifera*) чаще всего встречалась на пнях, стволах и буграх; осина (*Populus tremuloides*) - на пнях и буграх.

Вывальный микрорельеф оказывает влияние на распределение и скорость разложения подстилки, что, по мнению группы авторов (Ruel et al., 1988), может оказывать воздействие на возобновление лиственных деревьев. Этот микрорельеф оказывает и существенное влияние на распределение видов других жизненных форм (Скворцова и др., 1983; Falinski, 1978; Tropical trees., 1978; Cook, Lions, 1983; Beatty, 1984; Collins et al., 1985; Kurmis, Sucoff, 1989). И.И.Науялисом (1989) описаны микросукцессии папоротников на разных элементах ВПК, Монк (Monk, 1961) описал процесс разрастания мхов на оголенной почве и разлагающейся древесине.

Роль мозаичности в жизни гетеротрофов. Помимо чисто лесоводственных, ботанических и экологических исследований новая парадигма включает работы, посвященные роли мозаичности (окон разных размеров и возраста, вывалов) в жизни гетеротрофов (Симкин, 1974; Falinski, 1978; Thompson, Willson, 1978; Levey, 1988; Schaetzl et al., 1989a; Schowalter, 1985, 1989). Рассматриваются изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон (Mladenoff, 1987; Sprugel, 1985; Vitousek, Denslow, 1986), распределение птиц и других животных по мозаикам разного ранга, стратификация животного населения в окнах и сомкнутом пологе и

т.д. (Даймонд, 1983; Фостер, 1983; Schupp et al., 1989). Многие из данных работ так или иначе касаются консортивных отношений.

Важнейшим теоретическим следствием гар-парадигмы является представление о лесном ценозе как гетерогенной системе мозаик, организованной популяционной жизнью древесных эдификаторов. Это фундаментальное следствие вступает в противоречие с традиционными представлениями о ценозе как однородном образовании (Ниценко, 1971; Воронов, 1973; Норин, 1987). Данные взгляды сформировались у исследователей вторичных европейских лесов, испытавших сильное антропогенное воздействие (Ричардс, 1961; Вальтер, 1968).

Приведенный выше обзор позволяет сформулировать те *признаки*, которые должны быть характерны для *лесного климаксового сообщества*:

1) существование видов зависит от нормального осуществления кругооборота поколений деревьев-эдификаторов, который определяет развитие ветровально-почвенного комплекса;

2) флористический состав в наибольшей степени соответствует условиям местообитания и реализуется наиболее полно;

3) позиции видов соответствуют в наибольшей степени их ценотическим возможностям и историко-географическим связям, что отражается в виде соответствия между типом стратегии и положением вида в сообществе и преобладания тех или иных историко-географических групп;

4) все виды, входящие в состав сообщества, нормально реализуют типичный для них круговорот поколений, т.е. имеют полночленные онтогенетические спектры, соответствующие их биологическим свойствам.

2.4. Методика сбора и объем материала

Поскольку центральным процессом, обеспечивающим непрерывное существование лесных сообществ является круговорот поколений составляющих его видов, наиболее важным представляется изучение демографических процессов в популяциях растений. Такое изучение базируется на достаточно подробно

разработанных популяционно-онтогенетических методах. Первым этапом работы является исследование онтогенеза видов, входящих в состав растительного сообщества.

В работе принята следующая периодизация онтогенеза (табл.2.4). Онтогенез растений разных жизненных форм иссле-

Таблица 2.4

Подразделение онтогенеза растений

Период	Возрастные состояния	Индексы
I. Латентный	1-покоящиеся семена	s
II. Прегенеративный	1-проростки	p
	2-ювенильные	j
	3-имматурные	im (im1,im2)
	4-виргинильные	v (v1,v2)
III. Генеративный	1-молодые генеративные	g1
	2-средневозрастные генеративные	g2
	3-старые генеративные	g3
IV. Постгенеративный	1-сенильные	s

довался с помощью ранее разработанных методик (Ценопопуляции растений, 1976; Диагнозы и ключи..., 1989). В пределах каждой онтогенетической группы деревьев и кустарников определялся уровень жизненности. Жизненность чаще всего устанавливалась по трехбалльной шкале (Воронцова и др., 1987).

При детальном исследовании у растений отмечали четыре уровня жизненности: нормальный, пониженный, низкий и сублетальный. Биометрические характеристики были получены как для растений разного уровня жизненности в условиях леса, так и для ряда модельных видов деревьев в условиях питомника.

Для описания онтогенеза и некоторых особенностей биологии древесных видов в каждом исследованном лесном массиве отдельно под пологом леса и в прорывах полога (окнах), возникающих вследствие отмирания старых деревьев, а также в питомниках (в условиях свободного роста) были взяты модели всех возрастных состояний изученных видов. В Каневском заповеднике проводились эколого-физиологические эксперименты на специально созданном питомнике древесных видов с искусственным затенением и поливом. Одновременно в лесах Каневского заповедника определялся режим

освещенности для конкретных особей, растущих при максимальном затенении под пологом леса, но с достаточным уровнем влажности и богатства почв. У всех этих растений измерялся среднегодовой прирост биомассы, площадь и масса листьев, удельная поверхность листьев (УПЛ), абсолютный возраст и ход роста.

Следующий этап - это определение демографической структуры ценогенетических популяций, на основе которых выявлялись онтогенетические спектры (соотношение онтогенетических групп), общая плотность и спектры по уровню жизненности.

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций большого числа видов многолетних растений показало, что можно выделить группы видов со сходными соотношениями, которые определяются биологическими свойствами видов. Такой онтогенетический спектр далее мы будем называть характерным спектром, поскольку он связан с биологическими потенциями видов. В настоящее время можно выделить следующие *типы характерных спектров*.

1. *Левосторонний спектр*. Преобладают особи прегенеративной фракции или одной из групп этой фракции; положение максимальных точек в спектре довольно динамично, особенно у короткоживущих видов. Такой спектр характерен для деревьев, а также для моно-олигокарпических стержнекорневых трав, луковичных, клубнелуковичных, клубневых геофитов, размножающихся семенным путем или глубоко омоложенными вегетативными зачатками.

2. *Центрированный спектр*. Для него характерно преобладание зрелых генеративных растений; он свойственен видам, у которых слабо выражен период старения, размножение семенное или смешанное, при том вегетативное размножение не сопровождается глубоким омоложением. Этот тип спектра отмечается у длинно- и короткокорневищных трав, дерновинных злаков, стержнекорневых трав и полукустарничков.

3. *Бимодальный спектр*. В этом типе спектра наблюдается два максимума: один в молодой части, другой - на зрелых или старых генеративных растениях. Этот тип характерен для видов со значительной продолжительностью жизни и хорошо выраженным периодом старения, обычно у этих видов сочетается активное

семенное размножение и вегетативное размножение без омоложения. Такой тип отмечен у плотных рыхлодерновинных злаков, стержнекорневых и короткокорневищных трав и полукустарничков.

Необходимо заметить, что понятие характерного спектра отличается от предложенного ранее понятия базового (Заугольнова, 1976). Характерный спектр выступает как теоретический, реализуемый в условиях близких к оптимальным для популяции, базовый спектр - эмпирический, модальный вариант из тех, что наблюдаются в природе. В условиях, отклоняющихся от оптимальных, базовый вариант спектра будет не похож на характерный.

Исследования демографической структуры осуществлены в пределах всей доступной нам части восточноевропейских широколиственных лесов (в пределах быв. СССР) маршрутными, полустационарными и стационарными методами. При маршрутных исследованиях проводились геоботанические описания по методике Браун-Бланке (Миркин и др., 1989 а,б), при стационарных и полустационарных кроме геоботанических описаний проводились популяционные и лесоводственные исследования. Для учета состояния синузии трав (весенней - эфемероидов и летней - широколиственной) геоботанические описания проводились дважды - весной и летом. На стационарных площадях исследования обычно длились несколько лет.

Для выбора стационарных пробных площадей были просмотрены материалы лесоустройств 25 областей европейской части СССР. В этих областях (рис.2.5) было заложено 35 пробных площадей размером от 1 до 4 -6(12) га. Пробные площади выбраны как на охраняемых, так и на хозяйственно используемых территориях на участках, сходных по положению в рельефе, как правило, на богатых, хорошо увлажненных почвах (табл.2.5). Первая группа лесов имеет режим заповедников, заказников, памятников природы. На этих участках полностью отсутствовал выпас, а травяной покров не был сильно нарушен роющими животными, массовые поражения листогрызущими насекомыми и массовые грибные и бактериальные поражения не отмечались. Большинство пробных площадей отличалось значительным видовым и структурным разнообразием.

Краткая характеристика некоторых пробных площадей

N на рис. 2.5	Пункт исследо- вания, проис- хождение и современное использование ценоза	Фитоценоз, воз- раст насаждения освещенность, % от полной на высоте 1,5м; формула древо- стоя	Характеристика ярусов				Почва
			Древесного сомкнутость крон I и II ярусов, виды	Кустарникового сомкнутость крон III и IV ярусов, виды	Т р а в я н и с т о г о		
					Покрытие эфемеро- идов, % Господствующие виды	Покрытие широ- котравья, %	
1	2	3	4	5	6	7	8
N1 ассоциация <i>Fagetum podolicum</i>							
1.	Мукачевское лесничество. Закарпатская обл., Украина. Семенное естественное и искусственное Зеленая зона	Дубо-грабниник снытево-пролесниковый, 130-150 лет, 2-7%, 5Д4Г1Лп ед.Ко	0,8 Quercus robur, Tilia cordata, Acer platanoides, A. pseudoplatanus, Carpinus betulus	0,4 Corylus avellana, Acer platanoides, A. pseudoplatanus, Carpinus betulus	70 Anemone nemorosa, Isopyrum thalictroides	80 Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis	Бурая лесная, средняя суглинистая
2.	Нижне-Воловецкое лесничество. Закарпатская обл., Украина. Семенное естественное. Водоохранная зона	Бучина зеленчуково-пролесниковая, 250-300 лет, 2-10 (15) %, 9Бк1(Яс+Яв+Ко+Ил)	0,8 Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, A. platanoides, Fraxinus excelsior, Ulmus scabra	0,2 Fagus sylvatica, Acer platanoides, A. pseudoplatanus	30 Dentaria bulbifera, Anemone nemorosa	5-20 Asperula odorata, Galeobdolon luteum, Mercurialis perennis, Glechoma hederacea, Circaea lutetiana	Бурая горнолесная
3.	Угольское лесничество. Закарпатская обл., Украина. Семенное	Бучина ясенниково-пролесниковая, 250-300 лет, 10-15 %	0,8 Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, Acer platanoides	0,1 Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus	40 Dentaria bulbifera, Anemone nemorosa	10-30 Asperula odorata, Mercurialis perennis	Бурая горнолесная

естественное.
Водоохранная
зона

9Бк1(Яс+Яв+Ко
+Ко)

N2 ассоциация Carpineto-Nemoretum ucrainicum s.l.

		0,7-0,8	0,5	60	70-80		
4.	Липниковское лесничество. Львовская обл., Украина. Семенное ес- тественное и искусственное. Заказник	Ясене-дубо-гра- бинник снытево- зеленчуковый, 150 лет, 2-4 %, 2Д2Я1Бк4Г1Яв	Fraxinus excelsi- or, Quercus ro- bur, Acer pseudo- platanus, Carpi- nus betulus, Fa- gus sylvatica	Carpinus betulus, Corylus avellana, Acer platanoides, Fraxinus excelsi- or	Corydalis solida, Anemone nemorosa, A.ranunculoides sella	Galeobdolon lu- teum, Aegopodium podagraria, As- perula odorata, Oxalis aceto- sella	Серая лесная средне- сугли- нистая
5.	Ходоровское лесничество. Львовская обл., Украина. Семенное ес- тественное и искусственное. Леса I группы	Дубо-липо-гра- бинник сныте- вый, 120 лет, 5-7%, 3Д4Г3Лп	0,6 Quercus robur, Carpinus betulus, Tilia cordata	0,8 Corylus avellana, Carpinus betulus, Tilia cordata	40 Corydalis solida, Anemone nemorosa, A.ranunculoides	70-80 Aegopodium po- dagraria, Aspe- rula odorata, Stellaria ho- lostea, Miliun effusum	Серая лесная средне сугли- нистая
6.	Романовское лесничество Львовская обл., Украина. Семенное ес- тественное и искусственное. Леса I группы	Дубо-буко-гра- бинник осоково- зеленчуковый, 130-200 лет, 1-2 %, 3Д3Бк4Г	0,8-0,9 Quercus robur, Fagus sylvatica, Carpinus betulus	0,5-0,6 Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Acer pseudoplatana- nus	50-60 Corydalis cava, C.solida, Denta- ria bulbifera, Anemone ranun- culoides	20-30 Carex pilosa, Galeobdolon lu- teum, Asperula odorata, Sanicula europaea, Oxalis acetosella	Светло- серая лесная средне- сугли- нистая
7.	Збаражское лесничество. Тернопольская обл., Украина.	Дубняка снытево- зеленчуковый, 90 лет, 2-4%,	0,6-0,7 Quercus robur, Carpinus betulus	0,2-0,3 Padus racemosa, Acer campestre, Carpinus betulus	40-50 Corydalis cava, C.solida, Denta- ria bulbifera,	50-60 Aegopodium po- dagraria, Galeo- bdolon luteum,	Серая лесная средне-

Таблица 2.5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
	Семенное и вегетативное естественное Леса I группы	9Д1Г			Анемоне nemorosa	Pulmonaria obscura	суглинистая
8.	Шевченковское лесничество Тернопольская обл., Украина. Порослевое. Леса I группы	Дубо-клено-грабинник зеленчуково-снытевый, 130-150 лет, 2-5 %, 3Д1Ко1Яв1Лп4Г	0,7-0,9 Quercus robur, Acer pseudoplatanus, Carpinus betulus	0,5 Acer pseudoplatanus, Carpinus betulus, Corylus avellana, Euonymus verrucosa	40-50 Corydalis cava, C.solida, Dentaria bulbifera, Anemone nemorosa	80 Galeobdolon luteum, Aegopodium podagraria, Asperula odorata, Oxalis acetosella	Серая лесная средне-суглинистая
9.	Скала-Подольское лесничество. Тернопольская обл., Украина. Семенное и вегетативное естественное Леса I группы	Дубо-ясене-грабинник снытево-зеленчуковый 90 лет, 2-4%, 4Д2Г2Я	0,7-0,8 Quercus robur, Carpinus betulus, Fraxinus excelsior	0,1 Carpinus betulus, Acer pseudoplatanus	60-70 Corydalis cava, C.solida, Dentaria bulbifera, Anemone ranunculoides	40-50 Aegopodium podagraria, Stellaria holostea, Galeobdolon luteum, Mercurialis perennis	Серая лесная средне-суглинистая
12.	Креселецкое лесничество. Черкасская обл., Украина. Семенное естественное. Заказник	Дубо-ясене-грабинник снытевый 130-150 лет, 3-5%, 2Д2Я1Лп1Ко3Г1(Кл+Ил)	0,7-0,8 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Tilia cordata	0,6 Corylus avellana, Carpinus betulus, Fraxinus excelsior	70-80 Allium ursinum, Corydalis cava, C.solida	60-70 Aegopodium podagraria, Asarum europaeum, Pulmonaria obscura, Galeobdolon luteum	Серая лесная средне-суглинистая
13.	Каневский заповедник. Черкасская обл., Украина.	Грабинник осоково-снытевый, 60 лет, 1-2 %,	0,9 Carpinus betulus	0,2 Corylus avellana, Acer platanoides, A.campestre	50-60 Corydalis solida, Scilla sibirica, Dentaria bulbi-	80 Aegopodium podagraria, Carex pilosa, Orobus	Светло-серая лесная легко

	Порослевое	10Г			fera, Anemone ranunculoides	vernus, Asperula odorata	суглинистая
14.	Знаменское лесничество. Кировоградская обл., Украина. Порослевое. Леса I группы	Дубо-липо-грабинник снытевый, 200-220 лет, 2-7 %, 2Д1Яс3Лп3Г1(Ко+Кп)	0,8 Tilia cordata, Acer platanoides, Quercus robur, Fraxinus excelsior, Carpinus betulus	0,4-0,5 Acer campestre, A. platanoides, Corylus avellana, Carpinus betulus	50-60 Corydalis cava, C. solida, Dentaria bulbifera, Anemone ranunculoides	80 Aegopodium podagraria, Polygonatum multiflorum, Pulmonaria obscura, Asperula odorata	Серая лесная средне-суглинистая
15.	Комышнянское лесничество. Полтавская обл., Украина. Порослевое и семенное естественное. Леса I группы	Ясене-дубо-грабинник снытевый 110-120 лет, 1-4 %, 2Д3Яс1Ко4Г	0,8 Fraxinus excelsior, Quercus robur, Acer platanoides, Carpinus betulus	0,4 Carpinus betulus, Acer platanoides, A. pseudoplatanus	30-40 Corydalis solida, Anemone ranunculoides, Gagea lutea	70-80 Aegopodium podagraria, Asperula odorata, Asarum europaeum, Polygonatum multiflorum	Светло-серая лесная средне-суглинистая
N3 ассоциация Carpineto-Nemoretum polesicum							
10.*	Наховское лесничество. Гомельская обл., Белоруссия. Порослевое и семенное естественное. Леса I группы	Дубо-грабинник снытевый, 80-90 лет, 1-3 %, 6Д2Я1Б	0,7-0,8 Quercus robur, Carpinus betulus, Fraxinus excelsior, Betula verrucosa	0,9 Corylus avellana, Thelycrania sanguinea, Euonymus verrucosa, Carpinus betulus	50-60 Anemone ranunculoides, Dentaria bulbifera	30-40 Aegopodium podagraria, Galeobdolon luteum, Maianthemum bifolium	Темно-цветная супесчаная
11.*	Переровское лесничество Гомельская обл., Белоруссия. Поросле-	Ясенник грабово-снытевый, 120-140 лет, 1-3 %, 7Я2Д1Ко	0,9 Fraxinus excelsior, Quercus robur, Acer platanoides	0,3 Corylus avellana, Thelycrania sanguinea, Acer platanoides	50 Anemone ranunculoides, Dentaria bulbifera	50 Aegopodium podagraria, Stellaria holostea, Asperula odora-	Пере-гнойно-карбонатная сугли-

Таблица 2.5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
	вое и семенное естественное					ta, <i>Urtica dioica</i>	нистая
17.	Краснослобод-	Дубо-кленовик	0,6-0,7	0,3	30-40	60-80	Аллюви
*	ское лесничес- тво. Брянская обл., Россия. Семенное и по- рослевое ес- тественное. Заказник	снытево-кра- пивно-будро- вый, 180-240 лет, 8-10 %, 4КоЗДЗЯс	<i>Fraxinus excel- sior</i> , <i>Acer pla- tanoides</i> , <i>Quercus robur</i>	<i>Corylus avella- na</i> , <i>Fraxinus ex- celsior</i> , <i>Ulmus caprinifolia</i> , <i>Tilia cordata</i>	<i>Corydalis cava</i> , <i>C. solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Aegopodium po- dagraria</i> , <i>Ur- tica dioica</i> , <i>Glechoma hede- racea</i> , <i>Stellaria holostea</i>	альная дерновая оподзо- ленная малогу- мусная
N4 ассоциация <i>Mixto-Nemoretum tanaiticum s.l.</i>							
16.	Красно-Тростя- нецкое лесни- чество. Сум- ская обл., Украина. Се- менное и по- рослевое ес- тественное. Заказник	Ясене-дубо-гра- бинник снытево- пролесниковый, 200-250 лет, 3-8%, 4ЯЗДГЛп ед.Ко	0,7 <i>Fraxinus excelsi- or</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Carpinus betulus</i>	0,4-0,5 <i>Corylus avellana</i> , <i>Euonymus europa- ea</i> , <i>Carpinus be- tulus</i> , <i>Acer pla- tanoides</i>	80-90 <i>Corydalis mar- schalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i>	70-80 <i>Aegopodium po- dagraria</i> , <i>Mercu- rialis perennis</i> , <i>Asarum europaeum</i>	Серая лесная средне- сугли- нистая
22.	Ржевское лес- ничество. Бел- городская обл., Россия. Порослевое и семенное ес- тественное. Леса I группы	Ясене-дубняк снытево-про- лесниковый, 100 лет, 3-5 %, 6ДЗЯ2Ко	0,7-0,8 <i>Quercus robur</i> , <i>Fraxinus excel- sior</i> , <i>Acer pla- tanoides</i>	0,4 <i>Euonymus euro- paea</i> , <i>Acer cam- pestre</i> , <i>Corylus avellana</i>	50-60 <i>Corydalis solida</i> , <i>C. marschalliana</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranuncu- loides</i>	60-70 <i>Mercurialis pe- rennis</i> , <i>Aegopo- dium podagraria</i> , <i>Stellaria holostea</i>	Серая лесная средне- сугли- нистая

23.	Красненское лесничество. Белгородская обл., Россия. Порослевое и семенное естественное. Леса I группы	Ясене-дубняк снытево-осоковый, 110 лет, 2-4 %, 5Д4Яс1Ко	0,7-0,8 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Acer platanoides	0,5-0,6 Corylus avellana, Euonymus europaea, Acer platanoides	50-60 Corydalis marschalliana, C. solida, Dentaria quinquefolia, Anemone ranunculoides	80 Aegopodium podagraria, Geum urbanum, Carex pilosa, Pulmonaria obscura, Asarum europaeum	Серая лесная средне-суглинистая
24.	Воронежский заповедник. Воронежская обл., Россия. Семенное и порослевое естественное	Ясене-дубняк снытево-пролесниковый, 120-140 лет, 2-5 %, 5Д3Яс1Лп1Ко	0,8 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Tilia cordata, Acer platanoides	0,4 Corylus avellana, Euonymus verrucosus, Acer platanoides	60-70 Corydalis marschalliana, C. solida, Scilla sibirica	80-90 Mercurialis perennis, Aegopodium podagraria, Asarum europaeum	Темно-серо-бурая лесная супесчаная
25.	Пригородное лесничество Тамбовской обл., Россия. Семенное и порослевое естественное. Зеленая зона	Липо-дубняк ландышево-снытевый, 200-220 лет, 4-7 %, 5Д4Лп1Яс едКо, Кл	0,7 Quercus robur, Tilia cordata, Fraxinus excelsior	0,5 Corylus avellana, Lonicera xylostemon, Euonymus verrucosus, Acer platanoides	70-80 Corydalis marschalliana, C. solida, Anemone ranunculoides	80 Carex pilosa, Convallaria majalis, Aegopodium podagraria	Серая лесная тяжело-суглинистая
27.	Теллермановское опытное лесничество. Воронежская обл., Россия. Заповедный режим	Дубо-кленовик с ясенем и липой снытевый, 150-400 лет, 3-5 %, 1Д2Ко1Лп5Кп1(Яс+Ил)	0,9 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Acer platanoides, Acer campestre, Tilia cordata	0,2 Corylus avellana, Acer campestre, Acer platanoides	60-70 Corydalis marschalliana, C. solida, Scilla sibirica	30 Aegopodium podagraria, Asperula odorata, Carex pilosa, Lamium maculatum, Polygonatum multi-	Серая лесная тяжело-суглинистая

Таблица 2.5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
						florum	
26.*	Михайловское лесничество.	Ясене-дубняк зеленчуковый,	0,8 Quercus robur,	0,2 Euonymus europa-	80-90 Corydalis marschalliana, C. caucasica, Scilla sibirica	40-50 Galeobdolon luteum, Asperula odorata	Темно-серая лесная легко-суглинистая
	Ставропольский край, Россия. Порослевое естественное. Зеленая зона	80-100 лет 2-5% 7Д2Яс1Г	Fraxinus excelsior, Carpinus betulus	ea, Acer platanoides, Carpinus betulus			
			N5 ассоциация Tilieto-Nemoretum okense				
18.	Заповедник "Калужские Засеки". Калуж-	Дубо-ясене-липняк снытево-зеленчуковый,	0,8 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Tilia cordata, Acer platanoides, Acer campestre, Ulmus scabra	0,5 Corylus avellana, Euonymus verrucosa	70-80 Allium ursinum, Corydalis marschalliana, C. solida, Anemone ranunculoides	50-70 Galeobdolon luteum, Aegopodium podagraria, Asperula odorata, Mercurialis perennis, Dryopteris filix-mas,	Серая лесная тяжело-суглинистая
	ская обл., Россия. Семенное естественное	150-400 лет, 5-10 (15) %, 2Д1Я2Лп2Ко1Кп1Ил1(Б+Ос)					
19.	Крапивенское лесничество.	Дубо-липняк зеленчуковый,	0,8 Tilia cordata,	0,5-0,6 Corylus avellana,	50-60 Corydalis marschalliana, C. solida, Dentaria quinquefolia, Anemone ranunculoides	50-70 Galeobdolon luteum, Mercurialis perennis, Asperula odorata, Athyrium filix-femina	Серая лесная средне-мощная средне-суглинистая
	Тульская обл., Россия. Семенное и порослевое естественное. Заказник	150 лет, 2-5 %, 1(Д+Яс)8Лп1Ко	Acer platanoides, Quercus robur, Fraxinus excelsior	Euonymus verrucosa			
20.*	Серебрянопрудское лесничество. Москов-	Дубо-липняк волосисто-осоковый,	0,8 Tilia cordata, Quercus robur,	0,4 Corylus avellana, Euonymus verru-	60 Corydalis solida, Anemone ranunculoides	80 Carex pilosa, Aegopodium poda-	Серая лесная сильно

	ская обл., Россия. Семенное и порослевое естественное. Заказник	80 лет, 2-5 %, 2Д1Яс7Лп едКо	Fraxinus excelsior, Acer platanoides	cosa, Lonicera xylosteum, Acer platanoides		graria	оподзоленная средне-суглинистая
21. *	Коробовский лесопарк ГИЗЛ "Горки Ленинские". Московская обл., Россия. Семенное и порослевое. Зеленая зона	Дубо-липняк зеленчуково-снытевый, 90 лет, 3-6 %, 8Лп2Д едКо,Яс	0,7 Tilia cordata, Quercus robur, Acer platanoides	0,5 Corylus avellana, Euonymus verrucosa, Acer platanoides, Lonicera xylosteum	70-80 Anemone ranunculoides, Ficaria verna, Corydalis solida	80-90 Aegopodium podagraria, Galeobdolon luteum, Mercurialis perennis, Dryopteris filix-mas	Светло-серая лесная средне-суглинистая
28.	Салтыковское лесничество. Пензенская обл., Россия. Семенное и порослевое естественное. Леса 1 группы	Ясене-дубняк осоково-снытевый, 100 лет, 5-7 %, 8Д1Яс1(В+Лп+Кс)	N6 ассоциация Tilieto-Nemoretum volgense				
			0,6 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Acer platanoides, Acer campestre, Tilia cordata, Ulmus scabra	0,7 Corylus avellana, Euonymus verrucosa, Acer platanoides	40 Corydalis solida, Anemone ranunculoides	70 Aegopodium podagraria, Carex pilosa, Poa nemoralis, Melica nutans, Miliium effusum	Серая лесная средняя средне-суглинистая
29.	Золотаревское лесничество. Пензенская обл., Россия. Семенное и порослевое естественное. Леса 1 группы	Дубо-клено-липняк с ясенем злаково-осоковый 100 лет, 5-7 %, 1Д1Яс4Ко4Лп	0,6 Quercus robur, Fraxinus excelsior, Tilia cordata, Acer platanoides	0,7-0,8 Corylus avellana, Euonymus verrucosa, Acer platanoides	20-30 Corydalis solida, Anemone ranunculoides	70 Carex pilosa, Aegopodium podagraria, Poa nemoralis, Miliium effusum	Светло-серая лесная легко-суглинистая

Таблица 2.5 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
30.	Сурское лесничество. Пензенская обл., Россия. Семенное естественное. Леса 1 группы	Клено-липняк осоково-снытевый, 150-300 лет, 3-5 %, 1(Д+Яс)6Лп3Кю	0,8 <i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Ulmus scabra</i>	0,7-0,8 <i>Corylus avellana</i> , <i>Euonymus verrucosa</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>	30-40 <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> <i>Gagea lutea</i>	70 <i>Carex pilosa</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asperula odorata</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i>	Серая лесная средняя-мощная средне-суглинистая
31.*	Тархановское лесничество. Шумерлинская обл., Чувашская республика, Россия. Порослевое и семенное естественное	Дубо-ясене-липняк снытевый, 100 лет, 5-8 %, 5Лп2Яс2Д1Ил	0,5-0,6 <i>Tilia cordata</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Acer platanoides</i>	0,4 <i>Corylus avellana</i>	40-50 <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Dentaria bulbifera</i> , <i>Ficaria verna</i>	80 <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Aconitum excelsum</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Asperula odorata</i>	Темно-серая средне-суглинистая
33.*	Аргамачинское лесничество. Республика Марий-Эл, Россия. Семенное естественное. Республиканский заповедник	Дубо-липняк крапивно-будровый, 100-160 лет, 5-8 %, 7Лп3Д+Ос+Б	0,5-0,6 <i>Tilia cordata</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Ulmus laevis</i>	0,2-0,3 <i>Ulmus laevis</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Padus racemosa</i> , <i>Frangula alnus</i>	нет данных	30-40 <i>Urtica dioica</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Galium palustre</i> , <i>Convolvularia majalis</i> , <i>Rubus caesius</i>	Аллювиальная дерновая малогумусная
N7 Mixto-Nemoretum praeuralense							
32.*	Шарангское л-во, Горь-	Липняк снытевый,	0,8 <i>Tilia cordata</i> ,	0,3 <i>Sorbus aucuparia</i> ,	30 <i>Anemone ranun-</i>	80 <i>Aegopodium po-</i>	Дерно-ес-под-

	ковской обл. Россия. Семенное и порослевое, естественное. Заказник	80-100 лет, 3-5%, 9Лп1Б+Ос, ед Пх,Е	<i>Betula pubescens</i> , <i>Populus tremula</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>culoides</i> , <i>Corydalis</i> <i>solida</i>	<i>dagraria</i> , <i>Stellaria</i> <i>holostea</i> , <i>Aconitum sep-</i> <i>temtrionale</i>	золистая легко сугли- нистая
34.	Волжско-Кам- ский заповед- ник. Татар- ская респуб- лика, Россия. Семенное и порослевое естественное	Дубо-липняк снытевый, 100 лет, 3-5 (7) %, 8Лп1Д1(Ил+Ко)	0,8 <i>Tilia cordata</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Ulmus scabra</i>	0,5-0,6 <i>Corylus avellana</i> , <i>Euonymus verru-</i> <i>cosa</i> , <i>Ulmus scab-</i> <i>ra</i> , <i>Acer platanoi-</i> <i>des</i>	50-60 <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone ranunculoi-</i> <i>des</i>	70-80 <i>Aegopodium po-</i> <i>dagraria</i> , <i>Carex</i> <i>pilosa</i>	Серая средне- подзо- листая, легко- сугли- нистая
35.	Укское лесни- чество. Челя- бинская обл., Россия. Семенное ес- тественное. Леса 1 группы.	Дубо-липняк с кленом высоко- травно-снытевый 150-300 лет, 5-10(15) %, 2Д5Лп1Ко2Ил	0,5 <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Ulmus scabra</i>	N8 <i>Tilietum uralense</i> 0,3-0,5 <i>Lonicera xylostem-</i> <i>um</i> , <i>Euonymus</i> <i>verrucosa</i> , <i>Acer</i> <i>platanoides</i> , <i>Ulmus</i> <i>scabra</i>	50-60 <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone altaica</i> , <i>Gagea lutea</i>	80 <i>Aegopodium poda-</i> <i>graria</i> , <i>Dryopter-</i> <i>is filix-mas</i> , <i>Glechoma hedera-</i> <i>cea</i> , <i>Festuca gigan-</i> <i>tea</i> , <i>Cicerbita uralen-</i> <i>sis</i> , <i>Calamagrostis</i> <i>arundinacea</i> , <i>Cacalia hastata</i>	Бурая горно- лесная тяжело сугли- нистая

Примечание: Д - дуб черешчатый, Бк - бук лесной, Я - ясень обыкновенный, Яв - явор, Лп - липа сердцевидная, Кл - клен остролиственный, Кп - клен полевой, Кт - клен татарский, Г - граб обыкновенный, Ил - ильм, Б - березы, Ос - осина, Пх - пихта сибирская, Е - ель европейская.

* Отмечены сообщества, близкие по флористическому составу к соответствующим ассоциациям Ю.Д.Клеопова, но описанные вне территории его исследований.

Вторая группа лесных участков активно используется человеком, они располагались в непосредственной близости от пробных площадей заповедного типа; видовой состав и структура растительного покрова в значительной степени здесь связана с антропогенными воздействиями (главным образом традиционными методами пользования в лесах: рубками, распашками, выпасом).

Размеры пробных площадей определялись в зависимости от величины растений и уровня плотности (численности). Ценопопуляции трав изучались на площадках 0,25-4 кв.м (25-50 повторностей), проростки, ювенильные и имматурные особи (первой подгруппы) деревьев и кустарников учитывались на площадях 1-2 кв. м в 400-800-кратной повторности, более крупные растения - сплошным пересчетом на всей пробной площади на полосах 10x100 м. Для каждой особи отмечалось возрастное состояние, происхождение (семенное или вегетативное разного типа), жизненность, высота. У растений до 3 м измерялся диаметр на уровне почвы, у остальных - на высоте 1,3 м. Абсолютный возраст определялся на модельных экземплярах: для проростков - имматурных на 100, для виргинильных - на 25, для генеративных - на 10 особях. Кроме того, для установления абсолютного возраста скопления особей, выделяемых при картировании, подсчитывался возраст растущих деревьев с помощью возрастного бура.

Для нескольких лесных массивов: на Украине - Липниковского лесничества Львовской области и Каневского заповедника; в России - заповедника "Калужские засеки", Крапивенского лесничества Тульской области, Госзаповедника "Горки Ленинские" Московской области и Сурского лесничества Пензенской области, помимо стационарных площадей в каждом массиве было описано от 50 до 200 площадок размером от 0,04 до 0,1 га для выявления особенностей демографической структуры на антропогенно нарушенных участках.

2 Следующий этап - исследование пространственной организации сообществ - включал картирование пробных площадей способом нанесения координат стволов и крон отдельных деревьев, а также картирование лесных массивов методом фиксирования однотипных парцелл. Среди пространственных популяционных единиц (см.разд.

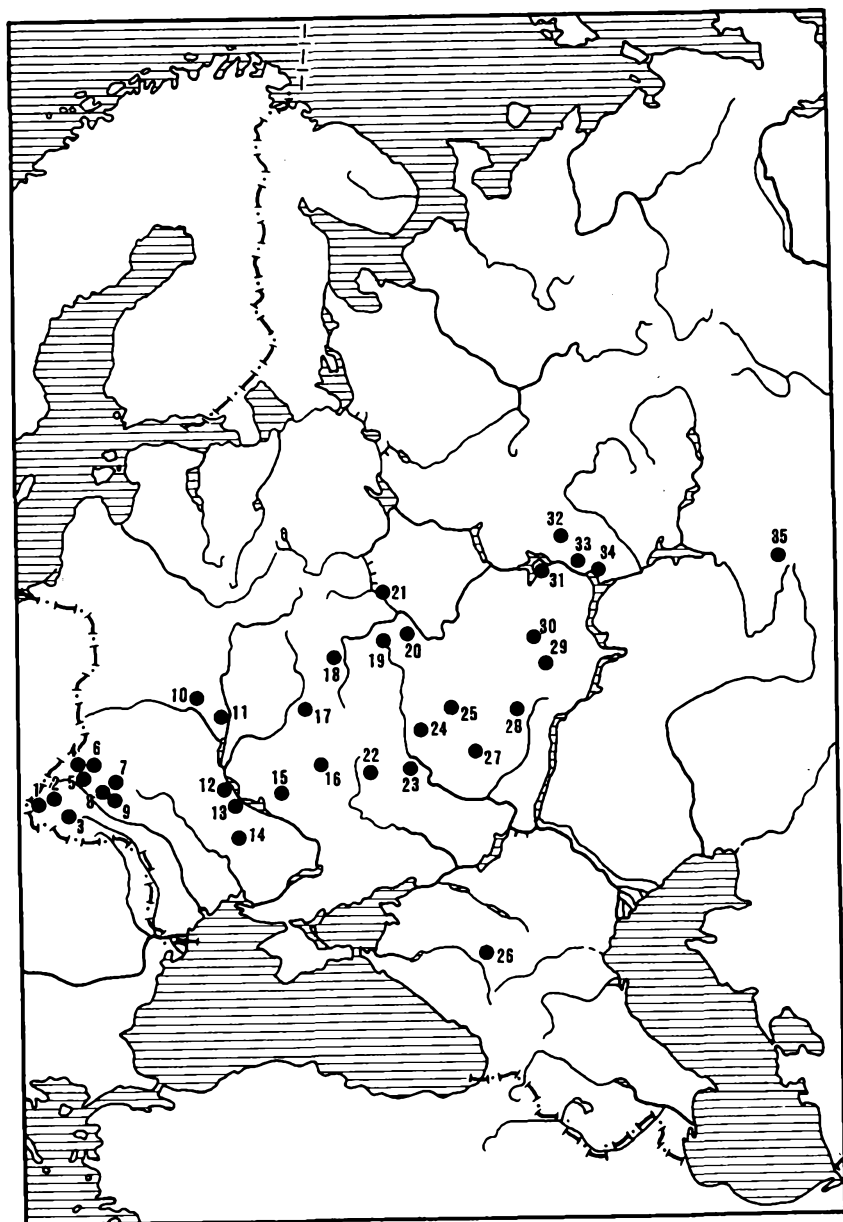


Рис. 2.5. Размещение пунктов исследований (номера на схеме соответствуют номерам сообществ в табл. 2.2)

2.1) наиболее значимой нам представляется элементарная демографическая единица (ЭДЕ). Ниже перечислены основные типы ЭДЕ (рис.2.6).

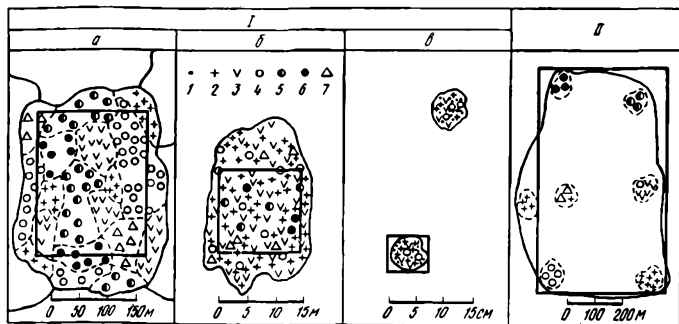


Рис. 2.6. Пространственная структура ЭДЕ разных типов

I - непрерывный тип; варианты: а - пятнистый (*Fraginus excelsior*), б - диффузный (*Corydalis marschalliana*), в - точечный (*Gagea lutea*); II - прерывистый тип (*Betula verrucosa*). Сплошной линией отмечены условные или реальные границы ЭДЕ; прерывистой - границы разновозрастных пятен, размеры прямоугольников пропорциональны размерам площадок, на которых выявлена структура ЭДЕ. Онтогенетические группы особей: 1 - j, 2 - im, 3 - v, 4 - g1, 5 - g2, 6 - g3, 7 - s

Непрерывный (сплошной, континуальный) тип. Он характеризуется внутренней пространственной непрерывностью. Этот тип подразделяется на три варианта: а) пятнистый (мозаичный), б) диффузный, в) точечный.

Пятнистый вариант формируется как мозаика более или менее однородных в онтогенетическом отношении пятен, в каждом из которых преобладает своя онтогенетическая группа; пятна примыкают друг к другу. Этот вариант свойственен сильным эдификаторам, препятствующим появлению и развитию молодого поколения под своим пологом; возобновление оказывается возможным только в прорывах полога. Примером могут служить ЭДЕ видов широколиственных деревьев (рис. 2.6, Ia).

Диффузный вариант ЭДЕ характерен для ассектаторов и доминантов, обладающих более слабым средообразующим эффектом и не препятствующих приживанию и нормальному развитию своего потомства (рис.2.6, Ib). В структуре таких ЭДЕ пространственное

группирование особей сходного онтогенетического состояния выражено слабо. Для диффузного и пятнистого вариантов характерно примыкание ЭДЕ друг к другу, поэтому границы между ними условны и устанавливаются на основе следующих признаков: радиуса репродуктивной активности особей и степени полночленности онтогенетических спектров.

Точечный вариант ЭДЕ характеризуется малой протяженностью, четкими внешними границами; отдельные ЭДЕ удалены друг от друга на расстояние, в несколько раз превышающее размеры самих ЭДЕ. Такой вариант ЭДЕ описан у некоторых ассектаторов (рис. 2.6, Iв).

Прерывистый (дискретный) тип ЭДЕ характеризуется разорванностью в пространстве отдельных однотипных (однотипных в онтогенетическом отношении) пятен; эти пятна довольно компактные, имеют небольшие размеры, четко отграничены друг от друга и удалены на расстояния, превышающие их размер. Именно совокупность таких дискретных пятен и образует полночленную ЭДЕ (рис.2.6, II).

Для определения размера и структуры ЭДЕ использован метод увеличивающихся площадок, который позволяет выявить ту минимальную площадь, на которой полностью выявляется демографическое разнообразие свойственное данному виду (рис.2.7,2.8).

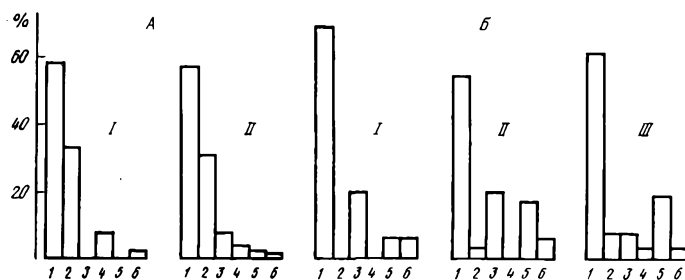


Рис.2.7. Онтогенетические спектры деревьев на площадках разных размеров: А - липа сердцевидная, Б - ель обыкновенная
 Размер площадок (кв.м): I - 400, II - 800, III - 1200. По горизонтальной оси онтогенетические группы: 1 - im2, 2 - v1, 3 -v2, 4 - g1, 5 - g2, 6 - g3; по вертикальной оси участие групп в % от общего числа особей в популяции (по массиву Приокско-Террасного заповедника)

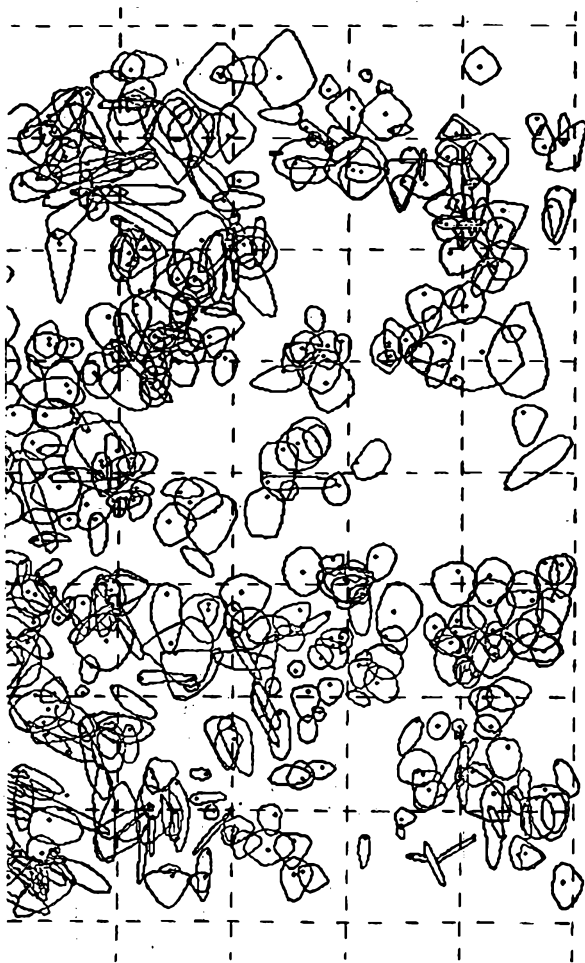


Рис .2.8. Схема размещения деревьев на пробной площади и точек измерения освещенности на высоте 1,5 м

Точки соответствуют основаниям стволов; контуры - проекциям крон

С целью изучения пространственной структуры ценопопуляций деревьев и кустарников на 16 стационарных пробных площадях составлены карты размещения стволов деревьев (начиная с виргинильного возрастного состояния), проекции их крон, а также скопления подроста травянистых растений в масштабах 1:100 и 1:200; несколько десятков карт размещения особей в скоплениях

подроста и в микрогруппировках трав в масштабах 1:10 и 1:20. В Каневском заповеднике в ходе экспериментального лесоустройства (Смирнова и др., 1991) было проведено парцеллярное картирование в масштабе 1: 5000 на площади более 600 га.

Поскольку в лесных сообществах решающим фактором часто оказывается световой режим, на всех пробных площадях определялась освещенность люксметрами Ю-116 по методике В.А.Алексеева (1969) с некоторыми дополнениями. На картированных площадях размещение стационарных точек для определения освещенности (подробнее см.: Аргунова, 1992) происходило после обработки карт и выделения элементов мозаично-ярусной структуры (рис. 2.8).

Для проверки ряда разработанных теоретических положений были осуществлены следующие эксперименты: в Каневском заповеднике проведена имитация усыхания и вывала старых деревьев; в пяти областях на отдельных участках создана искусственная гар-мозаика, включая посадки дуба черешчатого и ясеня обыкновенного (Методические рекомендации..., 1989).

ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИНУЗИИ ДЕРЕВЬЕВ

Особенности организации фитоценозов широколиственных лесов тесно связаны с их синузальной структурой и характером взаимосвязей как между синузиями, так и внутри них. Большинство исследователей широколиственных лесов выделяют четыре взаимодействующие синузии: деревьев, кустарников, весенне- и летневегетирующих трав. Поэтому дальнейший анализ структуры лесных сообществ включает особенности популяционной организации видов каждой синузии.

Изучение популяционного поведения видов в пределах синузий, а именно: исследование жизненных форм, особенностей онтогенеза видов, демографической и пространственной структуры популяций, способов захвата и удержания территории и других свойств - дает возможность определить потенциальную способность членов синузии господствовать или занимать подчиненное положение. Такое сопоставление представляется необходимым для реконструкции функциональной организации синузии как подсистемы, ведущими связями в которой выступают конкуренция и комплементарность. Реконструкция климаксового состояния синузий рассматривается нами как первый шаг на пути формирования представлений об организации ненарушенных ценозов восточноевропейских широколиственных лесов.

Древесная синузия восточноевропейских широколиственных лесов включает 39 видов (Клепов, 1990), из них для подробной характеристики выбраны наиболее широкораспространенные виды: *Acer campestre* L. (клен полевой), *A. platanoides* L. (клен остролиственный), *A. tataricum* L. (клен татарский), *Betula pendula* Roth (береза бородавчатая), *Carpinus betulus* L. (граб обыкновенный), *Fagus sylvatica* L. (бук лесной), *Fraxinus excelsior* L. (ясень обыкновенный), *Malus sylvestris* (L.) Mill. (яблоня лесная), *Populus tremula* L. (осина), *Radus avium* Mill. (черемуха обыкновенная), *Rutus*

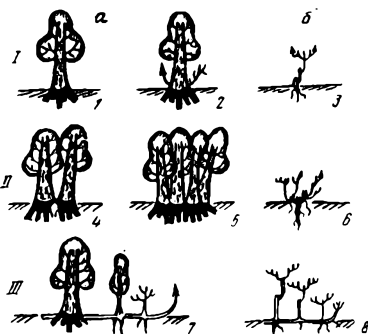
communis L. (груша обыкновенная), *Quercus robur* L. (дуб черешчатый), *Salix caprea* L. (ива козья), *Sorbus aucuparia* L. (рябина обыкновенная), *Tilia cordata* Mill. (липа сердцевидная), *Ulmus glabra* Huds. (ильм).

3.1. Онтогенез и разнообразие жизненных форм лиственных деревьев

Исследования особенностей онтогенеза большинства видов лиственных деревьев восточноевропейских широколиственных лесах показали, что для этих лесов наиболее обычной формой роста деревьев является одноствольная форма (рис. 3.1, а; I).

Рис. 3.1. Жизненные формы деревьев широколиственных лесов

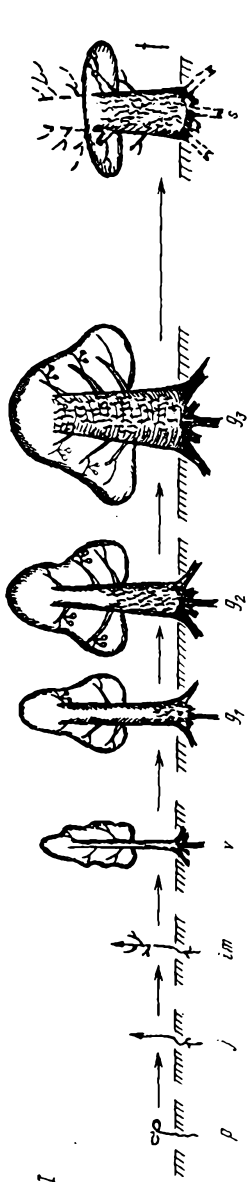
а - нормальные условия роста; б - условия угнетения; I - одноствольное дерево; 2 - поросле-образующее дерево; 3 - одноствольный торчок; 4 - немногоствольное дерево; 5 - многоствольное дерево (дерево-куст); 6 - кусто-видный торчок; 7 - куртинообразующее дерево; 8 - факультативный стланник. I - вегетативно неподвижные; II - вегетативно малоподвижные; III - вегетативно подвижные



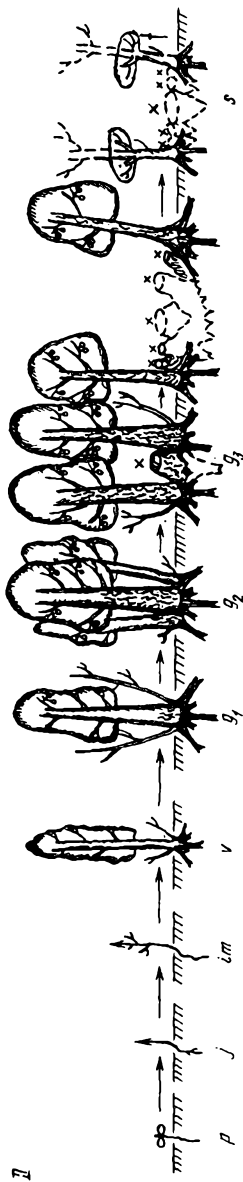
Это нашло отражение в широко известной классификации жизненных форм И.Г.Серебрякова (1962). При формировании одноствольного дерева одна и та же особь последовательно проходит все возрастные состояния от проростка до старого генеративного и сенильного (рис.3.2). Это один из основных, но не единственный путь онтогенетического развития (см.рис.3.1, 3.2, 3.3), отдельные этапы которого характеризуются наряду с общим рядом видоспецифичных черт (Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1975; Чистякова, 1979, 1987; Полтинкина, 1985; Буланая, 1986; Диагнозы и ключи..., 1989).

Рассматривая общие черты развития деревьев широколиственных лесов, следует отметить, что всем им, кроме дуба черешчатого (рис.3.2, I), свойственно надземное прорастание,

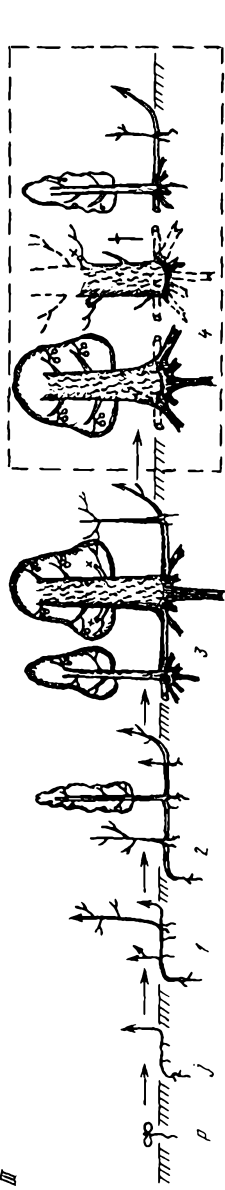
I



II



III



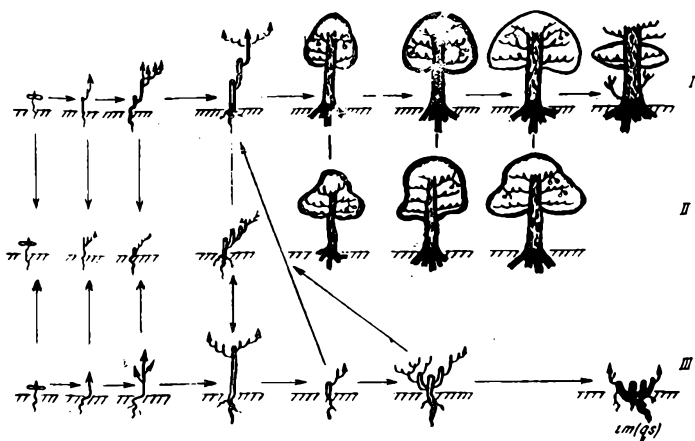


Рис. 3.3. Развитие одностовольных деревьев пониженной (I), низкой (II) и сублетальной (III) жизнеспособности
 im(qs) - имматурное квазисильное растение

поэтому главная отличительная черта их проростков заключается в наличии семядольных листьев. Проросток дуба в связи с подземным прорастанием не выносит семядоли на поверхность почвы и имеет только чешуевидные листья.

Ювенильные особи всех видов лиственных деревьев не ветвятся (рис.3.2., I), они имеют небольшие размеры (0,1-0,5 м), листья у них ювенильного типа: более вытянутые или проще устроенные по сравнению со взрослыми. В корневой системе помимо главного и боковых формируются придаточные корни.

Имматурные (полузрелые) особи - это небольшие (0,1 - 4,5 м), мало ветвящиеся (II-IV порядок ветвления) растения с листьями полузрелого типа. Менее всего разветвлены (II-III



Рис.3.2. Развитие одностовольного (I), немногостовольного (II), куртино-образующего дерева (III) нормальной жизнеспособности:

II.1 - II.4 - этапы развития диффузной формы клональной колонии. Рамкой очерчено начало вегетативного размножения в клональной колонии. Обозначения возрастных состояний см. табл. 3.1. У одностовольного дерева возрастные состояния приведены для особей, у остальных форм роста - для элементов клональной колонии

порядок ветвления) в этом возрастном состоянии ясень, рябина, виды кленов. Корневая система имматурных растений обычно стержневая: один из скелетных вертикально растущих корней (большой частью главный) имеет преимущественное развитие. По степени разветвленности имматурные растения подразделяются на две подгруппы: имматурные первой подгруппы (im_1) имеют II-III; второй подгруппы (im_2) - III-IV, в условиях угнетения - V порядка ветвления.

Виргинильные растения - небольшие (4-18 м), быстро растущие в высоту молодые деревья с вытянутой в длину кроной и очистившейся от боковых веточек базальной частью ствола. Листья у них взрослого типа. В корневой системе четко выделяется вертикально и горизонтально растущие скелетные корни. По степени разветвленности кроны группы виргинильных растений подразделяется на две подгруппы: особи первой подгруппы имеют III-V, второй подгруппы - IV-VII порядки ветвления.

Молодые генеративные деревья имеют островершинную крону, плодоношение не обильное и нерегулярное. У деревьев с растрескивающейся коркой (дуб, липа, виды кленов, ильм, береза, ясень) в покровных тканях основания ствола появляются трещины. Одновременно у молодых генеративных растений продолжается быстрый рост лидерной оси в высоту и разрастание корневой системы в глубину и в радиальном направлении.

Средневозрастные генеративные деревья обладают туповершинной кроной, обильно плодоносят, медленно растут в высоту и довольно быстро в толщину. Трещины в покровных тканях имеются почти до середины ствола. В этом возрастном состоянии заканчивается формирование первичной кроны и скелетной части корневой системы.

Старым генеративным деревьям присуща широкоокруглая крона, так как их рост в высоту практически закончен. Прирост ствола в толщину продолжается. В кроне и корневой системе идет отмирание крупных скелетных образований. Начинается формирование вторичной кроны главным образом из спящих почек базальных участков ветвей. Корка с трещинами отмечается почти по всей

длине, а у гладкоствольных деревьев (бук, граб) - до одной трети ствола.

Сенильные деревья, сформировавшиеся при старении генеративных, имеют полностью отмершую первичную крону, вторичная располагается довольно низко (рис. 3.2., 1) и формируется из спящих почек нижних скелетных ветвей и ствола. Она небольшая по диаметру и недолговечная (существует 10-50 лет). Листья полувзрослого типа, плодоношения нет. Разрушается не только побеговая, но и корневая система.

Разнообразие путей развития (поливариантность онтогенеза) лиственных деревьев проявляется, в первую очередь, в дифференциации растений одних и тех же возрастных состояний по уровням жизненности (Методика изучения жизненного состояния..., 1987; Ценопопуляции растений, 1988). Для лиственных деревьев обычно выделяется четыре уровня жизненности: нормальный, пониженный, низкий и сублетальный.

У особей нормального уровня жизненности с начала и до конца онтогенеза хорошо выделяется главная ось, растение имеет наибольшие размеры в каждом возрастном состоянии (от j до g2), у него отсутствуют следы отмираний, перевершиниваний, потерь частей кроны. Растения нормальной жизненности проходят онтогенез полностью.

Растения пониженной жизненности формируются главным образом из особей, попавших в неблагоприятные для роста условия: сильное затенение, задержание, недостаток влаги, повреждение животными и пр. Эти деревья медленнее растут и развиваются (см. табл. 3.1), они уступают по размерам нормальным особям. Формирование их побеговой системы в принципе осуществляется так же, как у предыдущей группы, но в связи с медленными темпами роста в высоту и недолговечностью скелетных ветвей (периодически, хотя бы частично, ветви сменяются) они имеют плосковершинную щитковидную крону (рис. 3.3., 1). Для некоторых видов, например липы, ильма, черемухи, клена полевого, такая форма роста при пониженной жизненности характерна не только для прегенеративных, но и плодоносящих особей (Полтинкина, 1985). У деревьев низкой жизненности ствол и скелетные ветви

Таблица 3.1

Продолжительность основных этапов онтогенеза деревьев в лесах, годы

Возрастное состояние	Условия жизни*	Виды					
		Дуб черешчатый	Бук лесной лесной	Ясень обыкновенный	Липа сердце- видная	Клен остро- листный, Явор	Клен полевой, Грб обыкновен- ный, Ильм, Береза бородавчатая
Ювенильное	1	3-5	3-5	2-5	2-5	2-5	1-5
	2	5-10	5-15	5-15	10-15	10-15	6-15
Имматурное	1	7-15	12-25	5-10	8-10	8-15	5-10
	2	20-40	20-50	10-20	20-30	15-25	10-20
Виргинильное	1	15-40	20-50	5-10	10-20	10-20	10-25
	2	40-50	40-60	10-20	20-30	20-30	25-35
Молодое генера- тивное	1	30-40	45-60	30-55	20-35	20-30	24-30
	2	30-50	30-50	20-30	10-20	10-20	10-20
Средневозрастное генеративное	1	80-100	90-120	50-80	40-60	40-60	30-40
	2	40-70	40-70	35-50	20-30	20-30	15-25
Старое генера- тивное	1	150-250	110-140	70-140	70-150	50-70	40-50
	2	45-150	50-90	60-70	30-40	30-40	20-30
Сенильное	1	15-50	20-50	8-50	10-20	10-20	5-15
	2	10-20	10-30	10-20	5-15	5-10	4-5
Общая длительность онтогенеза	1	300-500	300-450	170-350	160-300	140-220	115-175
	2	190-390	195-365	150-225	125-180	110-170	90-150

*1 - нормальные; 2 - угнетение.

всегда несут следы перевершиниваний: большие веточные рубцы на скелетных осях. Размеры их на протяжении всей жизни значительно меньше, чем у особей нормальной и пониженной жизненности. Они довольно долго задерживаются в прегенеративном периоде и быстро "проскакивают" генеративный период. Плодоношение на протяжении всего генеративного периода обычно незначительное.

Растения выделенных трех уровней жизненности могут полностью пройти все этапы онтогенеза (рис. 3.2, I; рис. 3.3, I, II), однако низкий уровень жизненности обычно пополняют особи, поступающие из более высоких уровней жизненности вследствие локальных ухудшений условий обитания. Исследования показали (Полтинкина, 1985; Евстигнеев, 1988), что возможно и повышение уровня жизненности. В широколиственных лесах при оптимальном увлажнении и достаточном почвенном богатстве повышение уровня жизненности проявляется в световых окнах. Изменение формы кроны, темпов прироста, характера покровных тканей и энергии плодоношения в таких условиях дают возможность констатировать переход особей с низкого или пониженного уровней на нормальный.

К четвертому, сублетальному, уровню относятся растения, которые без повышения жизненности не в состоянии развить древесную форму роста. Растения этого уровня жизненности при большом абсолютном возрасте имеют вид кустовидного подростка (рис.3.4.) и отличаются: постоянным перевершиниванием, развитием новых скелетных осей из спящих почек, накоплением отмирающих скелетных осей в базальной части растения, постоянным уменьшением годичных приростов (Смирнова и др., 1984). В практике лесоводства такие растения называются "торчками", по предложению Т.А.Работнова (1985),они получили название квазисенильных. Переход древесных растений на самый низкий уровень жизненности возможен в иматурном или виргинильном состояниях (очень редко в ювенильном), когда растение уже обладает значительным запасом спящих почек и имеет хорошо развитую корневую систему. У квазисенильного подростка есть период, когда он еще способен при улучшении световой обстановки к дальнейшему росту и развитию. При очень длительной жизни в условиях угнетения (50 - 100 лет в зависимости от видовой

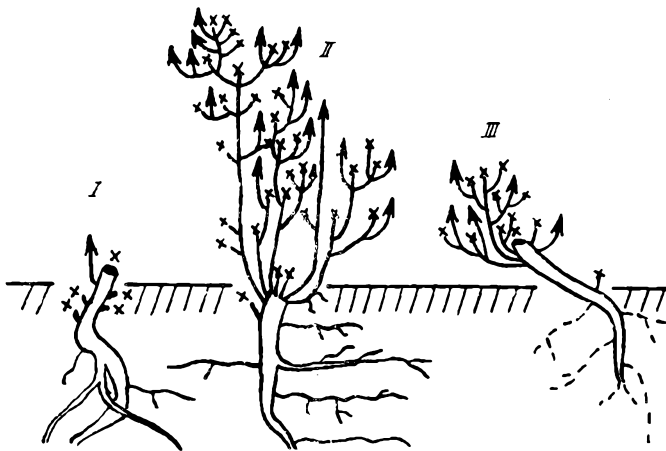


Рис 3.4. Квазисенильные и сенильные особи деревьев
 I - j (qs); II - im(qs) особи клена полевого; III - s особь бука,
 сформировавшаяся из im(qs)

принадлежности) такая способность утрачивается, особи становятся истинно сенильными, минуя генеративный период (рис.3.3., III, рис. 3.4).

По описанным вариантам онтогенеза одноствольного дерева могут развиваться все виды лиственных деревьев. Для дуба черешчатого, граба обыкновенного, ясеня обыкновенного, березы бородавчатой, бука лесного - это основной путь развития. Однако такие виды, как липа сердцевидная, клены остролистный, полевой, татарский, явор, черемуха обыкновенная, рябина обыкновенная и др., имеют не только одноствольную форму роста. У них довольно рано просыпаются спящие почки в основании ствола. Из них формируются дополнительные стволы, равноценные или несколько уступающие по размерам первичному, возникает дерево - "куст" : много или малоствольный (рис.3.1).

При более позднем пробуждении спящих почек вторичные стволы отстают в росте от главного: материнское дерево вступает в пору плодоношения, а дочерние еще находятся на разных этапах прегенеративного периода. Формируется жизненная форма: порослеобразующее дерево (Чистякова, 1987). Она чаще всего

встречается у липы, кленов татарского и полевого, ильма, рябины, черемухи.

При полегании и укоренении побегов имматурных, а иногда и виргинильных растений, нижних ветвей кроны генеративных деревьев, прямостоячих или наклоненных и упавших, а также при вегетативном разрастании гипогеевыми корневищами и ксилоризомами и при образовании корневых отпрысков может образоваться многоствольное дерево с диффузно разнесенными по площади стволами (рис.3.1), получившее название куртинообразующее дерево (Чистякова, 1978, 1988). Такая форма роста свойственна разным видам деревьев достаточно хорошо увлажненных местообитаний, а также близ северных и северо-восточных границ их ареалов. Особенно типична эта жизненная форма для липы сердцевидной, клена полевого, черемухи, ильма и осины.

Угнетенный, длительно живущий подрост деревьев заканчивает онтогенез, не вступая в пору плодоношения. Внешне он выглядит как аэроксильный кустарник (рис.3.1).

При диффузном расположении скелетных осей угнетенный подрост имеет жизненную форму факультативного стланика (Мазуренко, 1972, 1978). Эта жизненная форма чаще всего встречается у липы, клена полевого, черемухи и рябины. Все свойственное виду разнообразие жизненных форм обнаруживается не только в пределах ареала, но и в одном ценозе (Чистякова, 1988).

Разнообразие жизненных форм лиственных деревьев по необходимости ставит вопрос, что является в каждом конкретном случае единицей онтогенетического развития. Для одноствольных деревьев такой единицей служит особь семенного происхождения (генета), для всех других жизненных форм (компактных или диффузных): парциальное образование (рамета) - структурный элемент физически единой системы субпопуляционного уровня, получивший название клональная колония (Muller, 1951, цит. по Грант, 1964).

Каждое новое образование в клональной колонии лиственных деревьев (Чистякова, 1979, 1987; Буланая, 1986) возникает из

почки на ксилоризоме или придаточном корне и развивается подобно особи семенного происхождения: В пределах клональной колонии одновременно существуют раметы разного возрастного состояния и абсолютного возраста.

Для возможности сравнения основных особенностей популяционного поведения лиственных деревьев в качестве счетной единицы в данной работе используется или особь семенного происхождения (генета) или одноствольное парциальное образование (рамета).

Описанная выше поливариантность онтогенеза лиственных деревьев представляет собой основу устойчивого существования популяционных единиц на конкретной территории. Следует заметить, что исследования поливариантности онтогенеза лиственных деревьев нельзя считать законченными. Первые результаты наблюдения за маркированными особями на постоянных площадях показали, что отмирание не всегда связано с понижением жизненности. Анализ причин быстрой смерти внешне нормально развитых растений является первоочередной задачей биогеоценотических исследований. Ближайшей перспективой таких исследований можно считать сопоставление описанных уровней жизненности, оценок фитопатологического состояния популяций и их реакций на загрязнение промышленными выбросами.

3.2. Дифференциация деревьев широколиственных лесов по отношению к свету

Организация зональных широколиственных лесов во многом определяется спецификой отношения древесных растений к свету. Недаром это свойство растений находится в центре внимания лесной науки с момента ее зарождения до настоящего времени (Любименко, 1909, 1924; Алексеев, 1975; Цельникер, 1978). Однако, несмотря на разносторонние исследования, в литературе не существует однозначных критериев оценки этого свойства растения, что привело к необходимости поисков интегральных показателей светопотребностей лиственных деревьев. Основные итоги векового

опыта сведены к трем положениям, которые целесообразно учитывать при анализе световых возможностей видов.

1. Иерархичность структуры фотосинтетического аппарата. Представление об иерархической организации фотосинтетического аппарата (Мокроносов, 1981; Фотосинтез..., 1987) дает возможность, с одной стороны, объяснить противоречивое положение одних и тех же видов в шкалах светолюбия разных авторов, а с другой - найти интегральный показатель отношения растений к свету. Анализ шкал показывает, что признаки положенные в их основу, относятся к разным уровням организации фотосинтетического аппарата: к листу (Сураж, 1891; Нестерович, Маргайлик, 1969; Малкина и др., 1970), к ветви и к особи в целом (Вальтер, 1974; Цельникер, 1978). Таким образом, противоречивое положение видов в шкалах светолюбия разных исследователей объясняется тем, что они разработаны на основе анализа структур разных уровней фотосинтетического аппарата. В поиске интегрального критерия отношения растений к свету мы остановились на характеристиках всего организма, поскольку он является функциональной единицей сообщества.

2. Дифференцированный подход к изучению реакции растений на количество света. Он предусматривает отдельную оценку теневыносливости, светолюбия и диапазона продукционных возможностей видов. Правомерность такого подхода обусловлена тем, что основой жизнедеятельности растений в сообществе является продукционный процесс, характеризующейся определенным диапазоном. Верхний предел этого диапазона отражает светолюбие растений, нижний - теневыносливость.

3. Онтогенетическая изменчивость отношения растений к свету. Оценка светопотребностей растений должна проводиться отдельно для особей разного возраста, поскольку потребности в свете и способность выдерживать затенение существенно меняются в онтогенезе (Алексеев, 1975; Малкина, 1982, 1983; Малкина и др., 1983).

С учетом этих положений мы поставили перед собой задачу разработать шкалы светолюбия, теневыносливости и диапазонов продукционных возможностей видов, а также показать возможность

их использования для предсказания популяционного поведения видов.

Предложенный подход обозначил круг параметров, необходимых для познания световых возможностей видов. В качестве ведущего показателя выбран признак организменного уровня - среднегодовой прирост биомассы (или продукция), который является результатом работы всех уровней организации фотосинтетического аппарата. В работе определяли также другие показатели организменного и суборганизменного уровней, от которых зависит продукция: площадь и массу листьев, удельную плотность листьев (УПЛ) и величину нетто - ассимиляции. Показатель УПЛ - абсолютно сухая масса единицы площади листа тесно связан с интенсивностью фотосинтеза (Цельникер, Хазанов, 1971; Каллис и др., 1974; Ничипорович, 1982). Нетто - ассимиляция - это скорость накопления органического вещества в растительных тканях, рассчитанная на единицу площади листьев за год. Все весовые параметры определяли в воздушно-сухом состоянии. Особи подбирали в контрастных по световому режиму условиях - на полном свете и под пологом леса в наиболее темных местообитаниях. Светопотребности растений оценивали также по световому минимуму подроста (Алексеев, 1975).

Шкалы теневыносливости. Теневыносливость лиственных деревьев оценивалась по минимальному значению продукции, которую определяли у сублетальных особей, выросших в условиях светового голода. Значение этого показателя, отражающего нижний предел продукционных возможностей растений, позволяет выделить группы видов, имеющих близкую теневыносливость и сходный механизм ее выработки (табл. 3.2). В продукционном континууме подроста достоверные различия обнаружены между двумя группами видов. Первую группу образуют наиболее продуктивные виды: береза, осина, ива и дуб. В физиологических работах отмечается, что представители этой группы обладают высокой интенсивностью дыхания (Цельникер, 1978). При таком уровне "потребления" существование особей в лесных сообществах возможно только при их высокой продукции, которая может поддерживаться лишь в светлых местообитаниях. Вторую группу составляют граб, липа,

Таблица 3.2

Среднегодовая продуктивность сублетальных особей (1) и их световые минимумы (2) в разных возрастных состояниях

Вид	Продуктивность (в г) и световые минимумы (в % от полного света)								
	j		m1		m2		v1	v2	
	1	2	1	2	1	2	1	1	2
Береза повислая	0,79	3,1	4,20	4,5	38,2	10,7	115	897	30,0
Осина	0,82	2,7	3,90	4,3	40,2	9,9	110	522	27,7
Ива козья	1,05	1,5	3,50	2,8	35,3	6,7	107	432	23,0
Дуб черешчатый	0,87	1,2	2,61	2,6	47,3	5,0	96	301	15,1
Граб обыкновенный	0,05	0,7	1,89	1,5	12,0	1,5	45	185	2,0
Ясень обыкновенный	0,05	0,4	0,96	0,5	9,4	0,9	34	162	3,8
Ильм	0,05	0,5	1,71	0,6	11,4	0,7	59	285	1,6
Клен татарский	0,11	0,6	2,03	0,9	10,3	1,5	71	-	3,2
Липа сердцевидная	0,15	0,6	1,63	0,7	8,5	0,8	21	62	1,3
Клен полевой	0,07	0,5	1,61	0,5	6,7	0,6	34	85	1,1
Клен остролистный	0,06	0,3	1,26	0,4	7,1	0,5	20	78	0,8

ясень и клены. Им свойственна относительно низкая продукция в условиях светового голода. Представители этой группы отличаются низкой интенсивностью дыхания (Цельникер, 1978). Небольшие энергетические затраты позволяют им длительно существовать под пологом леса, довольствуясь небольшими приростами биомассы.

В пределах каждой группы для более тонкой диагностики видов по степени теневыносливости использовали данные о световом минимуме подроста (табл. 3.2). По значениям этот минимум близок к освещенности в точке компенсации на световой кривой продуктивности организма (Алексеев, 1975; Цельникер, 1978). На основании статистически достоверных значений продукции и освещенности получены ряды видов для пяти возрастных состояний: по ослаблению теневыносливости (табл. 3.3).

Сопоставление этих рядов показывает, что в первой группе наиболее теневынослив на всех этапах онтогенеза дуб, за ним в порядке уменьшения теневыносливости следуют ива, осина и береза. Наибольшей теневыносливостью среди видов второй группы характеризуются клен остролистный, клен полевой и вяз, наименьшей - граб и клен татарский. В возрастных шкалах

Таблица 3.3

Шкалы теневыносливости лиственных деревьев

Возрастные состояния				
j	im1	im2	v1	v2
Клен остролиственный	Клен остролиственный	Клен остролиственный	Клен остролиственный	Клен остролиственный
Ясень	Клен полевой	Клен полевой	Клен полевой	Клен полевой
Клен полевой	Ясень	Ильм	Ильм	Липа
Ильм	Ильм	Липа	Липа	Ильм
Клен татарский	Липа	Ясень	Клен татарский	Граб
Липа	Клен татарский	Клен татарский	Ясень	Клен татарский
Граб	Граб	Граб	Граб	Ясень
Дуб	Дуб	Дуб	Дуб	Дуб
Ива	Ива	Ива	Ива	Ива
Осина	Осина	Осина	Осина	Осина
Береза	Береза	Береза	Береза	Береза

Примечание. Виды в колонках расположены в порядке ослабления теневыносливости сверху вниз.

теневыносливости граб и клен татарский изменяют свое положение относительно друг друга: если в $j - v1$ - возрастных состояниях наиболее теневынослив клен татарский, то в $v2$ - граб. Для ясеня и липы свойственны более резкие изменения теневыносливости с возрастом. В группе j -особей теневыносливость ясеня сходна с теневыносливостью клена остролистного. На последующих этапах онтогенеза его потребности в свете резко увеличиваются и в шкалах теневыносливости в возрастном состоянии $v2$ ясень стоит рядом с дубом. Относительная теневыносливость липы меняется противоположным образом (табл. 3.3).

Предложенные шкалы теневыносливости можно использовать для предсказания размеров "окон", при которых особи нормальной жизнени успешно развиваются и проходят полный онтогенез.

Шкалы светолюбия. Светолюбие растений оценивалось по максимальным значениям продукции, которая определялась у растений, выросших в условиях свободного роста на питомнике при достаточном водоснабжении. На основании этих данных разработаны шкалы по убыванию светолюбия лиственных деревьев для шести возрастных состояний (табл. 3.4). Многочисленными

Шкалы светолюбия лиственных деревьев

Возрастные состояния					
j	im1	im2	v	g1	g2-g3*
Клен остро- лиственный	Ильм	Ива	Осина	Осина	Дуб Ясень Липа Клен остро- лиственный Ильм Граб Клен поле- вой Клен поле- вой Клен та- тарский
Ясень	Клен остро- лиственный	Ильм	Ильм	Береза	
Дуб	Ясень	Осина	Ива	Ильм	
Ильм	Береза	Береза	Береза	Ива	
Липа	Дуб	Дуб	Дуб	Дуб	
Клен та- тарский	Ива	Клен остро- лиственный	Клен остро- лиственный	Ясень	
Клен поле- вой	Липа	Ясень	Клен остро- лиственный	Липа	
Граб	Граб	Липа	Граб	Граб	
Береза	Осина	Граб	Липа	Клен остро- лиственный	
Ива	Клен поле- вой	Клен поле- вой	Клен поле- вой	Клен поле- вой	
Осина	Клен та- тарский	Клен та- тарский	Клен та- тарский	Клен та- тарский	

* Ко времени достижения широколиственными деревьями g2-g3-возрастных состояний осина, ива, береза и клен татарский стареют и выпадают из сообщества. Виды в колонках расположены в порядке уменьшения светолюбия сверху вниз.

исследованиями установлено, что у большинства лиственных деревьев в разных эколого-географических условиях максимальное накопление биомассы достигается при полной освещенности (Карманова, 1969; Мишнев, 1973). Следовательно, максимальная величина продукции отражает потенциальные возможности растений в использовании полного света.

В рядах светолюбия можно выделить три группы видов с разными тенденциями возрастной изменчивости светолюбия:

1. Виды, занимающие лидирующее положение в шкалах светолюбия на начальных этапах онтогенеза: клен остролиственный, ясень, вяз (табл. 3.4). Первенство в использовании света у клена остролистного обусловлено ранним прорастанием его семян (проростки появляются на 2-3 месяца раньше других видов), что позволяет к началу летнего, относительно сухого сезона сформировать достаточно крепкую корневую систему, а затем направить основное усилие на развитие поверхности листьев. Лидерство у вяза связано с быстрым наращиванием ассимилирующей поверхности, а у ясеня - с высокими значениями

Некоторые характеристики продукционного процесса у подроста лиственных деревьев, выросших в питомнике Каневского заповедника

Вид	Показатели продукционного процесса в возрастных состояниях									
	j (1-3 года)					v (11-20 лет)				
	Средне- довая пре- дукция, г/год	Масса листьев, г	Площадь листьев, см ²	Удельная плотность листьев, мг/дм ²	Нетто-ас- симляция мг/см ² в год	Средне- довая продукция г/год	Масса листьев г	Площадь листьев м ²	Удельная плотность листьев, мг/дм ²	Нетто-ас- симляция мг/см ² в год
Клен остролистный:	18,2	6,03	922	654	20,8	4,74	2,26	35,6	774	13,4
Ясень обыкновенный	14,2	4,03	406	975	36,5	6,54	3,11	50,0	855	13,1
Дуб черешчатый	14,2	2,77	392	750	39,3	7,78	3,40	41,2	939	18,9
Ильм	11,1	3,93	581	707	20,5	20,53	9,70	159,3	882	12,9
Липа сердцевидная	8,4	2,79	515	507	15,9	2,01	1,05	24,5	692	8,2
Клен татарский	8,1	2,18	324	712	25,6	0,75	0,50	8,0	671	9,3
Клен полевой	4,7	1,69	257	666	18,4	1,67	0,77	16,4	696	10,2
Граб обыкновенный	1,3	0,50	74	650	29,8	3,86	1,49	26,7	850	14,4
Береза повислая	1,1	0,40	71	569	14,5	10,11	5,30	81,0	871	12,5
Ива козья	0,8	0,50	115	440	7,1	17,80	7,83	141,0	1078	12,2
Осина	0,4	0,20	45	492	7,5	23,27	8,00	84,2	950	27,6

УПЛ и нетто-ассимиляции (табл. 3.5). Этот пример показывает, что сходная результативность в использовании света может достигаться разными способами.

2. Виды, являющиеся аутсайдерами по светолюбию в начале жизни и лидерами в несколько позднем возрасте: береза, осина, ива. На первых этапах онтогенеза эти виды характеризуются минимальной продукцией и замыкают ряды светолюбия. Однако к 10-летнему возрасту их продукция и, соответственно, светолюбие становятся максимальными среди видов древесной синузнии (табл. 3.4). Причина быстрого перемещения этих видов в шкалах светолюбия кроется в способности направлять основной поток ассимилятов в листья (до 70%). У других видов этот поток гораздо меньше: от 19% у дуба до 35% у клена полевого. В v-возрастных состояниях осина, ива и береза отличаются относительно высокими значениями УПЛ и площади листьев, что позволяет им сохранить лидирующее положение в шкалах светолюбия до конца жизни (табл. 3.4, 3.5).

3. Виды с относительно постоянным светолюбием: дуб, липа, граб, клен полевой и клен татарский. В этой группе наибольшим светолюбием на всех этапах онтогенеза характеризуется дуб. Оно у дуба достигается за счет больших значений УПЛ и нетто-ассимиляции (табл. 3.5). После старения и выпадения из сообщества осины, березы, ивы и вяза дуб становится абсолютным лидером по светолюбию в древесной синузнии. Остальные виды на протяжении почти всей жизни замыкают ряды светолюбия.

Разработанные ряды светолюбия можно использовать для предсказания популяционного поведения видов при их совместном произрастании в окнах. Так, многолетние наблюдения за развитием древесных растений на групповых вывалах широколиственных лесов выявили соответствие между сукцессивной динамикой видов в окне и онтогенетической изменчивостью их светолюбия. В первые три года после образования вывалов преимущество в развитии получают наиболее светолюбивые виды на первых этапах онтогенеза: клен остролистый, ясень и вяз. К 7-10-летнему возрасту лидерство по мощности развития в этих окнах переходит к иве, осине и березе, которые в этом возрасте эффективнее других видов используют

свет для образования продукции. Остальные виды, отличаясь меньшим светолюбием, занимают подчиненное положение в окнах (граб, липа, клены полевой и татарский).

Шкалы диапазонов продукционных возможностей. На основе сравнения положения видов в шкалах светолюбия и теневыносливости разработаны ряды видов по убыванию их диапазонов продукционных возможностей (ДПВ) (табл. 3.6).

Таблица 3.6

Характеристика лиственных деревьев по уменьшению диапазонов продукционных возможностей

Возрастные ряды деревьев					
j	im1	im2	v	g1	g2-g3*
Клен остролиственный	Клен остролиственный	Ильм	Ильм	Ильм	Клен остролиственный
Ясень	Ильм	Клен остролиственный	Клен остролиственный	Клен остролиственный	Клен остролиственный
Ильм	Ясень	Ива	Осина	Липа	Липа
Липа	Липа	Ясень	Ива	Осина	Дуб
Клен полевой	Клен полевой	Липа	Ясень	Клен полевой	Ясень
Дуб	Дуб	Клен полевой	Клен полевой	Ясень	Вяз
Клен татарский	Ива	Дуб	Липа	Ива	Клен полевой
Граб	Граб	Осина	Дуб	Дуб	Граб
Ива	Береза	Береза	Береза	Береза	
Береза	Клен татарский	Граб	Граб	Граб	
Осина	Осина	Клен татарский	Клен татарский	Клен татарский	

* Ко времени достижения широколиственными деревьями g2-g3-возрастных состояний осина, ива, береза и клен татарский стареют и выпадают из сообщества.

Анализ рядов показывает, что у большинства видов нет четкой зависимости между светолюбием и теневыносливостью. Виды с широким ДПВ отличаются большим светолюбием и значительной теневыносливостью (клен остролиственный, вяз). Это позволяет им успешно осваивать самые разные по световым условиям местообитания: от небольших прогалов в кронах взрослых деревьев до крупных окон. Узкий ДПВ видов может быть как в высоких, так и в низких значениях освещенности. В первом случае виды, имеющие узкий диапазон (береза, осина, ива, дуб), обладают значительным светолюбием и малой теневыносливостью, во втором - большой теневыносливостью и слабым светолюбием (клен

полевой, липа). Первые из них получают преимущество при освоении крупных окон, вторые - при колонизации окон небольших размеров.

Проведенные исследования показывают, что при решении задач прогнозирования устойчивого существования и развития древесной синузии в разных по режиму освещенности элементах мозаично-ярусной структуры сообщества, необходимо среди различных реакций на свет выделять теневыносливость, светолюбие и диапазон продукционных возможностей видов. Теневыносливость отражает нижний предел продукционных и световых возможностей видов. Оценка этого свойства растений позволяет определить минимальный размер вывалов (окон), необходимых для нормального завершения их онтогенеза. Светолюбие характеризует способность видов максимально полно использовать свет для образования продукции. Положение видов в шкалах светолюбия позволяет предсказать сукцессивную смену видов в окне. Диапазон продукционных возможностей определяет набор местообитаний, различающихся освещенностью, которые может успешно осваивать вид. Постоянное изменение реакции растений на свет в течение онтогенеза, неодинаковое у разных видов, обуславливает перераспределение видов в популяционных локусах по мере их развития.

Таким образом, видовая и возрастная изменчивость светопотребностей лиственных деревьев позволяет объяснить направление демографических процессов в популяциях разных видов при различных изменениях пространственной структуры лесного полога.

3.3. Популяционное поведение лиственных деревьев

Совокупности биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровнях, определяют способность видов занимать определенное положение в синузии или в ценозе в целом и характеризуют его популяционное поведение. Это понятие отличается от представления о стратегии жизни (Работнов, 1975; Grime, 1979) только в том отношении, что охватывает не все

адаптивные признаки, а только те, которые проявляются на уровне целого организма или популяции.

Популяционное поведение можно охарактеризовать набором частных признаков, обзор которых для видов разных синузий широколиственных лесов проведен ранее (Сминова, Чистякова, 1980; Смирнова, 1987). Анализ этих работ приводит к заключению, что частные (или дифференциальные) признаки популяционного поведения могут быть интегрированы в три наиболее общих свойства:

конкурентоспособность (большую конкурентную мощность) - способность одних видов подавлять другие виды вследствие высокой энергии жизнедеятельности и полноты использования среды;

фитоценотическую толерантность (выносливость, устойчивость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) - способность видов длительно существовать на территории, контролируемой конкурентоспособными видами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности;

реактивность (динамичность, пионерность) - способность видов максимально быстро захватывать освобождающуюся территорию.

Оценку популяционного поведения деревьев мы проводим с использованием статистически достоверных данных, полученных на большом числе особей из сообществ и разреженных посадок различных частей зоны широколиственных лесов европейской части быв. СССР (см. табл. 2.5).

Ниже приводится описание биологических особенностей древесных видов широколиственных лесов по интегральным свойствам:

1. *Реактивность*. Это свойство оценивалось по репродуктивной способности, скорости роста в высоту на начальных этапах онтогенеза, по темпам накопления биомассы, соотношению путей утилизации органического вещества, образованного при фотосинтезе, и темпами развития.

Репродуктивная способность. Важной характеристикой репродуктивной способности является семенная продуктивность. Она наряду с вегетативной подвижностью играет существенную

роль в самоподдержании популяций в ценозе (Ценопопуляции растений, 1988).

Поскольку плодоношение деревьев зависит от ценотической и экологической ситуаций, то для получения сравнимых данных репродуктивная способность оценивалась у особей, выросших не только в сообществе, но и в условиях свободного роста при зарастании залежей. В этих местообитаниях реальная семенная продуктивность близка к потенциальной.

По семенной продуктивности все изученные виды можно разделить на три группы. К первой относятся собственно реактивные (пионерные) виды: ива, осина, береза. У этих видов реальная семенная продуктивность значительно выше, чем у широколиственных видов (табл.3.7, 3.8, 3.9).

Большая семенная продуктивность собственно реактивных видов сохраняется до конца жизни: так, на одном старом генеративном дереве березы мы насчитали до 9 млн семян, осины - 3 млн. Кроме того, для ивы козьей, осины и березы свойственно раннее начало плодоношения при сравнительно небольшой массе дерева (табл.3.7, 3.8). Одновременно собственно реактивные виды обладают легкими семенами с эффективными средствами их разноса на далекие расстояния для поиска подходящих условий для прорастания (Левина, 1987; Удра, 1988).

Ко второй группе принадлежат дуб, ясень, бук, явор, клены остролистый и полевой, липа, у которых семенная продуктивность на несколько порядков меньше, чем у собственно реактивных видов. Биомасса и возраст первого плодоношения у этих видов значительно выше, чем у березы, осины и ивы. Относительно большой возраст вступления в пору плодоношения, видимо, коррелирует с их способностью переносить длительный период угнетения под пологом леса. Различия в семенной продуктивности между мелколиственными собственно реактивными видами и широколиственными видами подтверждаются исследованиями других авторов. Так, согласно литературе, урожай семян осины составляет 0,5 млрд семян на 1 га (Смилга, 1986), у березы - до 0,3 млрд, тогда как у широколиственных деревьев он значительно меньше - от 0,004 до 0,0006 млрд на 1 га (Молчанов, 1967). Этими авторами

Частные свойства, характеризующие стратегии деревьев

Признак	Конкурентноспособные			Толерантные				Реактивные			
	Дуб	Бук	Ясень	Клен остролистый	Липа	Явор левой	Клен по-	Граб	Ильм	Береза	Осина
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Реактивные свойства											
Число семян, тыс.шт. на особь	0,2-5	1-10	0,3-80	10-90	0,2-20	20-80	10-60	10-500	30-200	30-8000	до10000
N_j-v/N_g-s^*	0-100	2-50	50-2000	100-3000	5-150	100-2000	30-300	5-300	30-500	0-100	0-100
Прирост в высоту, см/год лет											
от 1 до 5 лет	14,4	10,1	21,8	19,2	10,1	12,3	9,0	19,5	18,9	27,3	32,0
от 6 до 10 лет	22,8	15,9	38,0	24,3	23,5	15,1	21,5	32,4	26,9	65,5	86,7
от 11 до 15 лет	32,7	25,6	46,1	29,1	38,5	22,2	32,0	40,1	42,9	90,0	108,4
Вступление в пору плодоношения, г	50-70	Позднее 50-70	40-50	30-50	Сравнительно позднее 30-50 30-50		30-50	20-40	Раннее 20-40 20-30		20-30
Конкурентные свойства											
Продолжительность жизни, г	300-400 (500)	Большая 250-400 (500)	250-350	150-200	Средняя и небольшая 150-200 150-200 (300)			100-160 (200)	100-120 (300)	Небольшая 80-120 80-120 (300) (150)	
Размеры взрослого дерева: высота/диаметр, м/см	40/150	Большие 45/150	40/150	35/80	Средние и небольшие 35/100 35/80		27/60	30/60	Сравнительно небольшие 30/50 30/80		30/110
Продуктивность куб.м/га	550	Максимальная 650	400	250	Средняя и ниже средней 250 250		150	160	Ниже средней 130 190		220
Толерантные свойства											
Плотность особей в ценозах, шт./га	1-25	100-1500	100-1200	100-1000	30-600	10-1000	50-1000	10-100	10-400	0-5	0-10

* Рассчитано на 1 га.

Таблица 3.8

Признаки, отражающие интенсивность физиологических процессов виргиниальных и генеративных деревьев

Возрастная группа	Тип; конкурентоспособные			Тип; толерантные				Тип; реактивные			
	Дуб	Бук	Ясень	Клен ост-ролистный	Липа	Явор	Клен полевой	Граб	Ильмовые	Береза	Осина
Прирост надземной биомассы, кг/год											
v	0,4	0,45	0,44	0,2	0,2	0,18	0,15	0,3	0,1	0,2	0,2
g1	5,0	2,7	2,1	1,6	1,6	1,2	1,1	1,7	0,7	2,0	1,8
Прирост объема надземной части, куб.см/год											
v	525	650	490	280	470	290	270	470	200	500	560
g1	3600	4320	4150	2470	3280	2500	1790	2670	1300	3550	4550
g2	17640	17270	23550	11100	5880	5860	4980	12780	14550	14140	13960
g3	67670	39900	49000	19750	12800	9900	9870	21970	25510	21630	33200
Отношение массы листьев к надземной биомассе, кг/куб.м											
v	0,07	0,08	0,07	0,21	0,18	0,22	0,22	0,10	0,18	0,14	0,11
g1	0,04	0,02	0,05	0,05	0,05	0,07	0,07	0,05	0,06	0,03	0,02
Отношение площади листьев к надземной биомассе, см/г											
v	9,8	15,7	11,7	30,1	29,0	41,7	27,9	18,8	25,3	26,7	20,1

Таблица 3.5

Некоторые характеристики плодоношения лиственных деревьев в условиях свободного роста

Вид	Минимальный возраст начала плодоношения	Сухая биомасса дерева в 1-й год плодоношения	Семенная продуктивность, число семян на одно дерево		
			g1		g2
			в 1-й год плодоношения	в 20 лет	в 40-50 лет
Ива козья	4	0,2	5000	15 579 806	38 700 000
Береза бородавчатая	6	6,8	16610	11 352 000	90 000 000
Осина	8	12,0	12000	-	23 500 000
Груша обыкновенная	7	9,3	40	-	524 000
Яблоня лесная	10	11,8	120	-	1 654 000
Граб обыкновенный	11	26,9	12320	31 040	500 000
Ильм	16	22,8	4760	165 200	4 965 000
Ясень обыкновенный	12	29,2	390	-	170 000
Дуб черешчатый	13	13,6	135	-	112 000
Клен остролистный	11	25,3	408	-	466 000
Клен полевой	12	15,4	58	24 730	832 000
Клен татарский	10	1,5	616	-	4 566 000
Липа сердцелистная	16	22,4	-	18 108	583 000

также показано, что у широколиственных видов годовые интервалы между пиками плодоношения гораздо больше, чем у мелколиственных видов. Третья группа, в которую включены ильм и граб, по рассматриваемым количественным показателям репродуктивной способности, занимают промежуточное положение между двумя первыми группами. По возрасту и биомассе к началу плодоношения они сходны с видами второй группы. По продукции семян они ближе к собственно реактивным видам (табл.3.7, 3.8). Однако в зрелом генеративном состоянии они образуют на один-два порядка семян меньше, чем осина, береза, ива. Так, на одном средневозрастном дереве березы нами было насчитано около 90 млн семян, тогда как у ильма - 5 млн, а у граба - 0,5 млн семян.

Разбор частных признаков репродуктивной способности растений показал, что можно выделить взаимосвязанные признаки: 1) позднее начало плодоношения при большой массе дерева и относительно малая семенная продуктивность; 2) раннее начало плодоношения при небольшой массе дерева и высокая семенная продуктивность.

Скорость роста в высоту на начальных этапах онтогенеза.

Биологический смысл роста в высоту - вынести вершину кроны для беспрепятственного пользования светом.

Для получения сравнимых данных и уменьшения искажений, связанных с влиянием неблагоприятных факторов внешней среды, материал по скорости роста собирался в оптимальных условиях развития: сеянцы первых годов жизни - на питомнике с регулярным поливом, остальные особи с достаточно развитой корневой системой и соответственно более устойчивые к колебаниям внешних условий - на полянах внутри леса. В этих местообитаниях скорость роста деревьев близка к потенциальной.

На основании сравнения текущего прироста по высоте можно выделить три группы видов (табл. 3.10).

Таблица 3.10

Текущий прирост по высоте (в см) лиственных деревьев в условиях свободного роста. Каневский государственный заповедник

В и д	В о з р а с т, г о д ы									
	1	2	3	4	5-6	7-8	9-10	11-15	16-25	
Реактивные										
Ива козья	11	31	43	67	85	72	94	70	-	
Осина	11	43	50	63	84	116	-	-	-	
Береза	10	44	49	64	84	93	109	101	108	
Ильм	40	92	120	104	102	109	79	74	44	
Граб	13	30	56	44	51	82	53	49	-	
Конкурентные										
Дуб	24	33	48	36	39	49	51	54	44	
Ясень	21	85	80	66	54	54	53	57	-	
Толерантные										
Клен остролистный	54	95	71	82	74	72	79	57	30	
Липа	41	47	44	42	44	47	44	53	40	
Клен полевой	21	28	28	30	38	45	60	63	67	
Клен татарский	26	23	18	25	26	35	29	47	-	

К первой группе относятся виды с относительно постоянными и малыми значениями текущего прироста: клен татарский, клен полевой, явор, липа, бук, граб и дуб. Вполне вероятно, что такой текущий прирост свидетельствует об относительном постоянстве световых условий их местообитаний в лесных ценозах. Для одних видов (дуб, граб, клен татарский) эти условия смещены в более светлые местообитания, для других - в более темные. Среди этой

группы минимальные приросты характерны для кленов полевого и татарского.

Во вторую группу объединены клен остролистный, ильм и ясень. В сравнении с видами первой группы их скорости роста в высоту являются весьма непостоянными и быстро меняющимися с возрастом: в первые годы их текущий прирост по высоте значительно выше остальных видов. Однако после бурного роста наступает спад и значения текущего прироста становятся близкими к первой группе. Различия между видами этой группы касаются времени спада: ясень - после 4 лет, клен остролистный - после 6, ильм - после 15 лет. Ценотический смысл максимального роста в высоту на начальных этапах онтогенеза в том, что возобновление этих видов появляется в наиболее темных местообитаниях ценоза, поэтому единственная возможность выйти в верхний ярус - это максимально использовать прорывы в верхнем пологе, появляющиеся время от времени.

В третью группу включены береза, осина, ива. Общим свойством этих видов является относительно большая и равномерная скорость роста в высоту. Обладая малым запасом пластических веществ в семени, осина, береза и ива на первых порах уступают по высоте широколиственным видам. Однако на втором году жизни по значениям текущего прироста они обгоняют виды первой группы, на шестой год - виды второй группы (табл. 3.7, 3.10). Равномерность увеличения текущего прироста и слабая теневыносливость этих видов свидетельствуют об их особой регенерационной нише (Gubb, 1977) или нише возобновления - в "окнах" больших размеров, где высокая освещенность характеризуется стабильными значениями и где достаточно места для их беспрепятственного развития.

Итогом видоспецифической скорости роста является дифференциация деревьев по высоте. Например, в Каневском заповеднике к 15 годам в условиях оптимального роста практически все деревья становятся достаточно большими, достигая высоты: ильм, осина - 13 м, береза - 12 м, ива, клен остролистный - 10 м, ясень - 9 м, граб - 8 м, дуб, клен полевой, липа - 7 м, клен татарский - 5 м.

Темпы накопления биомассы. Этот признак также можно использовать для характеристики степени реактивности видов. Так,

у ивы козьей масса годичного сеянца превосходит массу семени в 10000, у осины - в 5333, у березы в 5000, у ильма - в 1708 раз, тогда как у липы - 271, клена татарского - 203, ясеня - 197, клена остролистного - 144, клена полевого - 88, граба - 77, дуба - 47 раз. Приведенные цифры свидетельствуют, что темп накопления биомассы собственно реактивными видами (березой, осиной ивой козьей и ильмом) на 1-2 порядка выше, чем у других видов. Примерно такие же различия выявляются, если сравнивать накопление биомассы в первые годы жизни. Так, биомасса 3-5-летних сеянцев превышает таковую однолетних у ивы - в 136, березы - в 140, ильма - в 100, граба - в 48, клена остролистного - в 19, ясеня - в 17, дуба - в 9, липы и клена полевого - в 8, клена татарского - в 2 раза.

Исключительно быстрый рост некоторых древесных видов связан с их физиологическими особенностями (табл.3.8). Напомним, что такие быстрорастущие виды, как береза, осина, ива козья и ильм, на первых этапах онтогенеза сравнительно большую часть ассимилятов направляют на формирование листьев (что приводит к более быстрому увеличению размеров растения). На последующих этапах относительно быстрый рост обеспечивается большой площадью листьев и высокими значениями фотосинтеза. Другими словами, для этих видов свойственно одновременное сочетание экстенсивного и интенсивного способов использования света.

Темпы развития. Темп развития - другой частный признак реактивности. В качестве показателей темпов развития листовых деревьев использовали длительность прегенеративного периода и темпы прохождения начальных этапов онтогенеза под пологом леса. Ранее было отмечено, что наиболее короткий прегенеративный период в условиях свободного роста при зарастании залежей и в лесном сообществе свойствен иве, осине и березе. Остальные виды вступают в пору плодоношения в более позднем возрасте (табл.3.7,3.8).

Подводя итоги, можно отметить, что максимальная степень выраженности реактивности обнаружена у березы, осины, ивы козьей. За ними следуют ильм и граб, а затем все остальные виды. Максимальная выраженность частных признаков реактивности у

осины, березы, ивы, граба и ильм свидетельствует об их способности к эффективному захвату периодически освобождающихся хорошо освещенных микроместообитаний в сообществе. Реактивность ильма усиливается относительно высокой вегетативной подвижностью, а граба - способностью образовывать многочисленную травматическую поросль после рубок (Кутына, 1987).

II. Конкурентоспособность лиственных деревьев оценивалась по таким показателям, которые отражают степень использования ресурсов среды организмами и их способность контролировать среду в сообществе. Наиболее полно конкурентная мощимость древесных растений проявляется во взрослом состоянии, когда дерево достигает верхних ярусов сообщества. В связи с этим для оценки конкурентоспособности использовались виргинильные и генеративные модели.

Ежегодный прирост биомассы и побеговой системы, биомасса особи, приходящаяся на единицу площади проекции кроны, отношение надземной биомассы к площади и биомассе листьев и величина неттоассимиляции (табл. 3.7, 3.10, 3.11) характеризуют способность видов использовать ресурсы среды и подавлять другие организмы.

Анализ моделей лиственных деревьев в одних и тех же экологических условиях показал, что по этим признакам четко выделяется две группы видов. К первой относятся дуб, ясень и бук, которые по интенсивности использования среды являются лидерами древесной синузии. Виды второй группы (клены, явор и липа) существенно уступают лидерам по количественным проявлениям конкурентной мощимости и, следовательно, по способности подавлять энергией жизнедеятельности другие виды. Осина, ива, береза, ильм и граб по комплексу этих признаков занимают промежуточное положение в древесной синузии. Примерно такое же распределение видов по конкурентоспособности подтверждается данными других авторов (Моисеенко, 1955 а,б; Логунов, Моисеенко, 1959; Козловский, Павлов, 1967; Карпов, 1969; Лозовой, 1978).

Однако характер использования среды растениями меняется по мере их взросления. Так, на начальных этапах онтогенеза дуб и

Таблица 3.11

Показатели интенсивности использования среды лиственными деревьями разных возрастных состояний, выросших под пологом грабового леса Каневского заповедника

В и д	Величина нетто-ассимиляции, мг/см /год				Биомасса особи, приходящаяся на ед.площади проекции кроны, кг/м				
	j	im1	im2	v1	v2	im1	im2	v1	v2
Конкурентные									
Дуб	12,38	6,87	7,82	11,61	13,11	0,23	0,40	1,20	2,20
Ясень	3,33	4,50	6,25	8,26	9,67	0,27	0,66	0,80	2,10
Реактивные									
Береза	4,60	6,64	6,62	8,14	11,91	0,21	0,28	0,60	1,80
Осина	5,01	6,99	6,78	8,77	12,34	0,18	0,19	0,40	1,10
Ива	4,11	6,01	6,73	8,83	11,55	0,22	0,26	0,50	1,10
Ильм	4,08	3,45	3,89	4,66	7,83	0,14	0,22	0,30	1,20
Граб	5,37	4,45	4,38	5,30	5,94	0,24	0,22	0,40	0,90
Толерантные									
Клен остролистный	4,10	3,61	3,63	3,40	3,31	0,15	0,34	0,30	0,40
Клен полевой	3,28	3,45	3,62	3,93	5,60	0,16	0,29	0,40	1,00
Клен татарский	3,60	4,38	5,73	6,32	-	0,18	0,29	0,60	-
Липа	2,71	3,01	3,35	3,87	4,83	0,17	0,30	0,30	0,40

ясень уступают лидерство по конкурентоспособности разным видам: в первые три года клену остролистному, а затем ильму, березе, иве и осине (табл. 3.5). Чем можно объяснить некоторые преимущества этих видов в молодости? У клена - ранним весенним прорастанием семян, позволяющим к началу активного вегетационного периода сформировать хорошо развитую корневую систему, а в летний период основные усилия направить на развитие листовой поверхности. У осины, ивы, березы и ильма - сочетанием экстенсивного и интенсивного способов использования света. Однако эти виды живут в ценозах недолго: ива - 40-50 лет, осина - до 100, береза, граб и ильм - до 120 лет. Быстрое старение этих видов, видимо, связано со слабой лабильностью фотосинтетического аппарата (Малкина и др., 1970), который не способен приспособливаться к затеняющему влиянию поздне-сукцессионных видов. После отмирания короткоживущих древесных растений дуб, ясень и бук занимают ведущее положение в древесной синузии по показателям интенсивности использования среды.

Продолжительность жизни, характеризующая способность видов удерживать за собой территорию в сообществе, а также размерные параметры организма отражают способность видов контролировать среду в сообществе. Максимальная продолжительность жизни и наибольшие размеры особей свойственны дубу, буку и ясеню, средние - липе, кленам и явору, минимальные - ильму, грабу, осине, иве и березе (табл. 3.7).

Таким образом максимальное проявление частных признаков конкурентоспособности у дуба, ясеня и бука (во взрослом состоянии) определяет их ведущие ^{вз} позиции в древесной синузии.

III. *Толерантность* (или *патентность*). Она оценивалась по способности растений сокращать интенсивность физиологических процессов в неблагоприятных фитоценологических условиях и по длительности жизни подростка под пологом леса.

Интенсивность физиологических процессов. Анализ ювенильных растений в питомнике при полной освещенности и поливе (оптимальные условия) и в лесу под пологом грабового древостоя при хроническом дефиците света (стрессовые условия) выявил влияние фитоценологического стресса на продуктивность и УПЛ.

Приведенный в табл. 3.12 ряд цифр позволяет сделать два заключения.

1. Влияние светового дефицита сильнее сказывается на продуктивности особи, чем на УПЛ. Этот результат свидетельствует о том, что потенции вида (тип поведения) ярче выявляются на уровне организма. Изучение изменчивости суборганизменных структур (опреджеление УПЛ) высвечивает лишь тактическое маневрирование организма.

Таблица 3.12

Соотношение продуктивности и УПЛ в оптимальных и стрессовых условиях у ювенильных особей лиственных деревьев

Вид	Показатели					
	Продуктивность*, г/год			УПЛ**, мг/дм кв.		
	1	2	3	1	2	3
Береза повислая	1,1	0,79	1,4	569	263	2,16
Осина	0,4	0,82	0,5	492	211	2,33
Ива козья	0,8	1,05	0,8	440	196	2,24
Дуб черешчатый	14,2	0,87	16,3	750	323	2,32
Граб обыкновенный	1,3	0,05	26,0	650	264	2,46
Ильм	11,1	0,05	222,0	707	209	3,38
Клен татарский	8,1	0,11	73,6	712	260	2,74
Клен полевой	4,7	0,07	67,1	666	239	2,79
Клен остролистный	18,2	0,06	303,0	654	219	2,99
Липа сердцевидная	8,4	0,15	56,0	507	165	3,07
Ясень обыкновенный	14,2	0,05	284,0	975	186	5,16

* Продуктивность: 1 - в оптимуме; 2 - в стрессовых условиях; 3 - отношение продуктивности в оптимуме к стрессовой продуктивности.

** УПЛ: 1 - в оптимуме; 2 - в стрессовых условиях; 3 - отношение оптимальных значений УПЛ к стрессовым.

2. Среди деревьев широколиственные виды способны в значительно большей мере, чем мелколиственные сокращать УПЛ и продуктивность (табл.3.12). Это свойство широколиственных деревьев 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.

Широколиственные виды, при всей их близости, неоднородны в этом отношении. Максимальная способность к сокращению продуктивности в условиях фитоценотического стресса отмечена у клена остролистного, ясеня и ильма, минимальная - у дуба и граба.

Длительность жизни подроста под пологом леса. Способность снижать интенсивность физиологических процессов находится в тесной связи с длительностью существования подроста в неблагоприятных фитоценотических условиях. Во всех возрастных состояниях наибольшая длительность жизни подроста под пологом грабового леса отмечена у кленов, липы и ясеня, наименьшая - у березы, осины и ивы. Подрост ильма, граба и дуба имеет среднюю продолжительность жизни (табл.3.13).

Таблица 3.13

Возрастные пределы жизни "торчков" широколиственных деревьев

В и д	Возраст, годы				
	минимальный	максимальный	средний		
			M + m	G	N
Дуб черешчатый	7	29	14,7+1,0	5,2	27
Граб обыкновенный	9	49	18,9+2,2	9,7	20
Ильм	13	48	29,9+2,3	9,6	18
Липа сердцевидная	17	50	24,3+3,2	12,8	16
Клен остролистный	14	44	29,0+1,3	7,5	34
Клен полевой	15	52	28,7+2,0	9,4	23
Ясень обыкновенный	12	50	26,6+1,6	9,1	33

Примечание. M - среднее арифметическое; m - ошибка среднего; G - среднеквадратичное отклонение; N - число измерений.

Общая длительность жизни подроста под пологом леса может быть существенно увеличена с переходом части особей в состояние торчка (рис.3.4). Биологический смысл этого перехода - отторжение части дышащих органов и в связи с этим более длительное поддержание положительного баланса органического вещества в стрессовых фитоценотических условиях. Определение абсолютного возраста торчков показало, что средняя длительность жизни торчков дуба, бука и граба (14, 22, 18 лет соответственно) меньше, чем у липы, ильма, кленов и ясеня (25-30 лет), у березы, осины и ивы в сомкнутых широколиственных ценозах торчков не обнаружено.

Анализ количественных проявлений фитоценотической толерантности растений показывает, что по этому признаку виды образуют континуальный ряд от слабо толерантных видов (ива, береза, осина) до видов с яркой выраженностью этого свойства (клен полевой, клен остролистный, липа).

На основании исследований частных свойств лиственных деревьев составлена следующая классификация типов популяционного поведения.

I тип: конкурентные виды (виоленты)

1-й подтип: типично-конкурентные - дуб черешчатый;

2-й подтип: толерантно- конкурентные - бук лесной;

3-й подтип: реактивно-конкурентные - ясень обыкновенный.

II тип: толерантные виды (пациенты)

1-й подтип: конкуренто-толерантные виды - липа сердцевидная, клен остролистный;

2-й подтип: собственно-толерантные - клен полевой, явор, клен татарский, черемуха обыкновенная.

III тип: реактивные виды (эксплеренты)

1-й подтип: конкурентно-реактивные - граб обыкновенный;

2-й подтип: толерантно- реактивные - ильмовые;

3-й подтип: собственно реактивные - осина, береза повислая.

В пределах одного типа популяционного поведения виды, проявляющие значительное сходство в отношении биологических свойств, могут отличаться по экологическим потребностям (см. 3.2). Это увеличивает их шансы в поисках подходящей ниши возобновления в многовидовых синузиях.

Реактивные виды. По экологии наиболее близкими среди реактивных видов оказались береза повислая, осина и ива козья. В физиологических работах отмечается, что виды этой группы обладают высокой интенсивностью дыхания (Цельникер, 1978). При таком уровне "потребления" существование ивы, березы и осины в лесных сообществах возможно только при их высокой продуктивности, которая может поддерживаться лишь в наиболее светлых местообитаниях (в крупных окнах).

В пределах каждого "окна" ниша семенного возобновления осины, ивы и березы приурочена к трухлявым стволам, насыщенным влагой. Приуроченность этих видов к наиболее влажным элементам

почвенного покрова связано с характером их физиологического обеспечения. По сравнению с другими видами сеянцам осины, ивы и березы свойственно высокое содержание воды в листьях в состоянии насыщения (табл. 3.14).

Таблица 3.14

Некоторые показатели отношения однолетних сеянцев лиственных деревьев к водообеспеченности

Вид	Содержание воды в листьях в состоянии насыщения, %	Дефицит насыщения листьев водой, %	Интенсивность транспирации, мг/дм ² /ч	Отмирание после месяца засухи, %
Дуб черешчатый	61,5	8,6	203	4,2
Клен татарский	61,5	8,7	142	13,0
Грав обыкновенный	61,5	4,3	223	7,3
Клен остролистный	62,8	10,2	199	15,4
Клен полевой	67,5	12,9	252	8,1
Ясень обыкновенный	68,2	16,1	219	8,6
Ильм	69,8	12,8	367	15,2
Липа сердцелистная	73,6	11,4	209	15,4
Ива козья	77,0	15,7	413	50,0
Береза бородавчатая	75,6	20,2	199	48,1
Осина	82,5	26,7	1980	50,0

Полагают, что существует прямая зависимость между этим показателем и степенью мезоморфности растений (Лархер, 1978; Заугольнова, Щербакова, 1985). Кроме того, сеянцы осины, ивы и березы с трудом переносят временное ограничение в водообеспеченности и характеризуются слабой способностью экономить воду при ее недостатке. Об этом свидетельствуют высокие значения дефицита насыщения листьев водой и интенсивности транспирации, а также относительно высокий уровень смертности сеянцев после месячной засухи (табл. 3.14). Обращает на себя внимание высокий уровень транспирации осины, который на порядок выше, чем у других видов. Видимо, в этом свойстве осины отражены особенности тех микроместообитаний, которые она осваивает в лесных ценозах: семенные экземпляры этого вида предпочитают приживаться не только на трухлявых влажных колодах, но и на оголенных стенках западин, наполненных водой. Таким образом, естественные места приживания молодого

поколения осины в лесах достаточно обеспечены водным ресурсом для реализации высокой транспирационной активности ее семян.

Анализ экологии осины, ивы козьей и березы показал, что для их приживания необходимы особо благоприятные условия - высокая освещенность и влажность субстрата, которые в климаксовых сообществах, видимо, возникали в крупных окнах на групповых вывалах старых деревьев.

Другие экологические черты присущи ильму и грабу. Это лесные виды с несколько большей теневыносливостью (Евстигнеев, 1991). Для достижения генеративного состояния им достаточны прорывы площадью 400 м кв. (Смирнова и др., 1990). Сеянцы ильма теневыносливее сеянцев граба, поэтому первые способны прорасти и длительное время жить под затеняющим пологом, а вторые для начала развития требуют окна небольших размеров - около 30 м кв.

Ильм и граб обыкновенный отличаются отношением к водообеспеченности. Высокая требовательность вяза к водообеспеченности, проявляющаяся в высоком содержании воды в листьях и в значительной транспирации (табл. 3.14), определяет плохую приживаемость семенных особей в современных лесах. Так, определение абсолютного возраста ильма в локусе, где он был в *j*-и *ip*-возрастных состояниях, выявило, что все особи ильма возникли одновременно в один год. Им было по 7 лет. Этот пример, видимо, показывает, что для приживания сеянцев ильма необходимо по крайней мере стечение двух обстоятельств: обильного плодоношения взрослых деревьев и благоприятного года по метеоусловиям. Однако для популяции биологически не выгодно отдавать судьбу возобновления на волю случая. Маршрутные наблюдения за возобновлением ильма в климаксовых лесах Ягоднинского лесничества, где он достаточно обилен, выявили, что семена ильма предпочитают прорасти на перегнивающих колодах отмерших деревьев, которые характеризуются постоянством водного режима. Сеянцы граба отличаются высокой толерантностью к ограниченной водообеспеченности (табл. 3.14), поэтому в пределах окна они активно приживаются на относительно сухих микроместообитаниях - почвенных порях мелких млекопитающих.

Таким образом, ниша возобновления граба связана со светлыми, но более сухими местообитаниями, а ильма - с темными, но более влажными.

Высокая семенная продуктивность ильма (табл. 3.9) позволяет ему быстро найти подходящий субстрат в виде перегнивающих колод для приживания молодого поколения. Ильм обладает высокой эффективностью использования света, что способствует его быстрому росту в образующихся прогалинах. Как правило, он уже к 15-летнему возрасту занимает позиции в верхнем ярусе. Это своеобразный "пионер" небольших окон. Граб обыкновенный, отличаясь меньшим светолюбием и относительно небольшой скоростью роста, обычно занимает подчиненное положение в окнах.

Конкурентные виды. Успешное развитие дуба черешчатого и ясеня обыкновенного начинается в разных микроместообитаниях. Экологические различия сеянцев этих видов определяют преимущественное приживание дуба в более сухих и светлых, а ясеня в более влажных и темных местообитаниях. У ясеня, отличающегося большей теневыносливостью и фитоценотической толерантностью, активный рост начинается при прорывах в верхнем пологе в 50 м кв., а слаботеневыносливого дуба при 300 м кв. Выход ясеня в верхний ярус возможен при окнах площадью 1000 м кв., а дуба при 1500 м кв. Такие размеры прогалин в современных рубленных лесах полностью отсутствуют, а в климаксовых лесах вероятность их образования, видимо, была гораздо меньше, чем в более мелких. Поиск таких крупных окон у собственно реактивных видов (осина, ива, береза) осуществляется мелкими анемохорными семенами. У дуба черешчатого приспособление к освоению этих местообитаний лежит в иной плоскости. Н.Г. Холодный (1949) считает, что главным и даже единственным распространителем дуба в природе является сойка, которая осенью и зимой питается исключительно желудями. Сойка разносит желуды по большей части леса. Естественно, что огромное большинство его всходов появляется в густых зарослях в условиях относительно слабого освещения. Несмотря на то, что дуб является слаботеневыносливым видом, его сеянцы способны несколько лет переносить затенение в 1,2 - 1,5% от полного света. За это время в лесном массиве может

возникнуть подходящее окно для беспрепятственного выхода дуба в верхний ярус.

Различия этих видов в водопотребности определяет то, что ясень предпочитает в окнах осваивать перегнивающие колоды, а дуб способен приживаться среди напочвенного покрова.

Толерантные виды. Эти виды также отличаются по потребностям в свете и водообеспеченности. Клен остролистный как теневыносливый и относительно не требовательный к водообеспеченности вид может накапливаться под пологом леса в самых разных экологических ситуациях. У него высока реакция на освещение, что позволяет клену остролистному быстро занимать освобождающееся место при разреживании лесного полога. К клену остролистному близок клен полевой, но у него слабая реакция на освещение. Клен татарский и липа менее теневыносливы, чем клены полевой и остролистный, поэтому они занимают в ценозе более светлые местообитания. Липа предпочитает еще и более влажные участки, так как ее сеянцы по требовательности к водообеспеченности превосходят сеянцы кленов (табл. 3.14).

Таким образом толерантные виды, отличаясь высокой теневыносливостью, способны длительно существовать под пологом леса, а для достижения генеративного возрастного состояния им необходимы окна небольших размеров - 100-400 м кв. В климаксовых лесах липа, видимо, предпочитала возобновляться на колодах, а клены - активно осваивали самые разные элементы почвенного покрова.

Проведенные исследования позволяют ответить на вопрос, существует ли положительная связь между группами видов, выделенных на основании биологических и экологических свойств. Полученные к настоящему времени материалы показывают, что четко выраженной зависимости между группами видов, выделенных по этим свойствам не существует.

В каждой группе имеются как более, так и менее требовательные к свету и влагообеспеченности виды. Высокая потребность в увлажнении не обязательно связана со значительной теневыносливостью, и наоборот - высокое светолюбие не всегда положительно коррелирует с низкими требованиями к

водообеспеченности. Экологическое разнообразие видов внутри фитоценологических групп по поведению, видимо, усиливает глубину стратификации ценоза. Рассмотренная биоэкологическая индивидуальность видов показывает возможности их комплементарного существования в древесной синузии и ценозе в целом.

3.4. Реконструкция возрастной и пространственной структуры популяций деревьев

Наиболее просто определяемым индикаторным признаком климаксового ценоза (Whittaker, 1975; Дыренков, 1984; Манько, 1987) является полночленность возрастного состава древесных эдификаторов. Полночленность популяций является необходимым условием устойчивого оборота поколений. Для видов разного систематического положения и разных жизненных форм она достигается при разной возрастной и пространственной структуре. Возрастной спектр, который, обеспечивает устойчивое существование популяции, ранее назван характерным (см.2.1). Облик такого спектра определяется следующими биологическими свойствами вида 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных возрастных состояний, 2) темпами развития особей, 3) способами самоподдержания, 4) интенсивностью и периодичностью инспермации, 5) почвенным запасом диаспор, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных возрастных состояний.

Характерные спектры деревьев с разным популяционным поведением должны быть различными, так как темпы онтогенеза и плотность возрастных локусов видоспецифичны.

Возрастные спектры деревьев, выявленные в ныне соответствующих природных сообществах, отражают не только биологическую специфику вида в ненарушенных лесах, но и несут на себе отпечаток различных реакций видов на антропогенные воздействия.

Учитывая значительную нарушенность современных лесных массивов, характерные спектры лиственных деревьев не могут быть представлены в виде неких усредненных вариантов из числа, выявленных в ценозах. Однако они могут быть рассчитаны, исходя

из темпов развития, размеров и плотности древесных популяционных локусов.

Исходные данные были получены при картировании и онтогенетическом анализе серии малонарушенных лесов в разных частях ареала (см. табл. 2.5, сообщества N 1, 2, 5, 10, 15, 17).

Одной из наиболее ярких черт пространственной организации популяций древесных видов является разделение в пространстве молодых и взрослых популяционных локусов и прогрессивное увеличение размеров локусов по мере взросления слагающих их особей (табл. 3.15). Изучение биологии древесных видов показало, что число типов популяционных локусов связано с основными этапами онтогенеза дерева. Для большинства деревьев четко выраженные возрастные локусы образуют особи, начиная с имматурного возрастного состояния. Исходя из особенностей онтогенеза, в популяциях древесных видов можно выделить шесть типов возрастных локусов: имматурный, виргинильный, молодой генеративный, средневозрастной генеративный, старый генеративный, сенильный (распад).

Самые большие размеры окон требуются для развития имматурных и виргинильных локусов светолюбивых деревьев: березы повислой, осины, дуба черешчатого, ясеня обыкновенного. В окнах среднего размера (200-500 м кв.) нормально развивается подрост теневыносливых видов: липы, клена остролистного, бука лесного (табл. 3.15, 3.16).

Возрастная мозаичность сообществ возникает при естественном усыхании или вывале старых деревьев. Большие окна (600 м кв. и более) создаются при одновременном усыхании группы деревьев и обеспечивают благоприятные условия для всех видов, в том числе и светолюбивых. Более мелкие световые окна гарантируют сохранение только теневыносливых видов. В связи с этим нормальные популяции, отличаются спектром, близким к характерному, могут встречаться только в тех сообществах, динамические процессы которых обеспечивают постоянное увеличение размеров популяционных локусов, а темпы прироста площади локусов соответствуют темпу онтогенеза дерева и световым потребностям вида. В случае такого соответствия структура популяций

представляет собой пространственно разобщенную совокупность возрастных локусов, каждый из которых приурочен к световому окну, отвечающему биологии вида.

В популяциях относительно светолюбивых видов (дуба черешчатого, ильма, березы повислой и др.) возрастные локусы обычно одновозрастные. В популяциях теневыносливых видов: бука лесного, кленов остролистного и полевого, липы сердцевидной - могут существовать локусы, состоящие из особей разных поколений. Такие локусы наряду с одновозрастными возникают в тех случаях, когда подрост нормально развивается под кронами взрослых деревьев. Длительность существования возрастных локусов в популяциях определяется продолжительностью соответствующих возрастных состояний. При нормальном развитии она близка у большинства лиственных деревьев в иматурном и виргинильном состояниях (см.табл. 3.1). При недостатке ФАР у теневыносливых видов увеличивается длительность пребывания в этих состояниях, а следовательно, и увеличивается длительность существования соответствующих популяционных локусов. В этих же условиях светолюбивые виды погибают, что приводит к изменению видового состава возрастных парцелл.

Для получения сравнительных данных о площади, на которой может быть полностью представлена мозаика популяционных локусов (возрастных групп) каждого вида в широколиственных лесах, из всего разнообразия разновозрастных разновидовых скоплений особей на картах были выбраны одновозрастные и одновидовые скопления.

Были определены минимальные размеры популяционных локусов каждого вида и каждого возрастного состояния. Они оказались различными (см.табл.3.15). Наименьшие площади в каждом возрастном состоянии имеют теневыносливые виды: бук, виды кленов, липа, наибольшие-светолюбивые виды: дуб, береза, ясень (во взрослом состоянии). Сравнение длительности оборота поколений (при нормальном развитии) показало, что максимальная длительность свойственна дубу, буку, ясеню, минимальная - березе, осине.

Определение длительности оборота поколений и площади, на которой может быть полностью представлена мозаика популяци-

Таблица 3.15

Минимальные размеры популяционных докусов, обеспечивающие нормальный оборот поколений

Популяционная характеристика	Виды							
	Бук	Дуб	Ясень	Липа	Клен остролиственный	Клен полевой	Ильм	Грб
Площадь кроны взрослого дерева, м кв.	150-200	100-300	150-300	100-300	100-300	50-150	120-300	70-100
Минимальный размер докусов, кв. м								
имматурных	20-50	300-500	50-100	200	20	10	50	30
виргиниальных	150-200	1000	250-300	300	70-100	20	250	100
генеративных	200-400	1500-2500	1000-1500	400-500	400-500	100-200	400-500	400-500
Число элементарных актов возобновления	17	17	25	9	9	12	12	12
$N_e = Tont/tim$								
Периодичность плодоношения, г	3-8	5-10	2-3	3-6	3-4	2-3	2-3	1-2
Площадь устойчивого существования популяции, га	1,0-5,4	12,8-42,5	5,0-13,3	1,1-2,7	1,1-1,8	0,4-1,1	1,0-1,8	0,2-1,2

Таблица 3.16

Видовой состав виргиниальных парцелл в поддоминантных широколиственных лесах

Местоположение	Площадь парцелл м кв.	Видовой состав	Плотность, шт./га			ФАР, %
			деревьев		кустов	
			v	im + v	лещины	
Львовская обл.,	172	4Ко3Я2ГИ	1220	1450	280	10
Калужская обл.	500	1Я5Лп1Кп3И	400	9840	680	65
	1200	1Д1Я3Лп1Ко 3Кп1(И,Р,Чр)	280	4880	880	80
Пензенская обл.,	600	1Я5КоКо3Лп1И	400	2000	930	50
Челябинская обл.,	1200	1Д4Лп4Ко1И ед.Р,Чр	500	3210	620	90

Примечание. Д - дуб черешчатый; Я - ясень обыкновенный; Лп - липа сердцевидная; Ко - клен остролистый; Я - явор; Кп - клен полевой, И - ильм; Р - рябина обыкновенная; Чр - черемуха обыкновенная; Г - граб обыкновенный.

онных локусов деревьев широколиственных лесов, позволило заключить, что эти показатели видоспецифичны. Иными словами, время, необходимое для полного оборота поколений, является собственным временем популяции, а площадь, на которой полностью представлена мозаика внутрипопуляционных групп - собственным пространством популяции.

Три аспекта жизни популяций деревьев широколиственных лесов (особенности размножения, онтогенеза и отношения к свету) задают общую схему организации пространства, занятого популяцией любого вида. Эта территория состоит из отдельных популяционных локусов, составляющих единую цепь последовательных поколений. Видоспецифичные количественные характеристики популяционных локусов определяют необходимый и достаточный для непрерывного самоподдержания популяций размер территории. Поскольку успешное приживание молодых растений происходит в местах гибели старых и каждая локальная группа молодых особей развивается практически синхронно, можно принять, что она возникает за один акт возобновления, который можно считать

элементарным актом. Все популяционные локусы, возникшие на конкретной территории за один элементарный акт возобновления, в отсутствие угнетения образуют синхронизированную часть, претерпевающую однонаправленное развитие вплоть до старческого распада. Синхронизация развития не означает отсутствия дифференциации по жизненности и отмирания части особей в ходе естественного самоизреживания.

Чтобы поток поколений в популяции был непрерывным, она должна состоять (как минимум) из одного онтогенетически последовательного ряда синхронизированных популяционных локусов, которые возникли в результате элементарных актов возобновления и следуют друг за другом со сдвигом на один шаг по времени. Чем продолжительнее онтогенез, тем больше элементарных актов возобновления происходит за это время и тем больше должна быть площадь одновременно существующих популяционных локусов всех возрастов.

При таких условиях минимальная площадь устойчивой во времени популяции равна

$$S_n = S_e * N_e, \quad (1)$$

где S_n - минимальная площадь устойчивой популяции; S_e - площадь, на которой особи, возникшие в результате элементарного акта возобновления, без задержек могут пройти весь онтогенез; N_e - число элементарных актов возобновления. Различным видам деревьев необходима различная площадь для осуществления элементарного акта возобновления: для теневыносливых она меньше, чем для светолюбивых (см. табл. 3.13). Однако в любом случае размеры ее должны быть такими, чтобы создающийся на ней режим освещенности оказался достаточным для достижения молодым поколением устойчивого плодоношения (возрастное состояние g_2). Кроме того, темпы развития особей нормальной жизненности различны как на разных возрастных этапах у одного вида, так и у разных видов. Длительность возрастных состояний у всех видов в начале онтогенеза меньше, чем в середине и конце (см. табл. 3.1). Это определяет следующую особенность устойчивой популяции: иматурные локусы состоят из особей, возникших в результате одного элементарного акта возобновления, в то время как

генеративные локусы объединяют деревья, появившиеся за несколько актов возобновления.

Неравномерность основных этапов онтогенеза в абсолютном времени не позволяет принять за формальный шаг по времени каждое возрастное состояние. Наиболее целесообразным представляется принять за шаг времени элементарный акт возобновления, равный по продолжительности существованию имматурного локуса. Именно в этот промежуток происходит оформление синхронизированной биогруппы подроста, которая к концу имматурного состояния выходит из зоны конкуренции за свет с растениями травянистой и низкорослой части кустарниковой синузии.

В общей формуле расчета площади устойчивого существования популяции (1) отражены максимально идеализированные условия формирования непрерывного потока возрастных локусов. В ней, например, совершенно не учтены климатические особенности периода формирования локуса, влияние эпизоотий, эпифитотий, плотности грызунов и копытных животных, совпадения во времени заноса зачатков и формирования "окна", а так же ряд других причинно-следственных связей. Неучтенная в формуле специфика плодоношения для ежегодно плодоносящих видов не имеет существенного значения, а для видов со значительными перерывами в плодоношении, и особенно светолюбивых, подрост которых быстро гибнет под пологом взрослых особей, отмирание старых деревьев не всегда означает успешность заселения нового "окна" такими видами. Поэтому для последних в расчетах учитывается периодичность плодоношения. Наиболее удобным способом корректировки формулы (1), с практической точки зрения, по-видимому, будет введение в нее эмпирического коэффициента, величина которого определяется периодичностью плодоношения. Таким образом, более реальный расчет видоспецифичной площади устойчивого существования популяции можно обобщить в виде

$$S_p = S_e * N_e * \rho, \quad (2)$$

где S_p - площадь популяции; S_e - площадь "окна распада", достаточная для прохождения полного онтогенеза молодым

поколением; N_e - отношение общей длительности онтогенеза к длительности имматурного возрастного состояния, т.е. число элементарных актов возобновления; P - коэффициент периодичности плодоношения, равный числу лет между годами активного плодоношения. Примеры расчетов площади устойчивого существования популяций различных видов широколиственных деревьев даны в табл. 3.15.

Приведенный способ расчета минимальной площади устойчивого существования популяций деревьев, фактически расчета площади элементарной демографической единицы (ЭДЕ), хотя и не учитывает множества случайных по отношению к популяции внешних воздействий абиотического и биотического характера, задает тот минимальный предел, который невозможно преодолеть в результате внутреннего запрета, являющегося следствием особенностей популяционной жизни. В конкретных ценозах площадь устойчивого существования популяций деревьев может быть только больше, но не меньше.

В приведенных расчетах отражены пространственные и временные параметры популяций, но нет еще одного важного признака - плотности популяционных локусов. Расчет этого параметра позволяет получить характерные онтогенетические спектры для основных доминантов широколиственных лесов (табл. 3.17; рис. 3.5). На рис. 3.5 для двух видов - дуба черешчатого и березы повислой - показано изменение размеров популяционных локусов в онтогенезе. Одним овалом ограничена усредненная площадь имматурного локуса (принятая в расчете за элементарную). Количество овалов с одинаковой штриховкой обозначает возрастание площади локусов по мере их развития. В соответствии с темпами развития длительность формирования имматурных локусов дуба составляет в среднем 20 лет, березы повислой - 10 лет. По истечении указанных сроков возможно пополнение следующей возрастной группы. Если длительность существования имматурного и виргинильного локусов одинакова, то по мере взросления деревьев изменение площади локуса не происходит. Если же виргинильный локус существует дольше имматурного, то увеличение площади первого происходит поэтапно. В отличие от

Таблица 3.17

Некоторые характерные признаки возрастных состояний деревьев и
расчетная плотность особей и популяций

Показатель	Вид	Возрастные состояния						Сумма
		im	v	g1	g2	g3	s	
Продолжи- тельность, годы	Дуб	20	40	60	140	140	20	380
	Береза	10	10	20	30	40	10	120
	Липа	15	15	25	65	70	10	200
Доля в онтоге- незе, %	Дуб	5	11	16	26	37	5	100
	Береза	8	8	17	25	34	8	100
	Липа	7,5	7,5	12,5	32,5	35	5	100
Площадь кроны, м кв.	Дуб	0,5	1,5	20	90	110	110	-
	Береза	0,3	4,8	12	41	66	66	-
	Липа	0,4	4,0	18,5	45	90	90	-
Площадь популяци- онных локусов, м кв.	Дуб	500	1100	1600	2600	3700	500	10000
	Береза	800	800	1700	2500	3400	800	10000
	Липа	750	750	1000	3250	3500	500	10000
Плотность особей, шт./га	Дуб	1000	733	80	29	34	4	1880
	Береза	2667	167	142	61	51	12	3100
	Липа	1875	187	67	72	39	5	2245

березы у дуба черешчатого виргинильный локус пополняется дважды через каждые 20 лет и состоит из двух элементарных площадей. Неодновременность формирования возрастных локусов сохраняется на всех последующих этапах онтогенеза. Продолжительность имматурного возрастного состояния принята за "шаг по времени" в непрерывном обороте поколений деревьев. Соответственно у дуба он равен 20 годам, у липы - 15, у березы - 10 (табл.3.17).

Весь цикл оборота поколений дуба при продолжительности его онтогенеза 400 лет составляет 20 шагов (в формуле 2 это значение N_e), цикл оборота поколений у березы при длительности онтогенеза 120 лет - 12 шагов (рис.3.5).

Анализ конкретных локусов в популяциях лиственных деревьев показал, что чем больше площадь проекции кроны, тем меньше плотность локуса (табл.3.17).

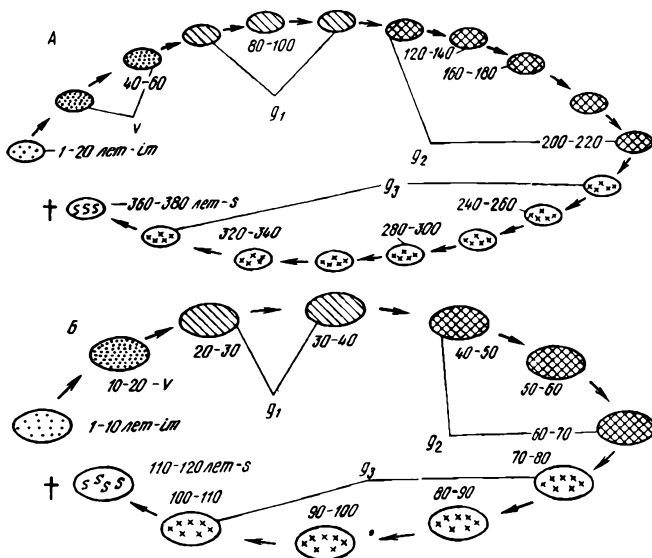


Рис. 3.5. Смена популяционных локусов в популяциях дуба (А) и березы бородавчатой (Б) в течение жизни одного поколения. Цифрами обозначен возраст деревьев соответствующих возрастных групп.

Используя значения плотностей каждого возрастного локуса и рассчитанное число элементарных площадей в каждом локусе, можно получить теоретический онтогенетический спектр. Сначала рассчитываем размер площади:

$$S_p = n_e(im) * Sim + \dots + n_e(g_3) * Sim + n_e(s) * Sim, \quad (3)$$

где S_p - площадь элементарной демографической единицы; Sim - элементарная площадь, или усредненная площадь имматурного локуса; $n_e(i)$ - это число элементарных площадей соответствующего возрастного локуса. В общем виде

$$S_p = e [t(i) / tim] * Sim = e S(i), \quad (4)$$

где $t(i)$ - продолжительность каждого возрастного состояния; tim - продолжительность имматурного возрастного состояния.

Затем, приведенные в табл. 3.17 плотности возрастных локусов умножаем на рассчитанные площади соответствующих локусов

$$A(i) = d(i) * S(i), \quad (5)$$

где $A(i)$ - численность особей каждого возрастного состояния;
 $d(i)$ - плотность возрастных локусов соответствующего состояния.

По результатам строится гистограмма численности возрастных групп характерного онтогенетического спектра.

Расчетные спектры для дуба черешчатого, липы сердцевидной и березы повислой показаны на рис. 3.6.

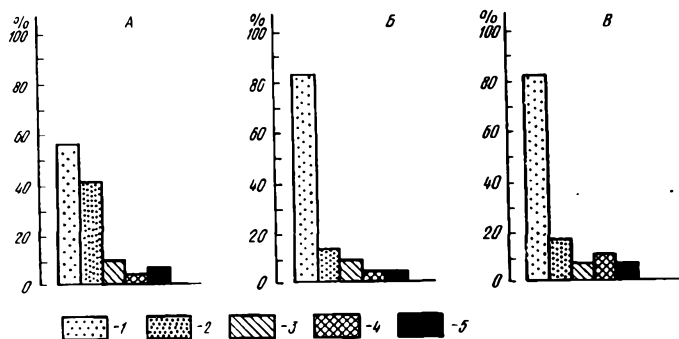


Рис. 3.6. Характерные спектры популяций деревьев

А - дуб; Б - береза бородавчатая; В - липа сердцевидная; возрастные группы: 1 - im, 2 - v, 3 - g1, 4 - g2, 5- g3+s; по вертикальной оси численность, %

Все эти спектры левосторонние. В них преобладают молодые особи. Доминирование в онтогенетических спектрах молодых растений объясняется небольшими размерами и большой плотностью их возрастных локусов. С развитием крон и корневых систем деревьев происходит резкое сокращение численности взрослых особей по сравнению с молодыми. Помимо абсолютного максимума, приуроченного к прегенеративным - генеративным молодым растениям, в правой части спектров может быть второй дополнительный максимум. У конкурентных видов он попадает на старые генеративные и сенильные растения, у толерантных - на средневозрастные особи, т.е. спектры деревьев этих типов бимодальные (рис.3.6). У реактивных видов характерный спектр - мономодальный: с одним максимумом на виргинильных - молодых генеративных особях. Наличие или отсутствие дополнительного максимума в спектре обусловлено продолжительностью соответствующих возрастных

состояний, а также временем наиболее интенсивного разрастания крон и изреживания особей в популяциях.

Заключение. Подробный анализ доминирующих видов синузии деревьев показал, что среди них есть представители всех основных типов и вариантов популяционного поведения. Экологическая дифференциация по требовательности к свету и влаге достаточно велика, чтобы виды могли занимать основные варианты энтопиев зоны широколиственных лесов. Отсутствие четкой корреляции между поведенческими и экологическими свойствами деревьев определяет потенциальную многовидовую структуру древесной синузии и широколиственных лесов в целом. Биологические потенции конкурентных видов позволяют им выполнять роль эдификаторов на протяжении всего ареала (от Карпат до Урала), а их экологическое разнообразие, очевидно, определяет региональную специфику состава эдификаторов. Виды остальных типов поведения увеличивают биоэкологическое многообразие синузии в целом.

В анализ не были включены виды-ассектаторы с ограниченным распространением в восточноевропейских широколиственных лесах и на данном этапе исследований для целей реконструкции основных черт организации ненарушенных ценозов их роль невелика. Расширение состава изученных видов в дальнейшем позволит получить более детальные картины реконструированного облика региональных вариантов ненарушенных лесов.

ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИНУЗИИ КУСТАРНИКОВ

Синузия кустарников в широколиственных лесах довольно разнообразна по видовому составу, набору жизненных форм и способам самоподдержания. Она включает более десятка видов (Клеопов, 1990). Из них для подробной характеристики выбраны: *Corylus avellana* L. (лещина обыкновенная), *Euonymus verrucosa* Scop. (бересклет бородавчатый) и *E. europaea* L. (б. европейский), *Frangula alnus* Mill. (крушина ломкая), *Lonicera xylosteum* L. (жимолость пушистая), *Sambucus nigra* L. (бузина черная) и *S. racemosa* (б. красная), *Thelycrania sanguinea* (L.) Foug. (свидина кровавокрасная).

4.1. Онтогенез кустарников

В отличие от синузии деревьев онтогенез основных видов кустарников еще недостаточно исследован. В связи с этим качестве примеров подробно рассмотрен онтогенез двух видов: лещины обыкновенной и бересклета бородавчатого.

Лещина обыкновенная - типичный доминант кустарникового яруса широколиственных лесов. Для этого вида во взрослом состоянии характерно постоянство жизненной формы - геоксильного гипогегенного кустарника.

Прорастание семян лещины подземное; семядоли, остающиеся внутри плода, сохраняются у молодого растения в течение всего первого, а иногда и второго года развития, но запас пластических веществ почти полностью используется растением в течение первого года. Высота надземного побега проростков в среднем достигает к концу вегетационного периода 12-18 см, а иногда и 20-30 см (Киндякова, 1966), что объясняется различным запасом питательных веществ в семядолях. В дальнейшем это может

определять уровень жизненности особи. От проростка до имматурного состояния лещина обыкновенная развивается подобно молодому деревцу (Серебряков, 1962).

В виргинильном состоянии формируется первичный геоксильный куст в результате образования осей возобновления из надземных (гипоктильных) спящих почек главной оси. Высота растений достигает 2-4 м, а диаметр осей у основания 3-6 см. В корневой системе, постепенно обретающей поверхностный характер, усиливается участие придаточных корней, образующихся в основании осей возобновления, на коротких участках симподиального ксилоризома (Дервиз-Соколова, 1966), а главный корень и боковые скелетные оси ослабляют свою деятельность. На этом же этапе онтогенеза из спящих почек в базальной части геоксильного куста развиваются длинные ксилоризома (гипогеогенные корневища, до 100 см), образующие из верхушечных почек ортотропные побеги, которые впоследствии дают начало парциальным кустам. Вместе с первичным кустом система парциальных кустов лещины составляет куртину. Подобные парциальные оси или кусты при механическом отделении от материнского растения дают начало вегетативному ряду особей.

Возникновение и существование короткокорневищной или длиннокорневищной формы гипогеогенно-геоксильного куста у лещины зависят в основном от увлажнения и структуры почвы, а также положения в рельефе.

Наибольшего развития кусты лещины достигают при переходе в генеративный период. В молодом и средневозрастном генеративном состоянии высота растений достигает 4-6 (до 12) м, а диаметр стволиков в основании - 3-10 (до 20) см. Корневая система поверхностная, придаточная, диаметр ее - 2-4 м. Главная ось на этом этапе суковершинит и отмирает. В результате последовательного отмирания осей возобновления первых порядков при переходе в старое генеративное состояние куст орешника принимает в проекции кольцеобразную форму. При переходе в субсенильное и сенильное состояния он партикулирует, образуя особи, имеющие 1-2 слабые оси с малым порядком ветвления (2-3) и небольшими приростами (до 5 см). Подземная часть этих особей

представлена остатками отмирающих ксилоризомов со слабым придаточным укоренением.

Общая длительность онтогенеза от прорастания до окончательного отмирания всех изолированных частей растения, несомненно, более 100 лет. Однако в естественных ценозах группа сенильных особей морфологически неоднородна - в ней можно выделить три типа. У особей первого типа подземная часть представлена большим полусгнившим корневищем из коротких ксилоризомов. Подобные особи встречаются как в условиях сильного затенения, так и в местообитаниях с достаточным освещением. У особей второго типа подземная часть представлена остатками старого длинного ксилоризома. Особи третьего типа в подземной части сохраняют главный корень, что является признаком задержки их развития на уровне имматурного состояния. Особи второго и третьего типов встречаются в основном в условиях сильного затенения.

Таким образом, исходя из структуры подземных частей вышеописанных типов особей, можно предположить, что к первому типу относятся растения, прошедшие большую часть онтогенеза, возможно, истинно сенильные в том случае, если они встречаются в оптимальных условиях, ко второму - растения начальных этапов вегетативного ряда онтогенеза, к третьему - растения семенного происхождения, задержавшиеся на начальных этапах онтогенеза. В двух последних случаях особи лещины могут из имматурного состояния перейти сразу в сенильное, если сохраняется низкая освещенность, т.е. онтогенез их будет неполным. Состояние подобных особей лещины обыкновенной (с многолетней подземной частью, со следами старения и отмирания и с надземной частью ювенильно-имматурного облика) было определено как квазисенильное. Квазисенильные особи лещины в течение длительного времени (20-30 лет) сохраняют способность к омоложению, дальнейшему росту и развитию.

Судьбу квазисенильных растений удалось проследить на участке леса, где недавно произошло резкое изменение режима освещенности (по краю вырубki 7-летней давности). Все найденные на этой площадке кусты лещины по морфологическим признакам

надземной части можно было отнести к виргинильным особям. Они имели три-четыре мощно развитые оси высотой 1,5-2,5 м, диаметром 2-2,5 см, возраст которых не превышал возраста вырубки, т.е. времени осветления (5-6 лет). Годичные приросты этих осей, особенно в первые 2 года, очень велики - 70-90 см. Помимо крупных осей имелось большое количество молодых побегов (1-2-летних), развившихся из спящих почек. Подземная часть этих растений выглядела старой и была представлена широкоразветвленной системой полусгнивших коротких ксилоризомов со следами отмерших осей и остатками корней, т.е. соответствовала более поздним этапам онтогенеза. Таким образом, биологический возраст надземной части этих растений был гораздо меньше возраста подземной части. В основании новых осей была развита система молодых придаточных корней - свидетельство омоложения корневой системы. Некоторые экземпляры имели небольшую по размерам подземную часть в виде остатков старого ксилоризома, что тоже не соответствовало молодому облику их надземной части. На основании сравнения этих растений с истинно молодыми особями (имматурными - молодыми генеративными), у которых отсутствуют в подземной сфере старые разлагающиеся ксилоризомы, сделан вывод о том, что в данной ситуации произошло омоложение особей, имевших ранее сенильный облик, т.е. квазисенильных. Это подтверждается сопоставлением абсолютного возраста молодых осей в кусте (5-6 лет) и времени осветления (7 лет).

Сходные превращения могут происходить и под пологом леса при резком изменении экологического режима (вывал). В последнем случае омоложение может быть не глубоким и не полным, а частичным, если угнетенная особь попадает в пограничную (с образовавшимся "окном") область. Так, например, в 1980 г. в дубово-грабовых лесах Каневского заповедника старые по состоянию подземной части особи лещины дали прирост побегов приблизительно соответствующий годичному приросту молодых (имматурных и виргинильных) растений (30-40 см). Из спящих почек в основании исследуемых кустов возникли молодые оси. Следовательно, при длительном сохранении благоприятных условий

для этих квазисенильных особей лещины возможно дальнейшее более глубокое омоложение, затрагивающее не только надземную, но и подземную часть. Подобные флуктуации (волны) старения-омоложения у квазисенильных растений лещины позволяют им под пологом леса дольше сохранять способность к более глубокому омоложению (за счет увеличения запаса спящих почек), не меняя при этом своей жизненной формы, т.е. оставаясь гипогенно-геоксильным кустарником (в большинстве случаев, короткокорневищным). Таким образом, у этого вида наблюдается стабильность жизненной формы как в благоприятных, так и в неблагоприятных условиях.

Исходя из описанного выше, квазисенильные особи лещины обыкновенной более детально можно классифицировать как по происхождению, так и по возрастному состоянию. По происхождению можно выделить два типа квазисенильных особей лещины: 1) семенные особи - с сохранившимся главным корнем или хорошо выраженным ксилоподием, особи, подземная часть которых представлена большим, полусгнившим ксилоризомным образованием, 2) вегетативные особи - с небольшой подземной частью, представленной остатками старого длинного ксилоризома.

Бересклет бородавчатый относится, по классификации И.Г.Серебрякова, к аэроксильным кустарникам, также как и многие типичные компоненты кустарниковой синузии в широколиственных лесах: бересклет европейский, жимолость пушистая, крушина ломкая, свидина кроваво-красная .

В противоположность лещине одним из характерных биологических свойств этой группы кустарников является их вегетативная подвижность и пластичность жизненной формы. В различных эколого-ценотических условиях эти кустарники способны образовывать ряд биоморф, выходящих за пределы аэроксильности (Истомина и др., 1987; Истомина, Богомолова, 1991) .

Детальное исследование онтогенезов перечисленных видов показало, что каждому из них свойственна не одна, а определенный набор жизненных форм. Морфогенез каждой из форм является результатом соответствующего пути онтогенеза. Варианты онтоморфогенеза зависят от тех фитоценотических условий, в

которых находится растение изучаемого вида. Онторморфогенез бересклета бородавчатого является типичным примером подобной неоднозначности. Вне зависимости от происхождения (семенного или вегетативного) бересклет бородавчатый может существовать в лесных ценозах в нескольких жизненных формах (рис.4.1, 4.2): а) древовидной; б) аэроксильного вегетативно неподвижного кустарника; в) геоксильного эпигеогенно-корневищного кустарника; г) стланика.

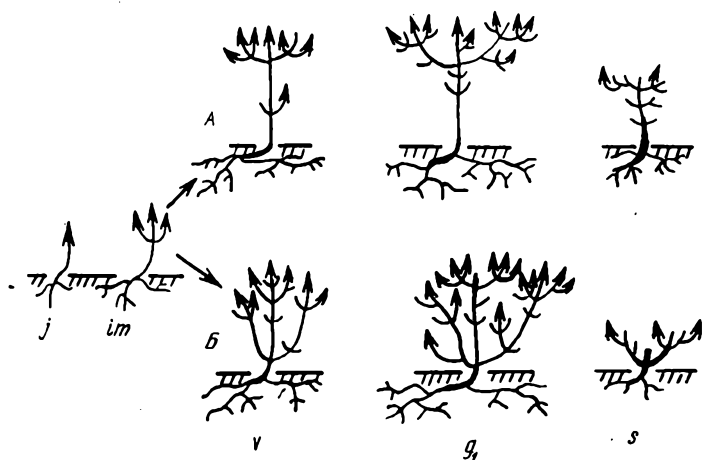


Рис. 4.1. Варианты онтогенеза бересклета бородавчатого
 Семенной ряд: А - онтогенез древовидной формы; Б - онтогенез аэроксильного вегетативно неподвижного куста

Семена бересклета бородавчатого имеют глубокий период покоя и прорастают обычно на вторую весну, надземно (Чистяков, 1935; Николаева, 1956; Леонова, 1974). Семядоли и зеленые листья проростков живут до 3 лет, а под пологом леса - до 7-8 лет (Серебряков, 1962). На второй третий год, после отмирания семядолей, молодые особи бересклета бородавчатого переходят в ювенильное состояние. Главная ось не ветвится, нарастает моноподиально или в случае гибели верхушечной почки (что происходит довольно часто), неустойчиво-моноподиально. Под пологом леса, при сильном затенении, в течение нескольких лет у ювенильного растения боковые пазушные почки не раскрываются,

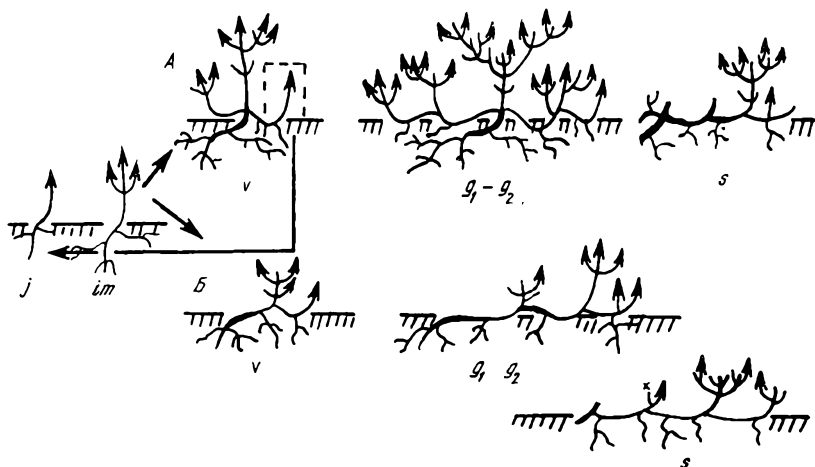


Рис.4.2. Варианты онтогенеза бересклета бородавчатого

Вегетативный ряд: А - онтогенез эпигеогенно-геоксильного куста, Б - формирование стланника

оставаясь спящими. Время пребывания особи в ювенильном состоянии - 3-5 (до 8) лет. Затем надземный побег бересклета начинает ветвиться, и растение переходит в имматурное состояние. Именно на этом этапе начинает проявляться поливариантность онтогенеза бересклета бородавчатого (да и других, близких к нему по побеговой структуре, видов). Растения, имеющие одну главную ось, которая ветвится в верхней части, дают начало древовидной форме (деревцу). Другие особи в результате раннего усыхания верхушечной почки главной оси начинают не только интенсивно ветвиться, но и образуют из спящих почек базальной части растения новые (дочерние) оси возобновления, т.е. переходят в фазу кушения и формируют аэроксильный вегетативно неподвижный куст.

Окончательное становление жизненных форм осуществляется в виргинильном состоянии. В условиях достаточного освещения на опушках леса, вырубках и просеках бересклет бородавчатый образует большое количество мощных осей возобновления, отходящих от зоны кушения на небольшой высоте от земли. Крона

этих стволиков компактная, все побеги имеют ортотропное направление роста. Подобный аэроксильный вегетативно неподвижный куст бересклета имеет от 2 до 6 скелетных осей, ветвление которых достигает 6-7 порядков.

В лесах при сильном боковом затенении у особей бересклета бородавчатого продолжается усиленный рост, верхушки и дальнейшее развитие древовидной жизненной формы, что выражается в увеличении приростов и порядка ветвления (до 5-6). Под пологом леса, в условиях не только бокового, но и верхушечного затенения, у бересклета бородавчатого к 15-20 годам жизни главная ось наклоняется и полегает в результате резкого ослабления камбиальной деятельности, вызванного низкой освещенностью (Иорданская, Серебряков, 1954; Серебряков, 1962). Вертикальной остается только верхняя часть побега, остальные участки оси погружаются в лесную подстилку, образуют придаточные корни, превращаясь в эпигеогенное корневище. Это укоренение стимулирует пробуждение спящих почек по всей длине полегшего побега. Из этих почек возникают новые побеги, интенсивно растущие 5-7 лет, а затем замедляющие свой рост и развивающиеся по типу материнских. Таким образом формируется геоксильный эпигеогенно-корневищный кустарник. Полегание главной и боковых осей приводит к формированию достаточно развитой системы придаточных корней, что снижает функциональное значение главного корня, и он быстро отмирает. Последнее, зачастую, затрудняет разделение эпигеогенно-геоксильных растений бересклета бородавчатого семенного и вегетативного происхождения на этом и следующих этапах онтогенеза.

На открытых местообитаниях растения бересклета бородавчатого семенного происхождения начинают плодоносить с 4 - 5-летнего возраста, а вегетативного - с 3 лет. В лесных ценозах возраст перехода в генеративное состояние увеличивается до 8-16 лет. В условиях значительного затенения часто встречаются временно нецветущие генеративные растения, которые трудно отличить от виргинильных.

Для молодых генеративных растений характерны интенсивные

процессы роста при малом образовании плодов. У аэроксильных вегетативно неподвижных особей бересклета на данном этапе онтогенеза увеличивается количество стволиков, растет число годичных побегов. Древовидные особи характеризуются увеличением количества годичных функционирующих побегов, и в результате замедления роста главной оси крона этих растений приобретает зонтиковидную форму. У особей бересклета, относящихся к эпигеогенно-геоксильной биоморфе, продолжают на генеративном этапе процессы разрастания, укоренения и образования новых осей возобновления следующих порядков. Они развиваются по типу материнской оси, которая, в свою очередь, постепенно усыхает.

Средневозрастные генеративные растения бересклета характеризуются максимальным плодоношением, но процессы новообразования побегов замедляются, появляются первые признаки старения. У особей древовидной биоморфы и аэроксильных вегетативно неподвижных кустов усыхают побеги последних порядков, в связи с чем уменьшается порядок ветвления (до 5). В остальном средневозрастные генеративные растения как упомянутых, так и эпигеогенно-геоксильной биоморф трудно отличимы от молодых генеративных, потому что общий габитус и биометрия остаются почти неизменными.

У старых генеративных особей бересклета бородавчатого отмечается уменьшение количества плодов и преобладание процессов отмирания над процессами новообразования в побеговой и корневой системах. Усыхание скелетных ветвей у особей древовидной формы приводит к дальнейшему снижению порядка ветвления и уменьшению диаметра кроны. У аэроксильных кустов наряду с отмиранием большого числа функционирующих побегов и скелетных ветвей наблюдается усыхание некоторых наиболее старых и ослабленных стволиков. А у эпигеогенно геоксильных особей бересклета на этом этапе онтогенеза наряду с отмиранием побегов и скелетных ветвей нарушается связь осей возобновления последующих порядков с материнскими осями - начинается процесс партикуляции.

В сенильном состоянии аэроксильные вегетативно неподвижные кусты и древовидные особи бересклета бородавчатого представлены

остатками отмерших почти до основания стволиков и системой возникших из спящих почек базальной части растения ювенилоподобных слабо развитых побегов. У эпигеогенно-геоксильных кустов на этом этапе онтогенеза отмирают по всей длине плагиотропные и частично ортотропные побеги. Живыми остаются лишь ткани в месте отхождения надземных осей - именно здесь из спящих почек развиваются слабые ювенилоподобные оси.

Особь вегетативного происхождения бересклета бородавчатого возникают из спящих почек эпигеогенных корневищ. Осмотр нескольких тысяч экземпляров этого вида не дал возможности обнаружить особь корнеотпрыскового происхождения, отмеченные И.Г. Серебряковым (Серебряков и др., 1954; Серебряков, 1962).

Возрастные ряды у особей вегетативного происхождения начинаются с ювенильного состояния. Ювенильные особи вегетативного происхождения имеют несколько большие размеры, нежели семенные растения бересклета того же состояния.

Среди имматурных особей вегетативного происхождения уже можно выделить древовидные и аэроксильно-кустовидные формы. По биометрическим показателям они практически не отличаются от особей бересклета этого же возрастного состояния семенного происхождения.

В дальнейшем развитие этих растений в зависимости от эколого - ценотических условий идет по одному из перечисленных выше путей онтогенеза. В условиях длительного сильного затенения (0,5-1,2 % от полного света) и достаточной влажности онтогенез бересклета остается незавершенным.

Здесь имматурные особи после нескольких лет роста полегают вследствие слабого развития механических тканей и укореняются, а из спящих почек, расположенных на плагиотропной части побега, возникают ювенилоподобные оси следующего порядка. Эти побеги либо развиваются до имматурного возрастного состояния, либо полегают и дают начало ювенильным осям новых порядков. Таким образом возникают жизненные формы "стланик" и "полуствланик". При изменении условий освещения ювенильные и имматурные парциальные образования стланика могут сформировать любую из описанных выше жизненных форм и завершить онтогенез. Таким

образом, растения стланиковой формы бересклета бородавчатого можно уподобить квазисенильным растениям лещины, так как они тоже длительное время существуют на очень низком (сублетальном) уровне жизненности в условиях угнетения. Но вегетативная подвижность и пластичность побеговой системы позволяют этому виду не накапливать стареющие и отмирающие структуры, а "уползать" от них, сохраняя все время лишь ювенилоподобные и имматуроподобные побеги. Это явление можно представить как альтернативу квазисенильности (квазиювенильность). Под пологом леса иногда встречаются особи, имеющие переходную форму. От сравнительно старой части отходит плагиотропный участок - эпигеогенное корневище с ортотропными ювенильными и имматурными побегами. Старая часть обычно на 5-6 лет (до 10) старше корневища, которое, в свою очередь, на 2-3 года старше надземных побегов. При механическом отделении корневища от старой части образуется стланиковая форма. В том и другом случае в условиях стресса биологический возраст подобных растений не соответствует их календарному возрасту, а при улучшении обстоятельств начинается омоложение и усиленное развитие побеговой и корневой систем.

Подобная схема онтогенеза с небольшими отклонениями присуща и бересклету европейскому. Этот вид, по данным Т.Г.Леоновой (1974), отнесен к быстрорастущим (табл.4.1) и проходит все этапы онтогенеза на открытых местообитаниях быстрее, чем бересклет бородавчатый в тех же условиях.

Таблица 4.1

Возрастные изменения высоты у разных видов бересклета

Возраст, лет	Высота ,м	
	Бересклет европейский	Бересклет бородавчатый
10	2,5	1,5
20	4-4,5	2,5
40-50	-	4,5-5

В соответствующей фитоценотической обстановке онтогенез бересклета европейского сопровождается образованием таких же биоморф, как и у бересклета бородавчатого, но бересклет европейский менее теневынослив, поэтому под пологом леса встречается в основном в эпигеогенно-геоаксильной и стланиковой формах.

Иногда бересклет европейский так же, как и бересклет бородавчатый в пределах одного физически непрерывного образования, по границе разных фитоценологических условий (опушка - полог леса; вершина - склон оврага) совмещает структуры, соответствующие нескольким жизненным формам: у аэроксильного куста часть осей возобновления изгибается и полегает, затем укореняется (эпигеогенно-геоксильная форма), но новые парциальные кусты не образуются, так как апикальные части начинают развиваться как стланик.

Кроме бересклетов бородавчатого и европейского, еще несколько перечисленных видов имеют большой набор жизненных форм. Так, жимолость лесная на опушках, в больших окнах, на вырубках развивается как аэроксильный вегетативно неподвижный кустарник, реже образует древовидную форму. Под пологом леса в условиях достаточного увлажнения этот вид формирует эпигеогенно - геоксильный кустарник, а при сильном затенении - полуствланик и стланик (Мазуренко, 1972; Истомина и др., 1987).

Крушина ломкая на свету обычно существует в древовидной форме, реже как аэроксильный вегетативно неподвижный кустарник с малым числом осей, а в затенении - это эпигеогенно-геоксильный малоосный кустарник или стланик.

Корнеотпрысковый вид свидины кроваво-красной образует те же жизненные формы, что и бересклеты европейский и бородавчатый, жимолость, крушина. Но в отличие от этих видов особи вегетативного происхождения у свидины возникают как из спящих почек эпигеогенных корневищ, так и из придаточных почек на горизонтальных корнях. В последнем случае формируется вегетативно подвижный аэроксильный куст. На освещенных местах свидина чаще образует небольшое дерево, а сильное затенение изменяет жизненную форму свидины до стланика.

Подобная поливариантность онтогенеза и способность менять направление развития при изменении экологоценологической обстановки характеризует фитоценологическую пластичность описанной группы кустарников, а также отражает определенный тип стратегии видов. Фитоценологическая толерантность этих видов выражается в широком наборе жизненных форм в одной

ценопопуляции и способности в условиях угнетения существовать на сублетальном уровне жизненности в форме стланика или полустланика, почти не образуя при этом квазисенильных растений, как у лещины обыкновенной.

Несколько иное положение по разнообразию жизненных форм занимают такие рудеральные лесные кустарники, как бузина красная и черная .

Эти виды развиваются в онтоморфогенезе с образованием двух биоморф - древовидной и аэроксильного вегетативно неподвижного куста. Под пологом леса в исследованных ценозах бузина чаще всего существует в виде малоосного (2-3 оси) аэроксильного куста, а на осветленных местах в большинстве случаев образует деревце. Вегетативная подвижность у бузины выражена плохо, хотя под пологом леса на хорошо увлажненном субстрате иногда встречаются эпигеогенно-геоксильные кусты бузины, которые дают начало особям вегетативного происхождения .

Но в основном оба вида бузины не обладают такой лабильностью жизненных форм, как предыдущая группа кустарников, и переживают неблагоприятные фитоценотические условия так же, как и лещина, в квазисенильной форме (состоянии). Квазисенильные особи бузины имеют довольно большую подземную часть, состоящую из остатков отмерших осей и корней, и надземную часть, представленную одной - двумя ослабленными ювенилоподобными осями . Характерной чертой этих растений в отличие от истинно сенильных особей бузины является обилие в базальной части куста спящих почек (15-20). Сенильные особи бузины, завершающие онтогенез, не имеют такого количества спящих почек.

При резком увеличении освещенности эти почки трогаются в рост и дают начало новым молодым осям. В этом случае образуется многоосный (многоствольный - 5-6 осей) аэроксильный вегетативно неподвижный куст. Эта особенность биологии бузины красной и черной дает возможность проанализировать происхождение отдельных особей этих видов под пологом леса. Учитывая, что семенные растения бузины, развивающиеся в нормальной световой обстановке, в большинстве случаев 1-2 - осные, можно

предположить, что большая часть многоосных (многоствольных) особей бузины прошли через квазисенильное состояние, а затем, при улучшении условий образовали путем омоложения многоосный (многоствольный) аэроксильный вегетативно неподвижный куст (табл.4.2).

Таблица 4.2

Численность особей бузины черной с разным количеством стволиков на участках различной освещенности (Каневский заповедник)

Число стволиков	1	2	3	4	5	6
Освещенность 3-4 %	86 (58,5)	45 (30,6)	12 (8,2)	3 (2,0)	1 (0,68)	0 (0)
Общая численность - 147 особей (100%)						
Освещенность 10-12 %	18 (15,8)	22 (19,3)	35 (30,7)	23 (20,2)	12 (10,5)	4 (3,51)
Общая численность - 114 особей (100%)						

Примечание. В скобках приведены значения численности, %.

Такова роль квазисенильных особей в онтоморфогенезе двух видов бузины. Необходимо заметить, что порог освещенности, при котором растения бузины переходят в квазисенильное состояние, выше (вследствие большего светолюбия), чем у лещины обыкновенной, а длительность пребывания в квазисенильном состоянии - меньше. Последнее обусловлено свойствами древесины данных видов бузины (малая сопротивляемость процессам гниения).

В той или иной степени явление квазисенильности свойственно всем разобранным видам лесных кустарников. Способность переходить в квазисенильное состояние наиболее ярко проявляется у лещины обыкновенной, которая развивается в пределах гипогегенно - геоксильной биоморфы. В условиях сильного затенения лещина не переходит к образованию стланика, и под полгом леса для этого вида характерно существование трех типов квазисенильных особей, различных по происхождению (что отражается в структуре подземной части), но близких по морфологии надземных побегов. Для них характерна довольно большая разница в возрасте подземной и надземной частей (5-10 лет). Все эти особи компактны и образуют один центр влияния на среду.

Квазисенильные особи бузины красной и черной близки по

структуре к таковым у лещины обыкновенной. Основным их отличием является недолговечность подземных частей. Вследствие биологических особенностей древесины этих видов их особи не могут долго существовать в квазисенильном состоянии. При неизменных условиях процессы старения и отмирания быстро охватывают все растение бузины, оно не выдерживает стресса и погибает.

У таких вегетативно подвижных кустарников, как бересклеты бородавчатый и европейский, жимолость лесная, крушина ломкая, свидина кроваво-красная, квазисенильные особи встречаются крайне редко. Они отличаются от подобных особей лещины меньшими размерами как подземной, так и надземной частей, а также меньшей разницей в возрасте (2-5 лет), т.е. срок существования квазисенильных растений этих видов под пологом леса невелик. Недолго просуществовав в таком состоянии, особи этих видов переходят к другой форме роста: полегают, укореняются и образуют стланник. Но чаще всего переход к стелющейся форме у этих видов осуществляется без образования квазисенильных особей. Ювенильные или иматурные растения пониженной жизненности в условиях сильного затенения образуют плагиотропные участки и продолжают свое существование в форме стланика или полустланика.

Вегетативная подвижность и морфологическая пластичность, свойственные этим видам, позволяют им избегать в неблагоприятных условиях накопления старых частей и тем самым продлевать свое существование на уровне крайне низкой жизненности, сохраняя при этом место в ценозе.

4.2. Жизненные формы и некоторые особенности популяционного поведения кустарников

Одной из отличительных черт биологии большинства кустарников является смена побеговых систем (осей возобновления) в онтогенезе, что не свойственно большинству деревьев (Серебряков, 1964). За счет этой биологической особенности у кустарников постоянно обновляются надземные оси, что при

ограниченных размерах растений и при недолговечности их побегов позволяет им довольно долго сохранять свое место в растительных сообществах. Однако этот признак не может быть безоговорочно принят как главная отличительная особенность всех кустарников, так как в условиях, не благоприятных для их вегетативного разрастания и размножения, эти растения могут длительное время развиваться без смены побеговых систем, т.е. существовать в древовидной или стланиковой форме. Но причислять на этом основании подобные "кустарники" к "деревьям" вряд ли имеет смысл, так же как и не следует причислять к кустарникам многоствольные деревья, способные неоднократно давать порослевые побеги и сменой побеговых систем напоминаящие многие кустарники (Чистякова, 1979). Их отличают от кустарников значительная долговечность наземных осей (стволов) и большие размеры стволов и крон взрослых растений (Крылов А., 1984).

С учетом принципов классификации И.Г.Серебрякова и его последователей (Серебряков и др., 1954; Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1980; Соколова, 1982), кустарники были рассмотрены как тип жизненных форм, включающий в себя деревянистые растения высотой от 0,5 до 6-10 м. При анализе разнообразия форм роста в этом типе биоморф оказалось, что необходима более детальная их классификация, что и было сделано (Истомина, Богомолова, 1991). В результате исследования онтоморфогенезов различных видов лесных кустарников были выделены следующие группы и подгруппы жизненных форм (рис.4.3).

1-я группа - *древовидные формы* (деревца) - близки к жизненной форме дерева, имеют более или менее выраженный ствол и крону, косовосходящее или ортотропное направление ветвей. Семенные особи довольно долго сохраняют главный корень. 2-я группа - *кустовидные формы* (кустарники) - имеют одновременно несколько стволиков (осей возобновления), возникающих из почек в базальной части куста - зоне кущения. 1-я подгруппа - *аэроксильные кустарники* - зона кущения находится над поверхностью почвы на небольшой высоте, продолжительность жизни стволиков 3-10 лет и более. В этой подгруппе можно

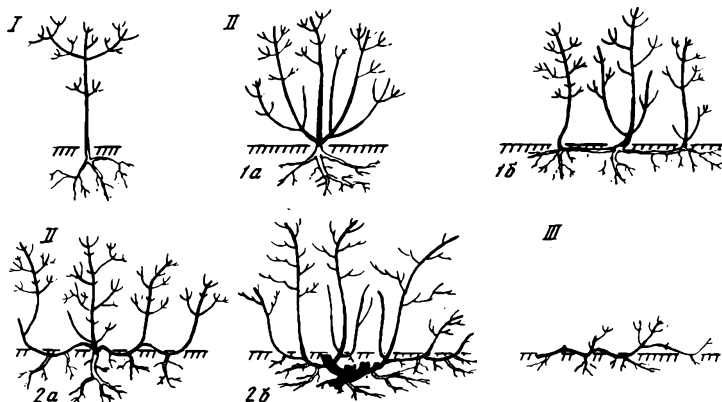


Рис. 4.3. Жизненные формы кустарников

I - древовидная форма (дерево); II - кустовидные формы: 1а - аэроксильный вегетативно неподвижный куст, 1б - аэроксильный вегетативно подвижный куст, 2а - эпигеогенно-геоксильный куст, 2б - гипогеогенно-геоксильный куст; III - форма стланика

выделить: а) вегетативно-неподвижный аэроксильный кустарник, у которого стволы расположены компактно и почти не образуют придаточных корней; б) вегетативно-подвижный аэроксильный кустарник, являющийся системой парциальных кустов корнеотпрыскового происхождения; парциальные образования этой системы могут быть представлены как одиночными стволиками (деревцами), так и кустами. 2-я подгруппа - геоксильные кустарники - зона кущения находится на уровне подстилки или под землей, характерны придаточное укоренение стволиков и наличие вегетативного разрастания с помощью специализированных корневищ: а) эпигеогенно-геоксильный кустарник - базальные части стволиков, возникающих надземно, втягиваются в подстилку благодаря сильному придаточному укоренению, образуя компактный куст (геоксильно-короткокорневищный; Гатцук, 1974). Полегание и укоренение стволиков или отдельных ветвей (возникновение эпигеогенных корневищ) с последующим развитием на них новых побеговых систем приводят к образованию рыхлых геоксильно - длиннокорневищных кустов; б) гипогеогенно-геоксильный кустарник (настоящий, по: Серебряков, 1962) - новые стволики возникают под землей из спящих почек в базальной части куста (компактная

форма) или из верхушечных почек гипогегенных корневищ (ксилоризомов), развивающихся из подземных спящих почек в основании осей, - "рыхлая", длиннокорневищная форма куста. В последнем случае каждый ствол обладает значительно большей самостоятельностью, чем у аэроксильных кустарников, так как он погружен в почву и формирует свою собственную придаточную корневую систему. 3-я группа - *стланик* - постоянно стелющаяся форма; побеги нарастают в основном плагиотропно, период ортотропного роста побегов относительно невелик (1-2 года); вновь образовавшиеся оси растения полегают и укореняются. К этой же группе была отнесена биоморфа, которую некоторые авторы называют "полустланик", так как различия между ними (у полустланика побеги формирования растут ортотропно, а у стланика - плагиотропно) не столь значимы для характеристики популяционного поведения кустарников.

По способности иметь тот или иной набор жизненных форм можно выделить следующие группы кустарников (табл.4.3).

К первой группе относится доминант кустарникового яруса лещина обыкновенная, которая во взрослом состоянии как в благоприятных, так и в неблагоприятных условиях не выходит за пределы гипогегенно-геоксильной биоморфы. Стабильность жизненной формы, высокая скорость роста и конкурентная мощность осей, большая продолжительность жизни куста, господство взрослых особей в популяциях - все эти признаки позволяют причислить лещину к конкурентно - сильным видам, виолентам кустарникового яруса. Пациентность этого вида по отношению к древесному ярусу проявляется в способности переходить в квазисенильное состояние в условиях слабой освещенности (2-3% от полного света).

Вторую группу образуют такие виды, как жимолость лесная, бересклеты бородавчатый и европейский, крушина ломкая, свидина кроваво-красная. Они отличаются широким набором жизненных форм, т.е. высокой степенью лабильности структуры особи, что помогает им не только выносить давление древесного и доминантов кустарникового ярусов, но и адекватно реагировать на изменения эколого-генотических условий. Фитоценотическая толерантность

Таблица 4.3

Варианты жизненных форм некоторых лесных кустарников

Вид	Фитоценотип (тип стратегии)	Варианты жизненных форм					
		1	2	3	4	5	6
Лещина обыкновенная	Виолент	+	-	-	-	-	+
Бересклет бородавчатый	Патнент	+	+	+	?	+	-
Бересклет европейский	"	+	+	+	?	+	-
Жимолость лесная	"	+	+	+	-	+	-
Крушина ломкая	"	+	+	-	+	+	-
Свидина	"	+	+	-	+	+	-
кровово-красная							
Бузина красная	Эксплерент	+	-	+	-	-	-
Бузина черная	"	+	-	+	-	-	-

Примечание. 1 - древовидная форма (деревце); 2 - стланник; 3 - 6 - кустовидные формы; 3 - 4 - аэроксильные кустарники: 3 - вегетативно неподвижный, 4 - вегетативно подвижный; 5 - 6 - геоксильные кустарники: 5 - эпигеогенно геоксильный, 6 - гипогеогенно геоксильный.

этих видов проявляется в том, что в благоприятной ценотической обстановке (вдоль просек, на опушках) они существуют в виде аэроксильного вегетативно неподвижного кустарника (жимолость, бересклеты, крушина, свидина) или в древовидной форме (жимолость, крушина, свидина). Под пологом леса все эти виды образуют более "рыхлые" формы - эпигеогенно-геоксильный кустарник (жимолость, бересклет), аэроксильный вегетативно подвижный кустарник (крушина, свидина), реже встречаются "деревца" вегетативного происхождения (бересклет бородавчатый). При сильном затенении (0,5-1,5% от полного света) эти жизненные формы заменяются формой стланника. Многообразие жизненных форм, вегетативная подвижность, способность максимально снижать приросты в условиях стресса - эти признаки характеризуют перечисленные виды как пациенты (толерантные виды) кустарникового яруса.

В третью группу попадают бузина красная и черная. Они отличаются небольшим разнообразием жизненных форм. Эти кустарники занимают наиболее нарушенные места в фитоценозах (вывалы, вырубки) и относятся по своим биологическим

особенностям (большая скорость роста на ранних этапах онтогенеза, мощные, но недолговечные оси возобновления, раннее плодоношение, малый срок существования квазисенильных особей, небольшая длительность жизни к эксплерентным (реактивным) видам .

Исследования некоторых черт популяционной жизни лесных кустарников показали, что существенное разнообразие их жизненных форм, возникающее в результате поливариантности онтогенеза, не выходит за пределы трех основных групп биоморф: древовидной, кустовидной и стланиковой. Наличие параллельных эколого-морфологических рядов жизненных форм в данном случае напоминает принцип параллельной изменчивости, сформулированный Н.И.Вавиловым в 1920 г. (Вавилов,1968) в форме закона гомологических рядов наследственной изменчивости. В сущности, здесь также можно говорить о параллельных гомологических рядах наследственных признаков в сфере вегетативных органов кустарников, хотя в отличие от гомологических рядов признаков генеративной сферы растений, изученных Н.И.Вавиловым, ряды признаков жизненных форм обнаруживают более отчетливую зависимость от эколого-ценотических условий. Подобное конвергентное сходство внешнего облика разных видов кустарникового яруса в однородной ценотической обстановке позволяет распространить приведенную классификацию на более широкий круг объектов (на виды родов - калина, черемуха, карагана, смородина, боярышник, шиповник), что подтверждается имеющимися в литературе данными по биоморфологии и популяционной биологии некоторых, не описанных выше видов кустарников (Буланая, 1985; Ревякина, 1987, 1991).

Таким образом, степень выраженности поливариантности онтогенеза у кустарников можно оценивать как одно из проявлений типа стратегии вида, а способность переходить в квазисенильное состояние или принимать стланиковую форму - как проявления фитоценотической толерантности вида.

4.3 Структура популяций кустарников

Детальные исследования онтогенеза лещины обыкновенной показали, что ее характерный спектр имеет максимум на средневозрастных генеративных особях. По предварительным данным подобный спектр (с максимумом на генеративном состоянии) имеют и другие лесные кустарники (бересклеты бородавчатый и европейский, свидина кроваво-красная жимолость лесная, крушина ломкая), но их базовый спектр может усложняться появлением дополнительного максимума на ювенильных и имматурных особях за счет превалирования вегетативного самоподдержания с глубоким омоложением (свидина, крушина и др.). Одной из характеристик фитоценотических позиций вида в ценозе является возрастной состав популяций. По соотношению возрастных групп можно судить о реальной жизни вида в ценозе, его устойчивости. Анализ возрастных спектров ценопопуляций лещины обыкновенной под пологом широколиственных лесов показывает существенное отличие этих спектров от характерного (табл.4.4).

Таблица 4.4
Возрастные спектры ценопопуляций лещины обыкновенной (в %) в различных условиях освещения

Возрастное состояние и происхождение	Местообитание и режим освещения		
	Под пологом леса (1) 0,5-1,5 %	Частичное освещение (2) 10-20 %	Полное освещение (3) 100 %
p	0,49	0	0
j (сем.)	0	0	0
j (вег.)	0,49	0	2,04
im(сем.)	0,98	0	2,04
im(вег.)	10,24	11,63	0
v	0,49	39,54	10,20
g1	0	23,26	63,27
g2	2,93	2,33	22,45
g3	23,42	0	0
ss	47,32	20,93	0
s+qs	13,66	2,33	0

Примечание. Данные по освещенности приведены, % от полного света. Местообитания: 1 - дубово-грабовый лес (N12 в табл.2.5); 2 - опушка того же леса; 3 - вырубка.

Для выяснения роли квазисенильных особей в популяциях лещины был проведен анализ возрастного состава популяций в дубово-грабовых лесах Украины на участках с разной степенью нарушенности и разным световым режимом. На пробных площадях с сомкнутостью крон 0,7-0,9 и освещенностью на уровне почвы 1,5-2,0 % от полного света популяции лещины представлены всеми возрастными группами и подгруппами, но с явным преобладанием старых генеративных и субсенильных особей (табл. 4.5). Практи-

Таблица 4.5

Возрастные спектры популяций лещины обыкновенной под пологом дубово-грабовых лесов (в %)

Возрастное состояние и происхождение	Номер пробной площади (табл.2.5)					
	15	14	12		13	
	Сомкнутость крон					
	0,7	0,8	0,8	0,7	0,7	0,9
p	0,18	0	0	0,49	2,53	0
j (сем.)	1,96	0,25	0	0	1,04	0
j (вер.)	0,18	4,74	0,77	0,49	0,87	0,43
im(сем.)	0,89	1,49	1,54	0,98	3,81	0
im(вер.)	10,53	45,64	8,53	10,24	13,17	17,02
v	1,07	13,72	4,63	0,49	5,03	0,43
g1	0,18	2,49	0,78	0	0,87	0
g2	6,07	1,25	10,08	2,93	0,17	0
g3	21,07	1,99	25,58	23,42	2,42	0
ss	49,82	12,97	31,78	47,32	31,19	40,43
s+qs	7,14	6,73	11,63	13,66	21,66	41,28
Омоложденные квазисенильные особи						
qs-im	0	3,99	1,55	0	13,30	0,43
qs-v	0,54	4,74	2,33	0	5,20	0
qs-g1	0,36	0	0	0	0	0

ческое отсутствие проростков и семенных ювенильных растений во всех этих ценозах показывает, что семенное возобновление под пологом дубово-грабового леса затруднено, а пополнение популяций происходит за счет молодых растений вегетативного происхождения. Малая доля виргинильных и молодых генеративных особей указывает на то, что лишь незначительная часть растений проходит полный онтогенез. Многочисленность групп субсенильных, а также сенильных особей свидетельствует о том, что ценопопуляция находится в условиях, не благоприятных для существования. Группа

субсенильных и сенильных растений лещины пополняется также и за счет сенильной партикуляции старых генеративных кустов.

Кроме перечисленных возрастных групп, на пробных площадях были описаны и учтены омоложенные растения лещины (табл.4.5). Присутствие омоложенных особей свидетельствует о неоднородности группы сенильных особей и участия в ее составе квазисенильных растений.

Наличие максимума на имматурных растениях вегетативного происхождения в Черном лесу объясняется особенностями почвы, ее увлажненностью и рыхлостью, что позволяет растениям образовывать многочисленные длинные ксилоризомы, дающие начало новым парциальным кустам. Формирование таких ксилоризомов предоставляет возможность растениям, находящимся в неблагоприятной фитоценотической обстановке и рано постаревшим, образовывать новые побеги, а затем и кусты в более подходящих условиях, т.е. "уползая" от старящего влияния материнских частей. В данной ценопопуляции увеличивается доля виргинильных особей, но к плодоношению переходит лишь небольшая часть растений. Остальные, произрастающие в худших условиях, являются резервом для пополнения групп субсенильных и сенильных растений. В то же время значительное число омоложенных особей свидетельствует о том, что пополнение ценопопуляции осуществляется не только за счет молодых растений вегетативного происхождения, но и за счет квазисенильных особей.

Анализ возрастного состава ценопопуляции лещины в одном из наиболее теневых вариантов широколиственных лесов Украины (грабиннике снытевом Каневского заповедника), при сомкнутости крон 0,9-1,0, показывает преобладание группы субсенильных, сенильных и квазисенильных растений наряду с вторым дополнительным максимумом на имматурных особях вегетативного происхождения. Это свидетельствует о наличии фитоценотического стресса, который испытывает популяция лещины.

Итак, в старовозрастных полидоминантных широколиственных лесах с более разнообразным режимом освещенности, нежели в сильно нарушенных рубками грабовых лесах с выровненным пологом, возрастной спектр лещины обыкновенной представлен

почти всеми возрастными группами с преобладанием старых генеративных и сенильных особей. Значительное преимущество молодых особей вегетативного происхождения над растениями семенного ряда указывает на ограниченность семенного возобновления в этих условиях. Существование омоложенных растений на более светлых участках ценоза (световых пятнах) демонстрирует возможность поддержания уровня численности популяции за счет квазисенильных особей. В реализации такой возможности можно убедиться, анализируя возрастной состав ценопопуляции лещины в полосе леса с сильным боковым освещением (на границе с вырубкой 9-летней давности). На этом участке, где освещенность за счет косых лучей солнца увеличилась до 10-15 % от полного света, максимум численности в возрастном спектре лещины приходится на виргинильные и молодые генеративные растения (табл.4.4). Однако детальный анализ подземных частей этих особей показывает, что все они возникли из квазисенильных растений .

На вырубке 10-летней давности в условиях 100%-ной освещенности (на уровне крон кустарников) максимум возрастного спектра ценопопуляции лещины приходится на молодые генеративные растения, а сенильные особи отсутствуют. Анатомический возраст самых старых осей кустов лещины на этом участке не превышал 15 лет, а большинство осей по морфологическим и анатомическим признакам были 8-9-летними (т.е. не превышали возраста вырубки). Было сделано предположение, что популяция эта состоит преимущественно из омоложенных особей квазисенильного происхождения, хотя в подземных частях исследованных кустов остатки старых ксилоризомов почти не сохранились. Это можно объяснить довольно большим промежутком времени с начала омоложения (10 лет) и интенсивным ростом придаточных корней, ускоряющим процессы разрушения материнской корневой системы. В случае рубки омоложение растений могло быть вызвано не только резкой сменой светового режима, но и повреждением их надземных частей. Роль "окон" в формировании популяционных локусов лещины обыкновенной становится хорошо заметной при описании изменений возрастного

состава и численности локусов в следующем ряду (Каневский заповедник): 1) сомкнутый полог - освещенность 0,8 %; 2) "окно" в пологе леса - освещенность 5-10 %; 3) смыкающееся "окно" в лесу - освещенность 2-3 % от полной (рис.4.4).

С образованием "окон" большая часть квазисенильных особей переходит в возрастные состояния g_1 и g_2 и существенно пополняют популяцию семенными и вегетативными особями. На опытных площадках численность лещины при этом возросла до 679 экз./га. При смыкании полога древесных видов нового поколения освещенность на уровне травяного покрова снижается, а генеративные особи и вновь образовавшийся подрост лещины переходят в квазисенильное состояние, в котором они способны находиться длительное время (10-20 лет) в ожидании образования нового "окна". В этой ситуации образование квазисенильных особей лещины обыкновенной не является случайным, а представляет практически единственный способ сохранения потомства в условиях недостаточной освещенности. Изменения численного и возрастного состава популяционных локусов других кустарников в связи с появлением "окна" показаны на рис. 4.4. Для этих кустарников под пологом леса характерен неполночленный возрастной спектр с максимумом на ювенильных и имматурных особях пониженной жизнеспособности, что объясняется существованием этих видов в условиях низкой освещенности в жизненных формах стланика или полустланика. Образование в данном случае большого количества парциальных побегов (рамет) увеличивает число фитоценотических единиц молодой части популяции, сохраняя таким образом ее устойчивость в ценозе. Стало быть, переход в квазисенильное состояние как способ преодоления фитоценотического стресса свойствен кустарниковым видам с небольшой вегетативной подвижностью.

Исследования показали, что под пологом леса все особи лещины находятся в квазисенильном состоянии, а численность их по расчетам на опытных площадках составляла 271 экз./га. Аналогичные явления наблюдаются и у других видов с малой вариабельностью жизненных форм (лещина обыкновенная, карагана древовидная, бузина). Вегетативно подвижные виды кустарников

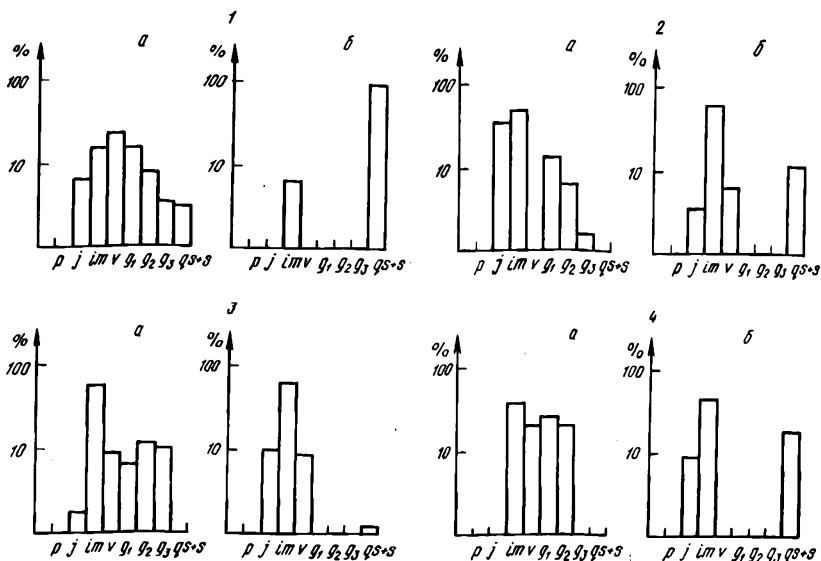


Рис. 4.4. Возрастные спектры ценопопуляций кустарников в разных условиях освещения (Каневский заповедник)

а - окно; б - полог; 1 - лещина; 2 - бересклет бородавчатый; 3 - свидина кроваво-красная; 4 - бузина черная

переносят неблагоприятные условия, в частности низкую освещенность, в форме стланика или полустланика, гораздо реже образуя квазисенильные особи (бересклеты европейский и бородавчатый, жимолость лесная, крушина ломкая, свидина кроваво-красная). Постоянное, хотя и довольно медленное, омоложение побеговых систем, избавление от угнетающего влияния стареющих материнских структур усиливает их фитоценотическую толерантность и позволяет длительно существовать в ценозе на низком уровне жизнеспособности и численности. В синузии кустарников гомеостаз популяций различных видов поддерживается двумя механизмами: квазисенильностью и "квазиювенильностью".

Заключение. Предварительный анализ доминирующих видов в синузии кустарников показал, что выявленное разнообразие популяционного поведения укладывается в основные типы, подробно рассмотренные при описании синузии деревьев. Наиболее яркая черта популяционного поведения кустарников - морфологическая

поливариантность или разнообразие жизненных форм, обеспечивающее стабильное присутствие вида в ценозе в условиях фитоценотического стресса. Большая лабильность жизненных форм в этой синузии обеспечивает относительно хорошую сохранность популяций многих видов кустарников в большинстве современных нарушенных рубками лесов.

Однако для синузии кустарников в отличие от синузии деревьев большая часть вопросов связанных с особенностями популяционного поведения осталась невыясненной. Наиболее существенные из них: экологическая дифференциация видов синузии, количественная характеристика ростовых и продукционных процессов, выявление основных типов характерных спектров, пространственной структуры ЭДЕ.

Хочется надеяться, что представленные в этой главе результаты изучения кустарников окажутся полезными для решения вопросов рекострукции устойчивых полидоминантных лесных сообществ.

ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИНУЗИЙ ТРАВ

Травяной покров восточноевропейских широколиственных лесов включает большой набор видов, отличающихся по особенностям распространения, экологии (см. разд. 1.2) и популяционного поведения. В разных частях ареала число видов трав в ассоциациях, выделенных на основе флористического метода (Клеопов, 1990), колеблется от 82 до 236. Их геоэлементный состав приведен в разд. 1.2, здесь же следует отметить, что основное ядро (константы и доминанты) составляют виды неморального флористического комплекса (Клеопов, 1990; Зозулин, 1955; Ниценко, 1969). Виды других флористических комплексов встречаются в меньшем числе и не во всех вариантах широколиственных лесов. Среди неморальных трав четко выделяются две группы видов, относящиеся к разным синузиям. Виды, вегетирующие рано весной до полного смыкания полога леса, образуют синузию эфемероидов (Горышина, 1969). Виды, вегетирующие в течение всего лета, объединяются в синузию дубравного ширококотравья (Шик, 1953; Горышина, 1975).

Как показали исследования Н.П.Ремизова с соавт. (1959) и Т.К.Горышиной (1969, 1975) синузии эфемероидов и ширококотравья в функциональном отношении выступают как комплементарные образования, дополняющие друг друга в использовании солнечной энергии и биогенных элементов в течение вегетационного периода. Этим определяется относительная функциональная самостоятельность травяного яруса в целом.

Специфика популяционного поведения, структура синузий эфемероидов и ширококотравья, а также их взаимоотношения подробно рассмотрены ранее (Смирнова, 1987). В связи с этим в данной главе основное внимание обращено на особенности популяционного поведения трав и структуры синузий по сравнению с синузиями деревьев и кустарников.

5.1. Онтогенез и разнообразие жизненных форм трав

Основное разнообразие жизненных форм трав, характеризующих особенности размещения в пространстве их органов (побегов, почек возобновления, корней), показано на рис. 5.1 и 5.2. Среди видов синузии эфемероидов можно выделить компактные формы (*Corydalis solida*, рис. 5.1.а), у которых в течение большей части онтогенеза как единого центра воздействия на среду существует особь семенного происхождения (генета). Во второй части - конце онтогенеза она в результате вегетативного размножения (не сопровождающегося вегетативным разрастанием) превращается в компактный клон, где господствуют старые генеративные или сенильные особи (раметы). Демографическая структура популяций видов такого типа определяется, в первую очередь, особенностями семенного самоподдержания.

Примером слабо диффузной жизненной формы являются виды типа *Dentaria bulbifera* (рис.5.1,б). У этого вида вегетативное разрастание составляет несколько сантиметров в год, а вегетативное размножение путем деления корневищ начинается с виргинильного состояния, и с этого момента в качестве единицы воздействия на среду выступает особь вегетативного происхождения (рамета). Множество рамет формирует слабо диффузный клон. Среди большой группы видов в синузиях эфемероидов и широколиственных, образующих слабо диффузные скопления рамет, онтогенез *Dentaria bulbifera* осложняется тем, что с начала плодоношения в пазухах нижних листьев генеративных побегов образуются вегетативные зачатки, развитие которых повторяет развитие онтогенеза генеты с ювенильного состояния. В этом случае самоподдержание популяций определяется раметами двух типов: участками корневищ и специализированными вегетативными почками (биологическим эквивалентом семян). В связи с подавленным семенным размножением образование молодых особей в популяциях видов такого типа почти целиком зависит от глубоко омоложенных рамет. Подобное разнообразие рамет отмечено у видов типа *Ficaria verna* (рис. 5.1,в).

Примеров диффузных форм роста больше всего в синузии

широкотравья. На рис. 5.2,а показан онтогенез *Mercurialis perennis* (Торопова, 1987). У этого вида в виргинильном возрастном состоянии начинается формирование гипогеегенных корневищ, из верхушечных почек которых развиваются парциальные кусты, повторяющие по особенностям побеговой структуры первичный куст имматурного растения. Взрослые особи такого типа образуют диффузные клоны (разной плотности в зависимости от мощности парциальных образований и длительности их жизни), где господствуют раметы, относящиеся к средней части онтогенеза (рис. 5.2,а, состояние g2). В пределах таких клонов семенное возобновление подавлено и самоподдержание осуществляется слабо омоложенными раметами.

Группа видов, образующих диффузные клоны, очень разнообразна: помимо гипогеегенных длиннокорневищных в нее входят столонообразующие, наземноползучие и корнеотпрысковые травы (Смирнова, 1987).

Виды со слабо диффузными (рис.5.2,б) и компактными клонами, а также виды, не способные к естественному клонированию (рис. 5.2,в), в синузии широкотравья сходны с такими же типами среди эфемероидов (см. рис.5.1).

При изучении видов синузии трав так же, как и всех предыдущих, большое разнообразие жизненных форм по необходимости ставит вопрос о том, что является единицей онтогенетического развития и соответственно элементом популяции. Описания конкретных онтогенезов около 100 видов деревьев, кустарников и трав (Диагнозы и ключи..., 1987, 1989; Истомина, Богомолова, 1991) показали, что при выборе счетной единицы целесообразно использовать классификацию жизненных форм по особенностям пространственной структуры взрослых особей. При таком подходе выделяются три типа жизненных форм (Ценопопуляции растений, 1988): 1) моноцентрический, 2) неявнополицентрический, 3) явнополицентрический (рис.5.3).

Взрослые особи моноцентрических видов характеризуются тем, что корни, побеги (у одноосных биоморф только один побег) и почки возобновления сконцентрированы в единственном центре, который и является центром разрастания особи. К типу

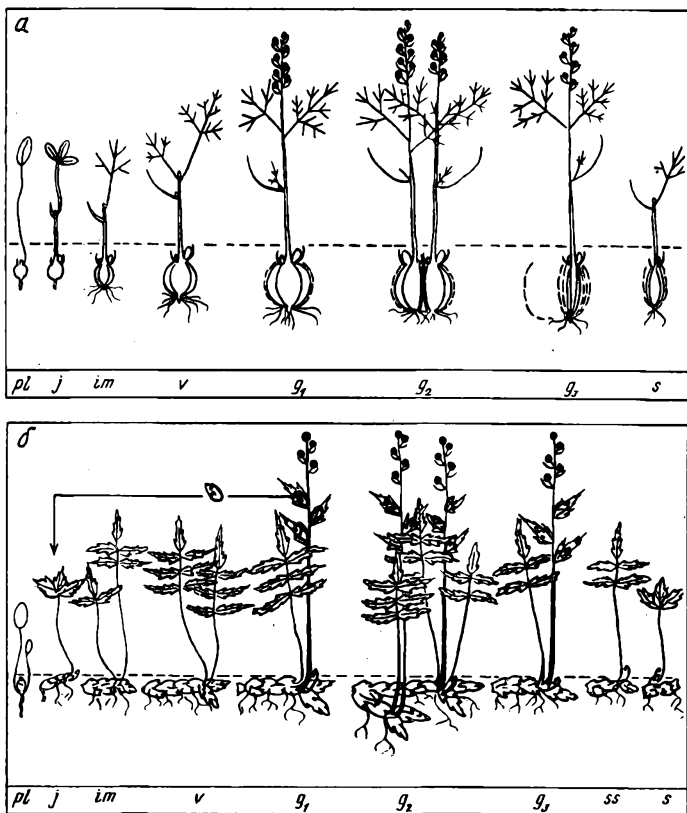


Рис. 5.1. Онтогенез некоторых видов синузнии эфемероидов
 а - *Corydalis solida*; б - *Dentaria bulbifera*; в - *Ficaria verna*

моноцентрических жизненных форм относятся главным образом вегетативно неподвижные и малоподвижные виды: стержнекорневые, дерновинные, клубневые и луковичные травы, аэроксилные кустарники и большинство деревьев. При отсутствии вегетативного размножения счетной единицей в популяции (элементом популяции) выступает генета, в случае вегетативного размножения - компактный клон (генета, разделившаяся на несколько рамет) или отдельные партикулы (раметы).

Взрослые особи видов, типичных для явнополицентрических биоморф, характеризуются наличием нескольких четко выраженных центров разрастания особи, являющихся в то же время и центрами

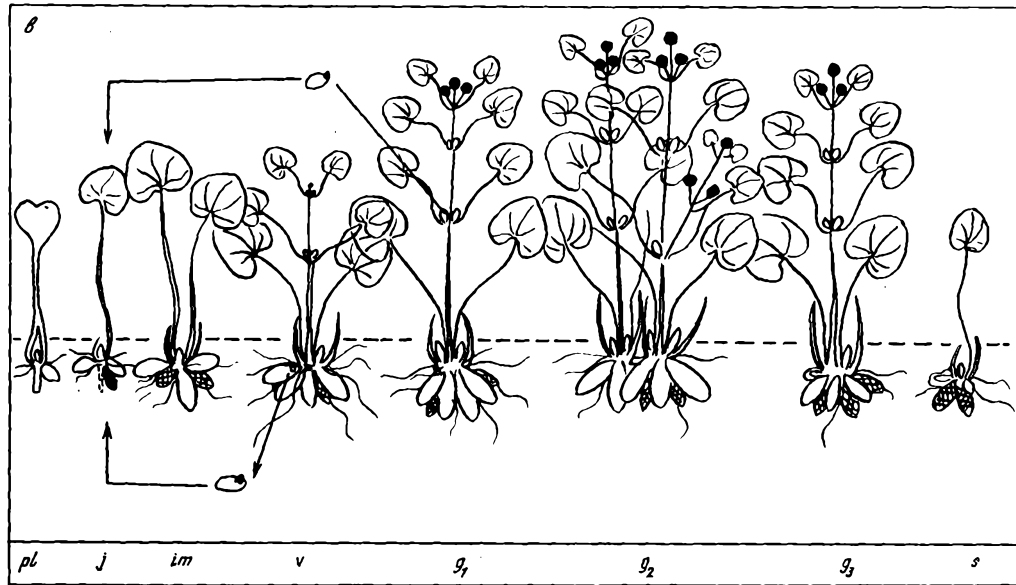


Рис. 5.1в (окончание)

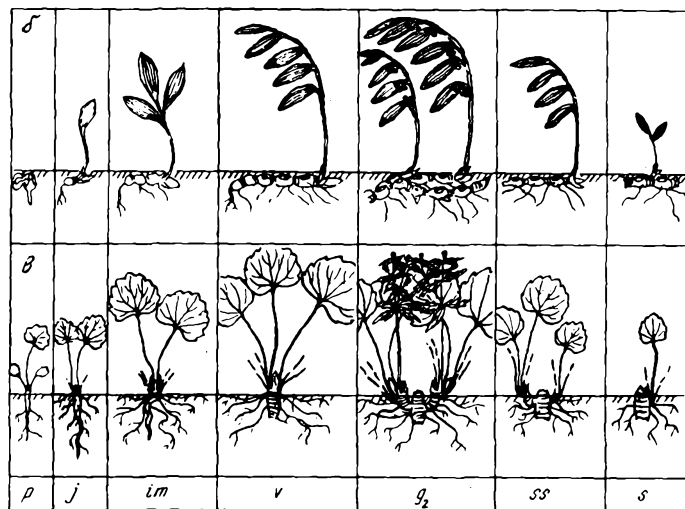
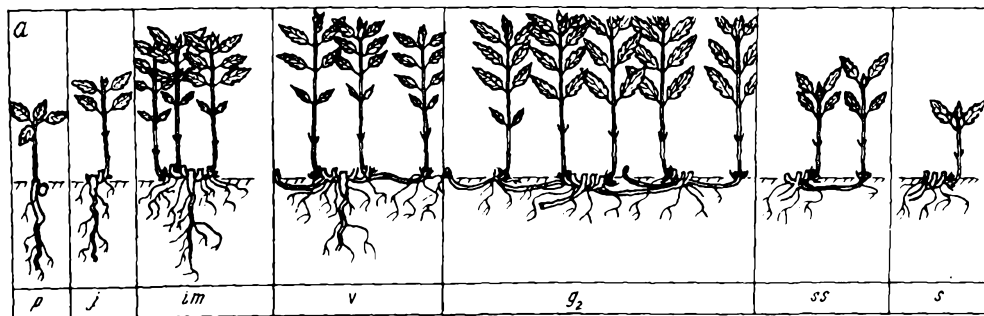


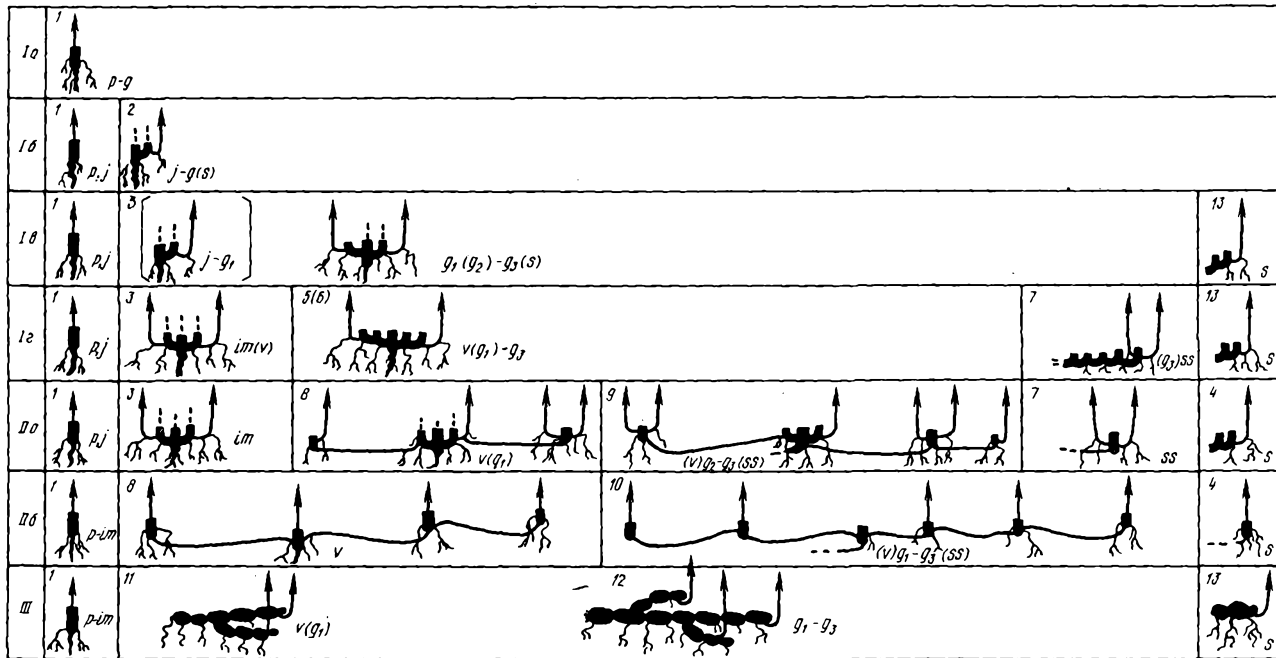
Рис. 5.2. Онтогенез некоторых видов синузнии ширококравья.

а – *Mercurialis perennis*; б – *Polygonatum multiflorum*; в – *Ranunculus cassubicus*

воздействия на среду. Каждый из таких центров - место сосредоточения корней, побегов и почек возобновления - и представляет собой относительно автономную часть особи. Такими центрами могут быть парциальные кусты и при отсутствии кушения парциальные побеги. У особей явнополицентрических видов отдельные центры соединены между собой специализированными побегами разрастания (коммуникациями), которыми могут быть и гипогеогенные корневища, и столоны, и наземноползучие, и лежащие побеги. Явнополицентрические виды описаны среди самых разных жизненных форм: от деревьев до вегетативных малолетников (Ценопопуляции растений, 1976).

Взрослые особи видов, относящихся к неявнополицентрическому типу биоморф, так же как и в предыдущем типе, имеют несколько центров разрастания (центров сосредоточения биомассы, центров воздействия на среду). Однако в онтогенезе особи эти центры возникают настолько близко, что практически их трудно разграничить. Тесная скученность этих центров приводит к тому, что биомасса в пределах неявнополицентрических особей распределена относительно равномерно. Примерами неявнополицентрических видов могут быть короткорневищные и корневищно-кистекокорневые травы, кустарнички и кустарники (Ценопопуляции, 1976).

Формирование полицентрических жизненных форм связано с процессом морфологической дезинтеграции. Морфологическую дезинтеграцию можно определить как процесс, приводящий к появлению четко обособленных структурных элементов в пределах особи, способных (при отделении) к самостоятельному существованию и развитию. Полная морфологическая дезинтеграция, когда бы она не происходила, - в начале, в середине или конце онтогенеза, означает вегетативное размножение. Частичная морфологическая дезинтеграция проявляется в относительной автономизации отдельных частей особи - побегов или их групп. Примерами частичной дезинтеграции будут: начальные этапы партикуляции, а также укоренение отдельного парциального побега или куста в пределах явнополицентрической особи.



Учитывая тип биоморфы взрослой особи, наличие и характер дезинтеграции, а также изменения этих показателей в ходе онтогенеза, можно выделить несколько моделей хода онтогенеза применительно к растениям широколиственных лесов (рис.5.3), при этом в качестве результирующего морфологического признака выступают фазы морфогенеза. В синузиях трав, в пределах моноцентрических биоморф выделяются четыре модели хода морфогенеза: первая - без дезинтеграции особей (рис.5.3, Ia); вторая, третья и четвертая - с полной ранней (или поздней неспециализированной) дезинтеграцией (рис.5.3, Ib,в,г). В первой модели (тип *Alliaria petiolata*) особи видов в течение всего онтогенеза представлены первичным побегом или первичным побегом и главным симподием (виды рода *Gagea*). Во второй (тип *Corydalis cava*) особь в течение большей части онтогенеза существует в виде первичного побега (или "главной оси"), а в конце онтогенеза у части особей образуются неветвящиеся партикулы, старые генеративные или сенильные. В третьей (тип *Scilla sibirica*, виды *Corydalis* секции *Pes-gallinaceus*) особь в течение онтогенеза проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег - (главный симподий) - первичный куст - неветвящаяся партикула. Полная дезинтеграция наступает в средневозрастном или старом генеративном состоянии. В четвертой (тип *Poa nemoralis*, включающий большинство лесных злаков, некоторые осоки и разнотравье) особь в течение онтогенеза проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег - первичный куст - рыхлый куст (дерновина) - кустящаяся партикула - некустящаяся партикула.



Рис. 5.3. Жизненные формы и модели хода онтоморфогенеза у трав

I - моноцентрические биоморфы. а - без дезинтеграции, б,в,г - с полной неспециализированной дезинтеграцией; II - явнополицентрические биоморфы: а - кустящаяся, б - некустящаяся; III - неявно-полицентрическая биоморфа; 1 - первичный побег; 2 - главный симподий; 3 - первичный куст; 4 - некустящаяся партикула; 5 - компактная и 6 - рыхлая дерновины; 7 - кустящаяся партикула; 8 - система первичного и парциальных кустов; 9 - система парциальных кустов; 10 - система парциальных побегов; 11 - первичный побег или главная ось с диффузным подземным ветвлением; 12 - партикула с диффузным подземным ветвлением; 13 - неветвящаяся партикула

В явнополицентрическом типе биоморф выделены две модели хода морфогенеза с полной ранней специализированной дезинтеграцией. В первой (рис.5.3, IIa) (тип *Carex pilosa*) особь в течение онтогенеза проходит фазы: первичного побега - первичного куста - системы первичного и парциальных кустов - системы парциальных кустов - парциального куста. У особей видов, относящихся к этой модели, довольно рано (еще в прегенеративном периоде) проявляется частичная специализированная дезинтеграция, приводящая к возникновению системы первичного и парциальных кустов. В генеративном периоде осуществляется полная специализированная дезинтеграция, приводящая к вегетативному размножению, в ходе этого процесса неоднократно возникают явнополицентрические особи второго и последующих поколений. В постгенеративном периоде вегетативное размножение приводит к образованию вторичных моноцентрических особей, представленных одиночными парциальными кустами или побегами. При этом формируется диффузный клон, образование которого определяет первичную диффузную пространственную структуру ценопопуляции. Во второй модели (рис.5.3, IIб) (тип *Aegorodium podagraria*) происходят сходные с первой изменения структуры особи в ходе онтогенеза. Здесь выделяются следующие фазы морфогенеза: первичный побег - система первичного и парциального побегов - система парциальных побегов - парциальный побег. Так же, как и в предыдущей модели, в результате вегетативного размножения возникает диффузный клон.

В неявнополицентрическом типе биоморф описана одна модель (тип *Asarum europaicum*). Особи видов, относящихся к данной модели (рис.5.3, III), проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег - первичный побег с диффузным подземным ветвлением и придаточным укоренением - партикула с диффузным подземным ветвлением и придаточным укоренением - неветвящаяся партикула с придаточным укоренением. У видов, относящихся к этой модели, начальные этапы неспециализированной морфологической дезинтеграции отмечаются еще в прегенеративном периоде. Полная дезинтеграция осуществляется в генеративном периоде, обособляющиеся особи имеют неявнополицентрическую

структуру. Рассмотренные особенности хода морфогенеза определяют структуру элемента популяции в связи с этим онтоморфогенетические исследования являются необходимой основой для анализа поведения видов.

5.2. Основные особенности популяционного поведения видов в синузнях трав

Проведенные ранее исследования травяного покрова широколиственных лесов (Смирнова, 1987) показали, что в обеих синузнях трав можно выделить те же типы и варианты популяционного поведения, что и в синузнях деревьев и кустарников (см. гл. 3 и 4). Различия проявляются на уровне частных свойств поведения и количественных значений. Для простоты сравнения описания биологических особенностей трав по интегральным свойствам популяционного поведения проводятся в том же порядке, что и для деревьев (рис.5.4).

1. *Реактивность*. Это свойство оценивалось по потенциальной семенной и вегетативной продуктивности (число вегетативных зачатков), темпам роста и развития в онтогенезе, длительности процессов роста и новообразования побегов и корней в течение вегетационного периода, скорости вегетативного разрастания и пр. (Смирнова, 1987).

У исследованных видов трав реактивность проявляется в очень высокой потенциальной семенной (*Alliaria petiolata*) или вегетативной (*Glechoma hirsuta*, *Gagea lutea*) продуктивности, или в максимальных значений обоих этих признаков (*Urtica dioica*, *Tulipa biebersteiniana*). У реактивных видов, размножающихся вегетативно, высокая продуктивность вегетативных зачатков положительно коррелирует с очень большой вегетативной подвижностью (до 100-150 см в год у *Urtica dioica*, *Glechoma hirsuta*, *Asperula odorata* и др.). Как у деревьев и кустарников, у трав максимальная продуктивность диаспор положительно связана с коротким онтогенезом и ранним началом размножения, а также с минимальной биомассой и плотностью популяций.

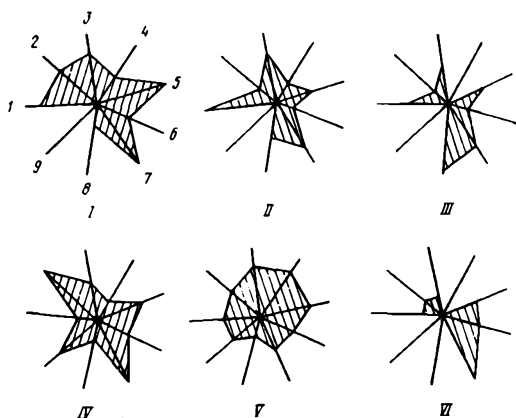


Рис. 5.4. Соотношение некоторых свойств поведения модельных видов синузий эфемерондов и широколиствя (в баллах)

I - *Allium ursinum*; II - *Ficaria verna*; III - *Cagea lutea*; IV - *Aegopodium podagraria*; V - *Asarum europaeum*; VI - *Alliaria petiolata*; 1 - объемная биомасса (мг/куб.см); 2 - плотность популяции (г/0,25 кв.м); 3 - длительность удержания территории (годы); 4 - численность квазисеменных и семенных особей в популяциях (%); 5 - биомасса элемента (г); 6 - длительность ростовых процессов (месяцы); 7 - потенциальная семенная продуктивность (семян на элемент); 8 - потенциальная вегетативная продуктивность (диаспор на элемент); 9 - вегетативная подвижность (см/год)

II. Конкуренентоспособность у трав оценивалась по таким признакам, как биомасса особей (или иного элемента популяции), объемная биомасса, УПЛ, плотность популяции и др. Конкуренентные виды обеих синузий отличаются максимальной биомассой, объемной биомассой (в отличие от деревьев этот показатель рассчитывается на единицу объема фитосферы, а не на единицу площади проекции кроны), высокими значениями УПЛ (*Allium ursinum*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* и др.). Эти признаки, характеризующие высокую интенсивность процессов жизнедеятельности, положительно коррелируют с большой длительностью удержания территории элементами популяции.

III. Толерантность у трав оценивалась по признакам, косвенно характеризующим низкую интенсивность процессов жизнедеятельности. Среди них следует отметить небольшой среднегодовой прирост биомассы, минимальные (среди видов синузии) темпы

роста и развития в молодости, низкую потенциальную и фактическую продуктивность семян и вегетативных зачатков, малую вегетативную подвижность или ее отсутствие (*Asarum europaicum*, *Anemone ranunculoides*, виды рода *Dentaria*, *Orobus vernus* и др.). Этот набор свойств положительно коррелирует с большой длительностью онтогенеза, большой биомассой особей, с образованием компактных или слабо диффузных клонов.

На основании исследования перечисленных свойств трав (Смирнова, 1987) ранее были составлены следующие классификации типов популяционного поведения отдельно для синузий эфемероидов и ширококравья.

Синузия эфемероидов:

I тип - конкурентные виды (виоленты)

1-й подтип - типично конкурентные: а) вегетативное размножение представляет собой зрелую партикуляцию: *Allium ursinum*, *A. victorialis* (модельный вид - *Allium ursinum*); б) вегетативное размножение представляет собой ювенильную партикуляцию: *Ficaria verna*.

2-й подтип - толерантно-конкурентные: а) вегетативное размножение представляет собой старческую партикуляцию или оно отсутствует: *Corydalis cava*, *C. marschalliana*, *C. solida*, *C. intermedia*, *C. caucasica*, *Scilla sibirica*, *S. bifolia* (модельный вид *Corydalis solida*).

II тип - толерантные виды (пациенты)

а) вегетативно малоподвижные: *Anemone ranunculoides*, *A. nemorosa*, *Dentaria bulbifera*, *D. quinquefolia* (модельный вид *Anemone ranunculoides*).

III тип - реактивные виды (эксплеренты)

а) вегетативно неподвижные: *Gagea lutea*, *G. minima*, *G. erubescens*, *G. granulosa* (модельный вид *Gagea lutea*); б) вегетативно подвижные: *Tulipa biebersteiniana*.

Синузия ширококравья:

I тип - конкурентные виды (виоленты)

а) вегетативно подвижные: *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis*, *Convallaria majalis* (модельный вид *Aegopodium podagraria*).

II тип - толерантные виды (пациенты)

а) вегетативно малоподвижные: *Asarum europaeum*, *Carex digitata*, *C. rhizina*, *Pulmonaria obscura*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia*, *Viola mirabilis* (модельный вид *Asarum europaeum*); б) вегетативно неподвижные: *Brachypodium sylvaticum*, *Campanula latifolia*, *C. trachelium*, *C. ranunculoides*, *Carex sylvatica*, *Dactylis glomerata*, *Festuca gigantea*, *F. sylvatica*, *Geum urbanum*, *Melica nutans*, *Orobus vernus*, *Poa nemoralis*, *Ranunculus cassubicus*, *Scrophularia nodosa*, *Scutellaria altissima*, *Zerna benekenii* (модельный вид *Orobus vernus*).

III тип - реактивные виды (эксплеренты)

1-й подтип - конкурентно-реактивные: а) вегетативно подвижные *Ajuga genevensis*, *A. reptans*, *Galeobdolon luteum*, *Millium effusum*, *Viola odorata* (модельный вид *Ajuga genevensis*); б) вегетативно неподвижные: *Lamium maculatum*.

2-й подтип - собственно реактивные: а) вегетативно подвижные: *Asperula odorata*, *Glechoma hirsuta*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica* (модельный вид *Asperula odorata*); б) вегетативно неподвижные: *Alliaria petiolata*, *Chaerophyllum temulum*, *Geranium robertianum*, *Torilis japonica* (модельный вид *Alliaria petiolata*).

5.3. Возрастная и пространственная структура популяций трав

В связи с небольшими размерами ЭДЕ и малым временем циклов оборота поколений формирование характерных онтогенетических спектров трав возможно даже в нарушенных сообществах, где реальные онтогенетические спектры деревьев и кустарников отличаются от характерных. Такая особенность трав позволила получить характерные спектры непосредственными подсчетами в природе на постоянных картированных площадках (см. разд. 2.3). У травянистых растений широколиственных лесов выделено 3 типа и 11 вариантов характерных спектров (табл.5.1). Для первого типа характерны левосторонние спектры, абсолютный максимум в них приходится на молодые особи (от ювенильных до молодых генеративных). Спектры этого типа могут характеризо-

Распределение травянистых растений широколиственных лесов по типам и вариантам характерных возрастных спектров

Способ самоподдержания и его вариант	Типы характерных спектров (по положению основного максимума)		
	I(p - g1)	II(g2)	III(g3 - ss)
Семенной	Виды рода <i>Corydalis</i> , <i>Scilla</i> , <i>Alliaria petiolata</i> , <i>Chaerophyllum temulum</i> , <i>Torilis japonica</i> , <i>Lamium maculatum</i> , <i>Erythronium sibiricum</i>	<i>Geum urbanum</i> , <i>Orobolus vernus</i> , <i>Ranunculus casubicus</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Carex sylvatica</i>	
<p>Вегетативный</p> <p>глубокоомоложенными зачатками глубоко- и неглубокоомоложенными зачатками</p> <p>неглубокоомоложенными зачатками (фитоценологически неплощадные спектры)</p>	Виды рода <i>Gagea</i>	<i>Dentaria bulbifera</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>
<p>Смешанный</p> <p>семенной и вегетативный (глубокоомоложенными зачатками)</p> <p>семенной и вегетативный (глубоко- и неглубокоомоложенными зачатками)</p> <p>семенной и вегетативный (неглубокоомоложенными зачатками)</p>	<i>Ficaria verna</i> , <i>Tulipa beibersteiniana</i>	<i>Viola oborata</i> , <i>Ajuga genevensis</i>	
		<i>Viola mirabilis</i>	
		<i>Allium ursinum</i> , <i>A. victorialis</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Paris quadrifolia</i>	<i>Poa nemoralis</i> , <i>Carex digitata</i> , <i>C. sylvatica</i>

ваться как полным набором возрастных состояний (полноценные спектры), так и отсутствием некоторых возрастных групп (спектры облигатно неполноценные). Спектры второго и третьего типа более устойчивы (по сравнению с первым типом) по соотношению возрастных групп и особенно по положению абсолютного максимума. Однако молодая часть популяции у этих типов может проявлять значительную лабильность, связанную с периодичностью семенного размножения; у видов с вегетативным самоподдержанием возможны изменения в соотношении возрастных групп в результате периодичности вегетативного размножения (например, у сныти). Следует отметить, что у длиннокорневищных растений типа сныти, возобновляющихся только неглубоко-омоложенными особями, динамические явления в популяциях происходят на уровне парциальных образований (элементов популяции, являющихся частями особи), в то время как состав особей остается стабильным.

Популяции могут достигать устойчивого состояния при разном сочетании возрастных групп, которое соответствует условиям существования вида в определенном фитоценозе. Одни растения достигают дефинитивного состояния на уровне молодых нормальных популяций (виды родов *Corydalis*, *Gagea*, *Scilla*), другие - зрелых (*Asarum europaeum*, *Pulmonaris obscura*, *Carex pilosa*), третьи - старых (*Poa nemoralis*, *Carex digitata*).

Пространственная структура ЭДЕ определяется, в первую очередь, такими биологическими особенностями растений, как тип биоморфы, скорость и способы распространения диаспор. В настоящей работе принято предварительное разделение первичной пространственной структуры на три типа: компактное размещение, диффузное и компактно-диффузное.

Компактное размещение определяется господством в популяциях компактных клонов и почти полным отсутствием диффузного размещения молодых особей, возникших из семян или глубокоомоложенных диаспор. Такое размещение часто наблюдается в популяциях видов рода *Gagea* при сомкнутом травяном покрове, где семенное возобновление практически полностью прекращается, а отсутствие вегетативной подвижности определяет компактное расположение молодых особей. Компактно-диффузное размещение

достигается при наличии компактных клонов и энергичного семенного размножения, например у видов рода *Allium*, *Ficaria verna* и др. Диффузное размещение наблюдается как при отсутствии вегетативного размножения (виды рода *Corydalis*), так и при исключительно вегетативном самоподдержании популяций (*Aegoropodium podagraria*, *Carex pilosa* и т.д.). Структура и развитие клонов в синузиях трав описаны ранее (Смирнова, 1987).

5.4. Структура и взаимодействие синузий трав

Анализ особенностей онтогенетических спектров и специфики пространственной структуры популяций трав разных типов популяционного поведения, совместно обитающих в пределах одного сообщества, показал, что при отсутствии микронарушений (порон животных, вывалы и пр.) конкурентные виды начинают доминировать (см. табл. 5.2) и их конкретные онтогенетические спектры соответствуют характерным (рис. 5.5, а, д, и). В тоже самое время онтогенетические спектры толерантных видов (рис. 5.5, в, е, з, к, м) и реактивных видов (рис. 5.5, ж, л) имеют фрагментарный, регрессивный или инвазионный характер и далеки от устойчивого состояния. Характерные онтогенетические спектры толерантных и реактивных видов (*Lamium maculatum* на рис. 5.5, IV, N 1,2) можно увидеть на тех участках сообщества, где недавно прошли естественные нарушения травяного покрова.

Наличие мозаики разного масштаба в травяном покрове дает возможность травам всех типов и вариантов популяционного поведения постоянно присутствовать в ценозах. При отсутствии антропогенных или зоогенных нарушений в каждой из синузий трав господствуют виды конкурентного типа. Конкретные варианты такой структуры синузий детально рассмотрены ранее (Смирнова, 1987).

Анализ взаимоотношения синузий эфемероидов и ширококравья показал, что в широком диапазоне экологических факторов они выступают как комплементарные образования, определяя относительно стабильную биомассу травяного покрова в целом. В эколо-

Относительное участие в общей численности (а) и биомассе (б) групп видов ширококравья, отличающихся по поведению (в%)

N пробной площади в табл.2.5	Виды группы					яснотка	Виды группы		Общая	
	сныти	копытня	сочевичника	живучки	ясенника		ночницы	численность элементов на 0,25 кв.м	биомасса, г на 0,25 кв.м	
N2. Ассоциация <i>Carpineto-Nemoretum ucrainicum</i>										
N 12	a	9,24	3,92	1,67	2,08	0,68	17,63	4,77	29,32	
	б	89,42	2,07	0,82	3,14	1,28	2,40	0,87		31,27
N 13	a	82,14	2,03	0,91	1,39	0,92	10,10	2,51	32,18	
	б	91,42	1,09	0,62	0,85	0,36	4,17	-1,49		24,41
N4. Ассоциация <i>Mixto-Nemoretum tanaiticum</i>										
N 16	a	95,76	2,58	0,08		1,37	0,21		24,03	
	б	94,58	3,62	0,67		1,08	0,04			22,52
N 24	a	81,09	5,85	0,68		0,34	12,04		17,61	
	б	92,18	3,07	0,89		0,05	3,81			31,18
N6. Ассоциация <i>Tilieto-Nemoretum vulgense</i>										
N 30	a	89,78	2,53					7,68	48,18	
	б	86,35	10,30					3,35		27,48

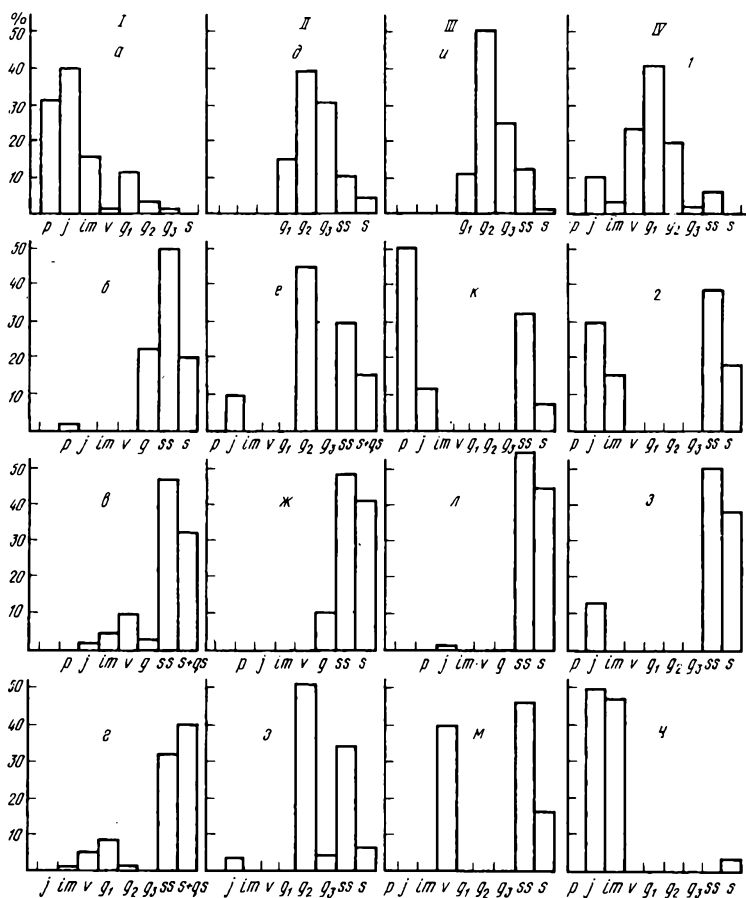


Рис. 5.5. Возрастной состав популяции трав

а - *Allium ursinum*; б - *Scilla sibirica*; в - *Anemone ranunculoides*; г - *Ficaria verna*; д - *Aegopodium podagraria*; е - *Polygonatum multiflorum*; ж - *Asperula odorata*; з - *Millium effusum*; и - *Carex pilosa*; к - *Asarum europaeum*; л - *Stellaria holostea*; м - *Orobus vernus*; I - *Carpinetum allioso-ursinum*, Каневский заповедник (Украина); II - *Quercetum caricoso-aegorodiosum*, Теллермановское лесничество (Россия); III - *Quercetum caricoso-pilosum*, там же; IV - *Quercetum aegorodiosomercurialisosum*; 1 - *Lamium maculatum* (чистые заросли); 2 - *Lamium maculatum* + *Aegopodium podagraria* (смешанные заросли); 3 - *Lamium maculatum* + *Mercurialis perennis* (то же); 4 - *Lamium maculatum* + *Asarum europaeum* (то же)

гически стрессовых местообитаниях (в крайних членах ксерофильного или гидрофильного рядов) господство переходит к отдельным представителям той или иной синузии. При этом многовидовые синузии преобразуются в экотопически обусловленные группировки (табл. 5.2).

Заключение. Сравнение биологических особенностей видов в синузиях трав, кустарников и деревьев демонстрирует значительное сходство не только основных типов и вариантов популяционного поведения (что проявляется в сходстве соответствующих классификаций), но и частных свойств, характеризующих проявления конкурентоспособности, толерантности или реактивности. Такое сходство в организации разных синузий дает возможность предположить, что анализ популяционного поведения видов (включая особенности пространственно-временной организации популяционных единиц разного ранга) будет перспективным при попытках реконструкции климаксовой структуры фито- и биоценозов.

Глава 6

МОЗАИЧНО-ЯРУСНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕНАРУШЕННЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЦЕНОЗОВ

Предшествующий анализ особенностей популяционного поведения видов синузий деревьев, кустарников и трав (см. гл. 3,4,5) выявил как их принципиальное сходство, так и существенные различия. Сходство популяционного поведения видов разных синузий проявляется в том, что в оптимальных условиях и при отсутствии антропогенных воздействий все виды имеют полночленные популяции с характерными возрастными спектрами, причем господствующее положение (по биомассе и, вероятно, по численности) занимают конкурентные и конкурентно-толерантные виды. Существенные различия определяются тем, что взрослые особи древесных видов, превышая на несколько порядков по размерам и биомассе представителей других синузий, выступают как мощные преобразователи. Мозаично-ярусная организация устойчиво существующей древесной синузии создает гетерогенную среду обитания для остальных ценозообразователей с благоприятными и неблагоприятными микроместообитаниями.

Среди всего многообразия сохранившихся к настоящему времени осколков широколиственных лесов, в которых древесная синузия представлена полночленными популяциями, можно выделить две группы сообществ: моно- и полидоминантные.

В качестве примера монодоминантных сообществ рассмотрим некоторые варианты буковых лесов Карпат (ассоциация *Fagetum rodolicum*). На рис.6.1 показан цикл развития возрастных парцел бука: полный цикл осуществляется, когда особи первого яруса (g2, g3) переходят в сенильное состояние и умирают; сокращенные циклы возникают вследствие отмирания генеративных особей с виргинильным и иматурным подростом. В этих лесах возрастные локусы, выделяемые в популяциях древесного эдификатора, отличаются не только преобладанием особей определенного

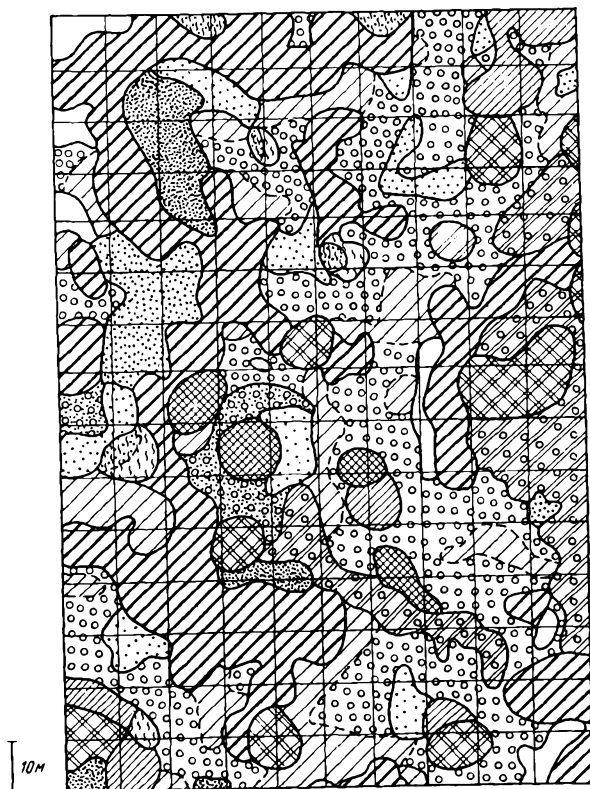
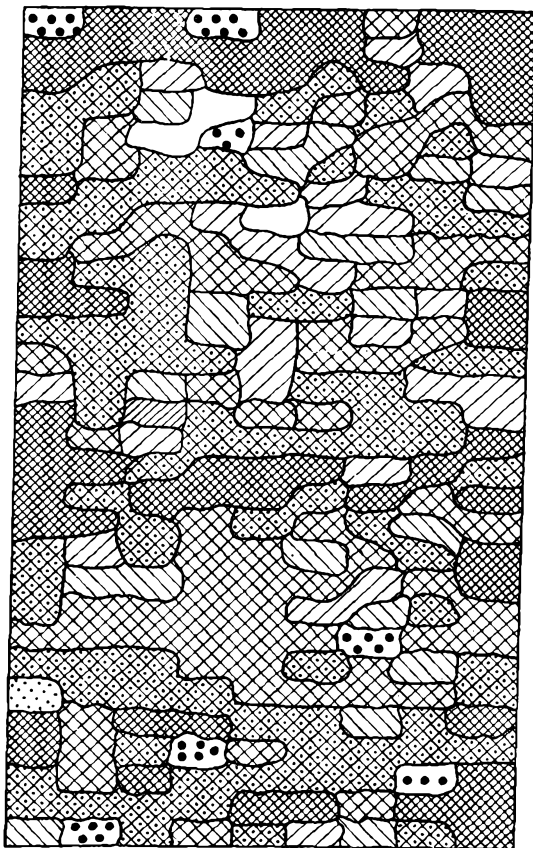


Рис. 6.1. Мозанчная структура широколиственного леса

А - Возрастные парцеллы (названия даны по господствующим возрастным состояниям): 1 - im , 2 - $im+v1$, 3 - v , 4 - $g1$, 5 - $g2$, 6 - $g2+g3$, 7 - $g2+g3+im$, 8 - $g2+g3+v$, 9 - g , 10 - $g3+im$, 11 - $g3+s$, 12 - $s+v$, 13 - s , 14 - $s+im$



Б

Рис. 6.1. (окончание). Мозаичная структура широколиственного леса

Б - мозаика освещенности (густота штриховки соответствует уровню освещенности на высоте 1.5 м; светлые участки - высокая освещенность, густая штриховка - низкая)

возрастного состояния, но и их плотностью, вертикальными и горизонтальными размерами. Под кронами деревьев бука (в разном их возрасте) меняется проективное покрытие и видовой состав трав. Различны условия освещения крон деревьев молодого поколения (табл. 6.1). В целом популяционные локусы бука в совокупности с видами других синузий образуют возрастные биогеоценотические парцеллы (Дылис, 1978).

Таблица 6.1

Некоторые характеристики возрастных парцелл в буковых лесах
Карпатского заповедника

Характеристика парцеллы	Возрастные парцеллы						
	im	v	g1	g2+g 3	g+im	g+v	s+v
Продолжительность жизни, лет	20	40	60	100	140	-	-
Высота особей, м	1-5	4-18	14-26	22- 40	-	-	14-26
Плотность шт./га,	2250	1130	240	210	200	120	90
	0						
Минимальная площадь парцеллы, кв. м-	50	110	140	150	170	200	150
Покровие трав, %	80	5	10	15	40	5	40
Освещенность, %	6	12	70	100	4	8	8

В полидоминантных лесах, где древесную синузию составляют несколько видов, ситуация значительно сложнее. Сложность возникает не из-за принципиальных различий в организации моно- и полидоминантных лесов, а вследствие различий в биологии и экологии (разная длительность онтогенезов, многообразие способов размножения, разное отношение к свету) древесных видов, произрастающих в одном ценозе. В отличие от монодоминантных бучин полидоминантные широколиственные леса с господством дуба черешчатого и других древесных эдификаторов должны сохранять стабильность не только возрастного, но и видового состава во времени. Это возможно при одновременном присутствии полного набора возрастных локусов всех доминантов. Основной эдификатор - дуб черешчатый - как наиболее долгоживущий и светолюбивый вид может образовывать устойчивые популяции, только поддерживая самую крупную, наиболее длительно существующую мозаику возрастных локусов. Популяции сопутствующих видов деревьев по

масштабу пространственной и временной неоднородности меньше дуба и могут осуществлять постоянную смену поколений в пределах возрастных локусов дуба (рис. 6.2). Сочетание популяционных локусов разных видов на одной площади имеет отличительные признаки биогеоценотических парцелл. Фактически популяция дуба формирует самый крупный уровень неоднородности ценоза, на который накладываются более мелкие. Дополнительная более мелкая мозаика древесной синузии образуется в популяциях теневыносливых короткоживущих деревьев. В пространственных границах генеративных локусов популяций дуба эти виды деревьев из-за более быстрого старения и меньшей требовательности к свету способны осуществлять несколько циклов смен семенных или вегетативных поколений (см.рис. 6.2). Эта асинхронность развития популяционных локусов разных древесных видов в пределах лесного ценоза создает множество разновидовых и возрастных парцелл. Каждая парцелла характеризуется специфическим набором возрастных популяционных локусов деревьев и, следовательно, определенным строением верхних ярусов.

Популяции лесных кустарников и особенно трав имеют значительно меньшие размеры возрастных популяционных локусов и меньшую площадь устойчивого самоподдержания по сравнению с деревьями. В связи с небольшими размерами возрастных локусов в популяциях кустарников и трав на них всегда оказывает большее влияние локальная неоднородность среды лесного ценоза. В связи с этим в пределах возрастной биогеоценотической парцеллы может существовать несколько различных популяционных локусов кустарников и трав. Популяции трав образуют мелкую мозаику на разных элементах микрорельефа. Особенно четко эта микромозаика трав проявляется на ветровально-почвенных комплексах (см. гл. 6.4). Однако каждая парцелла, выделенная по структуре древесных ярусов, имеет специфичный набор популяционных локусов трав и особый режим экологических факторов.

Из-за различий пространственного и временного масштаба популяционной жизни деревьев, кустарников и трав в разновозрастных и широколиственных лесах отсутствует жесткая корреляция в размещении особей разных синузий. При детальном

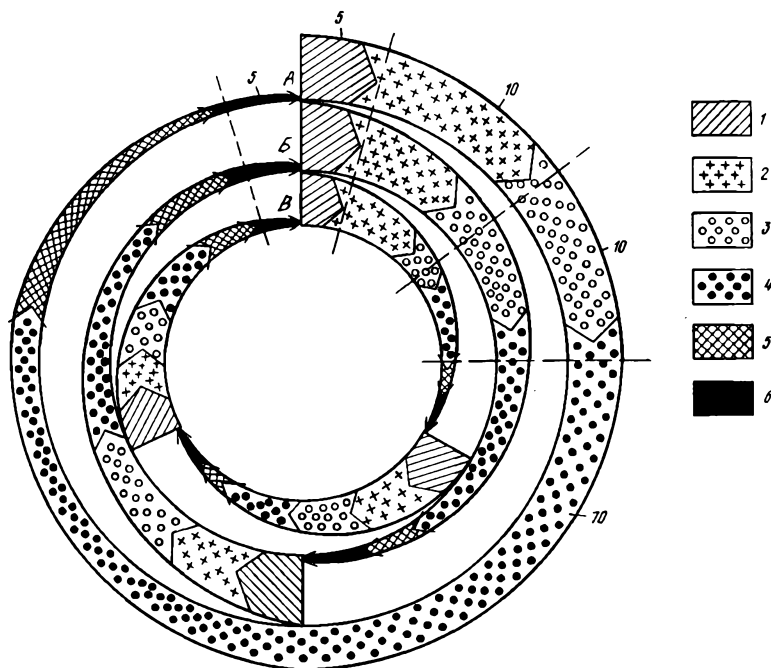


Рис. 6.2. Схема популяционных циклов древесных видов в широколиственном лесу

А - цикл популяционных локусов основного эдификатора (дуб); Б - то же из двух поколений субэдификаторов (ясень, клен остролистный, явор, липа сердцевидная); В - то же из трех поколений доминантов второго яруса (клен полевой, граб обыкновенный). Возрастные локусы: 1 - *ип*, 2 - *в*, 3 - *г1*, 4 - *г2*, 5 - *г3*, 6 - *с*. Цифры - процент занимаемой в ценозе площади многовидовых парцелл; пунктир - временные границы многовидовых парцелл

картировании это проявляется в несовпадении контуров возрастных локусов популяций деревьев, кустарников и доминирующих трав.

Исходя из сказанного видно, что разновозрастный многовидовой широколиственный ценоз функционирует как система мозаичных сукцессий разного ранга. Однонаправленное развитие возрастных локусов популяций древесных эдификаторов представляет собой крупномасштабную мозаичную сукцессию; такое же развитие популяционных локусов трав на разных элементах ветровально-почвенного комплекса отражает разные варианты мелкомасштабных мозаичных сукцессий. Очевидно, что устойчивый фитоценоз, а тем

более биоценоз существует как система неопределенно большого числа мозаичных сукцессий разного ранга. Однако следует признать, что все разнообразие конкретных проявлений мозаичности объединяется детерминированным ходом событий в онтогенезе древесных эдификаторов. Иными словами, онтогенез дерева-эдификатора организует лесной биоценоз в целом.

Несомненно, что структура и динамика различных компонентов лесных биоценозов и их разнообразные взаимосвязи требуют дальнейших исследований. Следует только отметить нецелесообразность анализа динамических процессов в подчиненных синузиях (и иных компонентах ценоза) в отрыве от исследования динамики популяционной жизни древесных видов.

6.1. Мозаично-ярусная организация широколиственных ценозов

Согласно современной лесной парадигме, климаксовые сообщества представляют собой разновозрастную мозаику регенерационных пятен (см. гл. 2). Мозаичность свойственна всем ярусам лесного ценоза, в том числе и древесному. Элемент мозаики (в момент его формирования) занимает площадь в прорыве полога леса на месте вывала одного или группы деревьев. Детальный анализ возрастной и пространственной структуры популяций всех видов деревьев и кустарников, в сообществах сохранивших черты климаксовых, дал возможность подойти к решению задач реконструкции внутриценозной динамики ненарушенных широколиственных лесов. Мозаика популяционных локусов в световых окнах была проанализирована в ценозах следующих ассоциаций: *Fagetum podolicum* (п/п N2 в табл.2.5), *Carpinetum-Nemoretum ucrainicum* (п/п N6 в табл. 2.5), *Mixto-Nemoretum tanainicum* (п/п N27 в табл. 2.5), *Tilieto Nemoretum okense* (п/п N 18 в табл.2.5), *Tilieto-Nemoretum volgense* (п/п N28,30 в табл. 2.5), *Tilietum uralense* (п/п N35 в табл.35). Обобщение полученного материала (табл. 6.2, 6.3, 6.4, 6.5) выявляет общие закономерности формирования и развития популяций основных ценозообразователей.

Размеры окна и условия роста деревьев в нем. В зависимости

от размеров отдельного дерева, числа одновременно отмерших особей и направления их падения в сообществах формируются окна, различные по площади и ориентации. В наших исследованиях к маленьким были отнесены окна до 200 кв.м, т.е. такие, площадь которых соизмерима с проекциями крон одного-двух деревьев. Диаметр их, как правило, не более $1/2$ высоты взрослого дерева. Окна среднего размера имеют площадь 200-600 кв.м, их диаметр не превышает высоту взрослого дерева. Площадь больших окон не менее 600-2500 кв.м, диаметр соответствует 1-2 высотам взрослого дерева, но может быть и больше. В окнах более 2500 кв.м значительно меняются условия лесной среды. Такие окна чаще всего возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий. Они рассмотрены в разделе 6.5.

Подразделение окон по их площади довольно условно, но в его основе лежит возможность прохождения полного онтогенеза дерева. Ни у одного вида широколиственных деревьев не возможен переход к плодоношению в окнах площадью до 200 кв.м. Даже наиболее теневыносливые из них (бук лесной, клен полевой), поселяясь в маленьких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез теневыносливых деревьев (бука, видов клена, липы сердцевидной) возможен в окнах среднего размера, а светолюбивых (дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, березы повислой, осины) - только в больших окнах. Вместе со светолюбивыми видами в больших по площади окнах все возрастные этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантны.

Формирование прорывов большого размера осуществляется в несколько приемов. Если увеличение площади окна совпадает с ритмом развития особей, то переход к плодоношению осуществляется без задержки. Если освещение запаздывает, то подрост деревьев либо задерживается в развитии, находясь в угнетенном состоянии, либо погибает. Судьба его во многом определяется степенью теневыносливости вида, которая меняется по мере развития древесного растения (см. гл. 3). Освободившаяся площадь заселяется подростом, находившимся ранее под пологом

деревьев, а также вновь поступившими зачатками. Процесс заселения длится не менее 10-20 лет. Первоначально молодые растения (проростки, ювенильные особи) имеют случайное распределение в пределах окна, но обогнав по высоте травянистые растения, т.е. достигнув имматурного состояния, подрост уже в своем распределении отчетливо зависит от режима освещения, влажности, почвенного плодородия. Даже в небольших по площади окнах (маленьких и средних размеров) режимы освещения и влажности в течение дня неодинаковы, тем более существенны эти различия в окнах разного размера. Как показали исследования (табл.6.2), в силу недостатка света в равнинных широколиственных лесах окна площадью 100 кв.м и менее, определенным образом ориентированные, могут не иметь длительно живущего подроста даже из числа теневыносливых видов.

Таблица 6.2

Режимы влажности и света в небольших окнах с ориентацией северо-восток-юго-запад (Пензенская область, Сурское лесничество, плакор)

Размер окна, кв.м	Площадь окна, занятая подростом, %												
		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
100-110	0	18	86	2	2	57	74	1	1	84	73	1	1
220-300	10-15	17	88	36	19	63	70	30	16	75	72	1	1
время суток		утро				полдень				вечер			

Примечание. I - участок окна, получающий прямой солнечный свет, в % от площади окна; II - влажность воздуха в микрогруппировке подроста (северо-восточный участок окна) на высоте 50 см, %; III, IV - ФАР на высоте соответственно 50 и 150 см, там же, %.

Для древесных растений особенно существенен световой дефицит первой половины и середины дня. Не остается постоянной в течение дня и относительная влажность воздуха (на высоте 50 см) : при наличии подроста ее уменьшение к полудню более плавное по сравнению с однотипным участком окна без подроста.

Неоднородность микроусловий в пределах окна неоднократно отмечали исследователи широколиственных лесов и ранее (Ефимов, 1961; Молчанов, Губарева, 1965; Борисов, 1970), но примечательно то, что каждый вид находит свою экологическую нишу в его пределах, если размеры прорыва достаточно большие. Как показал

анализ карт, жизнеспособный подрост и взрослые деревья дуба чаще всего приурочены к северным участкам окна, ясеня - к южным и западным, подрост осины, березы повислой, ивы козьей - ближе к центру окна. Молодые особи березы, осины, ильма, ивы козьей приживаются на перегнивших стволах и пнях деревьев или на участках с нарушенным травяным покровом (на пороях копытных); помимо света они очень чувствительны к влажности почвы и воздуха. Имея небольшой запас питательных веществ в семени, они способны к быстрому росту только на хорошо гумусированных, богатых азотом субстратах.

На размещении подроста деревьев в окне помимо экологических факторов сказывается рельеф местности и наличие подлеска (высокорослых кустарников). Так, в равнинных широколиственных лесах размеры микрогруппировок деревьев могут соответствовать площади "окна" (табл.6.3 пп. N18), а могут занимать только его часть, причем значительно меньшую, чем позволяет световая обстановка (см.табл.6.2, окно площадью 220-300 кв.м). В последнем случае свободный от подроста участок занят лещиной. В горных лесах Карпат на световой режим и размер микрогруппировки в окне существенное влияние оказывают экспозиция и крутизна склона (см.табл. 6.3).

С учетом неоднородности экологической обстановки в окне, а значит и распределения растительности была проведена дифференциация его территории на зоны. В больших окнах, шириной более 30-50 м, выделены три зоны, из которых первая (центральная) составляет 10-15 % площади и занимается в широколиственных лесах с господством дуба высокими кустами лещины, плотно примыкающими друг к другу. В буковых лесах центральная зона занята, как правило, крупными травами. Вторая - периферическая зона, 24-45 % по площади, занимается невысокими, диффузно размещенными кустами лещины, а также подростом деревьев. Третья - краевая, или зона двойного перекрытия, затеняется кронами примыкающих к окну взрослых деревьев и кронами невысоких редко расположенных в ней кустов лещины. По площади она составляет до 40-60 % территории окна. Лещина, разрастаясь в окнах, препятствует чрезмерному задерне-

Таблица 6.3

Территория окна, получающая прямой солнечный свет (I), и площадь микрогруппировки подроста и подлеска в окне (II) (в %)

Время суток, ч	Размер окна, кв.м	Закарпатская обл. Нижне-Воловецкое лесничество, пп. N2.		Калужская обл. Ягодненское лесничество, пп. N18. Плакорный участок			
		Склон восточной экспозиции, 18°		I	II	I	II
		I	II	I	II	I	II
9	200	8	55	0	100		
	800	32,5	64	Нет данных			
	1500	Нет данных		33,3	100		
12	200	25	55	50	100		
	800	70	64	Нет данных			
	1500	Нет данных		80	100		
16	200	8	55	0	100		
	800	32,5	64	Нет данных			
	1500	Нет данных		33,3	100		

Примечание. Данных нет из-за отсутствия окон такого размера.

нию почвы и проникновению трав, не свойственных лесным сообществам. В то же время она сдерживает рост подроста деревьев. В буковых лесах кустарники не оказывают существенного влияния на возобновление деревьев, здесь функцию, аналогичную лещине, выполняет подрост бука, находившийся до вывала старых деревьев под их пологом.

В маленьких и средних по площади окнах, а также в больших, но не очень широких (до 30-50 м в диаметре), центральная зона отсутствует. Наиболее подходящие условия для выживания подроста деревьев складываются в периферической зоне, а значит в окнах, вытянутых в длину, ширина которых не более 1-2 высот взрослых деревьев. Размеры окна, их конфигурация, ориентация по странам света во многом определяются случайными причинами, хотя определенную роль в их формировании играет топография местности, роза ветров, история сообществ. Однако распределение жизнеспособного подроста деревьев в пределах окна определяется только соответствием экологической обстановки биологии вида.

Широколиственные сообщества (звено Nemoion). Анализ возрастной и пространственной структуры сообществ, выявленный

при картировании и последующей возрастной индексации карт, показал, что способное к самоподдержанию сообщество должно включать элементы возрастной мозаики разного размера и всех классов возраста. Данные, представленные в табл. 6.4, 6.5, не включают микрогруппировки старше 120 лет, чтобы избежать перегрузки их цифровым материалом. Кроме того, размеры более старых по возрасту полидоминантных группировок в период их изучения не соответствуют площади, занимаемой ими в момент формирования, что связано с естественным выпадением из их состава менее долговечных деревьев. В сообществах, находящихся в разных частях зоны широколиственных лесов почти в центре Русской равнины и на северо-востоке зоны выявляются сходные закономерности в скорости формирования элементов возрастной мозаики, соотношении их размеров и относительном участии в составе ценоза. Отличия заключаются в том, что на восточном пределе ареала широколиственных лесов окна больших размеров формируются быстрее: к 20 - 40-м годам (табл. 6.5). Вообще же формирование окон большого и частично среднего размеров осуществляется постепенно за счет отмирания деревьев, примыкающих к маленькому окну.

Зачатки всех видов деревьев вне зависимости от светолюбия потенциально могут попасть в любое окно, но подрост выживает лишь в тех, размеры которых соответствуют биологии вида. Исследования показали видоспецифичность размеров окна, необходимого для прохождения полного онтогенеза дерева. Максимальные размеры (1500-2500 кв.м) необходимы светолюбивым деревьям (дубу, березе, осине, иве козьей), минимальные (200-400 кв.м) - достаточны наиболее теневыносливым (в таких лесах - клену полевому). Остальные деревья довольствуются размерами окон в пределах указанного диапазона.

Сообщества, не имеющие всего набора возрастной мозаики, а также те из них, в которых темп увеличения размеров элемента мозаики не соответствует продолжительности основных этапов онтогенеза дуба черешчатого, не способны к самоподдержанию в прежнем составе видов и являются сукцессивными. В них идет

Таблица 6.4

**Количественные соотношения микрогруппировок деревьев в пределах одного класса возраста в широколиственных
(N 18,30,35,27,28) и буковых лесах (N 2,6)**

N п/п в 2.5 табл.	Местонахождение сообщества	Максималь- ный возраст деревьев, лет	Количество микрогруппировок деревьев, %														
			1 - 40 лет			40 - 60 лет			60 - 80 лет			80 - 100 лет			100 - 120 лет		
			I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
18	Калужская обл., Ягодненское лесничество	300-350	80	20	0	72	28	0	13	60	27	12	60	28	4	64	32
30	Пензенская обл., Сурское лесничество	200-250	88	12	0	64	36	0	60	30	10	10	65	25	5	70	25
35	Челябинская обл., Уксское лесничество	200-250	70	28	2	53	42	5	51	43	6	35	59	6	22	67	11
27	Воронежская обл., Телермановское лесничество	300-350	94	6	0	0	0	0	30	70	0	0	0	0	0	0	0
28	Пензенская обл., Салтыковское лесничество	80-100	80	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Закарпатская обл., Нижне-Воловецкое лесничество	300-320	87	13	0	61	39	0	42	58	0	25	62	13	5	70	25
6	Львовская обл., Романовское лесни- чество	200-220	100	0	0	100	0	0	78	22	0	25	75	0	24	38	38

Примечание. I - площадь до 200 кв.м; II - 200-600 кв.м; III - более 600 кв.м.

Таблица 6.5

Изменение с возрастом средних размеров микрогруппировок деревьев и их доли в составе сообщества

N п/п	Местонахождение сообщества	1-20 лет			20 - 40 лет			40 - 60 лет			60 - 80 лет			80 - 100 лет			100 - 120 лет		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
18	Калужская обл., Ягодненское лесни- чество	а	84	250	100	275	0	100	300	0	100	310	850	100	320	1000	100	350	1100
30	Пензенская обл., Сурское лесничест- во	б	6,2	2,5	1	1,8	0	3	1,5	0	3,8	9,5	28	1,5	2,8	7,5	1	5,2	15,5
35	Челябинская обл., Ужское лесничество	а	63	250	96	275	0	100	300	0	100	300	600	100	310	800	0	330	900
27	Воронежская обл., Теллермановское лесничество	б	5,7	2,7	5	3,5	0	9	13	0	6,5	7,5	6	1	12	12	0	10	9
28	Пензенская обл., Салтыковское лесничество	а	80	280	90	325	800	100	350	800	125	350	900	125	350	1000	125	350	1000
2	Закарпатская обл., Нижне-Воловецкое лесничество	б	38	17	11,3	16,2	8	3	4	8	6	14	9	3,5	7	10	5	14,2	10
6	Львовская обл., Романовское лесничество	а	64	200	0	0	0	0	0	0	100	350	0	0	0	0	100	460	650
		б	10,9	2,2	0	0	0	0	0	0	1,8	14	0	0	0	0	1,8	14	13
		а	70	240	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		б	5,3	2,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		а	70	0	110	200	0	130	230	0	130	260	0	130	300	650	0	300	650
		б	10	0	8,3	7,9	0	6	10,6	0	3,7	14,8	0	1,8	5,5	5	0	11,1	14,8
		а	54	0	60	0	0	87	0	0	100	200	0	120	270	0	120	300	800
		б	2,7	0	1,2	0	0	9,5	0	0	8,9	4	0	2	6	0	3,5	6	24

Примечание. I - небольшие размеры микрогруппировок; II - средние; III - большие; а - площадь микрогруппировки, кв.м; б - доля площади микрогруппировок в составе сообщества, %.

смена светолюбивых эдификаторов на теневыносливые. В таком состоянии находится большинство существующих широколиственных лесов с участием дуба (см.гл.7). Следующая причина неустойчивости сообществ кроется в небольшой площади, которую они занимают. Она меньше минимальной, рассчитанной на основании определения необходимых для дуба размеров окон в каждом возрастном состоянии (Смирнова и др., 1988, 1990). Последнее обстоятельство говорит о крайне неустойчивом состоянии широколиственных лесов Челябинской области, площадь которых из-за проводимых в недавнем прошлом сплошных рубок катастрофически быстро сократилась. В Сурском массиве, хотя и имеются необходимые элементы возрастной мозаики, слишком малочисленна популяция дуба из-за проводившихся в прошлом веке прискочных рубок: древесину дуба использовали для клепки бочек на местном спиртоперерабатывающем заводе. В настоящий момент возрастная мозаика сообщества соответствует биологии дуба, но занос его зачатков не всегда возможен в подходящие для вида условия из-за малочисленности плодоносящих деревьев.

Численность и видовой состав микрогруппировок древесных растений, занявших окно, зависят не только от экологии сообществ, заноса зачатков и размеров прорыва, но и от возраста микрогруппировки. Малые и средние по размерам микрогруппировки одно- или маловидовые и представлены в наших широколиственных лесах теневыносливыми ценозообразователями, зачатки которых всегда есть под пологом старых деревьев. Небольшие открытые площади чаще заселяют липа сердцевидная, виды клена, ильм, граб обыкновенный. Полидоминантными в широколиственных лесах оказываются только большие микрогруппировки (рис. 6.3).

На возрастные изменения плотности и видового состава деревьев в больших микрогруппировках значительное влияние оказывают кустарники и среди них наиболее ощутимо - лещина. Численность кустов лещины в древесных микрогруппировках с возрастом меняется не столь существенно, изменяется главным образом ее возрастное состояние и уровень жизненности. Плотность популяционных локусов лещины по мере их взросления уменьшает-

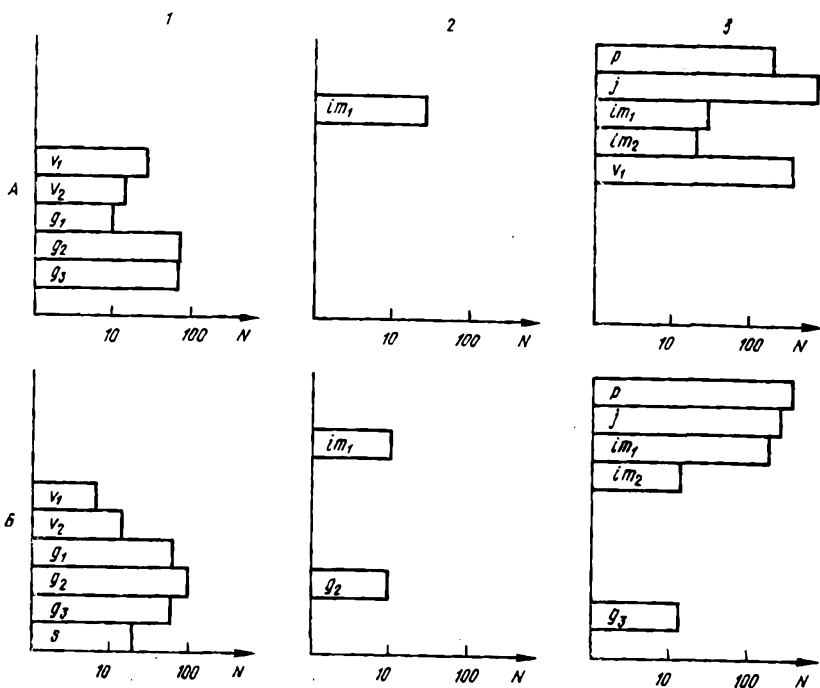


Рис. 6.3. Возрастные спектры микрогруппировок древесных растений дубо-липняка осоково-снытевого (Сурское лесничество, N 30 в табл. 2.5)

Микрогруппировки: А - 8-10 лет; Б - 160-180 лет; 1 - лещина обыкновенная; 2 - дуб черешчатый; 3 - клен остролистый; по горизонтальной оси - численность деревьев и кустарников (шт./га)

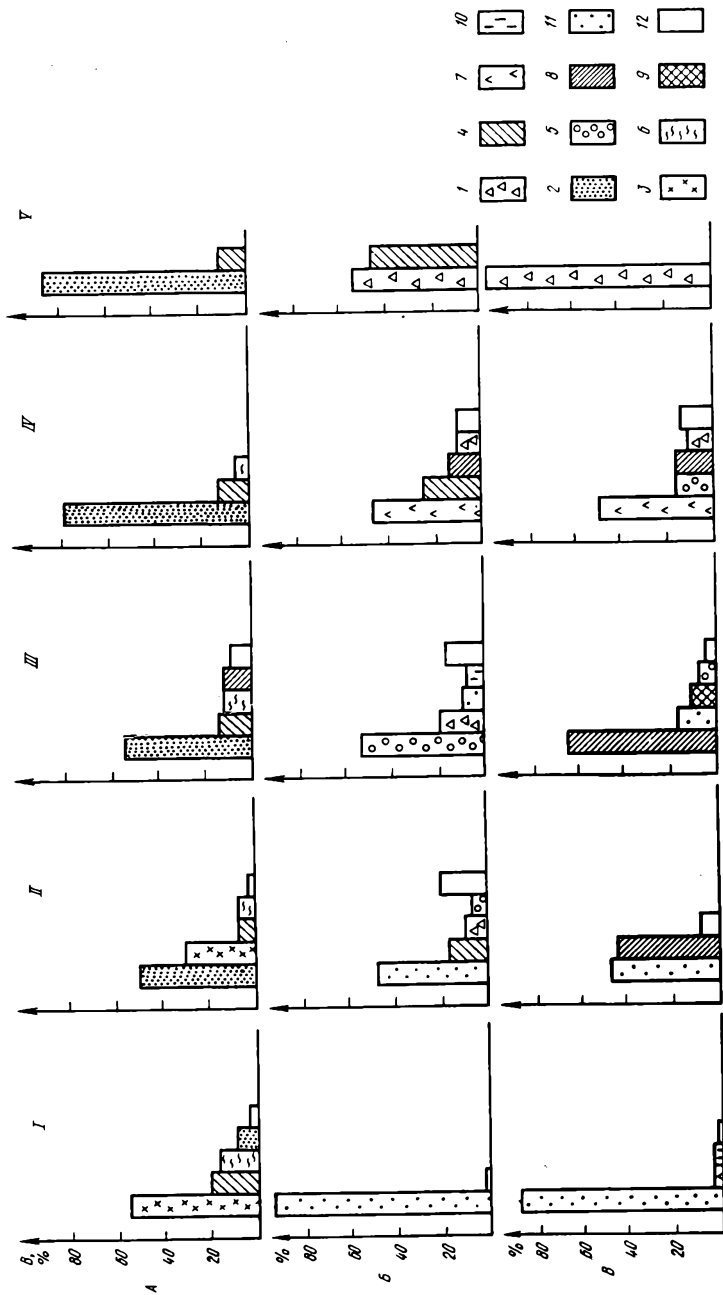
ся, а воздействие растений на среду, напротив, усиливается. Для более объективного сопоставления воздействия кустарников и деревьев на среду и друг на друга их относительное участие в микрогруппировках разного возраста было оценено по биомассе. Общая биомасса микрогруппировки складывалась из биомассы всех видов-участников, а каждого из них - из суммы произведений биомассы одной особи на численность соответствующей возрастной группы (рис. 6.4).

Из приведенных диаграмм видно, что при заселении окна наибольшее воздействие на среду оказывает лещина, а затем -

деревья. Причем по мере старения микрогруппировки меняется ее видовой состав: самое большое число видов микрогруппировка имеет к 50-70 годам, а в дальнейшем идет обеднение ее видового состава за счет выпадения деревьев с небольшой, а затем и средней продолжительностью жизни.

Внутриценозную динамику широколиственных лесов можно характеризовать как циклическую, состоящую из последовательно сменяющихся во времени этапов. Продолжительность периодически повторяющихся циклов соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее долговечного эдификатора. Демутационно-сукцессионный цикл состоит из пяти последовательных этапов. На первом доминируют кустарники (лещина). Длительность его 20-30 лет и соответствует продолжительности жизни одной генерации скелетных осей лещины. Для второго характерно содоминирование кустарников и деревьев (30-40 лет). Завершается он усыханием наиболее мощных скелетных осей лещины, а иногда и кустов в целом и выходом деревьев из яруса подлеска. На третьем этапе доминируют деревья разной продолжительностью жизни. Это этап наибольшего разнообразия деревьев, он составляет 30-60 лет. На четвертом доминируют деревья большой и средней продолжительности жизни, длительность его - 30-90 лет. К этому времени из состава микрогруппировок дубрав выпадают такие виды, как береза, осина, рябина, черемуха. Пятый этап характеризуется доминированием деревьев большой продолжительности жизни (дуба, ясеня), он составляет 100-150 лет.

В разновозрастных сообществах при каждом завершении цикла виды сменяют друг друга, перемещаясь по площади ценоза. Из-за разной продолжительности жизни деревьев вместо одного большого окна к началу следующего цикла может сформироваться два-три средних или несколько маленьких. И, наоборот, из нескольких пограничных маленьких окон может сформироваться одно большое, что и приведет к смене видов в его пределах. В широколиственных лесах при отсутствии окон большого размера выпадает заключительный (5-й) этап и идет смена полидоминантных сообществ на олиго- и даже монодоминантные.



Буковые леса (звено *Fagion*, ассоциация *Fagetum podolicum*). По размерам возрастной мозаики нет принципиальной разницы между буковыми и дубовыми сообществами (табл.6.4,6.5). Отличия имеются в темпах ее формирования: в буковых лесах этот процесс идет медленнее. Этим объясняется, что большинство микрогруппировок в бучинах, даже достаточно больших размеров, монодоминантные. Полидоминантные микрогруппировки, особенно с участием дуба и ясеня, приурочены к окнам площадью 1000-2500 кв.м; с участием явора, клена остролистного, ильма, граба - прорывам полога площадью 500 кв. м и более.

Запаздывание в увеличении размеров окна по отношению к ритму онтогенетического развития отрицательно сказывается не только на видах, менее теневыносливых чем бук, но и на буке. В окнах, площадь которых менее 200 кв.м, бук долго задерживается в прегенеративном периоде (до 100-150 лет), а затем, с улучшением световой обстановки, способен перейти к плодоношению, но при этом ствол его поражается гнилью.

При характеристике динамических процессов в буковых лесах, так же как и в дубовых, была использована разница в относительном составе биомассы возрастных микрогруппировок (рис. 6.4,А).

Для мозаичных сукцессий в сообществах ассоциации *Fagetum podolicum* характерны четыре этапа. На первом (20-30 лет) доминирует подрост бука, вышедший из под полога леса. На втором



Рис .6.4. Изменение состава полидоминантных группировок древесных растений с возрастом (в % от биомассы группировок)

Возраст деревьев в группировках: I- 5-10 лет, II -20-40 лет, III - 70-80 лет, IV - 110-130 лет, V - 250-300 лет. По вертикальной оси: биомасса; по горизонтальной - виды. Исследованные сообщества: А - бучина зеленчуково-пролесниковая (Нижневоловецкое л-во, N 2 в табл 2.5); Б - дубрава сытево-зеленчуковая (Ягодненское л-во, N 18 в табл 2.5); В - дубрава высокотравно-сытевая (Ужское л-во N 35 в табл 2.5). Виды: 1 - дуб черешчатый, 2 - бук лесной нормально жизненности, 3 - угнетенный подрост бука, 4 - яшень обыкновенный, 5 - липа сердцевидная, 6 - явор, 7 - клен остролистный, 8 - ильм горный, 9 - береза бородавчатая, 10 - черемуха обыкновенная, 11 - лещина обыкновенная; 12 - виды, биомасса которых не превышает 5%

(30-100 лет) содоминируют деревья разной продолжительности жизни - это этап наибольшего возрастного и видового разнообразия. На третьем (80-120 лет) доминируют деревья большой и средней продолжительности жизни. Как правило, к началу этого этапа из состава микрогруппировок выпадают ильм и граб. На четвертом (100-200 лет) доминируют деревья большой продолжительности жизни: бук, дуб, ясень. Регуляторами видового состава мозаичных комплексов служат размер окна, высотная поясность, видовой состав взрослых деревьев и начальная плотность угнетенного подроста бука. В буковых лесах в отличие от других типов широколиственных лесов даже при отсутствии крупной мозаики все этапы сукцессионного цикла сохраняются, но возрастные микрогруппировки вместо многовидовых становятся одновидовыми и состоят только из бука.

В мозаичных сукцессиях буковых лесов Карпат и Прикарпатья (многие из них на Прикарпатье относятся к ассоциации *Carpineto-Nemoretum ucrainicum*, что говорит о тесной взаимосвязи разных ассоциаций широколиственных лесов) велика роль угнетенного подроста бука, находившегося ранее под пологом взрослых деревьев (рис. 6.4, А3). Он выполняет функцию, аналогичную функции лещины в дубовых лесах, при этом по скорости роста и развития слишком угнетенные имматурные особи бука могут даже уступать особям, поселение которых совпало или немногим предшествовало формированию окна (Чистякова, Парпан, 1991). В случае возникновения окна большого размера и при небольшой плотности угнетенного подроста бука, ранее находившегося под пологом стареющих деревьев, площадь вывала может заселяться разными видами широколиственных деревьев. Видовое разнообразие в этом случае определяется только наличием зачатков. Так, в старовозрастных лесах Карпат есть массивы, в которых помимо бука встречаются ясень обыкновенный, клен остролистный, явор, граб обыкновенный, ильм горный (рис.6.5). Это разновозрастные сообщества и в них есть окна, световая обстановка в которых способствует сохранению подроста всех ценозообразователей. В описываемом окне присутствуют имматурные особи бука, ясеня, явора, клена остролистного, ильма горного, ивы козьей, возраст

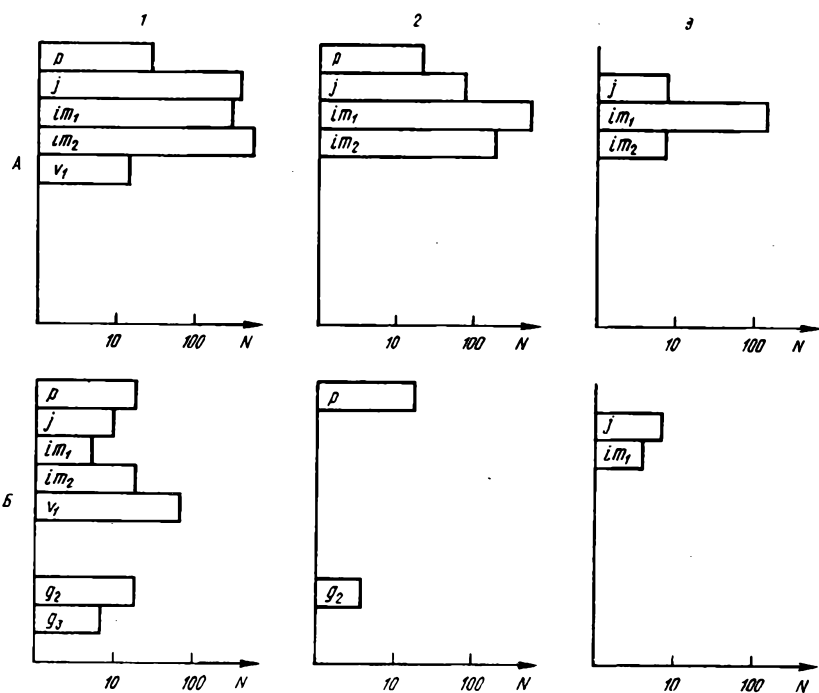


Рис. 6.5. Возрастные спектры микрогруппировок деревьев бучины зеленчуково-продесниковой (Закарпатская обл., Нижне-Воловецкое л-во, N 2 в табл.2.5)

Возраст в группировках: А - 8-10 лет, Б - 160-180 лет. Виды: 1 - бук лесной, 2 - ясень обыкновенный, 3 - ильм горный. Остальные обозначения см. рис. 6.3

которых совпадает с временем формирования окна. Кроме того, на той же площади сохранились имматурные и виргинильные особи бука, находившиеся до осветления под пологом взрослых деревьев. Плотность подлеска из угнетенного ранее подроста бука невелика, но если учесть, что некоторые его особи достигли 5-8 м, то при сохранении первоначального размера окна они в ближайшие 20-40 лет в конкурентной борьбе за свет окажутся победителями.

В рассматриваемом сообществе соседние группировки деревьев различаются на класс возраста (рис.6.6), и это дает основание предположить, что ближайшие 10-20 лет можно ожидать увеличения размеров окна и тем самым создание благоприятных

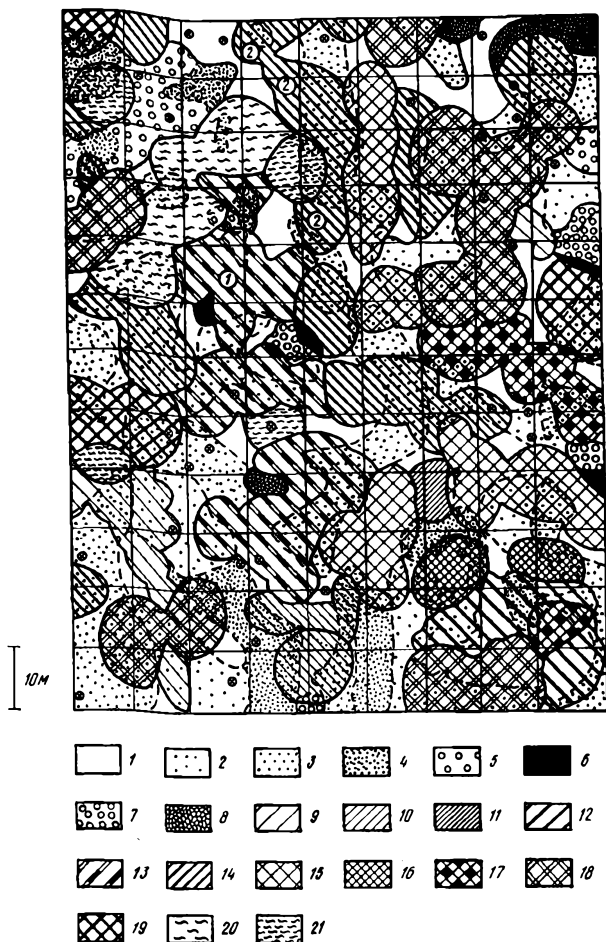


Рис. 6.6. Возрастная мозаичность старовозрастного ясеневобукового сообщества (Нижне-Воловецкое л-во, N 2 в табл. 2.5)

Возрастные группировки: 1 - im , 1-20 лет, 2 - $im+v1$, 20-40 лет, 3 - v , 40-60 лет, 4 - v , 60-80 лет, 5 - $g1$, 60-80 лет, 6 - v , 80-100 лет, 7 - $g1$, 80-100 лет, 8 - $g1$, 100-120 лет, 9 - $g2$, 120-140 лет, 10 - $g2+g3$, 120-140 лет, 11 - $g2$, 140-160 лет, 12 - $g2+g3$, 140-160 лет, 13 - $g2+g3$, 160-180 лет, 14 - $g2+g3$, 180-200 лет, 15 - $g3$, 200-220 лет, 16 - $g3$, 220-240 лет, 17 - $g3$, 240-260 лет, 18 - $g3$, 260-280 лет, 19 - $g3$, 280-300 лет, 20 - $g3$, 300-320 лет, 21 - s , 300-320 лет

световых условий для дальнейшего развития имеющегося подростка. Аналогичные результаты были получены при анализе виргинильных и генеративных микрогруппировок бука и других видов широколиственных деревьев (рис. 6.7). Сходные тенденции выявлены в развитии возрастных микрогруппировок дубово-буковых ценозов в Прикарпатье (п/п №4,6 в табл. 2.5). Как показывает анализ генеративных группировок, совместное произрастание дуба и бука в данных условиях наблюдается при наличии окон 1500 кв.м и более. Возможность продолжительного совместного произрастания дуба с буком подтверждается присутствием не только дуба в первом ярусе дубово-буковых сообществ, но и результатами сопоставления хода роста молодых особей всех широколиственных деревьев в близких экологических условиях. Как видно из приведенного графика (рис.6,8), у бука в первые 5 лет жизни приросты самые низкие. В последующие 10 лет темпы годичных приростов бука становятся сравнимыми с приростами теневыносливых деревьев: явором и липой сердцевидной. Дуб и ясень в этом возрасте растут быстрее бука. Более быстрый рост в молодости и наличие возрастной мозаики достаточно больших размеров - вот те условия, которые обеспечивают совместное произрастание светолюбивых (дуб, ясень) и теневыносливых видов (бук, явор). Это обстоятельство позволяет предположить, что в прошлом широколиственные леса ассоциации *Fagetum podolicum* включали большое число видов деревьев и не были монодоминантными в древесной синузии. Подтверждением тому служат сохранившиеся осколки старовозрастных буковых сообществ с участием дуба, ясеня, граба, явора, клена остролистного и ильма горного в разных массивах Карпат.

Таким образом, современные маловидовые (в древесной синузии) широколиственные леса Восточной Европы являются дериватами полидоминантных лесов прошлого: в Карпатах и Прикарпатье большинство современных сообществ из ассоциаций *Fagetum podolicum* и *Carpineto-Nemoretum ucrainicum* - потомки полидоминантных сообществ с содоминированием наиболее мощных эдификаторов: дуба, ясеня и бука; в остальных частях ареала широколиственных лесов - потомки не менее многовидовых сообществ, но без бука (см.гл.1).

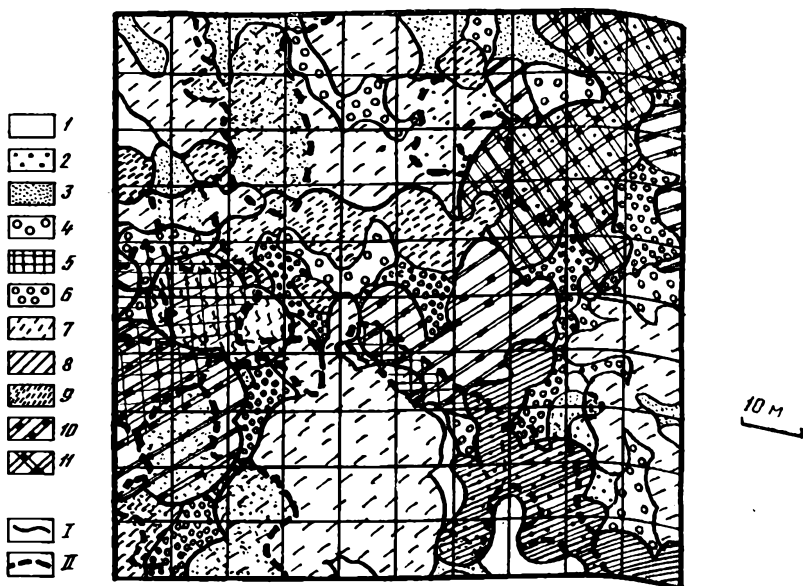


Рис. 6.7. Возрастная мозаичность дубово-букового сообщества (Романовское лесничество, № 6 в табл.2.5)

Возрастные группировки: 1 - *im*, 1-20, 2 - *im+v1*, 20-40, 3 - *v*, 40-60, 4 - *v+g1*, 60-80, 5 - *v*, 60-80, 6 - *g1*, 80-100, 7 - *g1+g2*, 100-120, 8 - *g2*, 120-140, 9 - *g2+g3*, 140-160, 10 - *g2+g3*, 160-180, 11 - *g2+g3+s*, 180-200. I - биогруппы верхнего яруса; II - биогруппы подчиненных ярусов

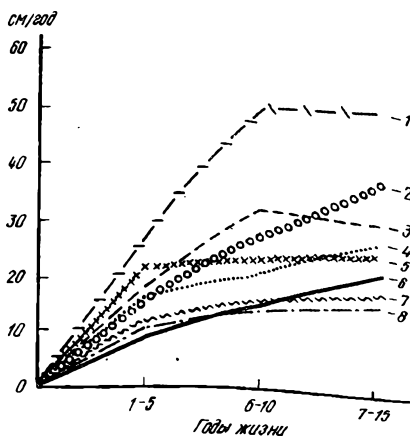


Рис. 6.8. Средняя длина годичных приростов деревьев в ясеневобуковом и дубово-буковом сообществах, в первые 15 лет жизни

Виды: 1 - ясень обыкновенный, 2 - ильм горный, 3 - дуб черешчатый, 4 - граб обыкновенный, 5 - клен остролистый, 6 - бук лесной, 7 - явор, 8 - липа сердцевидная

6.2. Структура травяного покрова в мозаично-ярусных широколиственных лесах

В современных представлениях о жизни растительных сообществ процессам их внутренней динамики отводится значительная роль. Начало этому было положено ставшими теперь классическими работами Уотта (Watt, 1947). В современных представлениях новой лесной парадигмы вопросам внутренней динамики сообществ уделяется едва ли не основное внимание (Коротков, 1990). Один из важнейших процессов в жизни леса - падение деревьев и образование в связи с этим прорывов в пологе и ветровально-почвенных комплексов (ВПК).

Явление образования ВПК - сочетаний бугров, образующихся на месте комя лежащего дерева, с западинами на месте вывороченной корневой системы, и его влияние на лесной биогеоценоз достаточно подробно описано в литературе (см., например, Скворцова и др., 1983; Schaetzl et al., 1989). Образование ВПК от падения крупного дерева приводит к образованию новых микроусловий и, следовательно, к изменениям растительности в месте вывала. Изменение почвенно-климатических условий на месте вывала и, следовательно, растительности сильно зависит от крутизны склона, механического состава почвы, глубины почвенного слоя и др. Во многих случаях могут быть выделены четкие микросукцессии (Скворцова и др., 1983; Скворцова, Уланова, 1977).

Существуют различные оценки той площади, которую занимают в лесном сообществе различные на глаз ВПК - от 20 до 90% (Скворцова, Уланова, 1977). К сожалению, эти цифры практически никак не анализируются. Понятно, что эта площадь будет зависеть от условий биотопа и характера древесной растительности. Но не менее сильно она будет зависеть и от истории хозяйственного использования леса. Даже периодические выборочные рубки в течение длительного времени должны приводить к значительному снижению частоты образования ВПК и, следовательно, площади, занятой ВПК. Ведь рубке подлежат как раз либо взрослые

крупные деревья, либо наиболее ослабленные - потенциальные образователи наиболее характерных и крупных ВПК. При неоднократных сплошных рубках ветровальный микрорельеф практически исчезает.

Ясно, что в ненарушенном сообществе, когда ВПК занимают значительную площадь и при условии, что их образование заметно влияет на микроусловия, они должны оказывать существенное влияние на пространственную структуру травяного покрова, создавая мозаику контуров, связанных с ВПК разного возраста. Однако в литературе существует мнение, что пространственная структура травяного покрова определяется в первую очередь фитогенными факторами - эдификационным воздействием отдельных древесных пород и некоторых других видов, а не исходной неоднородностью среды, которая создается, в частности, ВПК. Этот вывод был сделан при изучении различных типов лесов Московской области (Маслов А.А., 1990, с.135, 139). Мы вполне допускаем, что возможны обе ситуации.

В данном разделе рассматриваются особенности структуры травяного покрова (включающего синузию широколиственного и эфемероидов) в сообществах, с хорошо выраженной мозаикой ВПК и световых "окон". В качестве примера взяты леса заповедника "Калужские засеки" (ценозы ассоциации *Tilieto-Nemoretum okense* (п/п N18 в табл. 2.5). Массив заповедника находится на юго - востоке Калужской области, в Ульяновском районе, и представляет собой остаток древней засечной черты, проходившей по южным границам Московского государства. Подробно он уже описан в литературе (Смирнова и др., 1990; Смирнова и др., 1991; Чистякова, 1991; Пономаренко и др., 1992). Этот участок засек меньше всего пострадал от рубок, в нем сохранились кварталы, по крайней мере последние 500 лет (а предположительно и более) не подвергавшиеся сплошным рубкам и не использовавшиеся для подсечно-огневого земледелия. Сейчас там обнаруживаются лишь отдельные довольно старые пни, обязанные своим образованием приисковым рубкам, по-видимому однократным. Участки являются уникальными по своей сохранности среди широколиственных лесов Европейской России и характеризуются высоким видовым

разнообразием древесно-кустарничкового яруса, полночленностью возрастных спектров его видов и наличием мозаики разновозрастных парцелл.

При описании растительности использовали различные методики: а) описание площадок 10×10 м в разных частях квартала по методу Браун-Бланке; б) описание травяного покрова (присутствие видов + обилие по баллам шкалы Браун-Бланке) по отдельности на разных элементах микрорельефа и визуально различных элементах мозаики травяного покрова; описано 15 случайно выбранных площадок 10×10 м; в) одновременное картирование микрорельефа и визуально различных элементов мозаики травяного покрова на площадках с хорошо выраженным микрорельефом и мозаичностью растительности; г) картирование визуально различных элементов мозаики травяного покрова вокруг крупных вывалов разного возраста.

Проводили также анализ флоры участка по эколого-фитоценоотическим группам. В данном случае за основу взяты группы А.А.Ниценко (1969), которые в целом соответствуют историческим свитам Г.М.Зозулина. Выбор классификации А.А.Ниценко обусловлен большей флористической близостью ассоциации *Tilieto-Nemoretum* openae к флоре территорий, на которых работал этот автор. Для настоящего анализа мы сочли целесообразным объединить ряд свит в более крупные блоки: неморальную теневую, неморальную весеннюю, неморальную высокотравную полянную и полунеморальную - в неморальный блок; еловую черничную, елово-полянную черничную и еловую кисличную - в бореальный блок; осиновую, неморальную опушечнополянную и мелколиственную опушечнополянную - в опушечный блок; гидрофильную теневую, гидромезофильнолуговую обогащенную, гидромезофильно-луговую, лугово-болотную, болотно - кустарничковую, болотнолесную нитрофильную (черноольховую) и гидрофильную пастбищно-дигрессивную - в гидрофильно-нитрофильный (черноольховый) блок. Виды всех перечисленных свит встречаются в наших описаниях. Для нескольких видов, отсутствующих у А.А.Ниценко, мы определили принадлежность к блокам самостоятельно, *Lamium*

maculatum перенесли из сорнозалежной свиты в неморальный блок, исходя из собственных представлений о приуроченности видов.

Изучение описаний на площадках 10x10 м показало следующее. В древесно-кустарниковом ярусе представлены *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Betula verrucosa*, *Acer platanoides*, *Acer campestre*, *Populus tremula*, *Ulmus glabra*, *Ulmus laevis*, *Malus silvestris*, *Salix caprea*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Radus racemosa* и др. Все популяции абсолютно разновозрастные. Предельный возраст дуба определить не удастся, но, по-видимому, возраст отдельных деревьев может значительно превышать 300 лет.

В описаниях травяного покрова в квартале отмечено 64 вида сосудистых травянистых растений, среди них встречаются виды всех перечисленных выше блоков свит.

Все эти виды произрастают на достаточно однородном по условиям биотопа участке площадью менее 50 га и могут быть встречены в разных сочетаниях в пределах одной площадки геоботанического описания 10x10 м. Использование экологических шкал Д.Н.Цыганова (1983) показало, что диапазоны их требований к влажности почвы весьма различны. Мы обнаружили три пары видов с неперекрывающимися диапазонами: *Cardamine pratensis* - *Corydalis marschalliana*, *Carex remota* - *Corydalis marschalliana* и *Ranunculus repens* - *Corydalis marschalliana*. Каждая из пар была встречена в пределах одного геоботанического описания 10x10 м.

Микрорельеф и связанная с ним мозаика травяного покрова хорошо выявляются визуально. Оценить в процентах площадь, занимаемую ВПК, не представляется возможным, так как одновременно рядом присутствуют ВПК всех возрастов и размеров. В условиях практически полностью естественной динамики можно считать, что любая точка в тот или иной момент проходила стадию ВПК.

Даже самые глубокие вывороты обнажают лишь горизонт А, поэтому резкой смены почвенных микроусловий на ВПК не происходит. Иначе, правда, обстоит дело с влажностью почвы. В западинах сильно нарушается капиллярная микроструктура почвы благодаря извлечению корней и осыпанию в западину почвы с

комля упавшего дерева, поэтому там всегда повышенная влажность и обычно даже застаивается вода. Бугор, наоборот, характеризуется несколько пониженной влажностью благодаря лучшему прогреванию. В итоге создается хорошо выраженная неоднородность условий по влажности. Наличие хорошо развитой овражной сети тоже создает значительную неоднородность по влажности, но эта неоднородность имеет намного более крупный масштаб.

Роющая деятельность кабана усиливает неоднородность микроусловий. В результате ее образуются неглубокие проплешины, полностью или почти полностью лишенные растительности, преимущественно вытянутой формы и размеров порядка 1-10 кв.м, иногда больше. Нередко они сопряжены с ВПК, видимо, потому, что кабан предпочитает рыть по уже имеющимся нарушениям травяного покрова. Особенно хорошо эти проплешины заметны в местах доминирования *Allium ursinum* во время его вегетации.

Картирование травяного покрова на площадках с хорошо выраженным микрорельефом показало следующее. Западины имеют значительно меньшее общее проективное покрытие, многие вообще практически лишены растительности, весной в них застаивается вода. Для них характерно присутствие видов, относящихся к гидрофильно-нитрофильному блоку. Нередко встречаются западины с покрытием менее 1%, где лишь единичными экземплярами представлены такие виды этого блока, как *Ranunculus repens*, *Lysimachia nummularia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Geum* sp., *Cardamine pratensis*. По окраинам западин часто растут папоротники, а если присутствуют прочие виды, то обычно с очень небольшим обилием. Бугры, наоборот, часто не имеют ярко выраженной специфики по флористическому составу и покрытию, хотя бывает так, что, например, *Sagex pilosa* на данном участке леса встречается только на буграх ВПК (рис.6.9).

Однако само по себе образование ветровалов не приводит к смене растительности. Западины ВПК зарастают в основном теми же видами, которые произрастают вокруг. Но если после образования вывала на месте западины роют кабаны, то и получаются те самые понижения с малым покрытием и присутствием видов черноольхового блока. Это показало картирова-

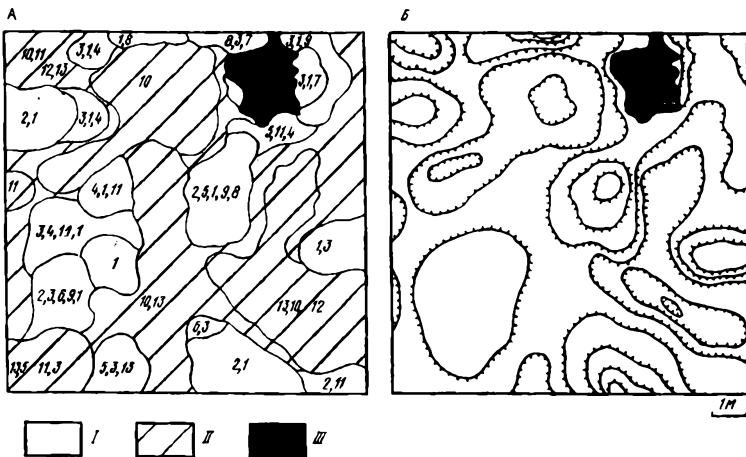


Рис. 6.9. Мозаичность травяного покрова (А) и микрорельеф (Б) в климаксовом ценозе (Ягодненское л-во, N 18 в табл.2.5)

Контуры с преобладанием: I - неморальных видов, II - черноольховых видов, III - основания деревьев. Виды: 1 - *Galeobdolon luteum*, 2 - *Carex pilosa*, 3 - *Aegopodium podagraria*, 4 - *Aanemona ranunculoides*, 5 - *Asarum europaeum*, 6 - *Asperula odorata*, 7 - *Millium effusum*, 8 - *Stellaria holostea*, 9 - *Pulmonaria obscura*, 10 - *Ranunculus repens*, 11 - *Ficaria verna*, 12 - *Filipendula ulmaria*, 13 - *Geum urbanum*, *C. rivale*; расположение цифр соответствует ценотической роли вида

ние растительности вокруг вывалов разного возраста. Для ВПК, не дополненных деятельностью кабана, характерно лишь внедрение некоторых видов эксплерентной стратегии: *Impatiens politangete*, *Geganium robertianum* (по обращенной к западине стороне бугра и гниющему стволу), *Rubus idaeus* (по стволу), а также проростков различных видов (по стволу и на бугре).

Нами также было выбрано по случайному принципу 15 площадок 10 x 10 м, на которых были сделаны описания по Браун-Бланке, затем на глаз были выделены отдельные контура в соответствии с элементами микрорельефа, и на них, в свою очередь, были сделаны описания по Браун-Бланке. На одной площадке выделяется до 15 контуров, обычно 8-10. Затем была проведена обработка этих описаний по шкале увлажнения почв Д.Н.Цыганова методом нахождения среднего балла (1983). Она показала, что, как и следовало ожидать, западины обнаруживают значительные отличия от бугров и ненарушенных мест (плакоров). По описаниям

на целых площадках режим фактора колеблется незначительно - от 12,1 до 13,2 балла, в среднем 12,6. Оценка отдельно растительности контуров, соответствующих западинам, заметно отличается - от 13,0 до 15,5 балла, в среднем 14,1. На буграх опять нет специфики - их оценка колеблется от 12,3 до 13,2 балла, в среднем 12,8 балла.

И, наконец, мы провели анализ встречаемости видов разных эколого-фитоценологических групп по элементам ветровального микрорельефа. Результаты показаны в табл. 6.6. Встречаемость подсчитана как доля контуров данного типа (бугор, плакор, западина), в которых отмечен вид, от всего количества контуров, выраженная в процентах.

Здесь мы можем, с одной стороны, видеть то же самое: бугры по сравнению с плакорами не имеют ярко выраженной специфики. Есть всего два вида, которые заметно чаще встречаются на буграх - *Dryopteris carthusiana* и *Stellaria holostea*. Несколько чаще встречается также *Galeobdolon luteum*, но и на плакорах его встречаемость также весьма высока. Два вида отмечены только на буграх, но оба с очень низкой встречаемостью - *Dactylorhiza maculata* и *Scrophularia podosa*, это вполне может быть случайностью. Однако у многих видов встречаемость на буграх заметно ниже; при этом не надо забывать, что суммарная площадь выраженных бугров ВПК по сравнению с плакорами в несколько раз ниже.

С западинами дело обстоит несколько иначе - виды всех блоков, кроме черноольхового, имеют в них значительно более низкую встречаемость по сравнению с буграми и плакорами. Несколько видов этого блока отмечено только в западинах: *Crepis paludosa*, *Galium palustre*, *Solanum dulcamara*. Есть и виды, которые в западинах не отмечены вообще, среди них несколько видов с довольно высокой встречаемостью: *Circaea lutetiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Viola mirabilis*. Но их немного, а также весьма немного видов, встречаемость которых в западинах существенно выше: *Lysimachia nummularia*, *Ranunculus repens*. Остальные виды встречаются на плакорах, а иногда и на буграх, примерно с той же частотой, что и в западинах, хотя на буграх обычно все-таки реже.

Таблица 6.6

Встречаемость видов разных блоков эколого-фитоценологических групп по
элементам ветровального микро рельефа

В И Д	Встречаемость, %			Тяготение к элементу микро рельефа
	Бугор	Плакор	Западина	
1	2	3	4	5
Н Е М О Р А Л Ь Н Ы Й Б Л О К				
<i>Aegopodium podagraria</i>	85,7	81,8	23,3	ПБ
<i>Ajuga reptans</i>	14,3	24,2	14,0	П
<i>Asarum europaeum</i>	32,1	69,7	16,3	П
<i>Asperula odorata</i>	21,4	51,5	7,0	П
<i>Campanula latifolia</i>	-	3,0	-	М.В.
<i>Carex pilosa</i>	17,9	30,3	2,3	ПБ
<i>Carex sylvatica</i>	7,1	27,3	9,3	П
<i>Circaea lutetiana</i>	3,6	9,1	-	П
<i>Dryopteris filix-mas</i>	32,1	42,4	7,0	ПБ
<i>Equisetum pratense</i>	42,9	84,8	32,6	П
<i>Galeobdolon luteum</i>	89,3	69,7	20,9	ПБ
<i>Geranium robertianum</i>	10,7	9,1	4,7	ПБ
<i>Glechoma hederacea</i>	46,4	69,7	40,0	П
<i>Lathyrus vernus</i>	-	3,0	-	М.В.
<i>Mercurialis perennis</i>	21,4	36,4	2,3	ПБ
<i>Milium effusum</i>	46,4	48,5	14,0	ПБ
<i>Paris quadrifolia</i>	10,7	18,2	-	ПБ
<i>Polygonatum multiflorum</i>	17,9	18,2	2,3	ПБ
<i>Pulmonaria obscura</i>	39,3	63,6	7,0	П
<i>Ranunculus cassubicus</i>	14,3	51,5	21,9	П
<i>Stachys sylvatica</i>	-	3,0	-	М.В.
<i>Stellaria holostea</i>	71,4	42,4	4,7	Б
<i>Stellaria nemorum</i>	14,3	30,3	7,0	П
<i>Viola mirabilis</i>	7,1	27,3	-	П
Б О Р Е А Л Ь Н Ы Й Б Л О К				
<i>Dryopteris dilatata</i>	14,3	12,1	-	ПБ
<i>Dryopteris carthusiana</i>	53,6	39,4	11,6	ПБ
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	6,1	-	М.В.
Ч Е Р Н О О Л Ь Х О В Ы Й Б Л О К				
<i>Athyrium filix-femina</i>	42,9	66,7	25,6	ПБ
<i>Cardamine pratensis</i>	-	9,1	9,3	ПЗ
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	7,1	24,2	23,3	ПЗ
<i>Cirsium heterophyllum</i>	3,6	-	2,3	М.В.

Таблица 6.6 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Crepis paludosa</i>	-	-	2,3	М.В.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	-	6,1	-	М.В.
<i>Equisetum silvaticum</i>	7,1	3,0	4,7	Б
<i>Filipendula ulmaria</i>	25,0	54,5	46,5	ПЗ
<i>Galium palustre</i>	-	-	4,7	М.В.
<i>Geum rivale</i>	7,1	27,3	32,6	ПЗ
<i>Impatiens noli-tangere</i>	7,1	30,3	-	П
<i>Lycopus europaeus</i>	3,6	-	4,7	БЗ
<i>Lysimachia nummularia</i>	28,6	30,3	46,5	З
<i>Lysimachia vulgaris</i>	7,1	21,2	2,3	П
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	3,6	18,2	7,0	П
<i>Ranunculus repens</i>	25,0	45,5	67,4	З
<i>Solanum dulcamara</i>	-	-	2,3	М.В.
<i>Urtica dioica</i>	32,1	75,8	16,3	П
О П У Ш Е Ч Н Ы Й Б Л О К				
<i>Angelica sylvestris</i>	10,7	6,1	2,3	ПБ
<i>Dactylorhiza maculata</i>	7,1	-	-	Б
<i>Festuca gigantea</i>	10,7	15,2	-	ПБ
<i>Epilobium montanum</i>	-	3,0	-	М.В.
<i>Geum urbanum</i>	21,4	36,4	7,0	П
<i>Scrophularia nodosa</i>	7,1	-	-	Б

Примечание. Последняя графа отражает тяготение видов к тем или иным элементам микрорельефа: П - к плакорам, Б - буграм, З - западинам, ПБ - к плакорам и буграм, БЗ - буграм и западинам, ПЗ - плакорам и западинам; М.В. - малая встречаемость, которая не позволяет судить о приуроченности вида.

Крайне мало видов, имеющих близкую к стопроцентной встречаемость в каком-либо из типов контуров, встречаемость более 80% отмечена всего трижды. Это, на наш взгляд, говорит о достаточно случайном характере присутствия-отсутствия видов в контурах. Однако, если невозможно предсказать видовой состав трав в контуре, то на уровне блоков эколого-фитоценологических групп картина более четкая. Группа неморальных видов приурочена преимущественно к плакорным участкам, виды опушек - к буграм, а виды черноольхового блока - чаще занимают микропонижения.

Учитывая все сказанное, динамику травяного покрова, связанную с образованием вывалов, можно описать следующим образом. При падении достаточно крупного дерева образуются два

новых микросайта - западина и бугор. Выраженных особенностей у травяного покрова вблизи крупных деревьев мы не наблюдаем, поэтому состав видов на буграх скорее случаен. Встречаемость влаголюбивых видов несколько ниже, видимо, просто потому, что они имеют более низкое обилие, а так как бугры имеют небольшую площадь, то просто вероятность их попадания на бугор ниже. При этом экологическая пластичность большинства видов достаточна для того, чтобы они оставались конкурентоспособными при образовании бугра, поэтому смены растительности не происходит.

Роящая деятельность кабана приводит к уничтожению покрова и образованию микросайтов с повышенной влажностью. Их начинают заселять преимущественно влаголюбивые виды - виды "черноольхового" блока, причем по достаточно случайному принципу. В ходе зарастания появляются другие виды из разных групп, тоже достаточно случайно. Но вытеснения видов первых стадий при этом, видимо, обычно не происходит - их экологический диапазон позволяет им удержаться на месте. В итоге мы наблюдаем заметную мозаичность, но сочетания видов в контурах могут быть самыми различными, что связано как с достаточно случайным характером попадания вида в тот или иной контур, так и с постепенным характером изменения режима влажности и растительности в западине. Однако при этом изменение режима фактора влажности почвы отражается на обилии видов и доле разных экологических групп, что, в свою очередь, отражается на баллах оценки режима фактора влажности в западинах по экологическим шкалам.

6.3. Синузальная организация устойчивого лесного фитоценоза

Популяции всех ценообразователей широколиственных лесов на основе разных типов жизненных форм и пространственно-временных отношений можно сгруппировать в четыре подсистемы - синузии. Различные по своей роли в ценозе синузии деревьев, кустарников, летневегетирующих трав и эфемероидов (Кожевников, 1929; Шик, 1953; Горышина, 1969, 1975; Смирнова, 1987)

образуют систему широколиственных лесов. Несмотря на ведущую роль древесной синузии, виды остальных синузий своим участием увеличивают разнообразие взаимоотношений между растениями.

Следует признать, что в фитоценозах основными типами взаимоотношений являются конкуренция, комплементарность и средообразование (Раменский, 1952; Мильи, 1964; Одум, 1975; Сукачев, 1975). Конкуренция - это взаимное подавление организмов (популяций) вследствие ограниченности ресурсов среды. Комплементарность (Вальтер, 1968) или биогеоэкологическое дополнение (Раменский, 1952) - это пространственно-временное разделение между организмами (популяциями) ограниченных ресурсов среды. Средообразование - это положительное или отрицательное (для других членов ценоза) преобразование экотопа в пределах фитогенного поля особи (популяции). Отмеченные типы взаимосвязи присутствуют во всех синузиях, но проявляются по-разному в пределах одной синузии и между синузиями.

Детальный анализ синузии трав (Смирнова, 1987), а также материалы по особенностям фитоэкологически значимого поведения видов в синузиях деревьев и кустарников (Смирнова, Чистякова, 1980, 1982; Истомина и др., 1987) показали их принципиальное сходство. В любой из синузий в климаксовом состоянии господствуют конкурентно сильные виды, толерантные и реактивные занимают подчиненное положение, используя разные возможности постоянно флуктуирующей среды (рис.6.10). Внутрисинузиальные отношения строятся на динамическом сочетании процессов конкуренции и комплементарности; средообразование в связи с небольшими различиями в размерах взрослых особей в пределах одной синузии играет дополнительную роль.

Ведущую роль средообразование начинает играть во взаимоотношениях между доминирующей древесной и подчиненными синузиями, а также между взрослой и молодыми фракциями древесной синузии. Такое положение определяется, в первую очередь, тем, что все участки ценоза испытывают эффект бокового

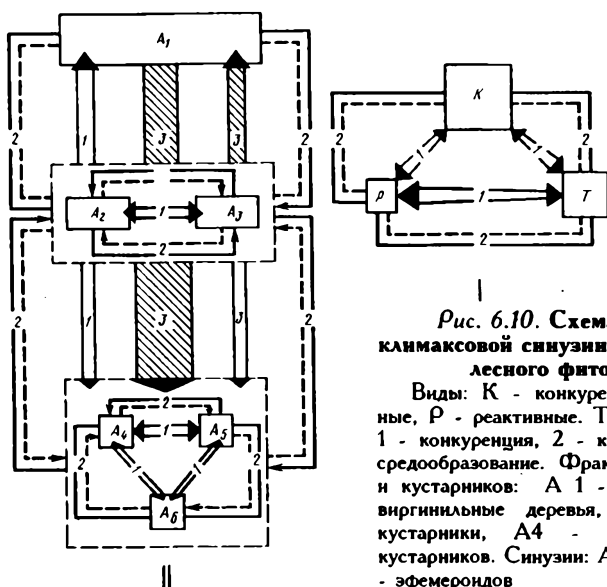


Рис. 6.10. Схема организации климаксовой синузиды (I) и климаксового лесного фитоценоза (II)

Виды: К - конкурентные, Т - толерантные, Р - реактивные. Типы взаимоотношений: 1 - конкуренция, 2 - комплементарность, 3 - средообразование. Фракции синузид деревьев и кустарников: А 1 - генеративные, А 2 - виргинильные деревья, А 3 - генеративные кустарники, А 4 - подрост деревьев и кустарников. Синузиды: А 5 - широколиственные, А 6 - эфемероиды

затенения от крон взрослых деревьев. Не только освещенность, но и режим влажности и тепла определяется наличием древесной синузиды и никогда распределение ресурсов среды в ценозе не бывает аналогичным распределению его на открытом пространстве.

Комплементарность и конкуренция играют дополнительную роль в межсинузидальных отношениях. Ярким примером комплементарности является ярусное членение ценоза и разное время максимальной активности ростовых процессов как в надземной, так и в подземной частях особей, составляющих разные синузиды (Шик, 1953; Горышина, 1969, 1975). В фитоценологических работах детально описаны конкурентные отношения между деревьями и травами при дефиците воды и минеральных элементов питания (Карпов, 1969).

Взаимоотношение древесной синузиды со всеми остальными синузидами сильно меняются в зависимости от того, какую фракцию древесной синузиды мы анализируем. Если рассматривается фракция подроста (ρ, j, im), которая находится в большей части в пределах травяного яруса, на первое место выступает конкуренция с травами за влагу, свет и элементы минерального питания. Если

рассматривать фракцию молодых деревьев (v), помещающих свои кроны в кустарниковом ярусе, то конкурентные отношения с кустарниками сочетаются со средообразующим эффектом по отношению к травам и подросту. Фракция же взрослых деревьев, как уже отмечалось, выступает, в первую очередь, как сильный средообразователь. Сходным образом изменяются взаимоотношения синузии кустарников и синузии трав.

Подчиненное положение синузий кустарников и трав не означает полной индеферентности популяций этих видов к пространственно - временной динамике ценоза в целом. Их внешне скрытая роль проявляется при нарушениях естественной динамики популяций деревьев. Искусственно усиленная позиция кустарников или трав при рубках может изменить или даже прервать ритм смены поколений в популяциях древесных эдификаторов. Происходит это преимущественно за счет непосредственной конкуренции между подростом, травами и кустарниками, когда их листья и корни используют ресурсы, локализованные в одном и том же объеме пространства.

Сложная иерархия внутри- и межсинузальных отношений видов в разновозрастных широколиственных лесах интересна в двух аспектах. С одной стороны, она допускает полное использование ресурсов местообитания во времени и пространстве. С другой, она возникает благодаря закономерной и бесперебойной смене возрастных локусов древесных эдификаторов на небольшом (несколько десятков га) участке лесного массива. Любое нарушение пространственно - временной организации популяций древесных эдификаторов нарушает и функциональное совершенство ценоза. Каждый отдельно взятый локус (парцелла) - всегда лишь часть целого. Даже если его размеры искусственно увеличить до сотен га, он не сможет достичь разнообразия и глубины стратификации среды разновозрастного ценоза.

6.4. Роль гетеротрофов в организации мозаично-ярусной структуры лесов

Взаимоотношениям животных и растений всегда уделялось достаточно много внимания; в последнее время значительно возрос интерес исследователей в той особой роли, которую играют животные в биогеоценозах. При этом изучалась и изучается влияние животных как на отдельные организмы и виды растений, так и на популяции, синузии, фитоценозы в целом; оцениваются разные стороны воздействия животных (поедание, погрызы, обламывание, опыление, перенос плодов и семян, изменение среды обитания) и разные аспекты реакций растений на эти воздействия (изменение листво́й поверхности, продуктивности, формы роста побеговой системы, жизненности, т.е. морфологические, физиологические, популяционнодемографические и ценотические изменения в жизни растений). Изучается воздействие на растения (фитоценоз) или сообщества в целом (биогеоценоз) отдельных видов животных или их различных групп, объединенных по самым разным признакам, таким, как систематическая (филогенетическая) близость (млекопитающие, копытные, птицы), сходная роль в трофической цепи (консументы, травоядные, ксилофаги), особенности поведения, и в частности способы добычи пищи (землерои, листогрызущие насекомые), значение в хозяйстве человека (вредные насекомые, промысловые копытные) и т.д. Длительность наблюдений (от полевого сезона до нескольких десятков лет) различна у разных исследователей, так же, как и размеры объекта исследования или реального пространства, где собирался натурный материал (от нескольких модельных деревьев или ограниченного лесного участка до ландшафтных систем и даже природных зон). Положению и роли животных в сообществах и посвящен ряд монографий, тематических сборников статей, материалов конференций и совещаний (Абатуров, 1979; 1986; Динесман, 1961; Злотин, 1970а,б, 1986; Млекопитающие в наземных..., 1985; Основы лесной биогеоценологии, 1964; Растительноядные животные..., 1986; Рафес, 1970; Русанов, Сорокина,

1984; Средообразующая деятельность ..., 1970; Экология наземных позвоночных ..., 1986; Экологическая оценка ..., 1987; и др.).

При всем многообразии функций животных в их деятельности можно выделить несколько направлений: 1) животные осуществляют цикл оборота вещества и потока энергии, трансформируя фитомассу во вторичную продукцию; 2) животные трансформируют среду обитания; 3) животные осуществляют межэкосистемный перенос вещества и энергии (Растительноядные животные ..., 1986).

Соответствующим образом развивались направления исследований, в которых можно выделить, во-первых, так называемый "энергетический" подход, в рамках которого проводятся работы по количественной оценке потребления (и образования) первичной продукции и /или образование вторичной (Владышевский, 1980; Растительноядные животные ..., 1986; Роль диких копытных ..., 1959; Экология, морфология, использование ..., 1989 и др.) и, во-вторых, подход к консументам и к фитофагам - в первую очередь как к регуляторам экосистемных процессов (т.е. как к такому элементу, который определяет характерные черты организации экосистемы, а также направление и скорость сукцессионных процессов) (Абатуров, 1986; Владышевский, 1980, 1987; Элотин, 1986; Исаков, Панфилов, 1970; Реймерс, 1972).

Средообразование (средопреобразование) включает в себя сложный комплекс многообразных явлений, связанных с прямым и косвенным воздействием животных на компоненты сообществ. В качестве примеров (без обсуждения) можно назвать разрыхление, вытаптывание, выбивание почвы, изменение режима освещенности при зоогенной дефолиации, изменение температурного режима воздуха и почвы, их химического состава; жизненной формы, жизненности, продуктивности отдельных особей растений, популяций, синузий, фитоценозов; изменение в процессе избирательного поедания количественных взаимоотношений видов растений и животных в конкретных местообитаниях, в конкретных участках биогеоценоза разного масштаба. Даже из перечня примеров видно, что так называемая "нетрофическая деятельность" животных не всегда альтернативна трофической, но может быть ее следствием.

Обширная литература в пределах обсуждаемой темы посвящена

отдельным видам животных или их группам: бобрам (Балодис, 1990; Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Данилов, 1970; Дежкин, 1970; Дворникова, 1987; Каньшиев, 1986, 1987; Синецын, Русанов, 1989; Соловьев, 1971; Толкачев, 1979; Фадеев, 1981; Феклистов, 1984), кабанам (Лавов, 1981; Слудский, 1956; Царев, 1989), лосям (Бородин, Потапов, 1986; Гусев, 1983; Смирнов, Серяков, 1992), кротам (Абатуров, Карпачевский, 1965; Пахомов и др., 1987), листогрызущим насекомым (Домников, 1979а,б; Злотин, 1970а,б; Злотин и др., 1986; Рафес, 1970) и др.

Работы разных авторов, в том числе и цитируемых выше, проводились в разных типах растительности и довольно много - в широколиственных лесах лесной и лесостепной зон.

Большинство работ посвящено одному или нескольким взаимосвязанным видам жизнедеятельности животных, в них решаются, как правило, конкретные частные задачи. К сожалению, практически нет (не обнаружены нами) работ, где в наиболее общем виде оценивался бы совокупный биогеоценотический эффект средообразующей деятельности животных и был бы количественно оценен (измерен) реальный объем пространства, в пределах которого отдельные элементы или экосистема в целом претерпела изменения, так же как и время действия.

В этом разделе мы хотели бы наметить новый возможный подход к изучению средообразующей роли животных и привести некоторые доступные материалы в связи с представлениями современной лесной парадигмы (см. гл.2.2). С одной стороны, в работах этого направления подчеркивается значение для животных фитогенной мозаичности, т.е. мозаично-ярусной организации лесов, сформировавшейся в результате жизнедеятельности и даже гибели растений (например, ветровально-почвенный комплекс). При использовании животными элементов фитогенной мозаики происходит дифференциация экологических ниш, увеличивается видовое разнообразие, усложняются консортивные связи. Все это вместе приводит в конечном счете к увеличению экологической емкости местообитания и устойчивости биогеоценоза в целом (Владышевский, 1980, 1987; Злотин, Ходашева, 1974; Формозов, 1976; Экологическая оценка ..., 1987). С другой стороны, сами

животные в процессе жизнедеятельности активно или косвенным путем, опосредованно создают в природных ценозах изменения, при которых возникают неоднородности, мозаичные структуры разного размера и разной длительности существования.

Анализ литературы убеждает нас в том, что невозможно прямое наложение, пространственная привязка конкретных материалов о средообразующей деятельности животных в лесах и фитогенной мозаики (gap-mosaics). Между тем фитогенная, зоогенная, абиогенная мозаики в пределах конкретной территории, вероятно, могут быть не просто пространственно (размерно) соизмеримы, но и оказывать похожее влияние на жизнь и устойчивость ценозов, на направление и скорость сукцессии, могут дополнять или даже заменять друг друга по характеру и степени воздействия.

Можно выделить несколько уровней размерности воздействий животных, аналогичных уровням фитогенной мозаики (см. гл. 2.2). Рассмотрим их по мере уменьшения размеров зоогенно измененного пространства. Разумеется в предлагаемом ряду элементы не изолированы друг от друга; изменения, произошедшие под влиянием животных на одном уровне, обязательно отражаются на других как большего, так и меньшего масштаба. Кроме того, одни и те же действия животных могут изменять существенно различные объемы пространства.

1. *Изменения на уровне ландшафтных комплексов.* Пожалуй, наиболее крупномасштабные изменения в лесной зоне производят сейчас, как и прежде (см. гл. 1.1), бобры. Их плотины на ручьях и малых реках, на мелиоративных и отводных каналах при торфоразработках существенно преобразуют гидрологический режим территории, где они живут. Ручьи и речки превращаются в каскады прудов; резко увеличивается водное зеркало: на небольших ручьях площадь затопления составляет 0,2-0,5 га; по берегам озер, водосток которых бобры перекрыли плотинами - на порядок выше, 20-30, иногда - 50 га (Данилов, 1970). Деятельность бобров обуславливает появление и длительное существование в пределах лесных массивов ландшафтов низинных озер. Семейство бобров осваивает территорию и живет на ней сравнительно недолго, обычно не более 5, иногда - до 10 лет. Предельный срок существования

бобрового поселения определяется тем, что на освоенной территории они практически уничтожают те древесные растения, которые составляют их кормовую базу. По некоторым данным (Феклистов, 1984), в пределах конкретного поселения бобры могут уничтожить рябину и черемуху за один-два года, ольху за 5-20, березу - 7-20 лет.

Вот результаты деятельности одной семьи (поселения) бобров: длина каналов или участка реки, принадлежащих семье, составляет от 100 до 1000 м; протяженность вырытых в земле ходов - от 100 до 200 м; плотины - 15-30 м, а встречаются и до 170 м. Площадь порубок зависит от величины семьи и длительности ее жизни на одном месте и составляет 0,1-3,0 га. Вдоль рек и ручьев формируется особый режим береговой полосы, в первую очередь бобры здесь валят деревья, до 80 % бобровых погрызов обычно сосредоточены в 10-метровой полосе. Кроме того, они формируют прирусловые поляны размером примерно 25х300 м. Растительность береговой полосы "остепняется".

Вследствие избирательной поедаемости кормов (табл. 6.7) изменяется соотношение древесных видов на освоенной территории (Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Данилов, 1970; Дежкин, 1970; Феклистов, 1984; Каньшиев, 1986, 1987).

Таблица 6.7

Различное использование бобрами древесных видов в осенне-зимний период
(данные Каньшиева, 1986)

Виды деревьев	Соотношение пород на пробной площади		Из них повалено бобрами	
	Абс. число	%	Абс. число	%
Береза бородавчатая	297	38,5	142	61,5
Осина	158	20,5	74	32,0
Ольха серая	14	1,8	6	2,6
Черемуха обыкновенная	11	1,4	4	1,7
Рябина обыкновенная	8	1,0	3	1,3

Довольно часто берега, подрытые ходами бобров, оседают и проваливаются, образуя сплавины, русло реки делится на протоки.

Все это отражается на жизни растений и животного населения. Каналы, вырытые бобрами, и их дорожки на воде используются как транспортные магистрали сухопутными, околородными и водными

животными. Бобровые пруды во время засухи служат водопоями для птиц и зверей. Поляны порубок и окольцованные деревья дают дополнительный корм диким копытным, зайцам, мышевидным грызунам; зимой некоторые млекопитающие концентрируются вокруг бобровых "лесосек".

Созданный деятельностью бобров особый "бобровый ландшафт" (Фадеев, 1981) осваивают виды животных, ранее здесь не живших: чирки, крохали, кряквы. Мелководье и пруды на водоразделах - полезные компоненты ландшафта - обеспечивают отличные условия для нереста рыб и земноводных (Одум, 1975; Балодис, 1990).

Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров используют как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий множество других животных. По наблюдениям И.И. Барабаш-Никифорова (1950) за 190 норами и домиками бобров в Воронежском заповеднике оказалось, что чаще всего в них встречаются: водяная крыса (40% от всех встреченных животных), прочие мышевидные (16,8%), ужи (17,4%). Обычные обитатели покинутых бобрами нор, ходов и хаток - землеройка, выхухоль, норка, кутора, гадюка, веретеница, лесной хорек, медянка, болотная черепаха, комары (Барабаш-Никифоров, 1950; Дежкин, 1970).

Подводя итог, можно сказать, что бобры действительно преобразуют ландшафт, производя существенные изменения как в среде, так и в биоте, способствуя разнообразию и, стало быть, устойчивости ценозов. Размеры "бобровых ландшафтов" - от долей до нескольких десятков гектар.

II. *Изменение на уровне биогеоценоза.* Наиболее крупные преобразования в пределах лесных биогеоценозов, образование открытых пространств (окон, просветов, gaps) размером до 1 га являются результатом жизнедеятельности крупных копытных (зубры, лоси, олени), грызунов (бобры), листогрызущих насекомых и грибов. Так, как уже отмечалось, бобры, выгрызая осину и деревья других пород, способствуют формированию лесных полян, в том числе и в пределах одного биогеоценоза. Кроме того, вдоль троп, прокладываемых бобрами при их передвижении к кормовым участкам, с обеих сторон в полосе 25 см обычны погрызы, обломы,

вытаптывания. Тропы и прилегающие к ним участки занимают 5-10 % от освоенной бобрами территории за один вегетационный период (Коробейникова, Дворникова, 1983).

Лоси, олени, косули, объедая ежегодно до 25% только верхушечных побегов у подроста деревьев и кустарников, уменьшают надземную фитомассу примерно на 30%; около 30% подроста повреждается самцами косуль при маркировке территории, при этом четвертая часть поврежденных растений погибает (Гусев, 1988). Это существенно снижает долю молодых растений в популяциях древесной и кустарниковой синузий. Поскольку разные виды растений подвергаются воздействию копытных в разной степени (табл. 6.8), то влияние их проявляется и в формировании количественных взаимоотношений видов деревьев и кустарников, что позднее может отразиться на структуре сообщества в целом.

Таблица 6.8

Обилие и состояние видов, используемых лосем в Мордовском заповеднике
(данные Бородина, Потапова, 1986)

Вид растений	Обилие, экз./га	Состояние деревьев, %		
		Поврежденные	Усохшие	Здоровые
Сосна	2522	71	16	13
Ель	244	2	-	98
Осина	346	62	8	30
Береза	1053	28	2	70
Дуб	122	75	4	21
Ильм	51	65	-	35
Липа	797	3	-	97
Ольха	59	-	-	100
Клен	1970	27	1	72
Рябина	2205	55	1	44

По некоторым данным (Гусев, 1983), доступные запасы кормов копытных составляют небольшую долю (0,01-1,50 %) от общей фитомассы широколиственных сообществ. Но роль этой группы животных состоит в прямом и косвенном воздействии на видовой состав и продуктивность древесного и кустарникового ярусов.

Влияют копытные и на видовой состав, и продуктивность травянистого яруса, так же, как и на видовой состав и биомассу почвенных животных. Например, в биогеоценозах Центрального Черноземного заповедника, по данным А.А.Гусева (1984),

ежегодно копытные съедают более 11 кг/га травы, т.е. 0,5% надземной фитомассы. Кабаны на пороях потребляют 5 кг/га, а отчуждают при этом от 12 до 74 кг/га травы. Примерно столько же съедают и вытаптывают лоси, косули, олени. В результате изменяется состав травяного яруса, увеличивается естественное возобновление деревьев и кустарников.

На состояние фауны почвенных беспозвоночных особое влияние оказывают кабаны: на их пороях в слое почвы 0-10 см состав почвенных беспозвоночных уменьшается на 54%, биомасса - на 61%, численность - на 69%, что главным образом обусловлено исчезновением на пороях дождевых червей.

Копытные обуславливают увеличение интенсивности разложения годовой первичной продукции на 19-35%. За год копытные выделяют 22 кг /га экскрементов, что составляет примерно 1,1-1,6 ежегодного растительного опада в широколиственных лесах.

Серьезное влияние на широколиственные леса, в первую очередь - на древесный ярус, в частности на его продуктивность, оказывают листогрызущие насекомые. При массовых вспышках численности зеленой дубовой листовертки, например, деревья подвергаются столь сильным повреждениям, что это отражается на изменении абиотического режима и на продукционных процессах. Недаром считается, что очаги вспышек - это особые случаи функционирования биоценозов, имеющие последствия в развитии ландшафтной среды (Домников, 1979а,б). На дубах в пределах европейской части России кормится около 100 видов насекомых. Естественно, что растения должны были адаптироваться к ним. Действительно, несмотря на то, что огромная фитомасса листьев (иногда до 100%) съедается насекомыми, оказывается, что действие листогрызков, во-первых, относительно кратковременно, во-вторых, начиная с того момента, когда отторгается 20% зеленой фитомассы и более, деятельность этих листогрызов стимулирует вторичную вегетацию растений, причем прирост биомассы листьев идет пропорционально ее потерям. Более того, примерно за 2 нед вегетации зоогенные потери листвы восстанавливаются (Домников, 1979б). Так, несмотря на то, что "вредность" листогрызущих насекомых очевидна, их подлинная роль в ценозах еще не оценена.

Листогрызущая деятельность насекомых охватывает большие лесные площади (точных данных не обнаружено). Горизонтальная структура очагов поражения зависит главным образом от сомкнутости древостоя. В первую очередь и с большей интенсивностью поедаются взрослые деревья верхнего яруса в опушечной зоне, где древостой относительно разрежен. Молодые деревья высотой до 6-10 м повреждаются незначительно и только в годы массовых всплеск численности насекомых. Влияние опушки - "опушечный эффект" - сказывается на глубину от 50 до 300 м; в более сомкнутых массивах древостой повреждается на 50%, а у разреженного края - на 70-80 % (Домников, 1979а).

Зоогенная дефолиация и последующее изменение режима и интенсивности биогеоценологических процессов проявляются в изменении состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова. Изменяется солнечная радиация, температура воздуха повышается на несколько градусов, температура почвы может быть на 10 градусов выше, чем на контрольном участке. Поступление в подстилку богатых азотом экскрементов листогрызов изменяет газовый режим припочвенного слоя воздуха. Экскременты - центры массового развития микроорганизмов, поэтому интенсивность выделения углекислого газа с поверхности подстилки увеличивается в 2-3 раза. У деревьев с объединенной кроной резко уменьшается транспирация, расход воды из корнеобитаемого слоя замедляется, что ослабляет конкуренцию за влагу травянистых растений с древесными. Следовательно, в годы массового размножения насекомых улучшаются условия развития травянистого яруса. Так, по данным Р.Злотина и К.Ходашевой (1974), сныть и лопух на поврежденных участках в Курском заповеднике цветут обильнее, чем на неповрежденных, у них больше высота, средний вес и суммарная листовая поверхность вегетативных и генеративных побегов. Возрастает видовое разнообразие в основном за счет светолюбивых и азотофильных видов, изменяется состав содоминантов.

Итак, усиление сквозистости полога, увеличивающее освещенность нижних ярусов при зоогенной дефолиации, может на ранних стадиях улучшить состояние древостоя в целом; однако при высокой активности вредителей может смениться тип леса (Рафес, 1970).

III. *Изменения на уровне подсистем биогеоценоза.* Прямых количественных оценок деятельности животных на уровне подсистем биогеоценоза (синузии, ярусы, микрогруппировки и т.п.) в литературе почти нет, но довольно часто их можно получить по косвенным данным. Копытные животные, питаясь подростом и подлеском, производят в этом ярусе серьезные перестройки, меняя соотношение разных видов в процессе предпочтительного поедания. Аналогичные изменения производят животные в травяном ярусе. Так, на бобровых "лесосеках" и тропах, ведущих к ним, из травостоя выпадают виды, характерные для фитоценоза до появления бобров, и закрепляются новые. Вдоль троп изменяется как общее число видов, так и их встречаемость по сравнению с контролем. Бобры изменяют запасы фитомассы: вдоль троп она в 1,5 раза меньше по сравнению с контролем, а на тропах (на некоторых участках) растений может не быть вообще.

Изменения в травяном покрове и в ярусе подроста производят и мелкие грызуны. Разные виды грызунов имеют близкую кормовую базу, в голодные годы они становятся конкурентами, увеличивая общий пресс на лесные травы. Обычно же они расходятся по экологическим нишам, выбирая разные типы местообитаний или оказывая предпочтение разным видам кормов (разные виды растений, разные возрастные группы, разные части растений).

Порои кротов имеют относительно небольшие размеры: в пойменных широколиственных лесах, например, диаметр выброса равен 36 см, а высота - 11 см; за один год на 1 га кроты делают около 3000 выбросов, занятая ими площадь составляет 220 кв.м и более. Конечно, эта площадь мала по сравнению с площадью всего сообщества (около 2%), но ведь и кроты - не единственный вид землероев. Результаты роющей деятельности кротов таковы: изменяется микрорельеф, увеличивается площадь соприкосновения почвы с воздухом; объем почвы, вовлеченной в выброс, равен примерно 10 кв.м на 1 га (Пахомов и др., 1987). Деятельность всех землероев способствует разрыхлению почвы, лучшей аэрации и большей влагоемкости; в районе почвенной пертурбации идут активные почвообразовательные процессы. Порои кабанов, кротов, слепышей при всем их различии, изменяя физико-химические

свойства почвы, способствуют изменению и обогащению педофауны, в том числе видами позвоночных животных (роющие амфибии, мышевидные грызуны, ящерицы, желтобрюхи), меняются видовой состав, плотность и биомасса животного населения почвы (Пахомов, 1979). Отдельные пороги, почвенные ходы и выбросы - небольшие локальные явления, но совокупность их и роющая деятельность в целом разнообразит и улучшает биогеоценотические свойства эдафотопы в лесном сообществе, что имеет последствия в масштабах всего биогеоценоза.

IV. Изменения на популяционном уровне. В работах по изучению трофической деятельности животных: листогрызущих насекомых, грызунов, копытных можно найти сведения о тех изменениях, которые производятся ими в популяциях растений. Здесь приводятся возраст (класс возраста) деревьев, возрастная группа (всходы, подрост, взрослые растения), размеры (высота, диаметр), по которым достаточно точно можно определить онтогенетическое состояние особи или группы особей. Кормовое предпочтение животных отмечено не только для разных видов растений, но и для разных размерных и возрастных групп в пределах одной популяции. Так, например, бобры используют в пищу и на строительство плотин более 10 видов деревьев и кустарников восточноевропейских широколиственных лесов, но в большинстве случаев предпочитают относительно молодые растения, диаметр которых не превышает 40 см (Барабаш-Никифоров, 1950; Феклистов, 1984; Каньшиев, 1986, 1987).

Фактором, несомненно влияющим на общую численность деревьев и численность прегенеративных групп, является поедание семян и плодов мышевидными грызунами, кабаном и птицами - с одной стороны, а с другой - рыхление почвы и вытаптывание семян. Так же велика роль растаскивания плодов липы, клена, ясеня и дуба и других растений разными животными. Доля участия разных видов животных в этих процессах, конечно, различна (табл.6.9), более того различна интенсивность этих процессов в разные сезоны и месяцы года.

Таблица 6.9

Встречаемость (в %) различных кормов в желудках мышевидных грызунов
(по данным Образцова, Штильмана, 1957) в широколиственных лесах
Теллермановского лесничества Воронежской обл.

Вид	Семена		
	дуба	клена остролистного	ясеня
Желтогорлая мышь	33,4	12,0	14,7
Рыжая полевка	9,2	33,2	17,5
Лесная мышь	33,2	8,3	8,3
Полевая мышь	21,7	11,6	5,8
Серая полевка	7,0	-	-

По наблюдениям, проведенным в Теллермановском массиве, желтогорлая мышь во все сезоны года предпочитает семенные корма, рыжая полевка питается теми кормами, которые наиболее обильны в данный период. Иногда грызуны уничтожают большую часть плодов (семян), что не может не отразиться на онтогенетическом спектре популяций растений. Так, в 1953 г в этом массиве для грызунов создались крайне тяжелые условия - неурожайный год для большинства древесных пород. В этом году мыши съели все желуди, даже поврежденные долгоносиками, причем часть зверьков для добывания корма забиралась на деревья.

Учитывая громадную семенную продуктивность лесных деревьев и кустарников можно было бы думать, что уничтожение плодов и семян в процессе питания и создания запасов животными не отражается на естественном возобновлении древесных растений. Иногда роль насекомых, мышей и других грызунов действительно преувеличивают, однако специальные наблюдения показали, что только грызуны во время заготовок кормов повреждают более 80% полноценных семян клена остролистного, около 60% семян ясеня и липы. Растаскивание и поедание желудей на экспериментальных площадках достигало 100% (Образцов, Штильмарк, 1957).

Представленный обзор литературы показывает, что зоогенная мозаичность столь же характерное свойство климаксовых лесов, как и фитогенная мозаичность, проанализированная в разд. 6.2, 6.3. Масштабы пространственных изменений, вызванных жизнедеятельностью гетеротрофов, весьма различны и образуют практически

непрерывные ряды пятен с линейными размерами от сантиметров до сотен метров.

Для структурной организации биоценозов, с нашей точки зрения, наибольшее значение имеют мозаики, размерно сопоставимые с мозаиками, возникающими в процессе популяционной жизни деревьев. Наиболее близки по размерам и отчасти по средообразующему эффекту: 1) ветровально-почвенные комплексы (ВПК) и кротовины, порон кабанов, крупные норы барсуков и пр.; 2) "окна" возобновления и разные элементы "бобрового" ландшафта, стояночные зубровые поляны и пр.

Несомненно фитогенные и описанные зоогенные воздействия не тождественны. Специфические воздействия животных на почву: вытаптывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление и т.д. приводят к более существенному изменению видового состава растений, чем образование ВПК и световых "окон" возобновления. Так, деятельность зубров сопровождается появлением лугово-степных растений в местах их обитания, а деятельность бобров - появлением лугово-болотных видов. Кроме того, некоторые мозаики, вызванные жизнедеятельностью гетеротрофов, по размерам значительно больше, чем мозаики, связанные с популяционной жизнью деревьев. Такие явления, как массовое поражение деревьев листогрызущими насекомыми или грибами, сопоставимы, на наш взгляд, с такими экзогенными нарушениями как массовые ветровалы и пожары.

Заключение. Устойчивое существование биогеоценотического покрова является следствием разномасштабных мозаик, образующих пространственно-временной континуум. Любые изменения популяционной жизни растений, позвоночных и беспозвоночных животных и грибов сказываются на разных уровнях организации биогеоценотического покрова. Упрощение демографической структуры популяций, уничтожение крупных копытных, бобров и изменение численности других животных привели к изменению размеров мозаик, связанных с жизнедеятельностью этих видов. Следствием этого стало уменьшение видового разнообразия и принципиальное упрощение структуры лесов. Исчезновение зоогеннообусловленных лугово-опушечных и лугово-болотных

местообитаний в массивах широколиственных лесов привело к выпадению из состава лесной флоры большей части светолюбивых видов трав и кустарников. Фрагменты этой флоры сохраняются лишь в поддерживаемых хозяйством сообществах на внутрилесных полянах и опушках (подробнее см. главу 7). При устранении сельхозпользований в лесных массивах и установлении заповедного режима восстановление исходного облика восточноевропейских широколиственных лесов зонального типа практически невозможно. Это обусловлено тем, что светолюбивая флора, при отсутствии крупных животных, не имеет условий для нормального самоподдержания популяций. Только с восстановлением популяций всех основных средообразователей (и растений, и животных) структура лесов сможет вновь обрести мозаики самого большого масштаба и сопряженные с ними мозаики меньших размеров. Восстановление полной иерархии мозаик - неременное условие сохранности максимально возможного биоразнообразия.

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

В предыдущих главах было показано, насколько сильно оказались взаимосвязанными судьбы людей и лесов на очень обширной и благоприятной для них территории. К сожалению, сегодня приходится констатировать факт отсутствия ненарушенных лесных сообществ в зонах хвойно - широколиственных, широколиственных лесов и теперь уже интразональной лесной растительности в степной зоне. Фактически в данной главе можно было бы рассматривать специфику всех современных лесов, но в этом нет необходимости, поскольку уже существуют фундаментальные сводки С.С.Архипова (1939), Д.В. Воробьева (1953), С.Ф.Курнаева (1968, 1980.). Данные об изменениях площадей, покрытых лесом, и безлесных пространств и обобщенные сведения о животном населении за последнее тысячелетие приведены в сводках С.В.Кирикова (1966, 1979). Здесь задача видится в другом: 1) показать причины, приведшие к тому или иному состоянию современные леса; 2) раскрыть направленность возможных изменений существующих сообществ при сохранении традиционных способов эксплуатации, применении новых лесохозяйственных технологий или установлении режима заповедания. Эталонном для оценки степени деградации и направленности демутиаций служит модель реконструирования мозаично-ярусных многовидовых широколиственных лесов, т.е. некоторого предельного (климаксового) состояния лесного биоценоза, в котором поддерживается непрерывный поток поколений всех слагающих его видов. Соответственно, главными критериями диагностики отклонений служат полнота видового списка и демографическая полночленность популяций.

7.1. Анализ хозяйственной деятельности в широколиственных лесах по историческим материалам последних двух столетий

Предварительные сведения о хозяйственной деятельности на территории восточноевропейских широколиственных лесов приведены в гл. 1. Однако те общие данные, которые в ней содержатся, не позволяют достаточно надежно оценить результаты антропогенных преобразований демографической структуры и видового состава лесов. Такая возможность появляется, если анализировать конкретные исторические материалы по лесным территориям разной степени сохранности.

Раскорчевки, палы, рубки, выпас и сенокосение в лесах были во все времена, но только на современных старовозрастных ценозах можно увидеть результат таких воздействий, отдаленный от момента самого воздействия на время, соизмеримое с продолжительностью онтогенеза древесных эдификаторов. Зная исходную ситуацию, с которой начинали развиваться нынешние спелые и перестойные древостой, вполне возможно выявить демулационные тренды на предельно длительном временном интервале. Для центральных областей России имеется уникальная архивная коллекция подробных карт (Масштабы: 1:8400, 1:40000, 1:84000) так называемого Генерального межевания, которое было начато в 70-80 -х годах XVIII в. Главным достоинством этих карт является геометрическая фиксация площадей, занятых пашнями, лугами, лесом, прудами, дорогами и т.п. Все предшествующие карты не давали возможности точно идентифицировать изображенные на них объекты с контурами современных лесов и других угодий. Одновременно с картами составлялись Экономические примечания, регистрирующие владельцев земли, площадь всех видов угодий, особенности растительного покрова, плодородие земель и основные формы хозяйственной деятельности. Богатейшая и разносторонняя характеристика была осуществлена на огромной территории почти синхронно (за 20-30 лет). По сути, для всех современных заповедников в зоне широколиственных лесов есть информация об исходном состоянии даже старовозрастных древостоев. Существенными остаются проблемы: интерпретация

архивных материалов в терминах и понятиях современных знаний и отслеживание прошедших в течение XIX-XX в. изменений в использовании интересующих нас конкретных участков территории.

Для облегчения анализа исторических материалов целесообразно вычленил те воздействия, которые имеют достаточно четкую связь с изменениями в популяциях растений. В наиболее общей форме воздействия и возможные ответные реакции на них приведены в табл. 7.1.

Перечень основных элементов лесохозяйственных технологий, сгруппированных по их значимости в изменении разных сторон популяционной жизни растений, не означает, что эти элементы действуют независимо друг от друга. Взаимосвязь разных параметров хозяйственного воздействия на успех возобновления проиллюстрируем следующим примером. Возраст рубки, определяющий периодичность воздействия на взрослую часть популяций деревьев, не препятствует семенному возобновлению, если он больше продолжительности прегенеративного периода. Такие ситуации возникают при выращивании строевых лесов с оборотом рубки 100 лет и более. Однако большой возраст рубки не препятствует репродукции в популяциях лишь в тех случаях, когда площадь сплошных лесосек не будет больше площади эффективного расселения зачатков. Таким образом, благоприятное сочетание параметров возраста рубки и ее площади сформирует онтогенетический спектр нормального типа, несмотря на укороченность онтогенеза особей в популяциях долгоживущих видов. Другие сочетания тех же воздействий (или иных воздействий) вызовут другие реакции и соответственно сформируют другие типы онтогенетических спектров древесных популяций. Более подробно цепочки взаимосвязей воздействий и демографических реакций будут рассмотрены на нескольких конкретных примерах позже.

Материалы Генерального межевания не дают точных сведений о размерах и формах лесосек, сроках их примыкания (время, в течение которого запрещалось срубить два и более соседствующих участка), но даже по одному только признаку - "дровяной лес" или "строевой лес" - выявляется сразу несколько позиций. Из других

Антропогенные воздействия на растительность и реакции популяций растений на них

Параметр лесохозяйственных воздействий	Биологическая значимость воздействий	Демографические реакции
1. Возраст рубки 2. Периодичность рубки	Периодичность воздействий 1. Меньше продолжительности прегенеративного периода 2. Меньше продолжительности генеративного периода 3. Меньше продолжительности всего онтогенеза	Продолжительность онтогенеза 1. сокращенный 2. Незавершенный 3. Завершенный
3. Сезон заготовки древесины и сырья 4. Сроки выпаса 5. Сроки сенокосения	Сроки воздействия 1. Период вегетации 2. Период покоя	Реализация репродуктивного потенциала 1. Сохранность семян 2. Сохранность вегетативного поколения 3. Сохранность молодого подроста
6. Площадь лесосеки 7. Площадь расчистки 8. Площадь лесных культур	Пространственный масштаб воздействия 1. Меньше радиуса репродуктивной активности 2. Соизмерим с радиусом репродуктивной активности 3. Больше радиуса репродуктивной активности	Возможность заноса зачатков 1. Равномерная 2. Мозаичная 3. Отсутствует
9. Форма лесосеки 10. Способ и сроки примыкания лесосеки	Пространственная позиция участка 1. Вложенная 2. Соприкасающаяся 3. Обособленная	Интенсивность и разнообразие потока зачатков 1. Высокая плотность исходного поколения 2. Низкая плотность исходного поколения
11. Выборочная рубка 12. Сплошная рубка 13. Раскорчевка 14. Посадка	Интенсивность воздействия 1. Частичная элиминация возрастных групп 2. Полная элиминация возрастных групп	Уровень и избирательность отмирания 1. Видоспецифичная 2. Тотальная

документов (архив Лесного департамента) известно, что дровяные леса - это результат сплошной рубки с коротким оборотом и без строгой регламентации сезона заготовки, размеров и формы лесосек; строевые леса (как правило, для них указывается породный состав) - результат выборочных или сплошных рубок малых размеров, заготовки велись преимущественно в зимний период, сроки примыкания и возраст рубки большие. О породном составе дровяных лесов и отличии его от состава строевых можно судить по сводной таблице наиболее употребляемых возрастов рубки (табл.7.2), составленной Ф.К.Арнольдом (1880).

Как по прямым свидетельствам, так и по косвенным (табл. 7.2) в составе лесов широколиственной зоны участвовали те же виды, что и сейчас. Однако присутствие сосны и ели в дровяных лесах недвусмысленно указывает на послепахотное их происхождение (лесные культуры), поскольку эти породы не возобновляются пнейвой порослью. Кроме того, известно, что существовала практика подсева хвойных на старых пашнях, законодательно оформленная указом Петра I о заводе лесов (Шелгунов, 1857; Гомилевский, 1897).

В качестве иллюстрации антропогенной нарушенности лесной территории, которая исходно была покрыта полидоминантными широколиственными разновозрастными сообществами, рассмотрим комплекс биоценозов массива "Калужские засеки". Основное ядро заповедника представлено лесами, входившими в состав Заокской засечной черты, созданной из естественных массивов для сдерживания набегов крымских татар еще в середине XVI в. (Пономаренко и др., 1992). В 1738 г. после потери оборонительного значения они были переданы Тульским оружейным заводам (Шелгунов, 1857), и ранее существовавший режим строгой охраны (без права рубки, выпаса и даже свободного посещения) был несколько ослаблен. На момент Генерального межевания (1782 г.) казенная Дубенская засека представляла собой целостный лесной массив площадью 9935 десятин (около 10 000 га), в котором покрытой лесом площади было 9424 десятин, а сенокосов и неудобий лишь 506 десятин (РГАДА, ф.1355, оп.1, ед.хр.14/467). Лес описан как строевой из дуба, осины, липы,

Таблица 7.2

Наиболее употребительные в России обороты рубки

Тип насаждений	Возраст рубки, лет
1. Дубовые леса	
а) семенные: для корабельных деревьев	160-300 и более
для крупного поделочного леса	160-200
для обыкновенного строевого леса	100-160
для хороших колотых дров	80-100
б) порослевые	
для жердняка и мелких дров	25-40
для коры на дубление кож	12-20
2. Березовые леса	
а) семенные	
для стройки крупных дров	50-80
для мелких дров	40-50
б) порослевые	
для мелких дров	25-40
3. Липовые леса	
в) порослевые и отпрысковые	
для лубков на мочало	35-50
для лыка	3-10
4. Осиновые леса	
а) семенные	
для строевого леса	60-80
для дровяного леса	40-60
б) отпрысковые	
для строевого и крупного дровяного леса	50-60
для дровяного леса	40-50
5. Ольховые леса	
для получения дров	20-60
6. Ивовые леса	
для получения корья на дубление кож	6-8
для прутьев	1-3
7. Сосновые леса	
для мачтового леса	160-300
для самого крупного строевого леса	120-180
для средних бревен	80-120
для тонких бревен	60-90
для жердняка и мелких дров	40-60
8. Еловые леса	
для самого крупного строевого леса	120-160
для средних бревен	80-120
для дровяного леса	60-80

клена и ели. Крупных лесных полей на карте не отмечено (рис.7.1.). Сенокосы, очевидно, были сосредоточены по оврагам и долинам

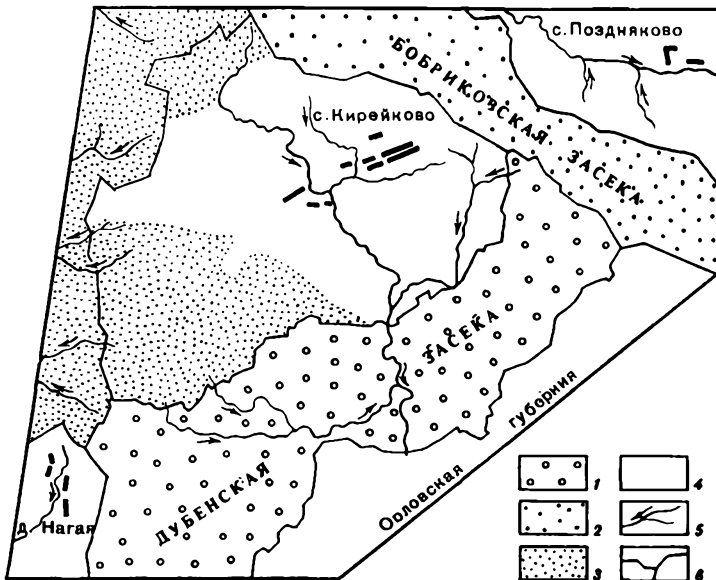


Рис. 7.1. Расположение лесных и безлесных земель в окрестностях Дубенской засеки на 1782 год

1 - казенные леса; 2 - казенные леса, проданные в частное владение; 3 - частные леса; 4 - безлесные земли; 5 - речки; 6 - границы землевладений (РГАДА, ф. 192, оп.1, ед. хр. 4)

малых речек. Прокашивание и выпас по овражной сети фиксируют описания других частей Заокских засек. Согласно материалам фонда Берг-Коллегии (РГАДА, N72/1058), в лесах близкого к Дубенской засеке видового состава отмечена систематическая приуроченность сенокосов к овражной сети. В этом же фонде довольно подробно приведены и таксационные характеристики насаждений Малиновой засеки (принадлежность Тульских оружейных заводов). Из табл. 7.3 видно, что засечные леса, перейдя в эксплуатационный фонд, уже к концу XVIII в. были пройдены рубками на значительных площадях и участки с крупными деревьями (высотой более 20 м) встречаются редко.

Таблица 7.3

Лесоводственные параметры некоторых звеньев малиновой засеки (1792 г.)*

Состав древостоя	Лесная площадь дес.	Сенные покосы дес.	Высота древостоя саж.	Диаметр деревьев верш.	Характер эксплуатации
Лп, Я, Ос, Д, Ил	584	20	9	8	Порубок мало
Д, Лп, Ос, Ил, Б	211	2	8	7	То же
Д, Лп, Ос, Б, Кл	213	10	10	7	"
Д, Лп, Ос, Ил, Б, Я	579	17	10	6	"
Лп, Ос, Д, Б, Ил	665	90	8	7	Выпас
Лп, Ос, Д, Б, Ил	654	18	8	7	"
Лп, Ос, Д	116	10	8	7	Порубок много
Д, Б, Ос, Лп, Ол, Кл, Ил	480	12	8	6	То же
Лп, Б, Ос, Д	284	12	8	6	"

*РГАДА ф.Берг-Коллегия N 72/1058.

Правда, видовой состав сохраняется очень разнообразным, а преобладание дуба - все еще явление обычное.

Массив Дубенской засеки оказался в числе лесов, устроенных первым российским лесоустройством 1845 г. (РГИА, ф.380, оп.39, ед.хр. 637), которое охватило лишь наилучшие леса того времени. На этот момент большая часть кварталов была отнесена к лесам первого и второго возраста. Древостои третьего возраста (самого старого) отмечены для нескольких участков, в том числе 8 и 11 кварталов (квартальная сеть и нумерация кварталов почти в неизменном виде сохранились до сих пор). В породном составе стали преобладать осинники с участием широколиственных деревьев. Отдельные лесосеки на план не нанесены, что свидетельствует о преимущественно выборочном хозяйстве, ибо по "Лесному Уставу" уже с 1802 г. регламентировался размер лесосек, и в лиственных лесах их ширина не могла превышать 300 м (Рудзский, 1899), т.е. в каждом квартале с молодыми древостоями должно было бы быть обозначено несколько лесосек.

Умеренная, хотя и почти повсеместная, эксплуатация Дубенской засеки в течение XIX в. еще больше усилилась в начале XX в. В результате в современных сообществах преобладают одновозрастные осинники и березняки 50-70-летнего возраста, возникшие на лесосеках сплошных рубок. Изредка встречаются условно разновозрастные древостои с очень малым количеством старых

генеративных и сенильных деревьев дуба более 300-летнего возраста. Исключение составляет разновозрастный ценоз в 8-м квартале (ныне в Ягодненском лесничестве). Здесь большинство популяций широколиственных деревьев имеют полночленные онтогенетические спектры (рис.7.2) и преобладают дуб, липа, ясень. Завышенная доля генеративных деревьев березы и осины возникла как следствие выборочной рубки в 30-е годы XX в. самых старых особей дуба, но до сих пор сохранилась часть деревьев возрастом около 400 лет.

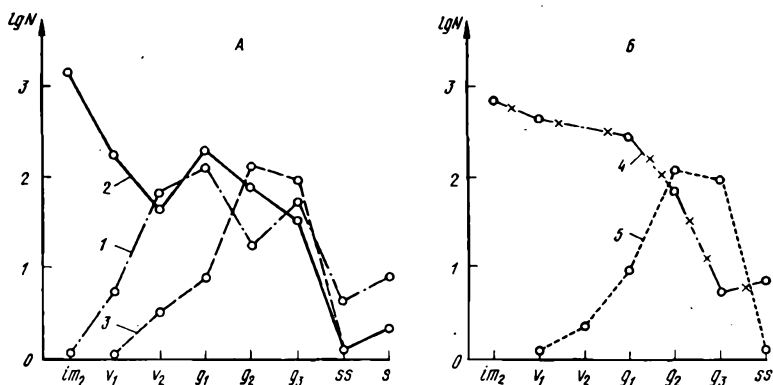


Рис. 7.2. Онтогенетические спектры популяций деревьев в климаксовом сообществе (Ягодненское л-во, кв. 8 бывшей "Дубенской засеки")

А - особи семенного происхождения нормальной жизненности: 1 - дуб черешчатый, 2 - ясень обыкновенный, 3 - береза. Б - особи вегетативного происхождения нормальной жизненности: 4 - липа сердцевидная, 5 - осина. По вертикальной оси отложен натуральный логарифм численности, шт./га

Итак, из всего массива Дубенской засеки на исконно лесной территории сегодня можно наблюдать только один участок мало нарушенного сообщества (площадью около 60 га) и, очевидно, именно такой облик засечные леса имели во время устройства оборонительных сооружений, когда их эксплуатация была сильно ограничена.

По своей северо-западной окраине Дубенская засека на значительном протяжении граничит с полями и частично с лесами, но уже совершенно иного характера. На Специальном

геометрическом плане села Кирейково 1778 г. (РГАДА, ф.1354, оп.153, ед.хр. К-13, п. 668) пашни, примыкающие к засеке, расчленены речкой Дубенкой и ручьями-притоками. Ее долина и овраги были покрыты дровяным лесом, который образовывал разветвленную сеть полос шириной 100-200 м. Южнее располагался поперстный бортный лес. Здесь в сплошном массиве имелось небольшое число внутрилесных пашен и сенокосов. Их площадь составляла чуть больше 10% лесного массива (РГАДА, ф.1355, оп.1, ед.хр. 14/467, п.348). Повторное описание этого леса через 50 лет (1830 г.) и составленный для него план в масштабе 1:4000 (в английском дюйме 100 саженей) показывают, что соотношение площадей, занятых лесом и безлесными угодьями, в целом сохранилось. Кроме того, появилась возможность увидеть ряд подробностей (РГАДА, ф.1354, оп.153, ед.хр. О-20, п.669). Поля располагались на плакорных местообитаниях разрозненными участками площадью около 150 десятин каждый. Сенокосы были сосредоточены по долинам рек, а овраги, пересекающие пашню, поросли лесом. Леса относились к категории строевого и дровяного, но на плане они не различаются. До сегодняшних дней обрисованная картина расположения лесных и безлесных пространств не претерпела существенных изменений, разве что большая часть внутрилесных пашен и сенокосов заросла лесом.

По юго-восточной границе Дубенской засеки ситуация сильно отличалась от приведенной в прошлом и остается таковой до сих пор. Уже к концу XVIII в. леса здесь практически отсутствовали не только в массивах на плакорных позициях, но и по оврагам и долинам речек. Очень наглядно о различии ландшафтов по обе стороны засекаемого массива свидетельствует распределение площадей по категориям угодий (табл. 7.4).

Северо-западная сторона - это фактически лесная территория, по которой раскиданы островами села, пашни и луга; юго-восточная - огромные открытые пространства с вкраплениями островков леса. Не безинтересно заметить, что данная выборка сделана из статистики земельного фонда дач (владений) одного и того же уезда (Козельского). В Болховском уезде Орловской губернии ситуация с обеспеченностью лесом была и остается еще хуже.

Таблица 7.4

Распределение площадей угодий и численность населения по дачам Ковельского уезда (конец XVIII в.)

Название дач	Человек	Земли									
		Усадебные,		Пашни,		Сенокосы,		Лес,		Всего,	
		дес.	саж.	дес.	саж.	дес.	саж.	дес.	саж.	дес.	саж.
Епифановский починок	18	0	1800	41	16	27	12	191	488	259	2316
Государев бортный лес	0	0	0	415	214	24	55	655	1092	1094	1361
Кирейково	1038	273	1092	873	856	133	8	2752	205	4031	2161
Сорокино	329	47	52	1388	0	100	7	1139	1761	2674	1820
Въезжий лес	0	0	0	100	12	127	0	2802	536	3029	548
Итого	1385	321	2267	2817	1098	411	82	7540	7008	11093	3562
Медвецкая	211	12	12	178	2014	4	12	0	0	194	2038
Вейны	3274	418	0	7322	2222	401	1	1413	0	9554	2223
Итого	3485	430	12	7501	7650	405	13	1413	0	9752	1979

7.2. Дегрессионно - демулационные комплексы модельных лесных массивов с различной историей лесопользования

Калужские засеки. Прделанный краткий исторический экскурс раскрывает очень пеструю картину различных состояний лесной растительности на компактном участке, где ни климатические, ни геоморфологические факторы не имеют явно выраженного градиента. Детальное популяционно-геоботаническое исследование модельных сообществ на этой территории (все они представляют фрагменты ассоциации *Tilieto- Nemetum okense*) позволяет выявить ряд признаков, диагностирующих глубину антропогенной трансформации широколиственных лесов.

Первую группу модельных сообществ составляют ценозы, претерпевшие минимальные нарушения очень редкими выборочными рубками, после которых популяции теряли лишь малую часть взрослых особей и подростка. При этом продолжительность существования лесной среды превышала продолжительность жизни одного поколения даже самого долгоживущего вида - дуба черешчатого, а остальные виды представлены как минимум вторым или третьим поколениями (квартал 8-й Ягодненского лесничества, описания N105,110,115 в табл. 7.5; их основные геоботанические параметры соответствуют описанию N18 в табл.2.5).

Вторую группу образуют ценозы, возникшие после постепенной рубки разновозрастной полидоминантной дубравы (похожей на ценозы первой группы). Площадь лесосеки большая, по всей ее территории остались отдельные крупные деревья дуба и хорошо был сохранен подрост (зимняя рубка) ясеня, липы, кленов. Сейчас здесь началось отмирание старых генеративных деревьев в популяциях пионерных видов: березы и осины, образовавших первое после рубки поколение (описания N401,403,405 в табл. 7.5; видовой состав древесного яруса практически аналогичен составу сообществ первой группы).

Третья группа - ценозы, существующие на длительно лесной территории (леса, обозначенные на карте 1778 г. в даче села Кирейково), но возникшие после многократных, часто повторяющихся (через 50- 70 лет) выборочных или сплошных рубок на

Таблица 7.5

Доля видов разных типов стратегий в составе древесного, кустарникового и травянистого ярусов
(в % от общего числа видов в ярусе)

Ярус	Тип стратегии	Номера описаний																			
		105	110	115	401	403	405	1	2	27	36	44	6	8	10	15	550	540	530	520	510
А	R *	25	50	67		50	67	33	25		100	50	100	60	67	75	100	100	67		
	S	25		33		25		33	75	50		25		20	33				33		
	C	50	50		100	25	33	33		50		25		20		25					
В	R	22	20	20	25	20	14					25	25	25	20	25	33	100	50	100	100
	S	56	40	40	25	60	43	83	50	80	67	50	50	50	60	38	33		50		
	C	22	40	40	50	20	43	17	50	20	33	25	25	25	20	37	33				
С	R	41	31	37	39	18	35	16	12	10	25	14	20	26	24	20	36	19	20	58	40
	S	47	56	42	39	55	45	72	67	67	50	68	72	65	64	66	57	62	70	33	40
	C	12	13	21	22	27	20	12	21	23	25	18	8	9	12	14	7	19	10	9	20
Этапы демуляции		3			2в			16			16				1а		1а				

* В древесном ярусе R-виды - береза, осина, ива козья; S-виды - липа, клен остролистный, клен полевой; C-виды - дуб черешчатый, ясень; номера этапов демуляции соответствуют табл.7.10.

лесосеках малой площади (описания N 1,2,27 в табл. 7.5), т.е. значительные нарушения демографической структуры не усугублялись отсутствием зачатков (семян или поросли) и повреждениями подроста. Основной вид древесного яруса - липа.

Четвертая группа (описания N 6,8,36,44 в табл. 7.5) представлена сообществами первого взрослого поколения деревьев, возникшего после сплошной рубки на небольшой площади, но с частичным подавлением вегетативного потомства в популяциях позднесукцессионных видов, очевидно, в результате выпаса скота на лесосеках (эти участки граничат с выгонами). В древостое преобладают береза и осина.

Пятая группа ценозов (описания N 10,15 в табл. 7.5) - это участки заросших пашен, примыкающие к лесным сообществам с разнообразным видовым составом. Несмотря на полное уничтожение популяций деревьев и кустарников, близость источников семян определяют возможность инвазии в эти ценозы большого числа видов.

Основу древесного яруса перечисленных групп сообществ образуют дуб, липа, осина, береза в различных количественных сочетаниях. Ясень, клены, ильм существуют как примесь (за исключением сообществ первых двух групп, где они имеют значительное участие).

Наконец, шестая группа сообществ (описания N 510, 520, 530, 540, 550 в табл. 7.5) представляет сообщества наиболее сильной степени деградации, когда лесная растительность была не просто уничтожена, но продолжительное время (более 200 лет) эти местообитания занимали луговые сообщества. Кроме того, они удалены от засечного массива на расстояние 150-200 м и для многих видов растений инвазия существенно ограничена по условиям заноса зачатков. Ныне - это разреженные березовые ценозы с примесью липы.

Все описанные сообщества от момента последнего нарушения (или инвазии популяций древесных и кустарниковых видов) развивались спонтанно. В их современном видовом составе участие видов разных типов стратегии: конкурентной, толерантной и реактивной - неодинаково как по группам разной степени

нарушенности, так и по ярусам (табл. 7.5). Наименьшие различия существуют в травянистом ярусе. Практически во всех сообществах в этом ярусе преобладают виды толерантной стратегии, и только там, где еще не совсем сформировались древесный и кустарниковый ярусы, среди трав могут преобладать реактивные виды (обычно это сорняки). В достаточно однообразной картине можно отметить еще одну деталь. В разновозрастных малонарушенных ценозах преобладание толерантных видов не столь заметно. Их редко больше половины от общего числа видов в ярусе.

Кустарниковый ярус (где учтены виргинильные особи деревьев и взрослые особи кустарников) наиболее разнообразен по составу в тех сообществах, которые человек нарушал очень редко, а само воздействие не вызывало полной элиминации молодых или взрослых особей (описанные выше первые две группы сообществ). Слабые, но частые нарушения вызывают исчезновение подроста реактивных видов, лучше всех сохраняется молодое поколение толерантных видов. Однотипная ситуация возникает в кустарниковом ярусе после сильных нарушений. Даже в послепахотных сообществах (если есть мощный поток семян) под пологом верхнего яруса лишь толерантные виды способны формировать молодое поколение, которое в будущем составит основное ядро древесной синузии. Состав кустарникового яруса в послелуговых ценозах очень нестабильный. Здесь, очевидно, наибольшее значение имеют локальные вариации возможностей расселения и условий приживания зачатков. Преимущество реактивных видов может возникнуть лишь за счет сохранения более интенсивного потока семян на большее по сравнению с конкурентными или толерантными видами расстояние.

В древесном ярусе разновозрастных или условно разновозрастных сообществ (первые две группы описаний) конкурентные и реактивные виды представлены лучше, чем толерантные, но такая "неполнота" древесного яруса в значительной степени обусловлена малым размером единичного описания. Крупная мозаика древесного яруса этих ценозов не может быть полностью отражена на стандартных площадях геоботанических описаний, а приведенная выборка иллюстрирует размах колебаний от точки к точке в

пределах одного и того же сообщества Малая представленность реактивных видов в ценозах, сформированных часто повторяющимися выборочными рубками, на фоне полного отсутствия этих видов в подросте, раскрывает четкую тенденцию усиления позиций толерантных видов при такой форме хозяйства. Явное преобладание реактивных видов в первом поколении популяций после всех типов сильных нарушений подчеркивает значимость потока зачатков для выживания и расселения видов. Конкурентным и толерантным видам требуется значительно больше времени для восстановления своих популяций, хотя во многих случаях они способны сразу заселять пашни и луговые сообщества. Фактически нельзя утверждать, что лишь раннесукцессивные виды могут заселять нелесные пространства, а все прочие требуют "подготовительной" стадии сукцессии.

Во всех перечисленных сообществах были проведены детальные геоботанические описания, а полученные видовые списки проанализированы по историческим свитам Г.М.Зозулина. Большинство ценозов как близких к климаксовому состоянию, так и претерпевших сильные изменения, включают, с одной стороны, виды многих свит, а с другой - набор свит достаточно однообразный (табл. 7.6). Везде преобладают неморальные виды, но чем меньше было нарушено сообщество, тем реже это преобладание абсолютное. Характерной чертой длительно лесных участков, на которых часто проводились рубки, является четкая асимметрия "неморализации флоры". Наиболее пестрой флора становится в послелуговых лесных сообществах. Здесь нередко преобладают виды луговой и березняковой свит. Наличие во всех сообществах представителей разных свит свидетельствует о сложной дифференциации лесных ценозов. Локальная неоднородность в них допускает существование самых разных по экологии (и путям флорогенеза) растений. В то же время можно заметить, что сорные виды (антропогенная свита) - почти постоянный компонент сильно нарушенных сообществ, несмотря на высокую сомкнутость древостоя, а в сообществах слабо нарушенных они не играют

Таблица 7.6

Распределение числа видов по свитам Г.М.Зозулина (% от числа видов в сообществе) и оценка местообитания по увлажненности (FE) и богатству почв (NS)

Свита	Номера описаний																				
	105	110	115	401	403	405	1	2	27	36	44	6	8	10	15	550	540	530	520	510	
Неморальная	38	43	43	39	60	46	63	57	60	57	44	42	+53	34	+	+	23	+			
Березняковая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	49	+	+	+	32	+	+	+	
Луговая	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	50	+	+	42	+	
Тажная	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		
Бореально-ивняковая	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+	+	50
Боровая											+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ольшаниковая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+			+			
Антропогенная												+	+	+	+				+		+
Высокотравно-болотная	+	+	+	+						+					+						
Ковыльниковая																	+				
Этапы демутиаций		3			2в			16				16				1а			1а		
Баллы по шкале NS	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	7	8	8	8	8	7	7	9	11	
Раменского FE	77	75	73	75	72	72	70	70	70	70	70	69	71	70	72	64	65	71	64	81	

Примечание. Процент видов приведен только для наиболее многочисленной свиты; номер этапа демутиации соответствует табл. 7.10; в шкалах Раменского средний балл рассчитан с учетом обилия видов в сообществе.

заметной роли даже тогда, когда верхний ярус не создает сильного затенения. Аналогичные ситуации наблюдаются с представителями боровой свиты (виды светлых сосновых лесов). Стабильное присутствие видов ольшаниковой свиты нарушается в сообществах, возникновению которых предшествовало длительное сельхозпользование и оказавшихся на значительном удалении от лесных угодий.

Для анализируемых сообществ проведена экологическая фитоиндикация местообитаний (табл.7.6). В связи со слабой дифференциацией анализируемых экотопов были использованы более дробные (по сравнению со шкалами Д.Н.Цыганова) шкалы, разработанные Л.Г.Раменским: увлажнения и богатства почв. Оказалось, что большинство видов в представленных сообществах характеризуются широким диапазоном (диапазон составляет одну десятую часть 120-балловой шкалы увлажнения, которая диагностирует влажностный режим местообитания от пустынь до тундр). Узкоамплитудных, т.е. очень чувствительных к изменению влажности экотопа, видов мало, и они не определяют облика лесных ценозов. Все доминанты относятся к видам с широким диапазоном по влажности. Полученные средние значения для всего видового списка по каждому сообществу различаются на 1-2 балла, хотя по современному составу доминантов и по степени нарушенности сообществ данный комплекс сообществ очень разнородный. Наиболее заметные различия существуют в группе послелуговых ценозов, средний балл в которых отклоняется и в большую, и в меньшую сторону от нормы. Из этого следует, что нет жесткой связи между глубиной преобразования растительности и глубиной изменения свойств самого местообитания. Сходная картина наблюдается и по диагностике богатства почв. Разница сводится к числовому выражению балловых оценок: поскольку весь диапазон этой шкалы всего 20 баллов, то и колебания средних значений здесь меньше, чем в шкале увлажнения.

Высокое видовое разнообразие всех синузий, разнообразная история формирования современных сообществ на фоне достаточно однородных и благоприятных для растений широколиственных лесов экотопических условий делают заповедник "Калужские засеки"

удобным объектом для анализа сукцессионного состояния растительности этой природной зоны. Однако описанная ситуация в значительной мере уникальная. В большинстве мест лесная растительность претерпела более сильные изменения. Соответственно и реакции популяций растений на более сильные нарушения имеют там свои особенности. В качестве примеров рассмотрим еще два модельных массива. Один из них - Богдановский лесопарк заповедника "Горки Ленинские" (центральная часть Московской области), другой - Каневский заповедник (правобережье Днепра южнее Киева). Эти массивы, особенно Каневский, отличаются флористически от лесов "Калужских засек", но более существенным различием в них является глубина антропогенной трансформации. И березняки в "Горках Ленинских", и грабняки в Каневском заповеднике возникли после массового уничтожения лесов на большой площади. Территорию современных сообществ лесным видам пришлось осваивать заново. Здесь четко проявились особенности популяционной динамики, связанные с инвазией (расселением) видов на расстояние сотен метров, а иногда и километров.

Заповедник "Горки Ленинские". В модельном массиве Богдановского лесопарка, согласно материалам Генерального и Специального межеваний Московской губернии Никитского уезда (ЦГАДА, ф.1355, оп.1, е. х.773; ф. 1356, оп. 1, е.х. 2364, 2366; ф.1354, оп.257, е.х. О-1 к., К-1 с., Л-1 с., К-11 к., И-3 с.), во второй половине XVIII в. располагались землевладения нескольких дач. Большую часть современной территории занимала пашня. Несколько небольших участков мелкого дровяного леса занимали часть нынешнего лесного массива. "Лес строевой еловый, дровяной березовый, сосновый" занимал площадь 49 дес. 47 кв. саж. (примерно 53,5 га) в окрестностях села Лукино (рис.7.3). Более полно о породном составе лесов заповедника можно судить по описаниям Коробовского массива (ближайшего, отстоящего на расстоянии около 3 км). Лес, описываемый как строевой: еловый; дровяной: березовый, осиновый, дубовый и липовый, занимал площадь 257 десятин. (ЦГАДА, ф.1355, оп.1, е.х.778; ф.1356, оп.1, е.х.2364, 2366): ЦГАДА, ф.1354, оп.257, е.х.Т-4 к.). К сере-

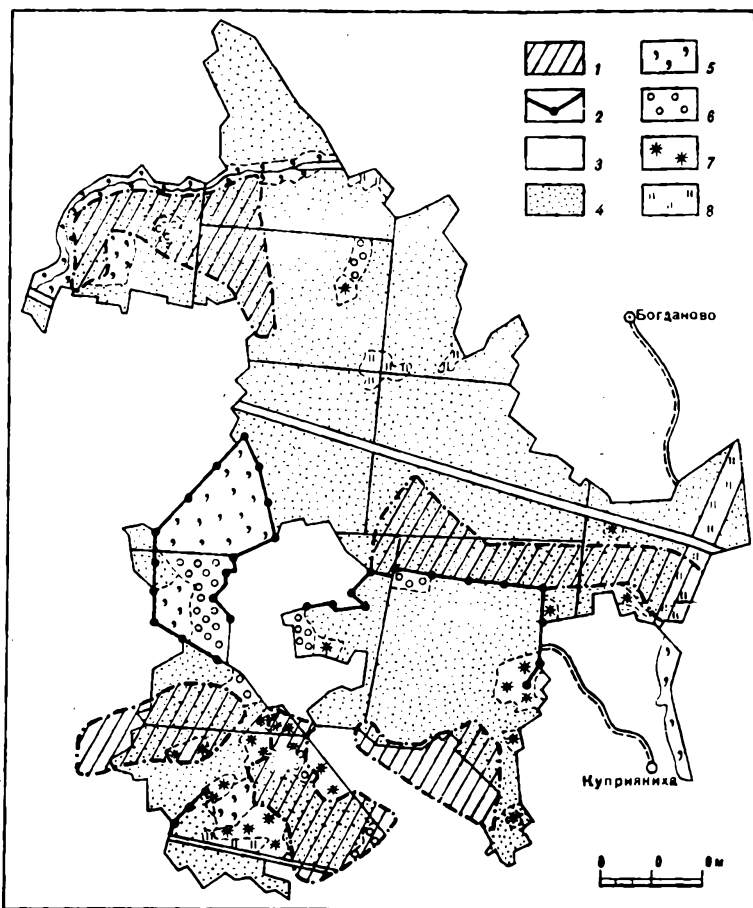


Рис. 7.3. Схема лесного массива Богдановского лесопарка

1 - контуры лесов в 1784 году; 2 - сохранившиеся границы землевладений XVIII в.; 3 - пахотные земли. Типы угодий: 4 - березняки, 5 - осинники или сероольшанники, 6 - дубняки, 7 - культуры ели или сосны, 8 - лесные поляны

дине XIX в. площадь (856 га) и контуры лесных массивов Богдановского лесопарка приблизились к современным (ЦГВИА, ф. ВУА, д.21380).

Сейчас основную долю лесопокрытой площади заповедника (около 64%) составляют одновозрастные березовые насаждения V-VII классов возраста, т.е. второго послепахотного и первого

послерубочного поколения, возникшего на сплошных лесосеках в начале XX в. Характерной чертой остатков (производных) сообществ широколиственных лесов ассоциации *Tilio-Nemoretum okense* является небольшое участие липы и дуба со значительной примесью неморальных видов кустарников и трав. Из всего многообразия описанных березняков по состоянию подлеска и подроста четко выделяются два варианта: 1) с высокой численностью липового подроста ; 2) с доминированием в подлеске кустарников (преимущественно лещины и крушины) и с низкой численностью подроста позднесукцессивных видов (рис.7.4). Первый вариант формируется в березняках, расположенных в непосредственной близости от участков с доминированием липы. Второй вариант наиболее характерен для сообществ Богдановского лесопарка, где такие березняки составляют около 80% всей покрытой лесом площади.

Первый вариант. Популяции березы бородавчатой и пушистой занимают господствующие позиции в верхнем ярусе. Береза бородавчатая, как правило, занимает первый ярус, а береза пушистая преобладает во втором ярусе. Для этих видов характерен неполноценный регрессивный тип онтогенетического спектра (рис.7.4) с максимумом на средневозрастных или старых генеративных особях. В популяциях преобладают деревья порослевого происхождения. В настоящее время происходит естественное старение и самоизреживание древостоев, появились одиночные и групповые вывалы и ветроломы. Наиболее интенсивное отмирание отмечено у отставших в росте угнетенных деревьев с диаметром 8-16 см. В возрастных спектрах березы бородавчатой полностью отсутствует молодая фракция. У березы пушистой в небольшом количестве отмечены виргинильные, реже имматурные особи крайне низкой степени жизненности.

Популяции дуба черешчатого в березняках относятся к инвазионно - регрессивному типу. Среди взрослых особей преобладают старые генеративные деревья порослевого происхождения, находящиеся во втором ярусе. Численность взрослых

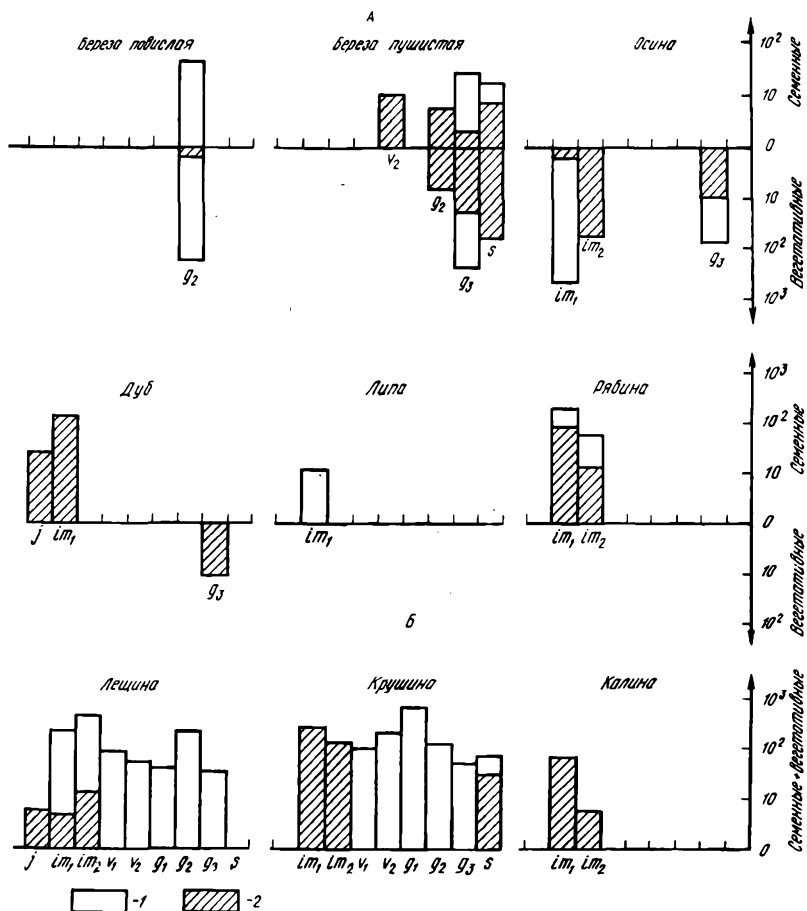


Рис. 7.4. Онтогенетические спектры популяций некоторых видов деревьев и кустарников в послепожарных березняках Богдановского лесопарка

А - популяции деревьев; Б - популяции кустарников. По вертикальной оси число счетных единиц на 1 га: 1 - нормальной, 2 - пониженной жизненности

деревьев дуба составляет 5-30 экз./га. Часть угнетенных деревьев переходит в сенильное состояние и отмирает. Подрост дуба представлен j и lm особями пониженной жизненности, по высоте не превышающими 0,5-0,7 м. Он многочисленнее, как правило, на участках с большим участием дуба в верхнем ярусе и

малой плотности кустарникового яруса, представленного лещиной и крушиной. На участках с высокой плотностью кустарников подрост дуба практически нет.

Популяции осины относятся к тому же типу, что и у дуба. В настоящее время активно отмирают старые генеративные и сенильные деревья, пораженные сердцевинной гнилью. Молодое поколение представлено иматурными особями корнеотпрыскового происхождения. Численность осинового подроста прямо пропорциональна участию осины в составе древостоев.

Из кустарников следует особо выделить крушину ломкую и лещину обыкновенную - доминантов кустарникового яруса. Возрастной спектр крушины отличается наличием всех возрастных групп, максимум в спектре приходится на генеративные особи, что наряду с недостаточным возобновлением дает основание предполагать, что популяция стареет (рис.7.4). Лещина обыкновенная имеет полночленный возрастной спектр с двумя максимумами: один - на средневозрастных генеративных, другой - на *im-v* особях. Популяция характеризуется активным семенным возобновлением, которое в будущем может привести к формированию сомкнутого яруса.

Популяции рябины обыкновенной, ивы козьей, яблони лесной, черемухи, ели, вяза гладкого, груши обыкновенной, калины, бересклета бородавчатого, боярышника кроваво-красного инвазионные. По численности преобладают рябина, ива козья, черемуха. Значительно уступают им ель, ильм и груша. Основные лимитирующие факторы, определяющие численность и жизнеспособность подроста этих видов: занос семян, способность к вегетативному размножению, повреждение подроста копытными (особенно поедаются ива козья, рябина, бересклет, яблоня, ель), а также конкуренция за свет и элементы минерального питания с доминантами древесной и кустарниковой синузий. Особо следует отметить популяцию жимолости лесной, которая при относительно низкой плотности имеет практически полночленный возрастной спектр.

По соотношению свит и видовому разнообразию оба варианта березовых лесов также хорошо различаются. В первом варианте

(остатки лесов XVIII в.), который своим происхождением связан с многократными сплошными рубками широколиственных лесов и последующим выпасом, флористическое ядро насаждений составляют неморальные виды (10 из 17 видов). Основные представители травяного покрова: *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Ranunculus cassubicus*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Convallaria majalis*. В состав первого яруса часто примешиваются порослевые (часто нескольких генераций), угнетенные особи липы и дуба. Абсолютное господство в кустарниковом ярусе принадлежит неморальным видам (лещине, жимолости лесной), а в подросте доминирует липа сердцевидная.

Второй вариант составляют березняки неморально-разнотравные, которые начали формироваться в XIX в. на месте пахотных земель и сенокосов. В травяном покрове в различных сочетаниях доминантами выступают следующие виды: *Ajuga reptans*, *Galeobdolon luteum*, *Convallaria majalis*, *Geum rivale*, *G. urbanum*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Deschampsia caespitosa*, *Asarum europaeum*, *Fragaria moschata*, *Ranunculus cassubicus*. К числу видов с высокой встречаемостью, но с низким проективным покрытием относятся *Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Succisa pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Lysimachia nummularia*, *Melica nutans*, *Prunella vulgaris* и др. В целом, в травяном покрове неморальных видов меньше, чем в предыдущем случае - всего лишь 7 видов из 26. Хорошо выражен ярус наземных мхов, в котором наиболее обычны *Athrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Eurhynchium hians*. Сохранение существенного отличия видового состава травянистой синувии (при одном и том же составе древесной) показывает, что даже в течение жизни двух поколений пионерных видов последствия от полного разрушения сообществ проявляются сильнее там, где площадь нарушений превышает размеры пространства эффективного расселения многих видов.

Анализ видового состава травяного покрова в послепахотных березняках дал возможность оценить миграционные возможности некоторых неморальных видов. Часть их них совсем не встречаются

в послепахотных березняках (*Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Galium odoratum*, *Campanula latifolia*), что, по-видимому, можно объяснить необратимым изменением верхних горизонтов почв при распашке, а также ограниченными возможностями расселения данных видов. Ко второй группе видов относятся *Anemone ranunculoides*, *Mercurialis perennis*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, расселившиеся на небольшом расстоянии. Так, ветреница лютичная обильно встречается лишь на расстоянии до 1-3 м от границы нераспахиваемых участков ныне сплошного лесного массива. Это наблюдается там, где сохранилась межа, разграничивающая в XVIII в. лес и пашню.

Очень редко небольшие группы особей ветреницы можно найти на расстоянии не более 10-15 м от межи. Пролесник многолетний sporadически встречается на расстоянии до 30 м, чина весенняя до 50 м, фиалка удивительная - до 80 м. К третьей группе относятся *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Bromopsis benekenii*, *Melica nutans*, *Milium effusum*. Границы их массового распространения (до 100-120 м) совпадают с границами доминирования лещины и липы в ярусе подлеска. Так, осока волосистая и копытень доминируют на расстоянии до 80 м, а sporadически встречаются на расстоянии до 200 и 300 м соответственно. Доминирование зеленчука наблюдается на расстоянии до 100 м, хотя отдельные пятна можно встретить и на расстоянии 300 м. Звездчатка жестколистная довольно обычна на расстоянии до 120 м, изредка она встречается на расстоянии 200 м. Встречаемость костреца Бенекена заметно выше на расстоянии до 60 м и резко уменьшается на расстоянии около 100 м от границы широколиственного леса. Четвертую группу составляют такие неморальные виды, как *Ranunculus cassubicus*, *Ajuga reptans*, *Convallaria majalis*, *Geum urbanum*. Эти виды постоянно встречаются в послепахотных березняках независимо от расстояния до источников семян. По периферии массивов, где участие других неморальных видов незначительно, их обилие несколько увеличивается. На расстоянии более 150 м в травяном покрове возрастает доля *Deschampsia caespitosa*, *Veronica chamaedrys*, *Betonica officinalis*, *Fragaria vesca*, *F. moschata*, *Luzula pilosa*, *Geranium*

sylvaticum, *Impatiens parviflora*, *Elymus caninus*, *Carex sylvatica* и других опушечных видов.

Каневский заповедник. Несколько иную картину восстановления популяций широколиственных деревьев можно наблюдать в Каневском заповеднике. Несмотря на большое число сочетаний видов в древостое, общий характер лесного массива определяется абсолютным преобладанием граба обыкновенного (табл.7.7; основные геоботанические параметры грабинников приведены в табл. 2.5, описание N13), который в отличие от берез образует плотный сомкнутый полог. Господство граба является следствием многократных часто повторяющихся сплошных рубок широколиственников ассоциации *Carpineto-Nemoretum ucrainicum*, способствовавших его возобновлению вегетативным (травматическая пневая поросль) и реже семенным путем (Наконечный, 1969; Любченко, 1981). Выделы с участием дуба черешчатого, липы сердцевидной, ясеня обыкновенного, кленов остролистного и полевого, ильмовых в первом-втором ярусах - это либо старовозрастные культуры, либо сообщества, расположенные на крутых склонах оврагов. В неудобных для эксплуатации местах граб лишен своего главного преимущества - подавлять обильной травматической порослью молодое поколение других видов.

Таблица 7.7

Современное состояние древостоев в грабовых лесах Каневского заповедника

Обобщенный состав верхних ярусов	Площадь, га	Доляют закартиро- ванной площади, %
Граб	392,99	64,9
Граб с участием других широколиственных видов	70,29	11,6
Широколиственные виды без граба	15,44	2,6
Мелколиственные и широколиственные без граба	8,13	1,3
Мелколиственные виды с грабом	24,21	4,0
Мелколиственные и широколиственные с грабом	94,55	15,6

Более сложная видовая структура Каневского заповедника связана и с более сложной историей его лесов. На карте юга лесостепной зоны, составленной Бопланом в середине XVIII в. (Кириков, 1979), в окрестностях Канева обозначен довольно крупный участок леса. На "Карте течения части Днепра" (РГАДА, ф.192, оп.1, Киевская губ., ед.хр.11, 1737 год) эти же

места обозначены как безлесные крутые холмы. Очевидно, лишь благодаря густой сети оврагов не вся лесная растительность была в то время уничтожена, и это впоследствии позволило сохранить локальные популяции широколиственных деревьев и лесных трав (рис.7.5).

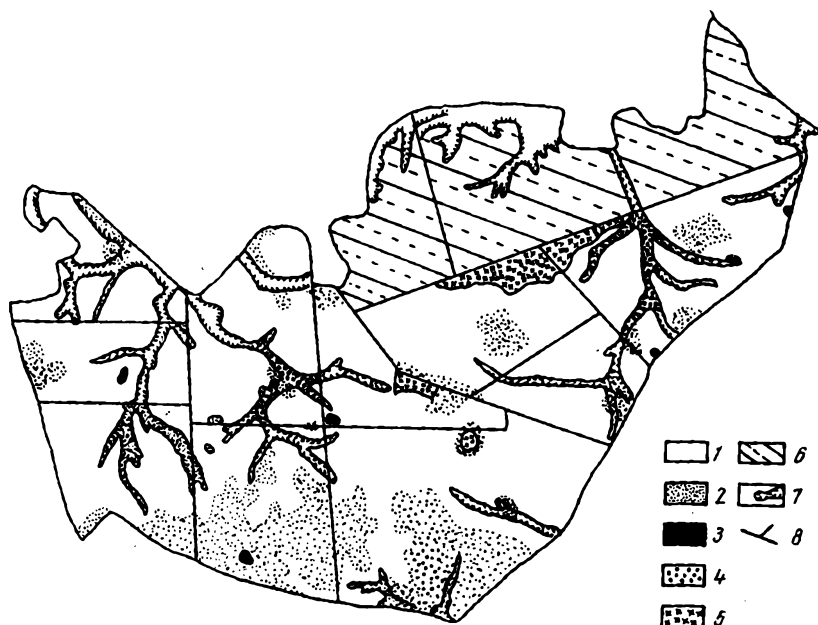


Рис. 7.5. Схема лесного массива Каневского заповедника

Современное распространение популяций доминирующих видов : 1 - граба обыкновенного, 2 - граба с примесью других широколиственных видов, 3 - клена остролистного и полевого, 4 - осины и липы; 5 - безлесные участки; 6 - лесные культуры интродуцентов; 7 - овраги; 8 - кварталная сеть

Современный относительно разнообразный видовой состав массива благоприятен для обеспечения семенами и вегетативными диаспорами многих участков на территории заповедника. В отличие от Богдановского лесопарка здесь основным препятствием выступает высокая смертность молодого поколения популяций большинства широколиственных деревьев, а там, где в пологе грабовых древостоев возникают окна, подрост появляется и развивается (рис.7.6). Ослабление рубочного пресса обусловило

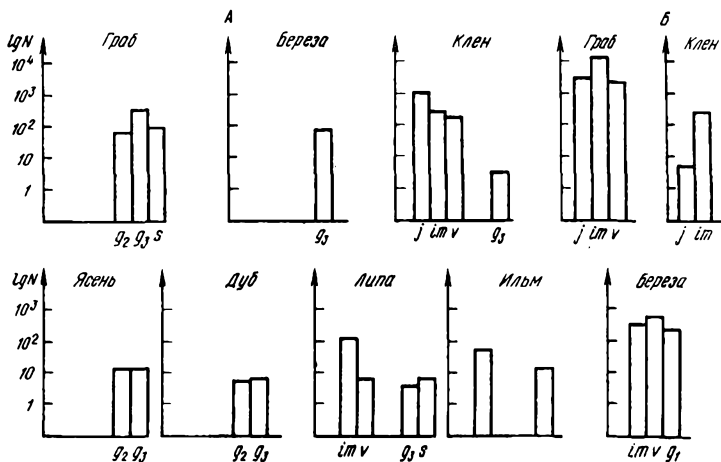


Рис. 7.6. Онтогенетические спектры популяций деревьев в пределах лесного массива (А) и на зарастающих пашнях (Б)

По вертикальной оси - логарифм численности, шт.га

естественное замещение поколений в популяциях деревьев. В окнах распада семенные и вегетативные потомки не имеют четко выраженных преимуществ на начальном этапе развития, но значимым остается различие видов по их отношению к освещенности. В связи с малыми размерами "окон", на данном этапе демутиации лесов заповедника выделяются три основных варианта демутиационных смен сообществ (Коротков, 1987; Евстигнеев и др., 1992): 1) смена граба кленом остролистным; 2) смена граба кленами остролистным и полевым одновременно; 3) смена граба кленами и ильмом.

На начальном этапе (возникновение окна) возрастной спектр ценопопуляции клена остролистного - инвазионного типа и представлен j и частично $im1$ особями, которые из-за низкой освещенности не могут вырасти выше травяного покрова. Численность клена остролистного на этих участках может быть огромной - до 160 тыс. особей на 1 га. Такая численность клена остролистного обусловлена не только высокой теневыносливостью, но и большой реальной семенной продуктивностью и ежегодным плодоношением генеративных деревьев (Вахрамеева, 1975). Благодаря хорошему плодоношению взрослых деревьев постоянно

осуществляется пополнение молодой фракции. В результате создается буферная часть популяции, которая реализуется при некотором улучшении светового режима. Подавляющее большинство особей остролистного клена имеет пониженную, а часть (примерно 1% от общего числа особей) - сублетальную жизненность (квазисенильные особи). В квазисенильном состоянии клен остролистный может находиться более 25 лет, что свидетельствует о его значительной фитоценотической толерантности (патентности) (Смирнова и др., 1984). Определение абсолютного возраста показало, что максимальное число особей имеет возраст 1-3 года, средний возраст - 8-10 лет, максимальный 25 лет.

Возрастной спектр граба регрессивного типа; в нем преобладают средневозрастные и старые генеративные и сенильные особи преимущественно вегетативного происхождения, значительная часть особей невысокой жизненности. На этих участках освещенность колеблется от 1,4 до 1,6% от полной, что обусловлено большой плотностью грабового полога (возраст 60-70 лет), которая может достигать до 2 тыс. генеративных особей на 1 га. В связи с низкой освещенностью появляющиеся весной в составе ценопопуляций граба проростки к середине лета практически полностью погибают, только немногие из них переходят в ювенильное состояние. Численность проростков сильно колеблется год от года и определяется многими факторами (урожаем семян в предыдущем году, погодными условиями текущего года и др.). В лесной подстилке имеется значительный запас жизнеспособных семян граба. Это связано с тем, что сроки прорастания семян растягиваются на 3-4 года и более (Наконечный, 1969). Кроме того, у граба наблюдается ежегодное плодоношение, а обильно он плодоносит через каждые 2-3 года, в результате чего происходит постоянное пополнение запаса семян в подстилке (Наконечный, 1969; Любченко, Самойленко, 1981). Число жизнеспособных семян граба в подстилке подвержено сильным колебаниям год от года (от нескольких сотен до нескольких тысяч жизнеспособных семян на 1 кв. м).

В травяном покрове преобладают типичные представители неморальной флоры: *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Glechoma*

hirsuta, *Galeobdolon luteum*. Общее проективное покрытие составляет 60-70%. Доминантами весенней синузны являются *Corydalis solida* и *Dentaria bulbifera*. Чтобы установить масштабы и темпы инвазии эфемероидов в послепахотные леса нужны подробные карты Генерального межевания (или более поздние), которые нами пока не найдены.

На втором этапе смены граба кленом остролиственным за счет большего разреживания грабового полога (возраст деревьев 70-80 лет) освещенность возрастает до 2-2,5%. При этом световом режиме в спектрах клена остролистного преобладают $im2-v1$ особи. Скучное световое доволствие приводит к медленному росту (приросты составляют 2-10 см в год) и к низкому жизненному состоянию значительного числа особей клена. Для особей пониженной жизнениности характерна зонтиковидная крона, образующаяся вследствие неустойчиво-моноподиального характера нарастания побегов.

Возрастные спектры граба существенно не меняются. Происходит снижение общей численности деревьев верхнего яруса. Его плотность составляет 960-1350 особей на 1 га. В подстилке уменьшается, а может и отсутствовать вовсе запас жизнеспособных семян граба. Из-за подростка травяной покров становится более разреженным. Общее проективное покрытие снижается до 10-20%, но видовой состав его остается неизменным.

На третьем этапе плотность старых генеративных и сенильных особей граба (возраст 80-100 лет) снижается до 500-900 экз. на 1 га. Освещенность над кронами подростка клена становится выше (3-4% от полной). В этих возрастных локусах господство переходит к виргинильным и молодым генеративным особям. Средняя длительность жизни подростка - 32 года, максимальная - 40 лет. Травяной покров по видовому составу остается таким же. Увеличивается общее проективное покрытие, начинают доминировать сныть, зеленчук желтый, будра.

На четвертом этапе клен остролиственный в средневозрастном генеративном состоянии формирует полог уже над распадающимся грабовым древостоем. Фактически доминирующие позиции переходят ко второму поколению популяций деревьев, но пока этот

процесс затронул только фрагменты существующих сообществ. В целом массив сохраняет разновозрастную структуру верхнего яруса.

Описанная последовательность развития популяционных локусов клена отражает их закономерную смену при демутиациях, которые начались с введением заповедного режима в 1931 г. К настоящему времени разными (преимущественно первыми) этапами восстановления охвачено более 60% территории грабовых лесов и в ближайшем будущем перемены затронут не только нижние ярусы, но и верхний.

Для выяснения возможностей восстановления популяций других видов широколиственных деревьев были проведены эксперименты по созданию более крупных окон распада (соответствующих размерам вывальной мозаики при выпадении крупных старых генеративных деревьев дуба). Нарушение почвенного покрова вывалами нескольких соседних деревьев граба увеличило видовое разнообразие травянистого яруса (табл.7.8). Появление рудераль-

Таблица 7.8

Общее число видов травянистых растений на экспериментальных и контрольных пробных площадях по данным геоботанических описаний

Контроль	Варианты экспериментов		
	Вывалы	Рубка	Кольцевание
19	62	22	26
23	42	23	25
22	32	24	21
21	34	38	27
30	51	39	32
24	34	37	26

ных и лугово-опушечных видов, отсутствующих на контроле, связано с их возобновлением из почвенного запаса семян и с заносом диаспор извне различными агентами. Новые виды приурочены в основном к ветровально-почвенным комплексам (ВПК), (Скворцова и др.,1983), их цветение наблюдалось на первом-втором году жизни. На склонах западин и комлях (элементы ВПК) уже в первый год появилось большое количество заростков и молодых спорофитов кочедыжника (*Athyrium filix femina* (L.) Roth), щитовника (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.), цистоптериса (*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.). На второй-третий год

у некоторых особей папоротников появились спороносящие вайи. На крутых микросклонах западин и комля отмечено 10 видов зеленых мхов (*Atrichum undulatum* (Redw.) P.Beauv., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranella heteromala* (Hedw.) Shimp., *Funaria hydrometrica* Hedw., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Mnium cuspidatum* Hedw., *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. formosum* Hedw., *P. piliferum* Hedw.). На ненарушенных вывалами участках травяного покрова воздушно-сухая биомасса широколиственной увеличилась в 2,6 раза и составила в среднем 246 г/кв.м. Увеличились встречаемость и проективное покрытие *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *Pulmonaria obscura* Dum. В микрогруппировках, где до осветления господствовали сныть и осока волосистая (длиннокорневищные виды), в первые три года после начала экспериментов число парциальных образований (побегов, кустов) этих видов увеличилось в 2-3 раза. Суммарная длина растущих и коммуникационных корневищ сныти на 1 кв. м составляла 36-48 м (на контроле - 16-20 м), у осоки волосистой - 56-92 м (на контроле 16-24 м). Часть парциальных побегов сныти перешла в генеративное состояние, в то время как на контроле сныть размножается только вегетативно. В местах со слабыми нарушениями произошло разрастание *Galeobdolon luteum* Huds., *Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit., образующих длинные (1-1,5 м) наземные столоны. Суммарная длина столонов в таких микрогруппировках на площади 1 кв.м составила 40-80 м (на контроле 4-16 м). В связи с разрастанием широколиственной уменьшились встречаемость и проективное покрытие эфемероидов (*Corydalis solida* (L.) Clairv., *C. cava* (L.) Schweigg. et Koerte).

В первые годы после вывалов появилось семенное возобновление ивы козьей (*Salix caprea* L.), березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth), осины, граба, ильма, ясеня. Если процесс распада будет продолжаться, можно ожидать существенного увеличения разнообразия древесной синузии и дальнейшего увеличения размеров популяций ныне малочисленных видов.

Приведенный анализ восстановительных процессов в Каневском заповеднике показывает, что сформированные хозяйством одновозрастные грабняки в условиях заповедания постепенно

превратятся в разновозрастные сообщества. Из-за больших площадей современных выровненных лесных сообществ, малой численности генеративных особей в популяциях дуба восстановление разновозрастной структуры не сопровождается адекватным восстановлением видового разнообразия древесной синузны. Преобладание толерантных видов усугубляет неблагоприятные условия для возобновления в популяциях светолюбивых эдификаторов широколиственных лесов вследствие высокой плотности полога и малой интенсивности потока семян (рис.7.7). Эти же условия, а также предельное сокращение площадей лесных опушек внутри массива и по его периферии препятствуют восстановлению и светолюбивых видов трав.

На примерах лесных массивов заповедников "Калужские засеки", "Горки Ленинские", Каневского госзаповедника можно увидеть, что, несмотря на некоторые различия видового состава

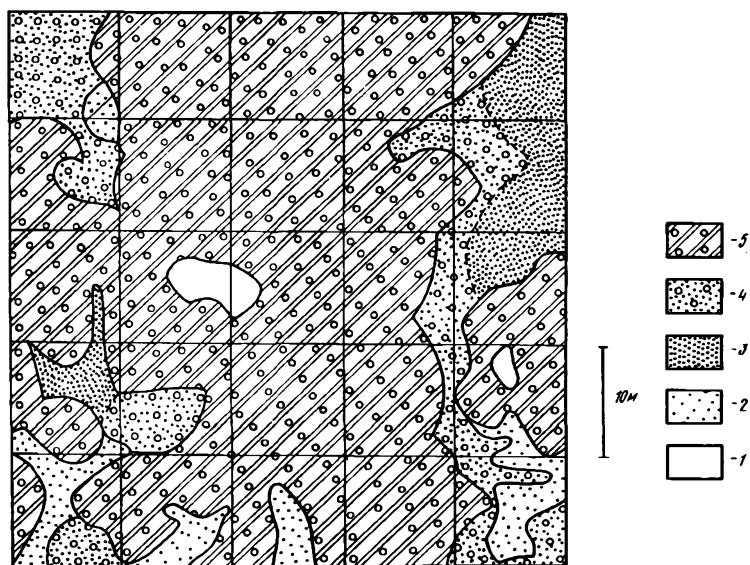


Рис. 7.7. Фрагмент картированного участка Каневского заповедника

Возрастные биогруппы: 1 - *ип*, 6-10 лет, клен остролистый, полевой, граб, 2 - *ип*, 10-30 лет, клен остролистый и полевой, 3 - *v2*, 30-60 лет, клены остролистый и полевой, 4 - *v2+g1*, 30-60 лет, граб, 5 - *g1+g2*, 60-80 лет, граб, единично клен остролистый и полевой. Толстыми линиями ограничены возрастные биогруппы одного класса возраста, пунктиром - биогруппы разных возрастных состояний в пределах одного класса возраста

флоры этих регионов (в пределах различий двух ассоциаций - Carpineto - Nemoretum ucrainicum и Tilieto-Nemoretum okense) проявляются общие черты. Во всех местах сильные нарушения в виде сплошных рубок и распашек сопровождаются формированием первого (после последнего нарушения) поколения из реактивных видов. Толерантные и конкурентные виды начинают играть заметную роль значительно позднее. При больших площадях нарушений большее значение приобретают расселительные способности видов, а короткий оборот рубки благоприятствует видам с вегетативным способом самоподдержания популяций.

7.3. Особенности демографической структуры популяций деревьев в современных широколиственных лесах

Анализ конкретных лесных массивов выявил значительное разнообразие сукцессионных вариантов сообществ, связанных с тем или иным способом хозяйственного использования лесов. В исследованных массивах значительную долю составляли сообщества, в которых отсутствуют широколиственные виды деревьев. Эти сообщества в сводках, посвященных описанию растительного покрова, часто не включались в зональные типы. Соответственно, облик зональных широколиственных лесов представляется исключительно тенистыми сообществами из дуба, граба, ясеня, кленов, ильма в различных сочетаниях этих видов (Растительность..., 1980; Курнаев, 1980; Новосельцев, Бугаев, 1985).

В данном разделе приведены результаты оценки демографической структуры популяций деревьев в "типичных" сообществах, представляющих несколько ассоциаций восточноевропейских широколиственных лесов (табл. 7.9).

Пробные площади были специально подобраны в лесах, имеющих режим заповедников, заказников, памятников природы, генетических резерватов. По классификации Алексеева-Погребняка (Погребняк, 1954), эти участки относятся к типу свежих дубрав, где лесорастительные условия благоприятны для произрастания всех видов деревьев, присутствующих на данной территории.

Количественное участие деревьев разных возрастных состояний в составе ярусов широколиственных лесов

п	N	ЯРУСЫ				
		I	II	III	IV	V
		Возрастные состояния				
1	2	3	4	5	6	7
		g2-g3(Д,Бк, Я,Лп,Кл,Яв,Б)	g1(Д,Бк,Я,Лп, Кл,Яв,Б) g2-g3(Г,Ил, Кп,Гр,Яб,Кт)	v всех видов g1(Г,Ил,Кп, Гр,Яб,Кт)	iv всех видов	j всех видов
N2. Ассоциация <i>Carpinetum-Nemoretum ucrainicum</i>						
1	4	4Я3Д2Яв1Бк, ед.Кл	8Г2Бк, ед.Кл,Я,Яв	6Г2В1Кл1Я, ед.Яв,Бк	5Г3(Я+Яв) 1Кл1Ил ед.Бк	3Я3Яв3(Г+Ил) ед.Бк,Д
2	5	4Я3Д2Яв1Бк	8Г2Бк, ед.Яв	6Г2Ил2Кл, ед.Я	3Я3Г1Яв1Ил 1(Кл+Бк)	6Яв2Я1Кл 1(Бк+Ил+Бк+Г)
3	6	6Д4Бк	8Г2Бк	5Бк5Г, ед.Лп,Кл	5Бк3Яв1Г 1(Кл+Д)	8Г1Бк1Яв ед.Д,Кл
4	8	5Д2Кл2Яв 1Лп	9Г1Д, ед.Яв,Кп,Ил	8Г1Кл1Яв, ед.Ил	8Яв1Г1Ил ед.Кл	5Яв2Кл2Г1Ил ед.Д
5	12		4Д3Я2Лп1Кл ед.Ил	6Г2Кл1Кп1Я, ед.Кп,Лп,Ил	9Г1Я, ед.Я	7Г2Лп1(Кл+Ил) 1(Лп+Ил+Д)
6	13		10Г, ед.Кл,Кп	3Кл7Кп, ед.Г,Лп,Ил	9Кп1Кл ед.Г,Лп	5Г3Кп2Кл ед.Лп,Ил
7	13	10Кл	6Г2Кл2Кп	7Кл3Кп, ед.Г	10Кл	10Кл ед.Г,Кп,Ил
8	14	1Д1Я6Лп2Кл	10Г, ед. Кп,Ил,Я,Кл	7Г3Кп, ед. Лп,Кл,Ил,Я	4Кл4Кп1Г1Я ед.Ил,Лп,Д	6Кл3Я1Г ед.Кп,Лп,Ил,Д

9	15	3Д5Я2Кл	8Г1Кп1Ил, ед.Я,Кл,	4Г2Лп1Кл2 Кп1Ил, ед.Я	3Кл3Кп2Г1Я 1Ил ед.Лп	8Кл1Я1Кп ед.Д,Лп,Ил,Г
№4. Ассоциация Mixto-Nemoretum tanaiticum						
10	22	7Д2Я1Кл	5Кл2Кп2Ил 1Д +Я	6Кл2Кл2Ил ед.Д,Я	4Кп2Я2Ил2Кл ед.Д,Лп	9Кп1(Я+Кл) ед.Д,Лп
11	23	9Д1Я ед.Кл	7Кп2Я6 1(Д+Кл+Ил+Я)	6Кп2Кт1Я6 1(Я+Д+Кл)	4Кп3Кл1Я 1Кт,ед.Д,Гр	8Кл1(Лп+Д) 1(Б+Я6+Гр)
12	24	6Д4Я	5Ил4Кп 1(Д+Я+Кл)	5Кп3Ил1Д 1(Кл+Лп+Я)	5Я4Д 1(Кл+Лп+Ил)	9Я1Д ед.Кл,Лп,Ил
13	27	5Кл3Д2Я	7Кп1Я1Ил 1(Лп+Кл)	6Кп2Ил1Я1Кл	3Кп3Я2Кл2Ил ед.Д,Лп	5Я2Ил1Кл1Кп 1(Д+Лп)
№5. Ассоциация Tilieto-Nemoretum okense						
14	19	9Лп1Кл ед.Д,Я	6Ил3Лп 1(Кл+Я)	7Кл3Лп ед.Я,Ил	9Кл1(Я+Лп+Ил)	9Кл1Я ед.Лп,Ил
№6. Ассоциация Tilieto-Nemoretum volgensis						
15	28	9Д 1(Я+Кл+Лп)	6Ил2Кл 2(Лп+Кп+Я)	3Лп3Кл2Ил1Я	5Я3Кп2Ил ед.Д	5Кп4Кл1Я ед.Д,Ил
16	30	6Лп4Кл ед.Д,Я	6Кл3Ил1Лп ед.Я	6Я3Ил 1(Кл+Лп)	5Я3Кл2Ил ед.Д,Лп	10Кл ед.Я,Ил,Д,Лп
№8 ассоциация Tilietum uralense						
17	35	5Кл4Лп1Д	6Ил4Лп ед.Кл	6Лп3Кл1Ил	6Кл3Лп2Ил	7Ил3Кл ед.Лп

Примечание: Д - дуб черешчатый, Бк - бук лесной, Я - ясень обыкновенный, Яв - явор, Лп - липа сердцевидная, Кл - клен остролистный, Кп - клен полевой, Кт - клен татарский, Г - граб обыкновенный, Ил - ильм, Гр - груша обыкновенная, Я6 - яблоня лесная; п - порядковый номер, N - номер описания в табл.2.5.

1. *Конкурентные виды*. Дуб черешчатый. Ни в одном из изученных (маршрутно или стационарно) ценозов не было обнаружено полночленных популяций дуба, причем они неполночленны как при семенном, так и при вегетативном способе самоподдержания (табл.7.9). Среди взрослых особей господствуют старые и средневозрастные генеративные, среди молодых - проростки и ювенильные особи. Хотя наблюдается сравнительно регулярное поступление молодых особей в ценопопуляции - через 8-10 лет (Напалков, 1952; Юнаш, 1953; Юркевич, 1960), световая обстановка под пологом современных широколиственных лесов не дает возможности молодому поколению пройти полный онтогенез. В связи с большим светолубием этого вида (Нестерович, Маргайлик, 1969; Цельникер, 1978; Полякова, Евстигнеев, 1982; Белов, 1983; Евстигнеев, 1988) подавляющая часть особей отмирает в первые годы жизни, а сохранившиеся в более освещенных местах (окна, возникшие при вывалах, санитарные рубки и т.д.) превращаются в торчки (квазисенильные особи, по Т.А.Работнову, 1978). Судьба их может быть различной: при образовании больших окон они переходят в молодое генеративное состояние и затем формируют первый ярус, а при периодических небольших осветлениях длительно (до 100 лет и более) существуют в квазисенильном состоянии, составляя резерв ценопопуляции (Смирнова и др., 1984). Однако в исследованных дубово-грабовых сообществах (ассоциация *Carpineto-Nemoretum usgaipicum*) квазисенильные особи присутствуют в некоторых ценозах и численность их очень мала. Естественное вегетативное возобновление свойственно дубу в меньшей степени, чем другим видам широколиственных деревьев, поскольку спящие почки в возрасте 80-120 лет утрачивают способность к пробуждению (Новиков, 1941; Грудзинская, 1953; Калинин и др., 1973). Следовательно, в современных широколиственных лесах, возникших после естественного зарастания вырубок, популяции дуба по мере отмирания старых особей необратимо регрессируют.

Ясень обыкновенный. В полидоминантных широколиственных ценозах у ясеня встречаются как полночленные, так и неполночленные популяции (табл.7.9).

В возрастных спектрах чаще всего отсутствуют виргинильные и молодые генеративные особи или их количество недостаточно для самоподдержания ценопопуляций. Возрастные спектры популяций ясеня в сравнении с дубом более полночленные, что обусловлено большей теневыносливостью этого вида в ранней молодости (Турский, 1915; Белов, 1983; Евстигнеев, 1988). К виргинильному состоянию теневыносливость ясеня снижается. В связи с этим в некоторых (наиболее светлых) ценозах молодая часть популяций состоит из нормально развитых особей, в большинстве же ценозов она представлена квазисенильными особями, численность которых у ясеня все же значительно больше, чем у дуба. Несколько более устойчивое сохранение позиций ясеня в малонарушенных широколиственных ценозах определяется также способностью этого вида к вегетативному размножению (особи вегетативного происхождения встречаются во всех исследованных популяциях). Довольно раннее пробуждение спящих почек (в конце имматурного - начале виргинильного состояния) при усыхании главной оси и более долгое сохранение ясенем во взрослом состоянии порослевой способности давало ему некоторые преимущества перед дубом при рубках. Введение заповедного режима в выровненных рубками полидоминантных лесах не позволяет рассчитывать на быстрое восстановление разновозрастных популяций ясеня (из-за малой численности виргинильного подроста).

Бук лесной. Популяции бука описаны как в Прикарпатье, так и в Закарпатье (табл. 7.9). Они полночленные и представлены особями по преимуществу семенного происхождения и нормальной жизненности. Исследования показали, что бук способен нормально возобновляться как в большинстве современных полидоминантных ценозов, так и чистых бучинах. В первую очередь это объясняется его значительной теневыносливостью (Турский, 1915; Погребняк, 1954; Нестерович, Маргайлик, 1969; Чистякова, Парпан, 1991).

Таким образом, на примере дуба, ясеня, бука (виды, относительно близкие по требовательности к почвенно-грунтовым условиям, но существенно различающиеся по требовательности к свету) можно проследить прямую зависимость степени полночленности их популяций от теневыносливости вида и,

следовательно, от способности образовывать резерв возобновления под пологом леса. Ведение лесного хозяйства способами, при которых сильно уменьшается пространственная неоднородность естественных насаждений и резко снижается освещенность под пологом леса (выборочные рубки всех типов), приводит к ослаблению позиций светолюбивых видов и практически полному выпадению таких конкурентно сильных видов, как дуб и ясень. Бук в силу значительной теневыносливости подрост устойчиво сохраняет свои позиции как в полидоминантных, так и в монодоминантных насаждениях. Такую устойчивость позиций красноречиво иллюстрируют возрастные спектры популяций бука, которые имеют наибольшее сходство с характерным спектром среди конкурентно сильных видов.

II. *Толерантные виды.* Липа сердцевидная. Семенная часть всех исследованных популяций неполноценная или полностью отсутствует (табл.7.9). В ценозах с малым участием липы неполноценна даже вегетативная часть популяций, в остальных вегетативная часть популяций полноценная. Данный вид потенциально в равной степени способен к семенному и вегетативному возобновлению, но молодые особи семенного и вегетативного происхождения сильно различаются по требовательности к свету. Неполноценность семенной части популяций обусловлена значительным светолюбием подрост, большая часть которого погибает, а меньшая переходит в квазисенильное состояние под пологом современных широколиственных лесов. Помимо этого, для липы характерна малая реальная семенная продуктивность (Мушинская, 1977). В тоже время у липы по сравнению с остальными широколиственными деревьями максимально развита способность к вегетативному размножению (Чистякова, 1978 а,б, 1982). Подрост вегетативного происхождения в отличие от семенного длительно сохраняется при сильном затенении благодаря большому резерву периодически просыпающихся спящих почек. Это и определяет возможность существования популяций липы в сомкнутых сообществах, постоянно нарушаемых выборочными и сплошными рубками на малых лесосеках.

Клены: остролистный и явор. В исследованных ценозах популяции обоих видов в основном полночленные. Эта полночленность достигается, с одной стороны, за счет большой численности подроста семенного происхождения, а с другой - за счет присутствия практически в каждой популяции особей вегетативного происхождения (табл.7.9). Полночленность в семенной части популяций обусловлена большой реальной семенной продуктивностью и ежегодным пополнением (Мушинская, 1977) при значительно большей, по сравнению с рассмотренными выше видами, теневыносливости (Цельникер, 1978; Полякова, Евстигнеев, 1982; Евстигнеев, 1988). Способность к вегетативному возобновлению у этих видов мало превышает таковую у ясеня (Чистякова, 1982), но и при этом образуется достаточный для самоподдержания популяций резерв особей.

Клен полевой. Популяции этого вида весьма своеобразны. Они могут быть полночленными в семенной и вегетативной частях или только в вегетативной части. В первом случае они подобны популяциям кленов остролистного и явора и отличаются лишь меньшим количественным участием особей семенного происхождения. Во втором случае они сходны с популяциями липы по полночленности спектров вегетативной части популяций и по незавершенности спектров семенной части популяций (есть только р, j, im особи). Это своеобразие популяций клена полевого объясняется тем, что по способности к вегетативному размножению он приближается к липе, а по способности к семенному размножению - к другим видам кленов.

Таким образом, большинство исследованных популяций липы и кленов полночленные. Сопоставление их спектров с характерным спектром показывает, что наибольшее сходство с ним отмечено для случаев, когда сочетаются большая реальная продукция диаспор и большая теневыносливость подроста. Уменьшение любого из этих параметров приводит к неполночленности в семенной и (или) вегетативной частях популяции. Полночленность и высокая численность подроста в популяциях липы и кленов позволяют предположить, что по мере смены поколений их позиции в широколиственных лесах будут усиливаться, т.е. предшествующие

заповеданию рубки искусственно увеличили роль толерантных видов и такое положение будет еще долго сохраняться в широколиственных лесах после прекращения их эксплуатации.

III. *Реактивные виды*. Граб обыкновенный. Во всех исследованных поли- и олигодоминантных широколиственных ценозах популяции граба полночленные, и в них представлено семенное и вегетативное потомство. В монодоминантных ценозах популяции граба прерывисто неполночленные как в семенной, так и в вегетативной части и состоят из p , j , иногда im и g_2 , g_3 особей. В последнем случае неполночленность популяций граба обусловлена низкой освещенностью, которая обычно составляет менее 1% от полной.

Причиной возникновения монодоминантных грабовых ценозов является огромная способность этого вида образовывать травматическую пневую поросль (даже в сенильном состоянии). Эта способность наиболее полно реализуется при сплошных рубках полидоминантных широколиственных ценозов (Вальтер, 1968). По мере смыкания очередного порослевого поколения граба и образования верхнего яруса генеративными особями все отставшие в росте и развитии и более молодые особи погибают от недостатка света и образуются одноярусные ценозы. При отсутствии повреждений поросль возникает крайне редко и, по-видимому, монодоминантные насаждения не могут длительно существовать без искусственного периодического омолаживания популяции в результате рубок.

Ильм. Популяции ильма в исследованных поли- и олигодоминантных ценозах неполночленные: в них отсутствуют или находятся в минимуме генеративные, реже виргинильные особи. Только в одном из ценозов популяция ильма полночленная в вегетативной части. Своеобразной чертой всех описанных популяций является отсутствие проростков и довольно часто ювенильных особей. Это объясняется, с одной стороны, нерегулярным плодоношением и приживанием проростков, что показывает распределение особей подроста по классам возраста, с другой - чрезвычайно быстрыми темпами роста и развития. Так, в питомнике в условиях свободного роста ильм достигает высоты 100-

150 см и переходит в имматурное состояние в первый вегетационный период. Накопление в подросте имматурных особей довольно большого абсолютного возраста и длительное существование торчков свидетельствуют о большой теневыносливости этого вида в ранней молодости. Переходу m особей в v и $g1$ состояния, видимо, препятствует резкое снижение их теневыносливости. Неполноценность популяций ильма в полидоминантных ценозах, особенно их незавершенность, является в первую очередь следствием вспышек "голландской болезни" на Украине в 30-40-е гг. XX в., практически полностью уничтожившей взрослые особи (Погребняк, 1968; Маслов А.Д., 1970). По всей вероятности, при отсутствии рубок и вспышек голландской болезни в полидоминантных ценозах популяции ильма способны значительно увеличить свою численность.

7.4. Общие закономерности дигрессий и демутиаций в широколиственных лесах

После рассмотрения состояния конкретных лесных сообществ и массивов, попытаемся обобщить характерные для современных широколиственных лесов ситуации. Степень антропогенной дигрессии, вызванная вышеприведенными воздействиями (см. табл.7.1), диагностируется двумя крупными группами признаков: 1) сравнением полноты и разнообразия видового состава сообществ с составом потенциальных ценозообразователей (эколого-флористические признаки); 2) сравнением реального состояния популяций древесных растений с онтогенетической полноценностью популяций (характерным онтогенетическим спектром) эдификаторов синузий деревьев и кустарников (популяционные признаки). Присутствующие в сообществах популяции трав обычно полноценные вследствие малых размеров ЭДЕ и быстрой смены поколений.

Сильные воздействия в виде сплошных рубок, распахов, залужения вызывают гибель деревьев всех видов и, как правило, обуславливают обеднение видового состава или же изменение его в сторону преобладания видов чуждых эколого-ценотических групп.

Если такое воздействие одновременно охватывает большую площадь и длится в течение нескольких десятилетий, многие виды не могут повторно заселять ее. Происходит необратимое изменение флоры, по крайней мере, в обозримом будущем (пример березняков Богдановского лесопарка).

По сравнению с эколого-флористическими популяционные признаки более чувствительны к нарушениям. Даже слабые нарушения в виде выборочных рубок, выпаса в лесу, рекреации вызывают значительные изменения. Особенно заметны их последствия при высокой частоте рубок, когда происходит замещение доминантов. В древесной синузии начинают преобладать популяции толерантных видов и почти полностью исчезают реактивные. Ослабление роли конкурентных видов - эдификаторов ненарушенных ценозов - может начинаться с потери самых молодых онтогенетических групп (имматурных и виргинильных). В дальнейшем при искусственном завышении численности вегетативных потомков толерантных видов неполночленность усиливается, их спектры становятся фрагментарными, а восстановление полночленности даже в благоприятных ситуациях потребует теперь уже многих десятилетий. В отличие от слабых воздействий сильные нарушения всегда сопровождаются потерей онтогенетической полночленности.

Сравнение возрастного состава популяций широколиственных деревьев. Полный популяционный анализ древесных видов дает возможность прогнозировать развитие и популяций, и ценозов в целом. Количественное участие видов в I ярусе (особи g₂, g₃ возрастных состояний) определяет современную структуру ценозов и отражает ранее существовавшие возможности самоподдержания в популяциях. Второй и отчасти третий ярусы (особи g₁, v возрастных состояний) характеризуют направленность перестройки современного первого яруса в ближайшем будущем вследствие замещения отмирающих старых деревьев более молодыми. Четвертый и пятый ярусы (особи im, j возрастных состояний) отражают влияние современной структуры ценоза на выживаемость молодого поколения, а также возможности заноса и приживаемости зачатков. По числу видов в I и II ярусах исследованные ценозы

образуют две группы: 1) полидоминантные (N 1,2,4,5,8,9,10,11,13,17 в табл.2. 5), 2) моно- и олигодоминантные (N 3,6,7,12 в табл.2.5). Полидоминантные ценозы не одинаковы по соотношению видов в первом ярусе (табл. 7.9). По уменьшению участия конкурентных видов (дуба, бука, ясеня) они образуют ряд из следующих сообществ: (N11,12) - (N10,15) - (N1,2,9) - (N5) - (N4,13) - (N8) - (N17) - (N14,16).

Разное количественное участие дуба и ясеня в ценозах с однотипными экологическими условиями делает правомерной его дигрессионную трактовку. Более того, во всех ценозах этого ряда самая молодая, возникшая после снятия антропогенного пресса, часть популяций (V ярус) включает практически все виды, имеющиеся в I ярусе, но в другом количественном соотношении. Наиболее велика доля обильно и регулярно плодоносящих видов (клены остролистный, полевой и явор, ясень, реже ильм). Наименьшее участие имеют виды с нерегулярным плодоношением или плохой приживаемостью всходов (дуб и липа соответственно). Остальные виды занимают промежуточное положение.

Соотношение видов, вышедших из зоны затенения травяным ярусом (IV ярус), отличается от такового в V ярусе. Из состава этого яруса в большинстве ценозов (исключение составляет ценоз N12) дуб выпал полностью или сохранился лишь единичными экземплярами. В четвертом ярусе преобладают клены, липа (за счет вегетативного возобновления), граб и ясень. Следует отметить, что подрост всех видов приурочен к более светлым участкам ценозов и имеет групповое размещение.

Количественное участие видов в третьем ярусе демонстрирует условия существования подроста на следующем этапе развития. Здесь преобладают относительно теневыносливые и быстрорастущие виды (граб, отчасти ильм, клены полевой и остролистный, а в некоторых сообществах вне ареала граба - ясень и липа). Кроме граба и ильма, в ценозах ассоциации *Tilietum uralense*, *Tilieto-Nemoretum okense* велика доля липы, в ассоциации *Mixto-Nemoretum tanaiticum* - кленов. Это связано со спецификой не только ценологических, но и эколого-флористических условий в ареале широколиственных лесов. Более четко по сравнению с IV ярусом

проявляется групповое размещение особей. Они произрастают лишь в окнах, где уровень освещенности не менее 5-10% от полной.

Во втором ярусе ценозов, относящихся к ассоциации *Carpinetum - Nemoretum ucrainicum*, доминирует граб. Аномальная для полидоминантных широколиственных лесов монодоминантность II яруса - следствие предшествовавших заповеданию многократных выборочных рубок, которые омолодили популяции граба (самая старая часть популяций граба представлена порослевыми деревьями и на 50-70 лет моложе деревьев первого яруса). В ближайшем будущем с распадом современного первого яруса полидоминантные ценозы превратятся в моно- или олигодоминантные.

Результат демографического анализа "типичных" широколиственных лесов позволяет сделать следующее заключение. Во втором ярусе ценозов, относящихся к ассоциациям *Mixto-Nemoretum tanaiticum*, *TilietoNemoretum okense*, *Tilieto-Nemoretum volgense*, *Tilietum uralense* (табл.7.9), господство делят: клены (полевой в западных, остролистый - в восточных областях), ильм и липа. Все эти виды уступают первенство грабу в способности к травматическому порослеобразованию и не создают такого темного полога, как граб. В связи с этим второй ярус лесов вне ареала граба олиго- или полидоминантный, а в третьем ярусе возникают самые разные сочетания главным образом толерантных видов. Следовательно, после распада современного первого яруса поли- или олигодоминантность сохранится, но доминирующая роль дуба и ясеня будет утеряна.

Климаксовые или близкие к ним полидоминантные онтогенетически полночленные ценозы, в которых доминируют конкурентные виды, в современном растительном покрове практически отсутствуют. Для оценки возможностей демутиаций широколиственных лесов все нарушенные сообщества можно разделить на две группы: 1) сообщества с неполночленными популяциями дуба черешчатого и 2) сообщества без участия дуба в их составе.

Для первой группы характерны следующие ситуации. В разновозрастных ценозах неполночленные популяции дуба обычно состоят из средневозрастных и старых генеративных деревьев.

Другие доминанты древесной синузии имеют полночленные популяции. Неполноченность популяций дуба здесь возникла после выборочных рубок, которые разрушили мозаику окон возобновления (изменили масштаб внутриценозной неоднородности). В условно-разновозрастных ценозах неполночленны популяции практически всех видов древесной синузии. В них частыми выборочными рубками сформирован сомкнутый второй или третий ярусы из теневыносливых видов (граб, клены, липа). Под пологом таких лесов подрост дуба полностью отсутствует. В общем, разновозрастные и условно-разновозрастные сообщества с дубом в первом ярусе способны к устойчивому самоподдержанию теневыносливых видов деревьев, но не способны сохранить популяции дуба после распада материнского поколения. К сожалению, именно такие ценозы широко представлены в современных заповедниках зоны широколиственных лесов. В одновозрастных сообществах (первой группы) популяции всех видов неполночленные. Как правило, это порослевые насаждения или лесные культуры на месте сплошных вырубок. Все такие сообщества с господством дуба в верхнем ярусе могут сформировать разновозрастные популяции при отсутствии любых рубок в течение жизни одного поколения древесных эдификаторов.

Сообщества второй группы не менее разнообразны по возрастной структуре и видовому составу, но в них отсутствует основной эдификатор восточноевропейских широколиственных лесов - дуб черешчатый. Восстановление в них разновозрастных популяций дуба существенно затруднено. Особенно неблагоприятные условия для восстановления дуба существуют в разновозрастных и условно-разновозрастных ценозах, где размеры внутриценозной мозаики недостаточны для развития молодого поколения. Такие сообщества при введении заповедного режима формируют диаспорические субклимаксы. В одновозрастных сообществах восстановление популяций дуба возможно на стадии распада материнского поколения светолюбивых доминантов (береза, осина), но при условии заноса желудей из соседних сообществ.

До сих пор наше внимание преимущественно сосредотачивалось на выяснении причин современного состояния сообществ. Было

показано, что от того, насколько сильно были уничтожены популяции эдификаторов (или биоценоз в целом), на какой площади происходило нарушение и как часто человек вмешивался в жизнь леса, сегодня можно видеть существенные различия. Эти различия кроются не только в современном видовом составе сообществ, но прежде всего в различии путей, по которым может восстанавливаться нормальная (полноценная) популяционная структура древесных эдификаторов широколиственных лесов.

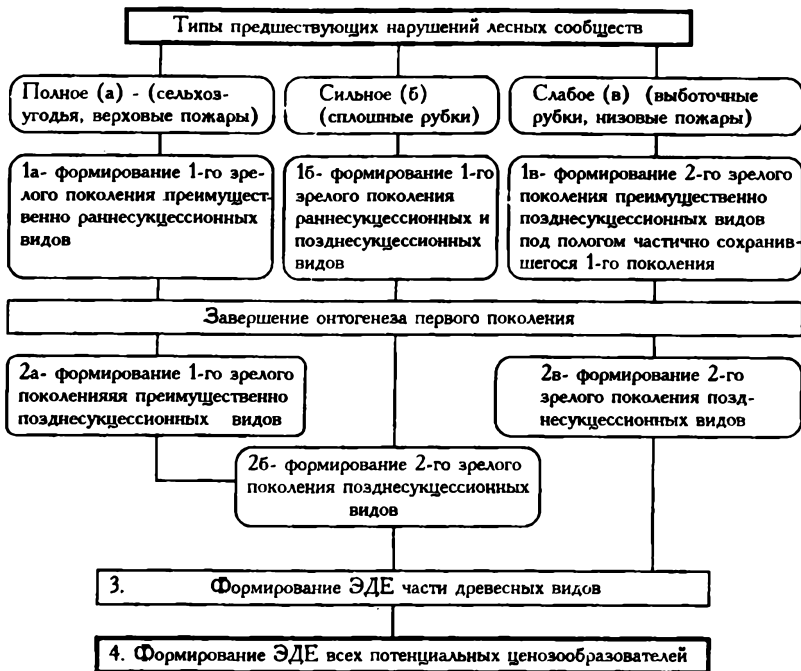
Независимо от вида-доминанта, ценозы, в которых каждая популяция представлена только одним поколением, не могут оставаться неизменными. При сохранении прежних режимов пользования будут воспроизводиться рассмотренные выше варианты. Прекращение рубок, выпаса и сенокосения в лесу запускает механизм спонтанной динамики в популяциях растений. Возможные пути демутации показаны на схеме (табл.7.10).

Начало демутации после полного, сильного и слабого преобразований лесной растительности идет как бы тремя параллельными путями.

Первый этап демутации после полного уничтожения лесной растительности - это формирование первого зрелого поколения (сомкнутого древостоя) в инвазионных популяциях древесных растений; здесь преобладают особи семенного происхождения раннесукцессивных видов (обычно березы пушистая и бородавчатая, осина, ивы). После сильных воздействий также возникают инвазионные популяции деревьев, но видовой состав богаче и включает как ранне-, так и позднесукцессивные виды. Значительную часть нового поколения могут составлять особи вегетативного происхождения: порослевые и ксилоризомные. В последнем случае (слабое нарушение) начинает формироваться второе зрелое поколение в популяциях деревьев, и к тому же оно состоит преимущественно из позднесукцессивных видов.

Второй этап демутации во всех трех вариантах характеризуется завершением онтогенеза деревьев первого поколения. Однако различия между сообществами сохраняются как в отношении видового состава, так и во времени начала распада. Распад старой части популяций раннесукцессивных видов начинается довольно

Основные этапы демутиаций древесной синувии в широколиственных лесах



быстро (около 100 лет от последнего нарушения), но видовой состав второго поколения еще сильно обеднен. Во втором варианте распад материнского поколения завершается позже (около 200 лет); сообщества второго поколения более разнообразны по составу во всех ярусах. В третьем варианте замещение отмирающих деревьев материнского поколения особями второго поколения происходит сравнительно быстро (в течение 50 -70 лет), поскольку на момент нарушения (последней выборочной рубки) не все деревья II и III ярусов были уничтожены. Фактически, распад первого поколения сопровождается формированием уже третьей волны возобновления.

Третий этап демутиации в значительной мере нивелирует различия между сообществами всех вариантов. С распадом второго поколения у многих видов деревьев формируются ЭДЕ, т.е. популяции становятся демографически устойчивыми. Различия между сообществами будут касаться в основном видовой состава.

По мере восстановления ЭДЕ максимально возможного числа видов из состава потенциальной флоры конкретного региона можно ожидать полного восстановления растительности лесной территории.

7.5. Экологические эксперименты по восстановлению мозаично-ярусной структуры широколиственных лесов

Описанные в предыдущем подразделе широколиственные леса, несмотря на хорошую флористическую сохранность, нарушены многократными рубками разного типа и имеют неполноценную онтогенетическую структуру популяций обычно конкурентных видов. В этих лесах материнское поколение дуба, ясеня и бука в ближайшие десятилетия, вероятно, утратит способность к плодоношению и в таком случае естественная смена поколений эдификаторов станет невозможной. Сложившаяся ситуация в исследованных старовозрастных лесах привела нас к заключению о целесообразности проведения серии экспериментов по созданию искусственной мозаики окон возобновления с молодым поколением дуба, ясеня, бука.

Суть экспериментов состоит в моделировании с помощью котловинных или выборочно-групповых санитарных рубок мозаики окон возобновления, имеющих размеры, достаточные для нормального развития молодого поколения эдификаторов; в искусственном введении в окна молодого поколения отсутствующих в подросте видов; в системе уходов по сдерживанию порослевого возобновления реактивных и толерантных видов деревьев и кустарников.

Можно выделить следующие этапы экспериментов: 1) популяционно - геоботаническое обследование; 2) выбор площадей для рубок и их таксационная характеристика; 3) проведение рубки (зимний период без повреждения подроста); 4) посадка; 5) уход за подростом.

Изложенная выше схема экспериментов была реализована на модельных объектах в четырех пунктах: в двух лесничествах Львовской и двух лесничествах Тернопольской областей. Наиболее тщательно эксперимент был проведен в Липниковском лесничестве Львовской области. Данный массив имеет ранг заказника и

отличается наименее нарушенной структурой древесной синузии (неполночленными были только популяции дуба). Для контроля и мониторинга в массиве была заложена постоянная пробная площадь размером 1 га и шесть опытных площадок (рис.7.8). Экспериментальные площадки были заложены таким образом, чтобы охватить максимум разнообразия сочетаний видов в подросте и определить оптимальные условия для развития дуба, ясеня, бука. Размер площадок варьировал от 1200 кв.м (30x40 м) до 2100 кв. м (30x70 м). Все они ориентированы по направлению север-юг, что позволило увеличить размер незатененной части площадок в околополуденные часы.

Рубка деревьев 1-го и 2-го ярусов была проведена в декабре 1985 г. Посадка дуба черешчатого (12 600 шт.) была осуществлена в два срока: весной 1986 г. саженцами 5-6 лет на всех площадках и весной 1987 г. саженцами 2 лет на площадках N2 и 5. Посадку дуба проводили биогруппами 10x10 м с четырьмя вариантами плотности: 2500 шт./100 кв.м, 625 шт./кв.м, 290 шт./кв.м, 170 шт./кв.м. Биогруппы размещались в разных по степени затененности частях площадки. В остальных лесничествах основные параметры эксперимента сохранялись. При посадке дуба и бука биогруппы с высокой плотностью не сажали.

В результате проведенных экспериментов в сформированных котловинными рубками окнах произошли следующие изменения: 1) успешно завершился этап приживания саженцев дуба; 2) значительно усилился рост и ускорилось развитие подроста естественного происхождения ясеня, бука, граба, клена остролистного и явора; 3) появилось новое естественное возобновление всех древесных видов, включая самосев дуба; 4) произошло внедрение реактивных древесных видов (осина, береза бородавчатая, ива козья), ранее не отмечавшихся в пределах этого лесного массива; 5) усилилось развитие всех видов кустарников; 6) в травяном покрове значительно увеличилось число видов за счет разных эколого - ценотических групп (неморальных, бореальных, черноольховых, лугово-опушечных и рудеральных) (рис.7.9).

Созданная в начале эксперимента благоприятная ситуация по возобновлению всех видов деревьев должна поддерживаться в

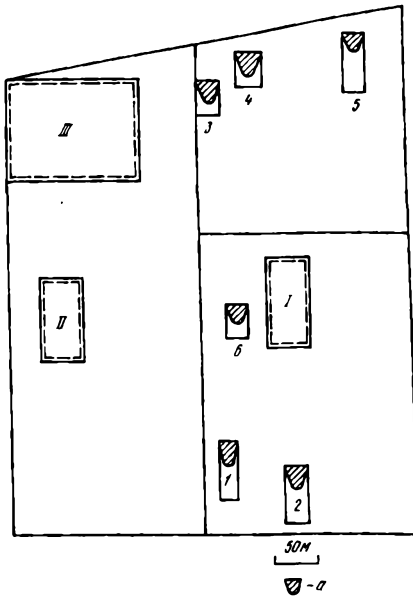
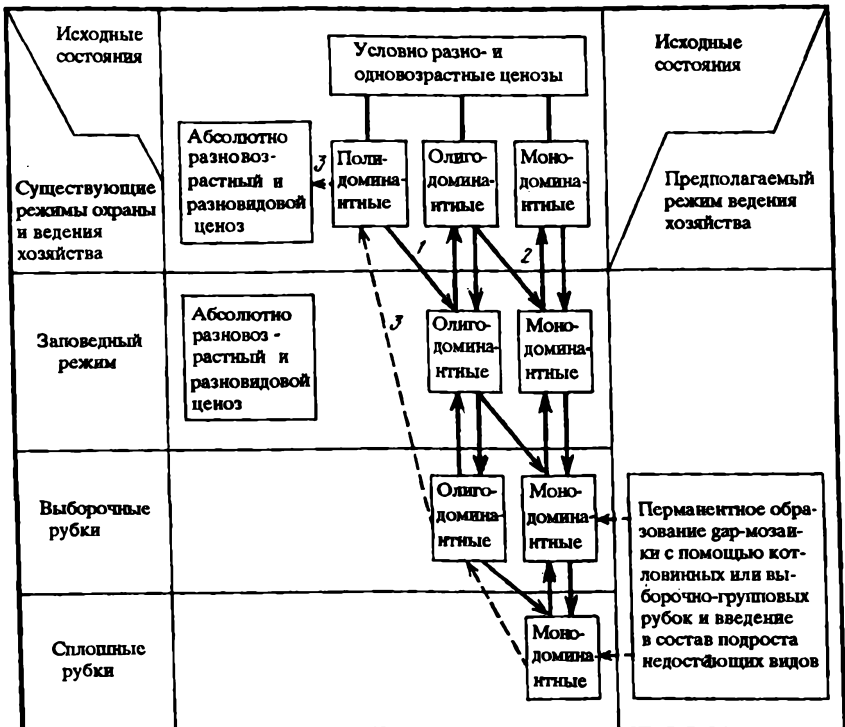


Рис. 7.8. Схема расположения постоянных пробных площадей и экспериментальных площадок

I, II, III - постоянные пробные площади; арабскими цифрами обозначены номера экспериментальных площадок; а - затененная в околополуденные часы часть площадок

Рис. 7.9. Алгоритм восстановления видовой разнообразия и мозаично-ярусной структуры лесных массивов

1 - направления дигрессии, 2 - основные направления демутации, 3 - воспроизведение исходного состояния



дальнейшем системой создания новых окон возобновления и системой рубок ухода по сохранению максимально разнообразного состава виргинильных и молодых генеративных деревьев. Выборка деревьев при уходах должна ориентироваться на увеличение доли конкурентных видов в составе древостоя.

Заключение. Из всего разнообразия воздействий человека на леса мы рассмотрели только одну их часть - последствия традиционных форм лесных пользований. На примерах модельных лесных массивов и множества пробных площадей в разных частях ареала восточноевропейских широколиственных лесов можно увидеть, что даже очень "мягкие" воздействия приводят к сильным и часто необратимым изменениям лесов. Многократные выборочные рубки привели к потере многих популяций светолюбивых древесных эдификаторов (дуба черешчатого и ясеня обыкновенного). В абсолютном большинстве сообществ нарушен нормальный оборот поколений многих видов деревьев (граб обыкновенный, липа сердцевидная, ильм, клены). Сплошные рубки, и особенно распашки, предельно обеднили видовой состав широколиственных лесов во всех синузиях. В заповедниках спонтанное восстановление флористических потерь растянется на столетия (при условии заноса достаточного количества семян). Для предотвращения дальнейшей деградации растительности необходимо выработать новую стратегию взаимодействия человека с природой. Ее базисом могут стать выявленные закономерности популяционной жизни лесных растений (циклы оборота поколений, способы самоподдержания, иерархия пространственных структур ЭДЕ видов разных типов стратегий). Эффективное восстановление видового разнообразия заповедников потребует создания и поддержания искусственного "узора" популяционных локусов основных ценозообразователей до начала спонтанного развития полидоминантных ценозов.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ БИОЦЕНОЗОВ

8.1. Информационное обеспечение биологических исследований

Необходимость создания базы первичных биоэкологических данных по лесным экосистемам. Решения исследовательских и прикладных задач лесной экологии, основанные на различных методах математического анализа, аналитического и имитационного моделирования и пр., требует накопления, систематизации, анализа и статистической обработки больших объемов разнообразных биоэкологических данных как по отдельным особям, популяциям, так и по лесным экосистемам в целом, накопления рядов, сформированных по определенным признакам и т.п.

Ввод первичных биоэкологических данных, их накопление, хранение и поддержание в актуальном состоянии является самостоятельной и сложной задачей. Ее решение, учитывая многоплановый характер использования одних и тех же данных, достигается созданием информационного ресурса коллективного пользования, основанного на концепции банков данных (Виноградов и др., 1987). Банк данных определяется как система языковых, алгоритмических, программных и аппаратных средств, обеспечивающих централизованное создание и поддержку совокупности коллективно используемой информации, а также саму информацию, существующую в форме баз данных.

В рамках данной книги, учитывая ее целевое назначение, нет необходимости описывать все составные части банка данных. Остановимся на рассмотрении только его информационной компоненты - базе данных.

В соответствии с концепцией банков данных информация отделяется от целевых программ (моделей) и формируется так, чтобы адекватно отобразить заданную предметную область и эффективно удовлетворять информационные запросы пользователей. Концепцией предусмотрены три уровня представления данных: концептуальный, логический и физический. Концептуальный - дающий обобщенный взгляд на данные с позиции предметной области; логический - дающий возможность получать из базы данных информацию в удобном виде; физический - дающий описание базы данных, необходимое для размещения информации на запоминающих устройствах.

Проектирование (разработка) любой информационной системы начинается с изучения предметной области, в интересах которой она разрабатывается, с выявления ее основных информационных связей и характерных особенностей. Подобная задача возникла при создании базы первичных биоэкологических данных по лесным экосистемам (ЛЭС).

Из представления ЛЭС в виде иерархического ряда структурно-функциональных единиц (см. введение) следует, что наиболее крупным структурным информационным элементом предметной области является ценоз, содержащий интегральные характеристики о ЛЭС и обобщенные параметры более мелких структурных элементов, входящих в его состав.

Наименьшим структурным элементом ЛЭС и основным носителем первичной биоэкологической информации является особь. Любая особь (даже самая маленькая) характеризуется морфологическими, демографическими, биометрическими и другими количественными и качественными признаками.

Между уровнями ЛЭС и особью существуют ряд промежуточных структурных или функциональных элементов: парцеллы, популяционные локусы, популяции и др., наименование и количество которых определяется задачами и методами исследований лесных экосистем.

Особенности информационного описания лесных экосистем. Состав и представление первичных биоэкологических данных. С точки зрения информатики, лесные экосистемы являются сложными

многопараметрическими или многомерными системами. Сложность информационного описания обусловлена следующими особенностями.

1. Многочисленность показателей, описывающих каждый структурный элемент ЛЭС и как следствие большие объемы данных, подлежащих хранению. При этом степень детализации описания одноименных структурных элементов в описании конкретных лесных экосистем, как правило, разная.

2. Большая разнородность данных, означающая, что каждый структурный элемент лесных экосистем описывается пакетом справочных, биоморфологических, биометрических и других данных.

3. Наличие во многих качественных понятиях так называемой "горизонтальной" вложенности, т.е. под именем одного параметра понимается набор состояний. Например, в понятиях "возрастное состояние" выделяют от пяти до девяти состояний, "уровень жизненности" может иметь от трех до пяти градаций и т.д.

Учет этих особенностей приводит к усложнению описания структурных элементов предметной области, к увеличению программ обработки и анализа данных.

Остановимся более подробно на составе первичных биоэкологических данных, под которыми понимаются данные с определенной степенью детализации, описывающие состояние особи (физиологическое и морфологическое) и других структурных элементов лесных экосистем на фиксированные моменты времени. В их числе:

- биоморфологические характеристики особи (возрастное состояние, происхождение, уровень жизненности, жизненная форма, порядок ветвления, тип кроны и корневой системы, данные о почках и др.);

- биометрические данные особи (весовые, линейные, объемные, площадные, т.е. сырые и сухие массы ствола, ветвей, листьев, диаметры ствола, кроны (двух и более направлениях), площадь листьев, форма кроны и т.д.);

- данные о ходе роста модельных особей ;

- данные о санитарном состоянии особи ;

- данные о пространственной привязке особей (координаты ствола и характерных точек проекции кроны на поверхность);

- данные о популяционных локусах (номер ценоза, вид популяции, номер локуса, площадь, плотность, возрастное состояние, половой состав, составы по жизненности и происхождению);

- данные о парцеллах (номер ценоза, номер парцеллы, площадь, плотность, видовой состав и сомкнутость по ярусам, листовой индекс, тип микрорельефа, данные о кустарниках, летневегетирующих травах и эфемероидах);

- данные о популяциях (вид, состояние, способ самоподдержания, глубина омоложения, тип стратегии, экологическая группа, цикл оборота поколений, ранг, вариант базового спектра);

- данные о ЛЭС (тип леса, географическая и административно-территориальная привязка, виды антропогенного воздействия, использование в прошлом и настоящем, тип почв, способ увлажнения, тип мезо- и микрорельефа, число синузий и их доминанты, сукцессионное состояние и др.);

- данные по видовому богатству ЛЭС (видовой состав, обилие видов, видовая насыщенность, принадлежность видов к флорогенетическим и ценогенетическим свитам, распределение видов по эколого-ценогенетическим характеристикам).

Перечисленные выше данные описывают особи и популяции не только древесной синузии, но и синузий кустарников, эфемероидов и летне-вегетирующих трав. Полный перечень данных о ЛЭС приведен в отчетах по НИР и научных трудах Московского лесотехнического института (Чернов и др., 1990, 1991).

В соответствии с требованиями реляционных систем управления базами данных (СУБД) массивы данных представляются в виде многомерных таблиц, структура которых формально выражается матрицей вида

$$Y = \begin{pmatrix} Y_{11} & Y_{12} & \dots & Y_{1g} & \dots & Y_{1n} \\ Y_{21} & Y_{22} & \dots & Y_{2g} & \dots & Y_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ Y_{g1} & Y_{g2} & \dots & Y_{gg} & \dots & Y_{gn} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ Y_{n1} & Y_{n2} & \dots & Y_{ng} & \dots & Y_{nn} \end{pmatrix},$$

где Y_j - набор параметров, описывающих тот или иной структурный элемент ЛЭС; $j=1, g$ - число параметров в наборе; n - число строк в матрице, соответствующее числу особей, входящих в

состав структурного элемента; g - число столбцов (по числу параметров). Величины n и g определяют размеры матрицы, которую можно записать как $Y(n, g)$.

Таким образом формируется и записывается на хранение вся первичная биоэкологическая информация. Из данных таблиц, используя процедуры реляционной СУБД, производится выборка информации требуемого состава и целевого назначения. При этом биометрические параметры хранятся в виде целых и десятичных чисел требуемого формата, текстовая информация - в символьном виде. В символьном виде хранится и так называемая упакованная информация, которая наиболее характерна для описания промежуточных структурных элементов ЛЭС. Упаковки применены с целью сокращения числа столбцов в таблицах данных. Например, в датах (год, число, месяц), в массивах данных, отражающих ход роста модельных деревьев (год, высота, диаметр) и др. В упакованном виде хранятся и параметры, которые традиционно записываются в буквенно - символьном виде, например формулы древостоя, формулы состава группировок подроста и т.п.

Общая структура базы первичных биоэкологических данных по лесным экосистемам. Как сказано выше состав и структура первичных биоэкологических данных во многом зависит от научного подхода к исследованию лесных экосистем и перечня научно - прикладных задач, в интересах решения которых создается база данных. Так, например, для выявления популяционных и ценологических механизмов устойчивости существования лесных экосистем, получения знаний и накопления исходных данных в целях разработки методов моделирования динамики основных лесообразующих пород необходим анализ не только первичных биоэкологических данных по отдельным особям, но и целевой анализ интегральных характеристик структурных элементов ЛЭС. Основные пути информационных связей при этом (Заугольнова и др., 1988): особь - популяционный локус - популяция - ценоз; особь - популяционный локус - парцелла - ценоз; особь - индивидуальная консорция - парцелла - ценоз; особь - индивидуальная консорция - популяционная консорция - ценоз.

Графическое изображение данных связей, приведенное на рис. 8.1, по сути дела, представляет инфологическую схему базы данных, создаваемую для этих целей.

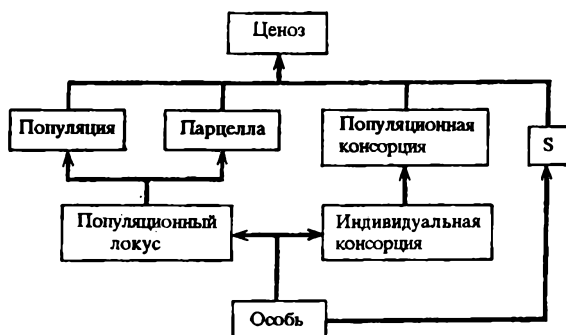


Рис. 8.1. Инфологическая схема базы биоэкологических данных по ЛЭС

Наличие свободной связи (связи S) между особью и ценозом говорит о том, что возможно формирование множества других информационных связей, обусловленных иными подходами к решению аналогичных задач.

Для того, чтобы база данных функционировала в оптимальном режиме, необходимо провести классификацию биоэкологических данных. Правильная классификация позволяет рационально сформировать массивы данных и тем самым уменьшить число манипуляций СУБД при работе с данными. Из многообразия подходов к классификации первичных биоэкологических данных, на наш взгляд, наиболее рациональной является классификация данных по следующим признакам: по популяционной (видовой) принадлежности биоданных, по степени обработки биоданных, по принадлежности к структурным элементам ЛЭС.

Классификация биоданных по видовой принадлежности означает, что данные, полученные по отдельным видам особей, табулируются и записываются на хранение в соответствующие массивы, число которых равно числу видовых популяций.

Достоинство такого подхода заключается в том, что биоданные по особям одного вида в исследуемом регионе записаны в единую таблицу. Это позволяет наиболее экономично выявлять общие закономерности (или различия) организационного уровня в

зависимости от географических и экологических условий их места произрастания. Однако такой подход требует формирования большого количества массивов (по числу видов) с разным объемом памяти на каждый регион, что значительно снижает уровни автоматизации работ по администрированию данных. Кроме того, затруднено решение задач по выявлению межвидовой конкуренции в составе многовидовых биоценозов. Данные обстоятельства снижают достоинства этого подхода к классификации массивов биоэкологической информации.

Классификация по степени обработки делит все биоданные на первичные и вторичные, или производные. К первым относятся данные натуральных исследований, ко вторым - результаты целевых обработок первичных данных, которые представляют собой качественно новые данные. Следует заметить, что массивы вторичных данных целесообразно организовывать только в случаях, когда они получаются из первичных как результат сложной (требующей больших затрат компьютерного времени) обработки.

Классификация биоданных по принадлежности к структурным элементам ЛЭС (например, ценозам, парцеллам) предполагает, что все данные, характеризующие тот или иной структурный элемент, записываются на хранение в один информационный массив (таблицу). Такой подход, на наш взгляд, наиболее рационален, поскольку позволяет удобно формировать данные в массивы разного уровня и функциональной направленности. Схема общей структуры базы данных, сформированной по данному принципу, приведена на рис.8.2.

Коротко остановимся на описании некоторых массивов (таблиц). Массивы биоданных по особям различных синузий предназначены для размещения и хранения разнообразных первичных биоданных, характеризующих особь во всех отношениях. Данные формируются из журналов полевых наблюдений и записываются в базу данных по отдельным ценозам. Эти массивы находятся на низшем уровне иерархии логического представления базы данных.

Следующим иерархическим уровнем являются массивы биохарактеристик различных группировок особей - локусов, парцелл, популяций. Данные по ним, в основном, формируются как

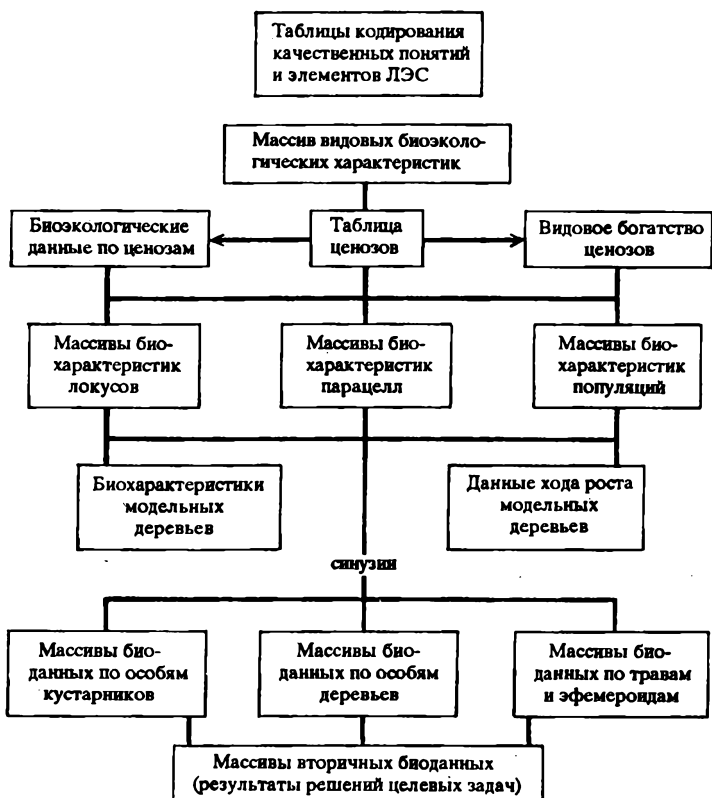


Рис. 8.2. Общая структура базы биоэкологических данных по ЛЭС

результат многопараметрических выборок и целевых обработок первичных данных по особям, входящих в состав этих группировок.

Таблица характеристик ценозов находится в верхнем уровне иерархии логического представления базы данных. В ней хранятся географическая и административно-территориальная привязка каждого ценоза, а также интегральные характеристики по всей совокупности особей, входящих в состав ценоза. Таблица ценозов, с точки зрения ее формирования, является наиболее сложной. Это объясняется тем, что часть информации заносится в таблицу как первичные данные, а часть - как результат сложной обработки первичных биоданных по отдельным особям и их группировкам.

Несколько слов о массивах вторичных биоданных. Формируются они программным путем как результат сложной целевой

обработки данных. Создаются они только в тех случаях, когда предусматривается многократное использование целевых данных.

База первичных биоэкологических данных - программно-информационная основа решения задач лесной экологии. В настоящее время в описанной выше базе данных накоплен и хранится большой объем разнообразных биоэкологических данных, полученных в результате полевых исследований преимущественно центральных частей ареала широколиственных лесов.

По целевому назначению хранимые биоданные используются по-разному, а именно: для получения исходных данных, используемых при моделировании динамики лесных ценозов; для получения справочных и так называемых вторичных данных, используемых при выработке рекомендаций лесному хозяйству; для выявления закономерностей развития древостоев в зависимости от условий роста и сукцессионного статуса и т. п.

В рамках данной книги авторы не ставят перед собой цели использования базы данных при решении той или иной конкретной экологической задачи, а попытаются показать, с одной стороны, возможности программно-аппаратных средств современных персональных ЭВМ по обработке данных, а с другой - наметить примерный круг прикладных задач, решаемых на основе первичных биоэкологических данных с использованием стандартных (т.е. без разработки и использования специальных программных модулей) процедур системной СУБД (FOXPRO).

В простейшем случае для определения демографической полнотченности популяций исследуемого лесного массива достаточна серия простых выборок из базы данных демографической информации по интересующим популяциям.

Для выявления средних значений биометрических параметров разновозрастного многовидового древостоя (используемых в дальнейшем в прогностических моделях как исходные данные) требуется выборка и статистическая обработка большого количества одноименных параметров. В этих целях, дополнительно к СУБД, привлекаются различные специальные пакеты программ статистической обработки данных, в числе которых, например, STATGRAPHICS.

На рис.8.3 представлена диаграмма поярусного разделения особей дуба, полученной по данным детального описания разновозрастного многовидового ценоза простой выборкой необходимых данных. Анализ диаграммы позволяет ответить как минимум на два вопроса, а именно: сделать качественный вывод о возрастном спектре популяции дуба в исследуемом лесном массиве и определить приблизительные значения запасов дуба в каждом ярусе (средние значения диаметров дуба и высоты ярусов определены в других выборках). Аналогичным образом можно определить и продуктивность древостоя по всем видам, а также продуктивность лесного массива в целом.

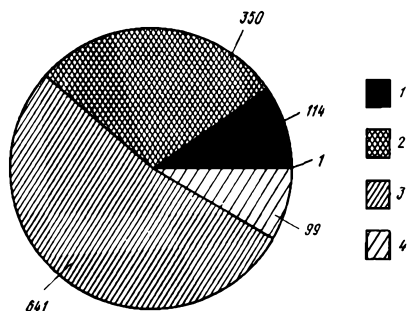


Рис. 8.3. Распределение особей дуба в многовидовом разновозрастном ценозе (Ягодненское л-во, кв. 8, площадь 12 га)

1 - первый (верхний); 2 - второй; 3 - третий; 4 - четвертый ярусы. Цифры возле соответствующих секторов - численность особей в данном ярусе, шт.

Другим примером целевой выборки (рис. 8.4) является распределение биометрических характеристик (в данном случае диаметры стволов дуба на высоте 1,3 м) в зависимости от возрастного состояния. Для примера взяты особи только генеративного возрастного состояния (G1, G2, G3). Из рис.8.4 видно, что плотность распределения диаметров асимметрична относительно максимального значения. Расширение диаметров особей молодого (G1) возрастного состояния происходит в сторону увеличения диаметров. Диапазон распределения диаметров возрастного состояния G3 включает в себя диапазоны всего спектра генеративных возрастных состояний. Это свидетельствует о том, что в возрастное состояние G3 отдельные особи могут прийти из любого более молодого генеративного возрастного состояния, т.е.

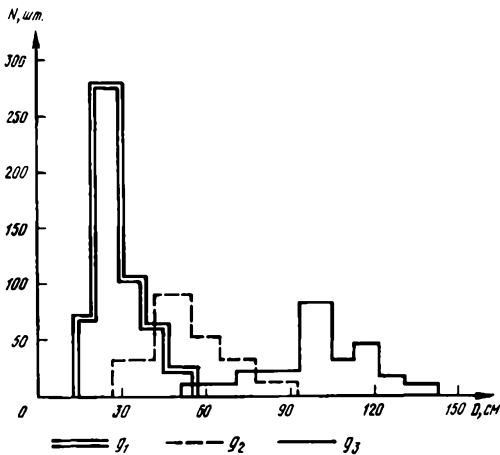


Рис. 8.4. Распределение диаметров особей дуба черешчатого генеративного состояния

g_1 - молодые генеративные; g_2 - средневозрастные генеративные; g_3 - старые генеративные. По вертикальной оси - численность особей, шт.

наблюдается временная поливариантность развития особей в популяциях деревьев.

Особую ценность имеют так называемые *картированные, т.е. фиксированные в пространстве, биоданные, которые позволяют анализировать демографические, морфологические и метрические параметры исходя из взаиморасположения особей (или других структурных единиц ЛЭС).

По картированным данным можно исследовать и решать разнообразные биоэкологические задачи, в частности по заданным признакам можно выделить популяционные локусы, парцеллы и другие пространственные элементы лесных ценозов или массивов, определить форму и размеры окон, благоприятных для возобновления того или иного вида, рассчитать ростовые параметры подроста в них.

При наложении на картированные данные характерных элементов ландшафта (рельефа, состава почв, гидрологического режима и др.) можно выявить (уточнить) экологические закономерности развития видового состава в зависимости от перечисленных факторов.

Особый интерес может представить задача выявления закономерностей разноса семян при разном размещении особей в популяциях и различной структуре лесного полога. Авторы четко представляют трудности, которые необходимо преодолеть при

точном решении данной задачи, однако для ее решения подготовлена информационная основа.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что разработка и создание биоэкологических баз данных являются необходимым условием успешного проведения биоэкологических исследований решения прикладных задач лесной экологии. Развитая иерархия разнообразных баз данных по лесным экосистемам различных регионов дает информационную основу для решения глобальных задач, в том числе рационального ведения лесного хозяйства отдельных регионов и страны в целом.

8.2. Базовая имитационная модель разновозрастного многовидового ценоза

Используя основные положения современной популяционной биологии, была сформулирована математическая постановка задачи на моделирование многовидового разновозрастного лесного ценоза (Попадюк, Чумаченко, 1991; Чумаченко, 1992). Основная цель моделирования: получить прогноз развития видового состава, демографического состояния и основных таксационных показателей (количества стволов на единицу площади, средних значений высот, диаметров, площадей крон для разных возрастных состояний) лесного ценоза на заданный момент времени (с учетом экзо- и эндогенных воздействий).

В связи с внедрением компьютеров и различных математических методов в экологические и фитоценотические исследования в последнее время "экспоненциально" (Розенберг, 1984) возрос поток публикаций по моделям реальных биосистем как в нашей стране, так и за рубежом. Большое количество и разнообразие моделей, их различное целевое назначение, а также отличие друг от друга по способам построения и качественной специфике (моделей и исследуемых биосистем) делают практически невозможным даже краткий обзор всех существующих моделей на страницах данной работы. Наиболее обстоятельно классификация моделей рассмотрена в работе Г.С.Розенберга (1984) и получила дальнейшее развитие в

работах А.С.Комарова (1988), Ф.С.Березовской, Г.П.Карева, А.Э.Швиденко (1991).

Обзор биологической литературы и недостатки существующих моделей развития лесных ценозов (Чумаченко, 1992) дает возможность предложить собственный вариант модели развития древесной синузии.

Основу модели составляют следующие положения:

1) все моделируемое пространство биогеоценоза расчленяется на трехмерные ячейки конечного размера;

2) биологические свойства древесных особей изменяются во времени дискретно в соответствии с периодизацией онтогенеза;

3) временной ряд состояний каждой ячейки составляет всегда замкнутый цикл;

4) переход каждой ячейки из одного состояния в другое определяется текущим состоянием ячейки и состоянием смежных с ней ячеек.

Первое утверждение подразумевает деление пространства на дискретные объекты-ячейки, соответствующие синхронно развивающимся группам молодых особей имматурного и виргинильного возрастных состояний, отдельным особям или их частям для других состояний. Рассмотрение группы молодых особей как синхронно развивающегося объекта вполне допустимо, так как в окнах для тысяч или десятков тысяч молодых особей условия внешней среды практически одинаково благоприятные и сильно отличаются от условий существенно угнетенного подростка под пологом взрослых особей. Каждая ячейка представляет собой прямоугольный параллелепипед с квадратным основанием. Площадь основания выбирается равной площади проекции усредненной кроны в молодом генеративном состоянии. В случае многовидового сообщества это максимальная из усредненных площадей проекций крон всех представленных в ценозе видов. Высота параллелепипеда определяется принимаемой в модели усредненной высотой ярусов древостоя. Такой размер ячеек позволяет существенно упростить алгоритм модели и сократить время работы имитационной программы.

Проведенная дискретизация пространства является одной из

основных особенностей описываемой модели, что позволяет учитывать взаиморасположение особей или групп деревьев при расчете их влияния друг на друга.

Второе положение основывается на биологической периодизации онтогенеза древесных растений. В модели принято деление на шесть основных возрастных состояний: имматурное, виргинильное, молодое, средневозрастное и старое генеративные, сенильное. Каждое из этих состояний отличается как по размерам особей, их эколого - физиологическим свойствам, так и по потенциалу роста и развития. При нормальном (без задержек) развитии каждая особь любого вида, проходит последовательно все эти состояния в указанном порядке. Как правило, старение нормально развивающихся особей хорошо коррелирует с их абсолютным возрастом. Тем не менее темп развития - видоспецифичная величина и у разных видов одни и те же возрастные состояния делятся разным количеством лет. Правда, это различие проявляется преимущественно в генеративном и сенильном состоянии, а ранние этапы развития у разных видов протекают более синхронно. Вследствие разной длительности онтогенеза у разных видов в модели счет времени ведется по абсолютной шкале. Один шаг по времени соответствует 10 годам (чисто технически величина шага по времени - шага моделирования - не имеет ограничений). Выбор десятилетнего периода в качестве дискретной единицы счета обусловлен еще и тем, что в таком промежутке практически у всех древесных растений укладывается элементарный акт популяционной жизни: формируется биогруппа имматурного подростка. Дальнейшее развитие всей биогруппы мало зависит от небольших (3-5 лет) различий в возрасте отдельных особей. Виргинильное и последующие возрастные состояния делятся дольше, но с учетом синхронизации развития на начальном этапе вполне правомерно продолжительность этих возрастных состояний измерять величинами, кратными 10 годам (Смирнова и др., 1989). Взаимосогласованность счета абсолютного возраста и продолжительности возрастных состояний (в каждое возрастное состояние укладывается целое, хотя и разное, число шагов по времени) необходима для наиболее корректного использования

эмпирических закономерностей, которые на разных этапах онтогенеза могут аппроксимироваться разными функциями.

Согласно третьему тезису, временной ряд состояний каждой ячейки всегда завершается возвратом в начальное состояние, т.е. после всех превращений ячейка становится вновь пригодной для очередного акта возобновления. Справедливость этого утверждения подтверждается тем, что в разновозрастных лесах на месте гибели одних особей всегда появляется молодой подрост. В многовидовых сообществах в окнах появляются особи практически всех плодоносящих видов, хотя дальнейшая судьба молодого поколения может быть различной. При нормальном развитии каждая особь проходит полный ряд возрастных состояний (реализуется предельный цикл). Однако развитие особей в условиях недостатка света может происходить с задержками, т.е. абсолютный возраст увеличивается, а возрастное состояние остается прежним. Такие задержки в развитии не могут длиться бесконечно. Если условия освещения не изменяются дольше определенного (видоспецифического) промежутка времени, особи либо преждевременно отмирают, либо переходят в состояние "горчков" (квазисенильное состояние). Это может происходить в имматурном или виргинильном возрастных состояниях. После достижения особью высоты верхнего яруса отмирание из-за недостатка света обычно не наблюдается. В том случае, когда задержка в развитии длится меньше критической величины, особь после улучшения светового режима продолжает развиваться и способна завершить онтогенез по предельному циклу. В таких случаях абсолютный возраст особи увеличивается по сравнению с нормальным на величину суммарной продолжительности всех задержек развития.

При описании четвертого положения необходимо отметить, что состояние соседних ячеек определяется степенью угнетения особей. Действительно, от их состояния зависит световой режим, и, следовательно, возможность увеличения площади кроны, изменения яруса, в котором она находится. А это напрямую определяет дальнейшую судьбу деревьев. Так, если световое довольствие данной ячейки меньше, чем видоспецифичный минимальный уровень (Евстигнеев, Чумаченко, 1989), то особь либо отмирает, либо

переходит в угнетенное состояние (состояние торчка). В том случае, если моделируемая особь в некотором возрастном состоянии должна иметь определенную площадь, а условия его развития такие, что соседние ячейки все заняты, то это может привести к отмиранию дерева. Аналогичная ситуация возникает в том случае, если из-за занятости верхнего яруса другой особью невозможно увеличение высоты рассматриваемой особи.

Перечисленный набор положений оказался достаточным для получения непрерывно меняющейся во времени мозаики локальных неоднородностей пространства. Характер этой мозаики (узор) и ее динамичность будут зависеть от ограничений, которые накладываются на линейные размеры ячеек, длительность существования каждого состояния, величины циклов, направления переходов из одного состояния в другое. Именно в таких ограничениях отражаются видоспецифичные различия габитуальных, онтогенетических и экологических параметров древесных видов.

Учитывая, что закономерности развития многовидовой разновозрастной древесной синузии характеризуется большим количеством параметров, которые, как правило, выражены в форме таблиц, графиков и элементарных математических зависимостей, а процесс учета межвидового биологического и экологического взаимодействия плохо подвергается формализации и требует проверки многочисленных логических условий и ограничений, для решения поставленной задачи целесообразно использовать метод численного имитационного моделирования. Выбору данного метода способствует также и то обстоятельство, что биомодель предопределяет рекуррентность алгоритма расчета параметров прогноза развития древесной синузии.

Общая структура. Принципы построения и характеристика базовой модели. Большинство моделей динамики лесных ценозов состоят из двух подмоделей: особи и ценоза в целом (Оя, 1985). Такое разделение обусловлено тем, что часть параметров зависит от индивидуальных свойств растений, а часть от их взаиморасположения. Предлагаемая модель не является исключением.

Алгоритм модели развития особи в условиях конкуренции.

Рассмотрим подмодель развития особи в условиях конкуренции, схема алгоритма которой представлена на рис. 8.5. Блок 1 делит все особи на две категории. Первая из них - это группа особей, для которых световые условия для кроны благоприятны (алгоритм расчета светового довольствия описан ниже). Вторая - те деревья, для которых световое довольствие меньше, чем точка светового минимума (Смирнова и др., 1989). Дальнейшая судьба особей этой группы зависит от способности вида к переходу в угнетенное состояние и в течение пребывания в нем.

Когда света достаточно для роста растения, производится расчет прироста в высоту за один шаг моделирования (блок 2). Он ведется по эмпирической зависимости между скоростью роста и локальной освещенностью.

Далее в модели (блок 3) анализируются возможности данного дерева или группы молодых особей, занимающих одну ячейку, увеличить высоту. Если над растущим деревом пространство следующего яруса занято другим деревом и рассчитанное на данном шаге увеличение высоты требует занятия нового яруса, то проводится сравнение значений точек компенсации на кривой фотосинтеза растущего дерева (S_k) и особи, занимающей верхний ярус (S_k'). Если S_k меньше или равно S_k' , т.е. растущее дерево более теневыносливое, то происходит прорастание молодой особи в крону господствующего дерева. В противном случае высота подрастающей особи ограничивается.

Затем производится определение требуемой площади для развития дерева (блок 5). В зависимости от вида и возрастного состояния особи из исходных данных, задаваемых для моделирования, выбирается значение площади, которую может достигнуть крона дерева в этом возрастном состоянии в условиях нормального развития. Далее анализируются соседние с деревом ячейки и определяется возможность заполнения какой-нибудь из них. Заполнение возможно, если рассматриваемая особь на K процентов (параметр модели) превышает по высоте соседнее. После увеличения (если это было возможно) площади, проводится анализ (блок 4) на предмет: превышает ли реализованная площадь (S_i)

лесного ценоза, схема алгоритма которой представлена на рис.8.6. Для работы модели необходимо задать эмпирические функции возрастного состояния и вида (блок 1): прироста в высоту с указанием диапазона фотосинтетической активности; изменения площади кроны; коэффициентов пропускания солнечной энергии кронами; возрастные и габитусные ограничения.

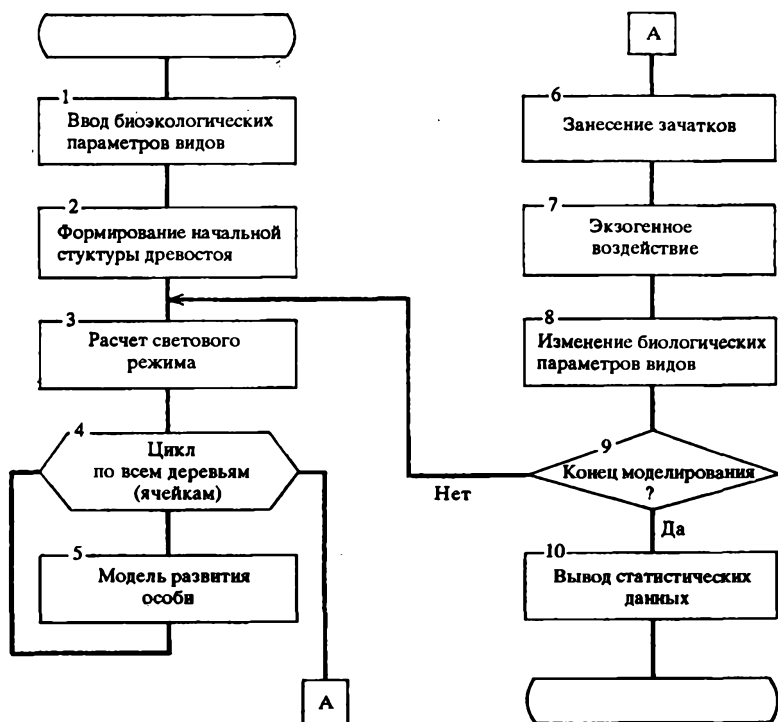


Рис. 8.6. Схема алгоритма динамики лесного ценоза

Необходимо отметить, что для каждой ячейки модели могут быть заданы свои ростовые параметры моделируемых видов. Этим самым можно промоделировать разнообразные почвенные и водные условия, которые очень тесно связаны с микросукцессионными процессами. Анализ динамики лесных ценозов отдельно от изменений почвы может привести к существенным ошибкам в понимании сути дела (Чертов, Разумовский, 1980; Чертов, 1981).

В зависимости от задач, поставленных перед исследователями, моделирование может быть начато либо с условно свободной территории, возникшей вследствие распадши, верхового пожара, сплошных рубок, либо с некоторого ненулевого состояния лесного ценоза (блок 2). Если алгоритм решения первой задачи прост, то формирование древостоя с заданной (обычно с помощью некоторых статистических данных) структурой стало возможным только в последнее время (Грабарник, 1988).

В третьем блоке осуществляется расчет светового режима для всех ячеек, на которые разделено пространство ценоза. При вычислении общей радиации под пологом леса учитываются рассеянная радиация неба и прямая солнечная радиация. Проходя сквозь кроны деревьев, прямая и рассеянная радиации ослабевают на некоторую величину, зависящую от прозрачности крон деревьев (подробнее см. алгоритм расчета радиации).

После расчета светового довольствия для всех ячеек осуществляется последовательная их обработка с использованием модели развития особи в условиях конкуренции. Начинается счет с деревьев, имеющих максимальную высоту, так как они в большей степени влияют на формирование светового режима (блоки 4 и 5).

Проведя обработку всех ячеек, программа переходит к выполнению блока 6, в котором осуществляется занос зачатков. Следует отметить, что учет пространственной структуры позволяет рассчитать вероятность, или количество зачатков, достигающих заданной ячейки. После этого выполняется "экзогенное воздействие" (блок 7). Этот блок моделирует процесс массовой гибели особей как в экстремальных условиях (сильные морозы, засухи, болезни и т.д.), так и при антропогенных воздействиях, например при разнообразных рубках. Для его работы необходимо задать во входных данных либо вероятности гибели особей разных видов в определенных возрастных состояниях, либо законы выборочного удаления особей из ценоза.

Кроме того, в модель заложена возможность изменять в соответствии с заданными законами биологические характеристики моделируемых видов. Это можно использовать для моделирования глобальных и региональных изменений экологической обстановки

(например, загрязнение атмосферы и почвы, пр.), мощных антропогенных воздействий (осушение болот, изменение уровня грунтовых вод и т.д.), изменение климата, влияние последствий болезней леса и прочее (блок 8).

Затем производится анализ окончания моделирования (блок 9). Критерий определения момента завершения имитационного эксперимента должен задаваться в зависимости от целей моделирования. Так, для получения данных о взаимодействии видов с разными экологическими свойствами необходимо проводить эксперимент до завершения переходного процесса, т. е. достижения (если это возможно) климаксного сообщества. Для выбора метода ведения хозяйства длительность этого процесса задается допустимым для этих целей количеством временных шагов.

Если принято решение о продолжении моделирования, то программа последовательно повторяет выполнение блоков 3-9, т.е. выполняется следующий шаг моделирования. При завершении моделирования осуществляется обработка накопленного статистического материала и его вывод в требуемой форме. В качестве результатов моделирования исследователь может получить все интересующие его статистические характеристики (математическое ожидание, дисперсию, функцию распределения и т.д.) по следующим контролируемым в модели параметрам: возрастному состоянию и абсолютному возрасту; суммарной площади, занимаемой каждым видом в любом возрастном состоянии; средней площади кроны в генеративном состоянии; высоте особи; высоте прикрепления кроны и прочим данным.

Основной отличительной особенностью предлагаемой модели от ее наиболее близких функциональных аналогов - гар-моделей (Botkin, 1972; Shugart, 1977; Leemans, Prentice, 1989) является учет объемной структуры биогеоценоза на каждом шаге моделирования, что позволяет более точно рассчитывать световой режим.

Радиационный режим под пологом леса. Из предыдущего содержания ясно, что световое довольствие является очень важным фактором в жизни древесных видов. Следовательно, при разработке модели необходимо было использовать алгоритм наиболее точно и

достаточно быстро рассчитывающий уровень радиации под пологом леса. При этом следует учитывать, что распределение световой энергии в лесу напрямую зависит от пород, образующих полог, высот и размеров крон окружающих деревьев, а также расстояний до них. С этих позиций были проанализированы существующие методы расчета света (Чумаченко, 1992). Однако ни один из известных по литературным источникам методов и алгоритмов не может быть использован без значительных доработок, так как согласно первому положению концептуальной модели, ценоз представляется в виде ячеек. Однако применяемые другими авторами методы могут быть использованы на различных этапах расчета световой радиации. Поскольку в предлагаемой модели каждая занятая деревом ячейка представляется в виде полупрозрачного объема, то лучше воспользоваться идеей "мутного" слоя (объема), при прохождении через который часть света поглощается.

Рассмотрим более подробно используемый в модели алгоритм расчета света. При движении Солнца по небосводу его положение однозначно описывается высотой и азимутом Солнца, временем стояния Солнца и интенсивностью прямой радиации $\{P(i)\}$, поступающей на горизонтальную поверхность. При этом следует учитывать количество солнечных дней в течение вегетационного периода. Для определения влияния рассеянной радиации неба весь небосвод делится на фиксированное количество зон с одинаковой светимостью и предполагается, что рассеянная радиация $\{R(j)\}$ поступает к земле из центра этих зон. Солнечная радиация исследуемой ячейки определяется по формулам:

$$P = \sum_{i=1}^{NP} P(i) * T(i) * \prod_{m=1}^{NP} K(m)^{L(m)}$$

$$R = \sum_{j=1}^{NR} P(i) * T(i) * \prod_{m=1}^{NR} K(m)^{L(m)},$$

где $K(m)$ - коэффициент пропускания световой энергии m -й ячейкой, через которую проходит свет; $L(m)$ - длина пути, проходимая лучом в этой ячейке; $T(i)$ - время, в течение которого Солнце находится в каждой точке небосвода при расчете прямой радиации; TD - средняя длительность светового дня в течение вегетационного периода; NP - количество положений Солнца, для

которых рассчитывается прямая радиация; NR - количество зон небосклона, для расчета рассеянной радиации; NJP, NJR - число ячеек, через которые проходит свет при расчете прямой и рассеянной радиаций соответственно; Σ - символьный знак суммы; Π - символьный знак произведения.

Суммарное поступление солнечной радиации к ячейке пробной площади определяется по формуле: $C_t = P + R$. Таким образом рассчитывается суммарная радиация для каждой ячейки моделируемой площади.

Описанные алгоритмы позволили разработать программу имитационного моделирования многовидового разновозрастного лесного ценоза. Она построена с использованием методов модульного программирования. Это позволяет оперативно изменять, дорабатывать, исключать различные блоки, описывающие те или иные протекающие в ценозе процессы.

Результаты модельных экспериментов и их интерпретация.

Одним из необходимых этапов создания модели является проверка ее адекватности, т.е. соответствия данных, полученных при моделировании, с наблюдаемыми в природе. Первым шагом на этом пути является проверка модели на качественном уровне. С этой целью была проведена серия вычислительных экспериментов, подробное описание которых представлено в работе С.И.Чумаченко (1992). Здесь же приведем результаты только одного из них, с помощью которого покажем возможности модели.

В качестве модельных видов при моделировании четырехвидового лесного ценоза были выбраны наиболее яркие представители видов с различной стратегией (Раменский, 1952; Grime, 1978, 1979) - *Quercus robur* L., как типичный конкурентный вид, *Acer platanoides* L. - толерантный и *Betula pendula* Roth. - реактивный вид. Выбранные виды характеризуются разными скоростями роста, теневыносливостью, длительностью онтогенеза и пр. Исходные данные были взяты: ростовые и возрастные параметры и ограничения для березы, клена остролистного и дуба (Диагнозы и ключи..., 1989), параметры теневыносливости (Евстигнеев, 1991) и пропускания солнечной энергии (Цельникер, 1978). В качестве четвертого вида был введен второй конкурентный

вид - *Fraxinus excelsior* L. Исходные данные взяты из тех же источников. С помощью моделирования в одном ценозе двух видов с одинаковой стратегией можно показать сходство их реакций на изменения условий.

Моделирование начиналось с условно свободного места путем занесения зачатков всех видов равномерно по всей площади. Шаг моделирования - 10 лет. Следует отметить, что во всех случаях блок "Занесение зачатков" (рис.8.6) осуществляет разнос зачатков независимо от расстояния до генеративных особей, т.е. на каждом шаге моделирования осуществляется занос зачатков всех видов во все ячейки нижнего яруса, свободные к данному моменту. Размер ячейки - $5 \times 5 \times 10$ м.

Для удобства сравнения результатов экспериментов в качестве выходных результатов рассматривался только один из контролируемых в модели параметров, а именно - общая площадь, занимаемая генеративными особями каждого из моделируемых видов по шагам моделирования. Этот показатель выбран не случайно, так как использование показателя численности для многовидового сообщества с разным габитусом особей разных видов может привести к неоднозначным выводам. Однако суммарная площадь крон сильно коррелирует с численностью особей, что позволяет при необходимости пользоваться последним термином.

В рассматриваемом эксперименте были заданы следующие правила периодического удаления особей разных видов и разных возрастных состояний (блок 7 на рис. 8.6). Так, у березы, дуба и ясеня удалялись 25% молодых и средневозрастных генеративных особей, а у клена - 50% с периодичностью 30 лет (3 шага моделирования).

В качестве результатов моделирования представлены зависимости площадей, занимаемых генеративными особями (рис.8.7), а также особями разных возрастных состояний (рис.8.8) для трех из четырех участвующих в моделировании видов (дуба, клена и березы, соответственно).

Рассмотрим последовательно изменение структуры древесной синузии по шагам моделирования. На первых шагах происходит очень быстрый захват территории особями наиболее светолюбивого

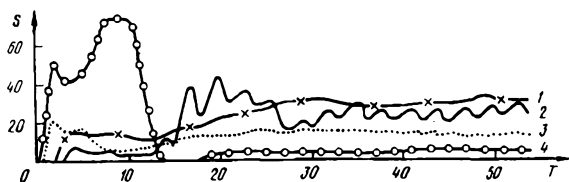


Рис. 8.7. Изменение площади, занимаемой генеративными особями дуба (1), ясеня (2), клена (3), березы (4) по шагам моделирования

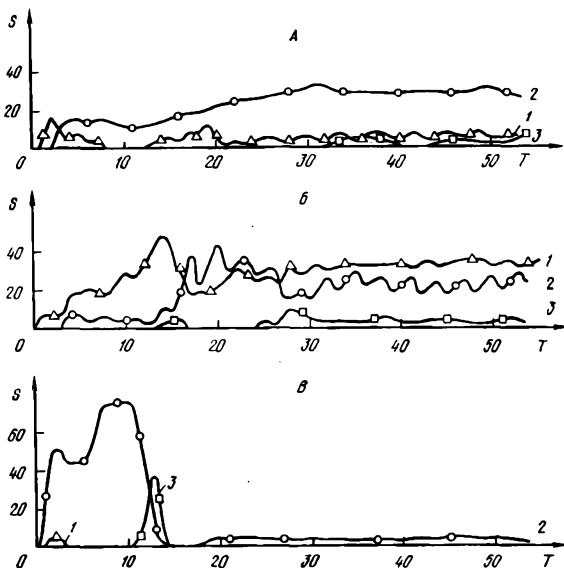


Рис. 8.8. Изменение площади, занимаемой особями дуба (А), клена (Б), березы (В) виргинильного (1), генеративного (2) и сеильного (3) возрастных состояний по шагам моделирования

вида (березы), см. рис.8.7. Так, уже к третьему шагу более 50% площади занято этим видом. Спад численности березы после третьего шага связан с удалением 25% генеративных особей березы.

Однако уже через два шага занимаемая березой площадь резко увеличилась и к 6-му шагу достигла 74%. На этом уровне она продержалась до 10-го шага. Как видно из рис.8.7, на этом этапе развития береза полностью доминирует в древесной синузии, хотя в

ней присутствуют дуб, который занимает 14% территории, ясень - 5%, клен - 4%. В общей сложности генеративными деревьями занято 97% площади. На рис. 8.9,А показана пространственная структура 1-го яруса древесной синузии после 8 шагов. Видно абсолютное господство вида реактивной стратегии - березы бородавчатой и ассектаторные позиции видов иных стратегий. Эта ситуация характеризует начальный этап сукцессий в березняках, развивающихся на заброшенных пашнях в условиях близкого нахождения многовидовых широколиственных лесов и возможности постоянного заноса зачатков.

Картина резко изменяется после 11-го шага, когда начинается естественный распад березняка, который практически завершается к 14-му шагу (см. рис.8.9,Б). К этому времени имеется уже хорошо развитый подрост клена (виргинильная составляющая на рис.8.8,А), который начал активно развиваться после 10-го шага с момента начала перехода берез в сенильное состояние (рис.8.8,В - сенильная составляющая). Если бы моделировалась древесная синузия без экзогенных воздействий, то клен через 2-3 шага занял бы доминирующее положение (Чумаченко, 1992). Однако периодические отчуждения около 50% генеративных кленов (острые зубцы на кривой клена на рис. 8.7 соответствуют этим отчуждениям) поддерживают численность клена на допустимом уровне, тем самым искусственно формируется многовидовой лесной ценоз.

Это позволяет развиваться популяциям дуба и ясеня. В результате уже к 35-му шагу (350 лет) формируется структура, которая практически дальше не меняется. В качестве примера стационарной структуры на рис. 8.9,В,Г представлено расположение деревьев 1 и 2 ярусов на 35-м шаге моделирования. В полученном ценозе дуб занимает ведущее положение и контролирует 25-30% территории, ясень - 12-15%, клен - 15-25%, а береза - до 3-5% (рис. 8.7). Случайное сочетание факторов, действующих на ценоз, приводит к образованию окон размером от 25 кв.м до 550 кв.м, что позволяет нормально развиваться даже светолюбивой березе, правда, в очень небольшом количестве.

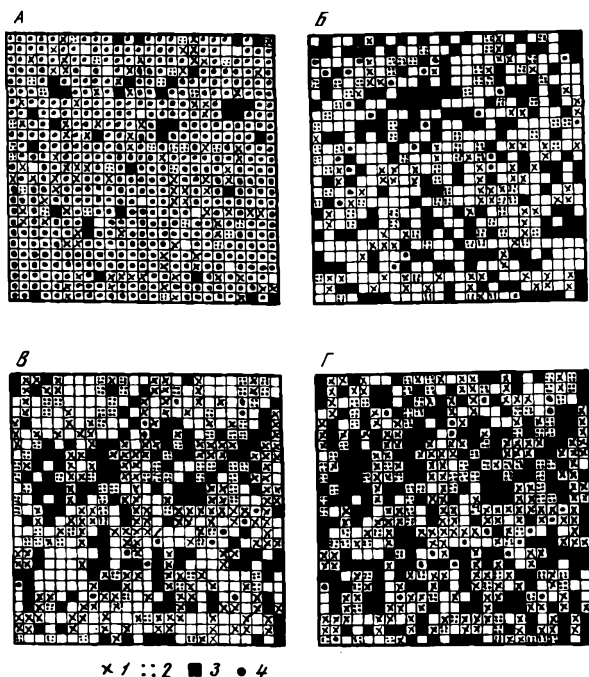


Рис. 8.9. Структура древесной синузны на 8-м (А), 14-м (Б) и 35-м шагах моделирования, где (1) - осыби дуба, (2) - ясеня, (3) - клена, (4) - березы

Структуры, возникшие на четвертом этапе вычислительных экспериментов в процессе моделирования разновозрастной многовидовой древесной синузны, после 35-го шага, адекватно воспроизводят особенности мозаично-ярусной организации ненарушенных лесных ценозов. Это становится очевидным при сравнении результатов моделирования (рис. 8.9.В,Г) с приведенными выше результатами анализа мозаично-ярусной организации широколиственных биогеоценозов, испытывающих минимальные антропогенные воздействия. Сходство проявляется в наличии устойчивой возрастной структуры популяций деревьев разной экологии и разных типов стратегий, в размерах окон возобновления (gap), структуре синуз в целом (см. гл. 6).

Проведенный модельный эксперимент демонстрируют не только возможности модели адекватно отразить природные объекты, но и необходимость обратить более пристальное внимание на выявление и анализ механизмов и способов как эндогенной, так и экзогенной регуляции устойчивой организации древесной синузии и лесных сообществ в целом. В экологических сводках (см. Бигон и др., 1989) показано, что постоянные естественные нарушения в биогеоценозах, создающие пятнистый характер природной среды, обеспечивают устойчивое существование конкурирующих видов. В гар-парадигме подробно обсуждаются нарушения среды (см. гл. 3), связанные с популяционной жизнью древесных эдификаторов. Как было показано выше, этот процесс достаточно хорошо формализуется. Однако в настоящее время в лесной экологии и биогеоценологии практически отсутствуют работы, интегрально оценивающие вклад популяционной жизни животных и представителей других царств в создании пятнистой среды, обеспечивающей существование множества конкурирующих видов растений, хотя отдельные стороны этого явления подробно обсуждаются в литературе (см. гл. 6).

Существует еще один аспект экологических проблем, связанный с блоком экзогенных воздействий. При анализе проведенных экспериментов в понятие "отчуждения особей" вкладывался разный смысл, в том числе такие антропогенные воздействия как рубки разной интенсивности и периодичности. Таким образом, включение в модель блока экзогенных воздействий не только позволяет решать и ставить биологические задачи, но и дает возможность моделировать антропогенные воздействия разного типа и интенсивности. Это позволяет надеяться, что по мере развития методов математического моделирования лесоводство отойдет от сугубо эмпирических методов ведения хозяйства. На этом пути возможны поиски компромиссов между стремлением хозяйственников получить максимальную продукцию и желанием экологов и специалистов по охране природы поддержать видовое разнообразие и относительно устойчивую структуру лесов.

Данная имитационная биоэкологическая модель развития многовидового разновозрастного лесного ценоза является базовой.

Используя основные ее положения, можно предложить несколько вариантов моделей в зависимости от задач, поставленных перед исследователями. Основным путем модернизации модели следует считать выбор необходимых размеров ячеек, на которые разбивается моделируемое пространство.

Так, уменьшив размеры ячейки до 3-5 кв. м, можно получить динамику древесной синузии с учетом ветровально-почвенного комплекса. В этом варианте алгоритм модели не потребует значительных доработок по сравнению с базовой моделью. Однако это позволит изучить влияние условий микроместообитания на возобновления видов в конкретных условиях произрастания.

Дальнейшее уменьшение размеров ячейки до размеров 0,1-0,25 кв.м по площади и 0,5-2,0 м по высоте позволит производить достаточно тонкие расчеты световых характеристик в древесной синузии и внутри кроны (см. разд. 8.3).

Если увеличить размеры ячеек в 3-5 раз (до 100-200 кв.м), то можно промоделировать динамику крупных лесных массивов площадью в сотни и тысячи га (см. разд. 8.4).

8.3. Эколого-физиологическая модель структуры продукционного процесса многовидовых лесных ценозов

Предварительные исследования базовой модели развития многовидового разновозрастного лесного ценоза (Чумаченко, 1992) показали возможность и необходимость разработки средств, позволяющих более точно рассчитывать горизонтальную и вертикальную структуру древостоя, а также влияние световой радиации на развитие растений. Для этого предназначен комплекс программных средств "Берендей". Структурно комплекс состоит из четырех целевых программных блоков: "Карта", "Свет-Крона", "Статистическая обработка" (рис.8.10). Их функциональное назначение и порядок работы описан ниже.

Информационной основой комплекса являются картированные участки лесных ценозов размером до 150х150 м. Исходные данные должны содержать следующую цифровую информацию: координаты центра ствола; радиусы проекций кроны; высота дерева; высота

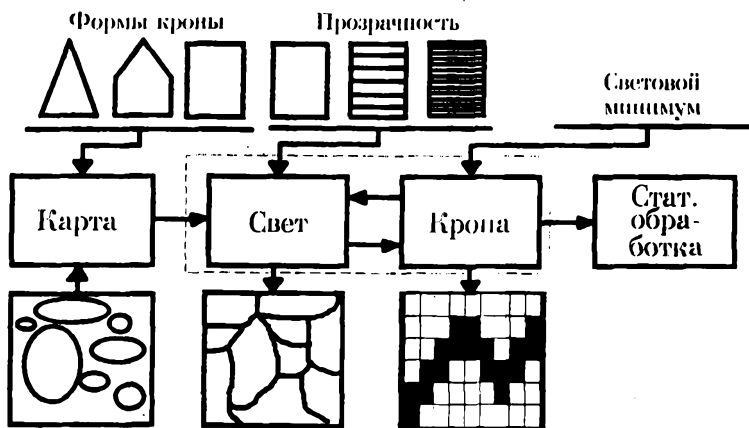


Рис. 8.10. Схема комплекса программ "Береней"

прикрепления кроны; вид, возрастное состояние и жизненность особи.

Блок программ "Карта" преобразует исходную геоботаническую и картографическую информацию в объемное изображение древесной синусии биогеоценоза в памяти ЭВМ. При этом в качестве дополнительной информации вводятся данные о вертикальной форме кроны, полученные в результате статистической обработки модельных особей разных видов.

Программа построена таким образом, что в случае отсутствия необходимой информации, например о высоте дерева или протяженности кроны, она рассчитывается в зависимости от диаметра и возраста, а затем берутся усредненные значения для данного вида, возрастного состояния и жизненности. При этом, естественно, вносятся некоторые ошибки, так как индивидуальные особенности отдельных особей задаются отклонением от средних значений. Поэтому для уменьшения ошибок связанных с реконструкцией объемного изображения необходимо иметь не точечные оценки значений параметров, а интервальные, т.е. кроме математического ожидания - еще и дисперсию (для случая когда закон распределения случайной величины близок к нормальному).

Для работы программы необходимо задать размеры прямоугольного параллелепипеда (ячейки), которыми будут аппроксимироваться кроны деревьев. Следует иметь в виду, что

меньшие размеры ячеек более точно описывают кроны, но при этом увеличивается время работы программ (например, при уменьшении всех размеров ячейки в 2 раза время увеличивается не менее чем в 8 раз). Кроме времени работы программы необходимо учитывать точность исходной информации (точность карт). Точность аппроксимации не должна превышать точность измерения. Рекомендуемые размеры ячейки 1 x 0,5 x 0,5 м (прямоугольный параллелепипед высотой 1 м и квадратным основанием 0,5 м).

Используя данные о высоте деревьев, высоте прикрепления кроны, радиусов проекций крон, формы крон или частично усредненных их значений, рассчитываются радиусы крон в середине каждого слоя. Затем определяются ячейки, центры которых попадают внутрь проекции кроны на уровне данного слоя.

Для дальнейшей работы необходимы дополнительные данные о прозрачности кроны, являющиеся функцией вида и возрастного состояния. Под прозрачностью кроны понимается количественная оценка способности кроны дерева пропускать часть световой радиации. До сих пор нет удовлетворительной методики оценки прозрачности кроны, поэтому нам видится, что предлагаемый пакет программ позволит получить эти оценки с довольно высокой точностью.

Следующим шагом работы является выполнение блока программ "Свет-Крона". В этом блоке на основе данных, полученных из "Карты", рассчитывается световая радиация, достигающая каждой ячейки. Алгоритм расчета описан в разд. 8.2.

После расчета света в текущей ячейке внутри кроны исследуемого дерева (C_i) это значение сравнивается со значением светового минимума для рассматриваемого вида (C_k). Если рассчитанное значение C_i близко к C_k , то в данной ячейке не должно быть нормальной плотности фотосинтезирующих элементов. Предполагается, что при выполнении неравенства

$$0,9 * C_k \leq C_i < 1,1 * C_k$$

прозрачность ячейки увеличивается вдвое, т.е. количество фотосинтезирующих элементов сокращается вдвое. В том случае, когда

$$C_i < 0,9 * C_k,$$

ячейка считается пустой, и она освобождается от фотосинтезирующих элементов, тем самым изменяется структура кроны.

В результате работы мы рассчитываем для каждой ячейки как абсолютное, так и относительное значения световой радиации, а также получаем измененные кроны, т.е. внутри дерева в общем случае имеется полость без (или почти без) фотосинтезирующих элементов. В том случае, когда прозрачность кроны значительна (например, береза или осина), либо у молодых особей с повышенной теневыносливостью), возможны случаи, когда эта полость отсутствует.

Блок программ "Статистическая обработка" позволяет рассчитать степень влияния световых условий на возобновления подроста, определить листовую поверхность и фитомассу фотосинтезирующих элементов, выявить экологическое воздействие на окружающую среду конкретных ценозов, оценить чистую первичную продукцию лесного ценоза в условиях антропогенных воздействий и глобального изменения климата.

8.4. Имитационная модель динамики больших лесных массивов

В последние десятилетия все острее становится проблема влияния хозяйственной деятельности человека и глобальных изменений экологических параметров планеты на лесные ценозы. Поэтому вопросы прогнозирования развития групп лесных сообществ становятся все более актуальными. С этой целью разработан специализированный комплекс программ "Лесной массив", предназначенный для моделирования и анализа динамических процессов, протекающих в лесных массивах площадью 100 га и более. При этом прогнозируется изменение не только биометрических характеристик особей (высоты, диаметра, возраста), но и видового и возрастного составов таксационного выдела, формируемого по заданным условиям на каждом шаге моделирования. На основе данных, получаемых в процессе работы комплекса, можно рассчитать запас древесины и ряд других параметров по породам на любой момент времени.

Комплекс программ "Лесной массив" состоит из нескольких целевых блоков (рис. 8.11), каждый из которых, в свою очередь, носит проблемный характер и является объектом специальных исследований в области математического моделирования. Глубина проработки любого блока должна быть таковой, чтобы результаты всего комплекса программ могли хорошо интерпретироваться с биологической точки зрения.

При разработке следует иметь в виду следующие обстоятельства: первое - чрезмерная детализация какого-либо блока ведет к запросу новых входных данных, что увеличивает трудозатраты исследователей, разработчиков и требует дополнительные вычислительные ресурсы; второе - более точные результаты работы одних блоков могут быть осреднены при использовании другими. Поэтому модель должна решать поставленную задачу при минимуме входных данных и выдавать результаты, хорошо согласующиеся с биоэкологическими процессами, протекающими в реальных лесных сообществах.

Блок "Древостой" является главным узлом программного комплекса. Здесь сосредоточены все сведения о пошаговом состоянии моделируемого лесного пространства. Запросы этого центрального блока обслуживаются прочими блоками комплекса с передачей требуемых параметров и результатов расчетов.

Исходными данными для работы комплекса программ "Лесной массив" являются стандартные таксационные описания, планы лесных насаждений, таблицы хода роста с местными или региональными бонитировочными шкалами, а также большой объем астрономических (эфемериды Солнца), метеорологических и биоэкологических данных, собранных в результате многолетних натурных исследований в разных регионах страны (Смирнова и др., 1990).

Шаг в модели принимается продолжительностью в 10 лет, что объясняется сглаживанием за этот период климатических колебаний и неравномерности плодоношения видов по годам для заданной местности. Кроме того, большинство таблиц хода роста ориентиро-

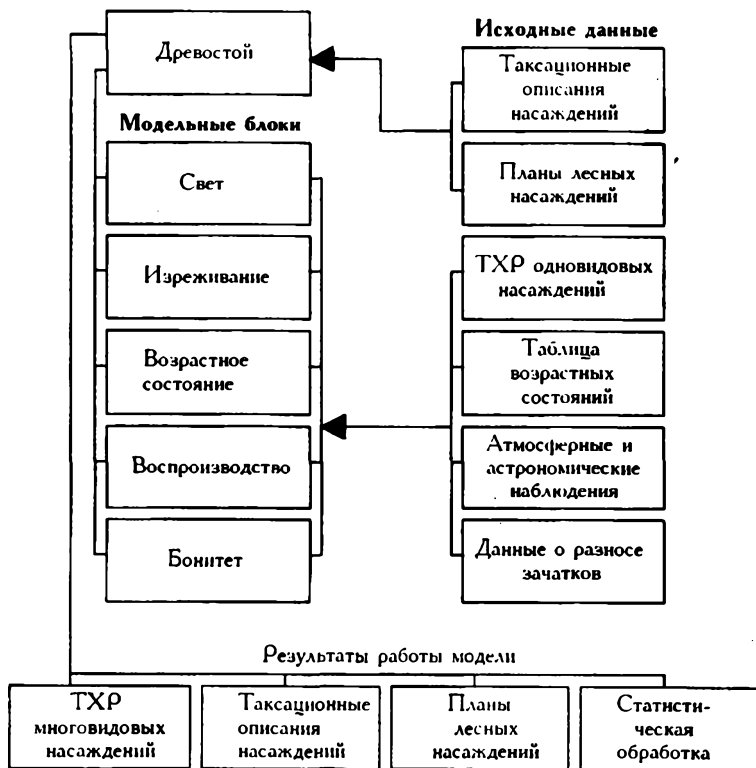


Рис. 8.11. Схема программного комплекса динамики крупных лесных массивов

ваны на подобные временные интервалы, а в практике лесопользования все хозяйственные мероприятия планируются и выполняются в основном на отрезках времени, кратных 10 годам.

Преобразование исходных данных в требуемый формат начинается с разбиения карты лесных насаждений на равные элементы в виде параллелепипеда с квадратным основанием. В результате чего сложная конфигурация каждого выдела в плане аппроксимируется в виде набора элементов, обладающих свойствами выдела, которому они принадлежат. Элемент делится по вертикали на ячейки, например по 2-2,5 м. Ячейка (с точки зрения моделирования) является неделимой, т.е. комплекс программ оперирует ячейкой как минимальной единицей. Площадь элемента определяется географической шириной местности и высотой верхнего

яруса древостоя. Сторона элемента рассчитывается по формуле $I = ctg(\alpha) * H_{ср}$, где α - угол высоты полуденного Солнца (в радианах); $H_{ср}$ - средняя высота верхнего яруса древостоя. Так, например, для широты Москвы при высоте древостоя 25 м площадь элемента составляет около 270 кв.м.

Количество особей рассчитывается исходя из формулы древостоя насаждения с учетом полноты яруса, а также данных о возрасте и высоте особей. Обработав средние характеристики таксационных показателей, определяется запас на единицу площади и объем одного ствола. Приведя число стволов на гектаре к площади элемента, получаем количество особей (в общем случае - дробное).

Используя данные о ходе роста видов, входящих в состав насаждений, можно рассчитать текущий прирост по диаметру и в высоту, учитывая при этом положение элемента в древостое. В программе принято, что основным фактором, влияющим на рост растения под пологом леса, является световое довольствие, так как остальные факторы, такие, как плодородие почвы, влагообеспечение и пр., являются медленно меняющимися и косвенно учитываются при задании бонитета насаждения для каждого выдела.

Блок "Свет" определяет состояние ячейки по каждому виду, используя следующие параметры: количество особей, средняя высота, протяженность и форма кроны, коэффициент пропускания света кроной. При этом биометрические данные особей преобразуются соответствующим образом для работы блока, а именно: рассчитываются проценты присутствия видов каждого возрастного состояния и суммарной радиации, поглощаемой ячейкой. Алгоритм расчета светового режима описан в разд. 8.2.

После очередного шага моделирования с помощью рассчитанных в блоке "Свет" данных определяется прирост моделируемых видов, состав насаждения, возраст, бонитет, высота, полнота и запас древесины.

Чтобы при моделировании запас древесины не оказался выше критического, необходимо решить вопрос уменьшения плотности древостоя. Без детального учета изменений, вызванных изреживанием численного, породного, возрастного состава древостоев, оказывающих сильнейшее влияние на жизнедеятельность лесных

ценозов, построение достаточно точных моделей леса представляется нереальной задачей (Четвериков, 1988, 1989). В этих целях разработан блок "Изреживание", который включает в себя два основных направления (варианта) поведения модели.

1. Изреживание древостоя как следствие внутри- и межвидовых конкурентных отношений в борьбе за перераспределение природных ресурсов и пространства. Алгоритмом предусмотрено изреживание в два этапа. Первый - это определение и удаление из модели угнетенных особей, пребывающих в возрастном состоянии больше предельных сроков. Второй - когда полнота древостоя превысила единицу. В данном случае в силу вступают более интенсивные конкурентные отношения. Так как в модели основным лимитирующим фактором выступает свет, то по каждому виду вычисляется коэффициент потери прироста за шаг, определяемый как отношение реального прироста к оптимальному (максимальному). Это позволяет сократить численность особей и перевести в угнетенное состояние оставшиеся. В результате происходит перераспределение представительства вида в формуле древостоя, пропорционально световому довольствию, а полнота принимает значение, близкое к единице.

2. Изреживание в результате экзогенных факторов, включающее в себя антропогенные, зоогенные и фитогенные воздействия на моделируемые виды, каждое из которых может быть избирательным по отношению к моделируемым видам, и приводит к процентному или массовому отпаду особей.

Блок "Возрастное состояние" оценивает возрастные состояния, отслеживает пребывание в угнетении и интервалы переходов из одного возрастного состояния в другое, осуществляя дополнительную корректировку численности особей.

Важным фактором, влияющим на появление подростка в рассматриваемом элементе, является занос зачатков (семян), который зависит от удаления от него генеративных (плодоносящих) особей. Согласно данным, приводимым в публикациях на тему разноса зачатков, расстояния определены с точностью до 100 м (Удра, 1988). Количественную оценку расселения моделируемых видов в рассматриваемый элемент производит блок

"Воспроизводство". Здесь определяется видовой состав генеративных особей, находящихся в элементах окружения на расстоянии эффективного разноса зачатков, и рассчитывается число особей в конкретном элементе для воспроизводства. Уточнить этот параметр можно, используя данные о профиле местности и направлении господствующих ветров в период обильного плодоношения. Предусмотрена также возможность порослевого возобновления подроста моделируемых видов в элементе. Ввиду различной скорости роста и продолжительности онтогенеза бонитировочные шкалы содержат информацию о порослевых и семенных насаждениях, а расчеты по ним проводятся дифференцированно.

Наличие подлеска создает препятствия при разлете семян и дополнительное затенение в напочвенном покрове, что в значительной мере определяет дальнейшую судьбу и перспективы развития подроста возобновляемых видов. Поэтому в модель требуется ввести сведения о подлеске, задать законы его расселения и развития.

Блок "Бонитет" содержит всю необходимую информацию о расчетном и ожидаемом бонитете вида и древостоя в целом по каждому элементу. Ожидаемый бонитет является интегральной характеристикой продуктивности почвенно-климатических и гидрологических условий для развития вида. Особое значение этот параметр имеет при моделировании открытых участков местности.

После обработки каждого временного шага элемент содержит характеристики по видовому и возрастному составам древостоя и его биометрических показателях: вид, количество особей, их возраст и возрастное состояние, высота дерева и прикрепления кроны, диаметр ствола, площадь проекции и форма кроны, расчетный и ожидаемый бонитет. Кроме того, имеются сведения о запасе и полноте древостоя.

Эти средние данные являются основой для работы различных прикладных программ. По заданным правилам организуются выборки, производится статистическая обработка, выполняются сборки элементов в таксационные выделы, строится графическое отображение плана лесных насаждений и пр.

С использованием предлагаемого комплекса программ можно получить прогноз динамики основных лесообразующих пород в лесных экосистемах большой площади, проанализировать сукцессионные процессы в лесах разной степени нарушенности, изучить изменение структуры лесных ценозов под воздействием антропогенных факторов различной интенсивности, в том числе провести сравнительный анализ альтернативных вариантов лесохозяйственных мероприятий, построить таблицы хода роста многовидовых насаждений, используя законы развития чистых насаждений.

Заключение. Как видно из описанного, выше каждая модель "работает" с характерными размерами площадей и решает специфические для каждого уровня задачи, которые взаимно дополняют друг друга. На этой основе планируется все разработанные модели объединить в иерархическую систему моделей динамики многовидовых разновозрастных лесов.

Заключение

Около 5000 лет назад господствующим типом растительности на территории Восточной Европы были широколиственные леса. Практически вся история развития во вторую половину голоцена представляет собой процесс антропогенной трансформации и почти полного уничтожения лесов как типа растительности. Основными последствиями хозяйственной деятельности за этот период были: 1) Уничтожение южной части широколиственных лесов вследствие развития животноводства, земледелия, металлургии и замена их новыми зонально-антропогенными типами растительности (луговыми, разнотравно-ковыльными и типчаково-ковыльными степями, а ныне превращенными в сельскохозяйственные угодья). Причем антропогенный пресс, вызвавший аридизацию, действовал здесь в противовес климатическим тенденциям позднего голоцена. 2) Изменение северной части широколиственных лесов вследствие длительного применения подсечно-огневой системы земледелия. Поменялся видовой состав древесных эдификаторов, а неморальная флора потеряла господствующие позиции. Антропогенная трансформация, усиленная климатическими изменениями позднего голоцена привела к тому, что северная часть широколиственных лесов превратилась в зону южнотаежных лесов.

В сохранившейся узкой полосе лесов, которые лишь условно можно назвать широколиственными: а) существенно изменился гидрологический режим территории как из-за катастрофического уменьшения лесистости (перевода большей части земель в пашни), так и из-за уничтожения таких мощных природных мелиораторов как бобры; б) в связи с неоднократной распашкой и выжиганием лесов в прошлом современные лесорастительные условия повсеместно изменены; в) произошло упрощение пространственно-временной организации лесных массивов, что проявляется в исчезновении многих типов ценоотических и надценоотических мозаик связанных с жизнью и смертью деревьев, средопреобразующей деятельностью животных. Уничтожение мозаично-ярусной организации лесных ценозов и их комплексов привело к разде-

лению единого типа растительности на два крупных варианта - сомкнутые теневые широколиственные леса и открытые сообщества лугового типа. В результате из широколиственных лесов доагрикультурного облика была почти полностью изгнана светолюбивая травянистая флора, которая сохраняется на суходольных и пойменных лугах, а также в опушечных экотонах и разреженных березняках и т.п.

Анализ истории лесопользования показал, что состав и структура лесов неоднократно менялись в зависимости от хозяйственных потребностей и применяемых технологий. В наиболее ценных с точки зрения сохранности видового разнообразия современных массивах широколиственных лесов это разнообразие в течение многих веков поддерживалось режимом пользования (корабельные леса, заказные рощи). Заповедание (прекращение всех видов пользования) таких лесов вызывает ряд неблагоприятных тенденций в их динамике, которые обусловлены островным характером распространения популяций растений и животных, отсутствием агентов распространения зачатков (исчезнувшие виды зверей и птиц). Демографический анализ состояния заповедного фонда широколиственных лесов приводит к заключению, что время пассивной охраны для большинства массивов уже прошло и необходимы активные меры по восстановлению видового разнообразия на площадях, соизмеримых с мозаиками не только растительной, но животной жизни.

В связи с тем, что в настоящее время аналогов доагрикультурных широколиственных лесов практически не сохранилось, оценить всю глубину потерь представляется достаточно сложным. Видимо, в качестве некоторой альтернативы можно рассматривать иерархическую систему моделей потенциального состояния климата, живого покрова и его отдельных компонентов, включая потенциальное плодородие почв, потенциальную продуктивность и пр. Результатом таких построений может быть модельная реконструкция поликлиматического зонального типа широколиственных лесов с той, или иной степенью вероятности.

Детальное изучение популяционно-экологических свойств растений позволило оценить все разнообразие сукцессионных

трендов и разработать концептуальную модель мозаично-ярусной структуры и динамики климаксовых сообществ. Адекватность этой модели была подтверждена описаниями фрагментов широколиственных лесов, сохранивших отдельные черты доагркультурного облика.

Реализация концептуальной модели в имитационном компьютерном варианте дала возможность реконструировать последовательности сукцессионных этапов при различных антропогенных и климатических изменениях. Разработанная модель может быть использована для расчетов оптимальных способов восстановления видового разнообразия и устойчивой мозаично-ярусной структуры конкретных ценных массивов.

Предлагаемая концептуальная модель мозаично-ярусной организации лесных территорий, на наш взгляд, может быть использована для реконструкции облика зональных биоценозов хвойных и хвойно-широколиственных лесов Восточной Европы.

Литература

- Абатуров Б.Д. Почвообразующая роль животных в биосфере // Биосфера и почва. М.: Наука, 1976. С.53-69.
- Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 128 с.
- Абатуров Б.Д. Важнейшие особенности взаимодействия животных-фитофагов и растительности в наземных экосистемах // Растительные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. С.7-12.
- Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. О влиянии крота на почву в лесу // Почвоведение. 1965. №6. С.24-32.
- Авдеев В.Д. Возникновение степей в Закавказье. Казань.: Татгосиздат. 1948. 51с.
- Авдеев В.Д. К вопросу о происхождении и характере современной степной растительности Западного Закавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.1953. 22 с.
- Александровский А.Л. Эволюция почв Восточно-Европейской равнины в голоцене. М.: Наука, 1983. 150 с.
- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с. Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. М.: Сов. наука, 1951. 511 с.
- Антонова Л.А. Антропоэкология растений широколиственного леса // Экология опыления. 1976. Вып. 2. С. 30-62.
- Аргунова М.В. Популяционная организация дубово-грабовых лесов западной Украины и оптимизация их структуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 26 с.
- Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. Т. 1. 1977. 162 с.; т.2. 1980. 140 с.; т. 3. 1986. 180 с.
- Арманда Д.Л. Историческое прошлое современной природы лесостепных и степных районов // Значение научных идей В.В.Докучаева для борьбы с засухой. М., 1955. С. 7-38.
- Арманда Д.Л. Наука о ландшафте. М.: Мысль, 1975. 286с.
- Арнольд Ф.К. Хозяйство в Русских лесах. СПб., 1880. 290 с.
- Артюшенко А.Т. Растительность лесостепи и степи в четвертичном периоде. Киев.: Наук. думка. 1970. 173 с.
- Архипов С.С. Серия дубравно-широколиственных ассоциаций // Тр. по лесн. опыт. делу Тул. засек. 1939. Вып.3. С.3-41.
- Афанасьева Е.А. Черноземы среднерусской возвышенности. М.: Наука, 1966. 222 с.

- Ахтырцев Б.П.* О провинциальных особенностях почв подзоны широколиственных лесов Среднерусской возвышенности // Почвоведение. 1962. N1. с.26-40.
- Ахтырцев Б.П.* К вопросу о проградации серых лесных почв в Гремяческом и Уколовском районах // Тр. Воронеж. ун-та. 1967. Т.42, вып.1. С. 7-9.
- Ахтырцев Б.П.* О погребенных почвах // Вопросы ландшафтной географии. Воронеж. Изд-во ВГУ, 1969. С. 74-77.
- Ахтырцев Б.П.* Черноземы широколиственных лесов и их генезис // Некоторые проблемы биологии и почвоведения. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1971. С.32-48.
- Ахтырцев Б.П.* Серые лесные почвы Центральной России. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. 233 с.
- Ахтырцев Б.П., Ахтырцев А.Б.* Эволюция почв Среднерусской лесостепи в голоцене // Эволюция и возраст почв СССР. Пушино, 1986. С. 163-173.
- Бадер О.Н.* Проблема смещения ландшафтных зон в голоцене и археология // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда. М., 1974. С.83-85.
- Балодис М.М.* Лесоэкологические аспекты бобрового хозяйства в антропогенном ландшафте // Лесоведение. 1990. N1. С. 29-37.
- Барабаш-Никифоров И.И.* Бобр и выхухоль как компонентны водно-берегового комплекса. Воронеж: изд-во ВГУ. 1950. 107 с.
- Беклемишев В.Н.* Организм и сообщество // Тр. Перм.НИИ биологии. 1927-1928. Т.1, вып.2/3. С.127-149.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов.наука, 1952. 699 с.
- Белов В.С.* Лесоводство. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 351 с.
- Берг Л.С.* Об изменениях климата в историческую эпоху. М., 1911. 98 с.
- Берг Л.С.* К вопросу о смещении климатических зон в послеледниковое время // Почвоведение. 1913. N4. С.1-26.
- Берг Л.С.* Некоторые соображения о послеледниковых изменениях климата и о лесостепи // Вопросы географии. М.: Географгиз, 1947. Т.23. С. 57-84.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П., Швиденко А.Э.* Моделирование динамики древостоев: эколого-физический подход. М.: ВНИИЦ лесресурс, 1991. 83с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666с. Т. 2. 572с.
- Большая Советская Энциклопедия.* 1951. 2-е изд. С.151-157.
- Борзенкова И.И., Зубаков В.А.* Климатический оптимум голоцена как модель глобального климата начала XXI века // Метеорология и гидрология. 1984. N8. С.69-77.
- Борисов В.М.* Режим влажности почв на вырубках // Лесоведение. 1970. N 6. С.99-104.

- Бородин П.А., Потапов С.К. Влияние лося на лесовозобновление в Мордовском заповеднике // Роль крупных хищников и копытны в биоценозах заповедников. М.:ЦНИИЛ Главохоты СССР, 1986. С. 105-131.
- Буланая М.В. Онтоморфогенез черемухи обыкновенной (*Rubus radus* L.) // Экол. и популяц.-онтогенетич. исследования растений. Саратов. 1985. С.98-105.
- Буланая М.В. Варианты жизненных форм черемухи обыкновенной (*Rubus radus* L.) в разных частях ареала// Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 81-86.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968. С. 9-50.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. Ч. 1. 551 с.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. М.:Наука, 1983. 248с.
- Васильчук А.К. Развитие фитоценозов окрестностей Пущино в субатлантический период голоцена// Биоценозы окрестностей Пущино. Пущино, 1990. С. 56-62.
- Вахрамеева М.Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена // Вестн. МГУ. Сер. 6. 1975. N 6. С. 116-119.
- Вейберг П.И. Влияние зубров на древесную растительность широколиственных лесов Северо-Осетинского заповедника и заказника "Цейский"//Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М.:ЦНИИЛ Главохоты СССР, 1986. С. 131-138.
- Виноградов В.М. и др. Система программного обеспечения банков данных ВИБ-СМ. М.:Финансы и статистика, 1987. 222 с.
- Владышевский Д.В. Значение трофических связей птиц и зверей в лесном биогеоценозе// Проблемы лесной биогеоценологии. Новосибирск: Наука, 1980. С.235-236.
- Владышевский Д.В. Оценка качества местообитаний лесных птиц// Экологическая оценка лесных местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. С.122-127.
- Воробьев Д.В. Типы лесов европейской части СССР. Киев.: Изд-во АН УССР, 1953. 450 с.
- Воронин А.А. Средообразующая деятельность бобров на водоемах Калужской области//Средообразующая деятельность животных. М.:Изд-во МГУ, 1970. С.84-84.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 376 с.
- Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций //Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М.: МГПИ им. Ленина, 1987. С. 116-119.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1974.Т.79, вып.1. С.100-113.

- Герасимов Д.А.* К вопросу о возрасте русских болот // Изв. ГБС СССР. Л. 1926. Т.29, вып. 3-4. С.359-381.
- Герасимов Д.А.* К вопросу об изменении ландшафтов в послеледниковую эпоху// Почвоведение. 1936. N2. С.203-210.
- Герасимов И.П., Марков К.К.* Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период// Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1941. Вып.1. С. 7-27.
- Гетеротрофы в экосистемах Центральной лесостепи.* М.:Изд-во АН СССР, 1979. 253 с.
- Гидрологическая роль лесных геосистем.* Новосибирск: Наука, 1989. 165 с.
- Глазовская М.А.* Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. М.: Высш. шк., 1988. 328 с.
- Гожев А.Д.* Типы песков области среднего Дона// Тр. по лесн. опыт. делу центр. лесн.опыт. станции. 1929. Вып.3. 170 с.
- Гомилевский В.* Сельскохозяйственные пользования в лесах. СПб., 1897. 64 с.
- Гордягин А.Я.* Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири// Тр. о-ва. естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1990. Т. 34, вып.3. 222 с., т. 35, вып.2.С.223-564.
- Городцов В.А.* Археология. 1925. Т.1. Каменный период. М.; Л.: Госиздательство. 396 с.
- Городцов В.А.* Бронзовый век на территории СССР// Сов. энцикл. 1927, 1-е изд. Т.7. С. 610-626.
- Горчаковский П.Л.* Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала// Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: Изд-во Ур. фил. АН СССР. 1968. Вып.59. 206 с.
- Горчаковский П.Л.* Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 144 с.
- Горышина Т.К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 321 с.
- Горышина Т.К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 126 с.
- Грбарник П.Я.* Вероятностная модель пространственной структуры древостоя, учитывающая размеры деревьев// Экология популяций. Ч. 2. М.: АН СССР, 1988. Ч. 2. С. 225-228.
- Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир. 528 с.
- Григорьева Н.М., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.,* Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений// Ценопопуляции растений.: Наука, 1977. С. 20-35.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И.* Картирование растительности в съемочных масштабах// Полевая геоботаника. 1972. Т. 4. С. 137-331.
- Гричук В.П.* О засушливом периоде в послеледниковом периоде на территории европейской части СССР // Вопросы географии. М.: Географгиз, 1951. Вып.24. С. 165-191.

- Гроссет Г.Э. Колебание границ между лесом и степью в голоцене в свете учения о смещении зон // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т.66, вып.2. С. 65-84.
- Грудзинская И.А. Широколиственные леса предгорий Северо - Западного Кавказа // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 5-186.
- Гусев А.А. Питание лося и изменение растительности в лесостепных дубравах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т.88, вып.6. С. 46-50.
- Гусев А.А. Роль диких копытных в функционировании биогеоценозов центрального черноземного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 22 с.
- Гусев А.А. Допустимая плотность населения диких копытных животных и опыт ее поддержания в Центрально-Черноземном заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С.114-128.
- Гусев А.А., Елисеева В.И. Влияние диких копытных на естественное возобновление лесостепных дубрав // Гетеротрофы центральной лесостепи. М., 1979.
- Даймонд Д.М. Пятнистое распределение тропических птиц // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С.78-96.
- Данилов П.И. Роль речного бобра в биоценозах // Средаобразующая деятельность животных. М., 1970. С.80-82
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биогеоценотическая роль бобра на южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Денисов А.К. Северная граница ареала *Quercus pedunculata* Ehrh. в СССР и ее динамика за агрикультурное время // Бот. журн. 1970. Т.55, №6. С.815-826.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд.биол. 1966. Т.71, вып.2. С.28-38.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Методические разработки. Эфемероиды. М.: Изд-во МГПИ, 1987. 80 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Метод. разработки. Деревья и кустарники. М.: Прометей, 1989. 104 с.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1961. 165 с.
- Динесман Л.Г. Голоценовая история биогеоценозов Русской Равнины // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. с. 122-132.
- Динесман Л.Г. Биогеоценозы степей в голоцене. М.: Наука, 1977. 159 с.
- Динесман Л.Г. Реконструкция истории рецентных биогеоценозов по долго-временным убежищ млекопитающих и птиц // Вековая динамика

- биогеоценозов. X чтения памяти акад. В.Н.Сукачева. М.: Наука, 1992. С. 5-17.
- Дмитриев П.П.* Изменение профиля почвы в результате деятельности млекопитающих-землероев// Почвоведение. 1988. N11. С.75-81.
- Доктуровский В.С.* О торфяниках Пензенской губернии// Тр. по изучению заповедников. 1925. Вып.3. С. 136 - 148.
- Доктуровский В.С.* Торфяные болота. Происхождение, природа и особенности болот СССР. М.; Л., 1935. 224 с.
- Долуханов П.М.* Палеогеография мезолита и неолиты Европы по палинологическим данным// Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С.80-82.
- Домников Г.В.* Зоогенная дефолиация и вторичная вегетация древостоев в Курских дубравах// Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М., 1979а. С. 105-122.
- Домников Г.В.* Распределение очагов массового размножения зеленой дубовой листовертки в дубравах центральной лесостепи// Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М., 1979б. С.86-105.
- Дохман Г.И.* Лесостепь Европейской части СССР. М.: Наука, 1968. 268 с.
- Дылис Н.В.* Основы биоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 172 с.
- Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М.* О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Вып. 4. С. 65-72.
- Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Дьяков Ю.В.* Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Евстигнеев О.И.* Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при разной освещенности// Бот. журн. 1988. Т.73, N12. С.1730-1736.
- Евстигнеев О.И.* Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. 1991. N 8. С. 20-29.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В.* Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т.97, вып.2. С.81-89.
- Евстигнеев О.И., Чумаченко С.И.* Возрастная изменчивость теневыносливости подроста лиственных деревьев// Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны. М.: МЛТИ, 1989. Вып. 222. С. 62-67.
- Елагин И.Н.* Типы леса нагорной части Теллермановского опытного лесничества и их хозяйственное значение// Биогеоценологические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., 1963. С.52-98.
- Ефимов Н.Г.* Особенности микроклимата в "окнах" группово-выборочных рубок в дубравах Теллермановского опытного лесничества//Тр. Марийск. лесотехнич. ин-та, 1961. N 55. С.107-114.

- Жукова Л.А.* Онтогенез и циклы воспроизведения растений// Журн. общ. биологии, 1983. Т.44, №3. С.361-374.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л.:Наука, 1968. 396 с.
- Заугольнова Л.Б.* Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обычно венного (*Fraginus excelsior* L.)// Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.:Наука, 1968. С.81-102.
- Заугольнова Л.Б.* Ясень обыкновенный// Биологическая флора Моск. обл. 1974. Вып. 1. С. 142-159.
- Заугольнова Л.Б.* Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений//Ценопопуляции растений. М.:Наука, 1976.С.81-91.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В.,* Критическое состояние ценопопуляций растений//Проблемы устойчивости биологических систем, М.: Наука, 1992. С. 51-59.
- Зеров Д.К.* Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР// Тр. конф. по споропыльцевому анализу. М.: МГУ, 1950. с. 43-61.
- Злотин Р.И.* Влияние зоогенной дефолиации верхнего полога леса на продуктивность древостоя в дубравах// Средообразующая деятельность животных. М., 1970а. С. 54-57.
- Злотин Р.И.* Влияние массовых размножений зеленой дубовой листовертки на продуктивность лесостепных дубрав// Средообразующая деятельность животных. М., 1970б. С. 44-48.
- Злотин Р.И.* Функциональная роль растительноядных животных в наземных экосистемах и ее географическая специфика// Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М.:Наука, 1986. С.22-31.
- Злотин Р.И., Ходашева К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 123 с.
- Зозулин Г.М.* Взаимоотношение лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном заповеднике// Тр. ЦЧО. 1955. Курск. Вып.3. С.102-234.
- Ильвес Э.О.* О колебаниях климата голоцена в свете радиометрических (С-14) данных// Периодизация и геохронология плейстоцена. Л., 1970. С. 96-100.
- Иорданская Н.Н., Серебряков И.Г.* О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере бересклета бородавчатого *Euonymus verrucosus* Scop // Бот. журн. 1954. Т.39, N 5. С.768-733.
- Исаева-Петрова Л.С.* Эволюция степной растительности в голоцене: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1982. 22 с.
- Исаков Ю.А., Панфилов Д.В.* Основные аспекты средообразующей деятельности животных//Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 3-9.
- Исаченко А.Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.:Высш.шк., 1991. 366с.

- Истомина И.И., Богомолова Н.Н.* Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т.96, вып. 4. С. 68-78.
- Истомина И.И., Богомолова Н.Н., Шашурина М.А.* Морфологическая пластичность и ценотическая роль некоторых лесных кустарников // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ им.В.И.Ленина. 1987. С.116-119.
- Исупова Г.М., Турков В.Г.* Парцеллярная структура первобытных пихто-ельников липняковых // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. Свердловск, 1975. С. 24-26.
- Калиниченко Н.П., Писаренко А.И., Смирнов Н.А.* Лесовосстановление на вырубках. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 326 с.
- Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х.* Связь фотосинтеза и проводимости CO₂ с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью // Экология. 1974. N 2. С.5-12.
- Каньшиев В.Я.* К экологии европейского бобра в условиях лесосушительной мелиорации // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск, 1986. С.92-94.
- Каньшиев В.Я.* К экологии речного бобра (*Castor fiber* L.) в условиях лесосушительной мелиорации // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч.1. С. 286-287.
- Карманова И.В.* Об определении величины нетто-ассимиляции и типов роста ели и клена в разных условиях освещенности, водного режима и минерального питания // Общие проблемы биологической продуктивности. М.: Наука, 1969. С. 138-142.
- Карпачевский Л.О., Строганова М.Н.* Микрорельеф-функция лесного биогеоценоза // Почвоведение. 1981. N 5. С.83-93.
- Карписонова Р.А.* Флористическая характеристика травяного покрова широколиственных лесов СССР // Бюл. ГБС. 1980. Вып. 115. С. 47-51.
- Карпов В.Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.:Наука, 1969. 335 с.
- Кас С.В.* К распространению видов *Alnus* по пыльце в торфе // Бот. журн. СССР. 1943. Т. 28. N3. С.85-96.
- Келлер Б.А.* Растительность Воронежской губернии. Воронеж, 1921. 123 с.
- Келлер Б.А.* Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1923. 44 с.
- Келлер Б.А.* Степи ЦЧО. М., 1931. 340 с.
- Кинд Н.В.* Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 5-14.
- Киядякова М.Д.* Возрастные периоды в жизненном цикле лещины обыкновенной. // Учен. зап. Горьков. пед. инт-та. 1966. Вып.57.

- Кириков С.В. Промысловые животные. природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.
- Кириков С.В. Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X - начале XIX в. М.: Наука, 1979. 181 с.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев.: Наук. думка, 1990. 531 с.
- Климанов В.А. Палеоклиматические условия Русской равнины в климатический оптимум голоцена// Докл. АН СССР. 1978. Т. 242, N4. С.902-904.
- Козловский В.Б., Павлов В.Н. Ход роста основных лесобразующих пород СССР (Справочник). М.: Лесн.пром-сть, 1967. 327 с.
- Кожевников А.В. К фитоценологической характеристике липовой дачи 38-го квартала Погонно-Лосинога острова //Тр.по лесн. опытн. делу центр. лесн. опыт. станции. 1929. Т. 6. С. 113-129.
- Козьяков С.Н. Восточная граница дуба, липы и клена на Залаирском плато Южного Урала// Бот. журн. 1962. Т. 47, N 5. С. 705-709.
- Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1968. 149 с.
- Комаров А.С. Математические модели в популяционной биологии растений // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. С. 137-158.
- Комаров Н.Ф. Этапы и факты эволюции растительного покрова черно-земных степей// Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. 1951. Н.с.Т.13. 326 с.
- Коробейникова В.П., Дворникова Н.П. О влиянии кормодобывающей деятельности речного бобра (*Castor fiber* L.) на травянистую растительность прибрежных фитоценозов// Экология. 1983. N6. С. 70-72.
- Коротков В.Н. Демутационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника// Бюл. МОИП. Ботаника и зоология. М.: Наука, 1987. С. 75-79.
- Коротков В.Н. Опыты по ускорению демутационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника// Бюл. МОИП. Отд.бисл. 1990. Т.95, N2. С. 131-141.
- Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах: Автореф. дисс. ... канд.биол. наук. М., 1992. 16 с.
- Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1964. С.39-131.
- Котляков В.М. Глобальные изменения природы в "зеркале" ледяного керна // Природа. 1992. N7. С. 59-68.
- Краснов Ю.А. Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. М.: Наука, 1971. 168 с.
- Крестовский О.И. Влияние вырубок и восстановления лесов на водность рек. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 116 с.
- Крижевская Л.Я. Хозяйство населения степного Приазовья в раннео-

- летическое время // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда. М., 1974. С. 104-106.
- Крупенина Л.А.* Признаки антропогенного влияния на растительный покров центральной части Среднерусской возвышенности в голоцене // Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 91-97.
- Крупенина Л.А.* Возраст и условия осадконакопления пойменных отложений рек Сейма и Крома // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1974. N2. С. 82-85.
- Крылов А.Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181с.
- Крылов П.Н.* К вопросу о колебании границы между степной и лесной областями // Тр. бот. музея акад. наук. 1915. Вып. 14. С.82-130.
- Куанецов Г.В., Михайлин А.П.* Особенности питания и динамика численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 126-156.
- Курнаев С.Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 354 с.
- Курнаев С.Ф.* Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука, 1980. 312 с.
- Кутыгина И.С.* Биология и ценотическая роль граба и ильма в лесах УССР // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С.131 -135.
- Кучерук В.В.* Травоядные млекопитающие в аридных экосистемах внетропической Евразии // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С.166-223.
- Лавов М.А.* Динамика и регулирование численности кабана в Березинском заповеднике // Заповедники Белоруссии. 1981. Вып.5. С.93-98.
- Лавренко Е.М.* Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1947. С. 9-13.
- Лавриненко Д.Д.* Взаимодействие древесных пород в различных типах леса. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 247 с.
- Лавров Л.С.* Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 270 с.
- Лебедев В.К.* Бобр как экологический фактор водно-берегового комплекса // Науч. тр. Курск. пед. ин-та. 1972. Т. 106. С.36-43.
- Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987.160с.
- Леонова Т.Г.* ОБересклеты СССР и сопредельных стран. Л.: Наука, 1974. 130с.
- Лир Х., Польштер Г., Фидлер Г.И.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-ость, 1974. 421 с.
- Лисицына Г.Н.* Характеристика послеледниковых ландшафтов Подмосквья // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1950. N6. С.151-158.
- Лозунов Д.П., Моисеенко Ф.П.* Сортиментные таблицы для таксации леса на корню. Киев.: Госстройиздат УССР, 1959. 685 с.
- Лозовой А.Д.* Ход роста молодняков основных лесобразующих пород (справочное пособие). Воронеж: Изд-во ВГУ, 1978. 84 с.

- Любименко В.Н. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений // Тр. по лесн.опыт.делу в России. 1909. С. 1-101.
- Любименко В.Н. Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растений. Л.: Гос. изд-во, 1924. Ч. 1. 359 с.
- Любченко В.М. Грабовий ліс Канівського заповідника// Укр. бот. журн. 1981. Т.37, №1. С.22-26.
- Любченко В.М., Самойленко В.К. Граб обыкновенный в древостоях Каневского заповедника// Лесоведение. 1981. №2. С. 35-41.
- Маданов П.В., Войкин Л.М., Тюренко А.Н., Маданов В.П. Вопросы палеопочвоведения и эволюции почв Русской равнины в голоцене. Казань: КГУ, 1967. 124 с.
- Мазуренко М.Т. Некоторые особенности морфогенеза трех видов жимо-лости. // Бюл. ГБС, 1972. Вып.83. С.78-82.
- Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Малкин А.А. История развития сельскохозяйственного ландшафта в лесной зоне Европейской части СССР// Охрана природы и заповедное дело в СССР: Бюл. N 7. М., 1962. С. 102-132.
- Малиновский К.А., Царик И.В., Жилев Г.Г. О границах природных популяций растений//Журн.общ.биологич. 1988. Т.49, N 5. С. 46-48.
- Малкина И.С. Влияние освещенности местообитания на световые кривые фотосинтеза клена и березы // Лесоведение. 1977. N 3. С.21- 25.
- Малкина И.С. Влияние освещенности и возраста дерева на ассимиляционную способность хвои сосны обыкновенной // Физиол. растений. 1982. Т.2, вып.3. С. 465-470.
- Малкина И.С. Связь интенсивности фотосинтеза листьев дуба с их структурой и возрастом дерева // Лесоведение. 1983. №4. С. 68-71.
- Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Яшкина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста. М.: Наука, 1970. 184 с.
- Малкина И.С., Ковалев А.Г., Костенко Г.И. Фотосинтез и анатомическое строение хвои сосны обыкновенной в онтогенезе //Экологофизиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 22-27.
- Манько Ю.И. Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Марголина Н.Я., Александровский А.А., Ильичев Б.А. и др. Возраст и эволюция черноземов М.: Наука, 1988. 144 с.
- Марков К.К. Развитие рельефа северо-западной части Ленинградской обл.//Тр. глав. геол. развед. упр. ВСНХ СССР. 1931. Вып. 117. 253 с.
- Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.

- Маслов А.Д. Вредители ильмовых пород и меры борьбы с ними. М.: Лесн. пром-сть, 1970. 230 с.
- Матеекин П.В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представлений об истории современных лесов района // Зоол. журн. 1950. Т. 24, вып. 3. С. 193-205.
- Мензбир М.А. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 222 с.
- Мерперт Н.Я. Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья М.: Наука, 1974. 152 с.
- Мерперт Н.Я., Смирнов А.П. Археология и некоторые вопросы почвоведения // Сов. археология. 1960. N4. С.3-13.
- Методические рекомендации по воспроизводству разновозрастных широколиственных лесов европейской части СССР (на основе популяционного анализа). М.: ВАСХНИЛ, 1989. 19 с.
- Мильков Ф.Н. Взаимоотношения леса и лесостепи и проблемы смещения ландшафтных зон на Русской равнине // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1952. Т.84, N5. С. 431-447.
- Мильн А. Определение понятия "конкуренция" у животных // Механизм биол. конкуренции. М.: Мир, 1964. С.55-81.
- Миркин Б.А. О растительных континуумах // Журн. общ. биологии. 1990. Т.51, N 3. С. 316-326.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом БрауБланке. Уфа, 1989. 37 с.
- 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.
- Мишнев В.Г. Биологические основы воспроизводства буковых лесов Крыма: Автореф. дис. д-ра с.-х. наук. Минск. 1973. 50 с.
- Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. 289с.
- Моисеенко Ф.П. Сортиментные таблицы для граба и бука Украинской ССР. М.: Изд-во мин-ва с.-х. СССР, 1955а. 78 с.
- Моисеенко Ф.П. Сортиментные таблицы для липы европейской части СССР. М.: Изд-во мин-ва с.-х. СССР, 1955б. 143 с.
- Мокронос А.Т. Онтогенетические аспекты фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Молчанов А.А. География плодоношения главнейших пород в СССР. М.: Наука, 1967. 103 с.
- Молчанов А.А., Губарева В.А. Формирование и рост дуба на вырубках в лесостепи. М.: Наука, 1965. 255 с.
- Моровов Г.Ф. Избранные труды. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т.1. 559 с.
- Мушинская Н.М. Экология семенного размножения клена остролистного и

липы мелколистной в Башкирии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977. 21 с.

Наконечный В.С. Роль запаса семян в подстилке в возобновлении грабовых дубрав // Лесоведение. 1969. №4. С. 77-80.

Напалков Н.П. Плодоношение древесно-кустарниковых пород и семенные хозяйства в лесах Среднего Поволжья // 40 лет лесного опытного дела в Татарии. Казань, 1952. Вып. 10. С. 121-137.

Науялис И.И. Организация гаметофитов папоротников // Бот. журн. 1989. Т.74, №7. С. 994-1003.

Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во, АН СССР, 1957. 256 с.

Нейштадт М.И. К вопросу о некоторых понятиях в разделении голоцена // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1983. №2. С.103-108.

Нестерович Н.Д., Маргайлик Г.И. Влияние света на древесные растения. Минск: Наука и техника, 1969. 175 с.

Николаева М.Г. Биологическое прорастание семян бересклета в связи с его видовым географическим происхождением // Бот. журн. 1956. Т.41, № 3. С.393-403.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Там же. 1969. Т.54. С. 1002-1014.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 184 с.

Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 7-31.

Новиков А.А. Побегопроизводительная способность древесных пород // Изв. Куйбыш. СХИ. 1941. Вып.2. С.159-171.

Новосельцев В.Д., Бугаев В.А. Дубравы. М.: Агропромиздат, 1985. 212 с.

Норин Б.М. Ценозаичейка, синузия, ценом, растительное сообщество - проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 9. С.1297-1309.

Образцов Б.В., Штильмарк Ф.Р. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР // Тр. ин-та леса АН СССР. 1957. Т.35. С.5-21.

Огиевский В.Д. Избранные труды. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 356 с. } *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Осипов В.В., Гаврилова Н.К. Аграрное освоение и динамика лесостепи Нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука, 1983. 104 с.

Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 574 с.

Очерки по истории русской деревни X-XIII веков. М.: Сов. Россия, 1959. 233 с.

Оя Т. Модели развития древостоя. Препринт. Таллин: АН ЭССР, 1985. 60 с.

Павленко И.А. Лесостепные почвы нагорных дубрав реки Ворсклы и их происхождение // Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 1955. С.191-287.

- Павлов А.П.* Геологическая история европейских земель и морей в связи с историей ископаемого человека. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 343 с.
- Пасек Т.С.* Трипольское поселение Владимировка// Краткое сообщение ин-та истории материальной культуры. 1949. Вып.26. С. 47-56.
- Пахомов А.Е.* Влияние роющей деятельности слепыша на состав почвенных животных в байрачных лесах и искусственных плакорных насаждениях Присамарья//Вопросы степного лесоразведения, биогеоценологии и охраны природы. Днепропетровск, 1979. С.79-85.
- Пахомов А.Е., Булохов В.Л., Бобылев Ю.П.* Характер, величина и масштабы роющей деятельности крота в долинных лесах степной Украины// Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. Днепропетровск, 1987. С.106-114.
- Петрова И.В.* Исследования границ популяций у сосны обыкновенной // Экология популяций. М.: АН СССР, 1988. Ч.1. С.271-272.
- Петровский В.В.* Синузиды как формы совместного существования растений//Бот.журн. 1961. Т. 46, N 11. С.1615-1626.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Поварницын В.А.* О северной границе дуба, орешника и клена в пределах бывшей Вятской губернии// Лесоведение и лесоводство. 1926. Вып.1. С. 71-76.
- Погребняк П.С.* Основы лесной технологии Киев: Ин-т лесоводства АН УССР, 1954.2-е изд. 260 с.
- Погребняк П.С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Подгорный Ю.К.* Методические рекомендации по выделению природных популяций растений в горных условиях. Ялта,1988. 23 с.
- 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.
- Полякова Т.И., Евстигнеев О.И.* Особенности развития и судьба подроста в дубово-грабовых лесах УССР// Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.:Наука, 1982. С. 163-166.
- Пономаренко Е.В., Офман Г.Ю., Пономаренко С.В., Хавкин В.П.* Зеленая стена России: мост из прошлого в будущее// Природа. 1992. N6. С. 84-93.
- Последний ледниковый покров на северо-западе Европейской части СССР.* М.: Наука, 1969. 322 с.
- Попадюк Р.В., Чумаченко С.И.* Имитационная биоэкологическая модель развития многовидового разновозрастного древостоя//Биологические науки. М.: Высш. шк., 1991. N 8(332). С. 67-78.
- Пьявченко Н.И.* Былые леса и климат центральночерноземных областей европейской части СССР по данным пыльцевого анализа торфа// Сов. ботаника. 1941. N3. С. 114-117.

- Пьявченко Н.И.* Торфяники Русской лесостепи. М.: Изд-во АН СССР, 1958, 190 с.
- Пьявченко Н.И.* Об изучении болот в связи с проблемой человек и биосфера // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.:Наука, 1986. С. 46-57.
- Пыльцевой анализ.* М.:Госиздательство геол. лит-ры, 1950. 571 с.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах//Тр.БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. 1950. Вып.6. С.7-204.
- Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения "стратегии жизни" видов растений // Бюл.МОИП. Отд.биол. 1975. Т.80, вып.2. С.5-17.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с.
- Раменский Л.Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот.журн. 1952. Т.37, N2. С.181-201.
- Раменский Л.Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Растительность Европейской части СССР.* Л.: Наука,1980. 426с.
- Растительноядные животные в биогеоценозах суши.*М.:Наука, 1986. 189 с.
- Рафес П.М.* О влиянии листогрызущих насекомых на биологический круговорот в лесах // Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С.43-44.
- Ревякина М.П.* Стратегия жизни караганы древовидной на Салаире.// Стратегия жизни видов растений в разнообразии растительного покрова. Новосибирск. 1991. С.15-36.
- Реймерс Н.Ф.* О некоторых особенностях средообразующей роль позвоночных животных// Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 14-15.
- Ричардс П.У.* Тропический дождевой лес. М.: ИЛ,1961. 447 с.
- Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 240с.
- Роль диких копытных в лесном хозяйстве.*М.:Изд-во АН СССР.1959. 127 с.
- Русанов Я.С., Сорокина Л.И.* Лес и копытные.М.:Лесн. пром-сть,1984.128 с.
- Рудянский А.* Краткий очерк истории лесоустройства. СПб., 1899. 151 с.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П.* Дуб обыкновенный// Биологическая флора Моск. обл. 1990. Вып.8. С.102-130.
- Рысина Г.П.* Экспериментальное изучение генеративной способности лесных трав // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967а. N 5. С. 88-90.
- Рысина Г.П.* К биологии прорастания семян и развития всходов некоторых лесных травянистых растений // Бюл. ГБС 1967б. Вып. 64. С. 48-55.
- Саушкин Ю.Г.* Географические очерки. М.:Географгиз, 1947. 199с.
- Сахаров М.И.* Элементы лесных биоценозов // Докл. АН СССР, 1950. Т.71. N 3. С. 557-560.

- Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.:Наука, 1986. 140 с.
- Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов// Вестн. МГУ. 1947. N6. С. 75-108.
- Серебряков И.Г. Структура и ритм жизни цветковых растений. Ч. 1, 2// Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1948. Т.53, N2. С.49-66; 1949. Т.54, N1. С. 47-62.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение.// Полевая геоботаника.М.;Л.: Наука, 1964. Т.3. С.146-205.
- Серебряков И.Г., Доманская М.Г., Родман Л.С. О морфогенезе жизненных форм кустарника на примере дрешника. // Бюл. МОИП. Отд.биол. 1954. Т.59, вып.2. С.57-70.
- Серебрянная Т.А. Взаимоотношение леса и степи на Среднерусской возвышенности в голоцене// История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. 1976. С.159-165.
- Серебрянная Т.А. Развитие растительности Среднерусской возвышенности в голоцене: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М, 1978. 19 с.
- Серебрянная Т.А. Динамика границ центральной лесостепи в голоцене//Вековая динамика биогеоценозов. Чтения памяти акад. В.Н.Сукачева. М.:Наука, 1992. 10. С.54-70.
- Серебрянная Т.А., Ильвес Э.О. Последний лесной этап в развитии растительности Среднерусской возвышенности// Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1973. Вып.2. С.95-99.
- Серебрянный Л.Р. Динамика распространения некоторых древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время//Палинология голоцена. М.: Наука, 1971. С. 5-17.
- Серебрянный Л.Р. Распространение древесных пород на северозападе СССР в послеледниковое время// Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 14-18.
- Синицын Н.Г., Русаков А.В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унежского Полесья// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т.94, вып.5. С.30-41.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г. Некоторые аспекты влияния вывалов на лесной биогеоценоз. Вестн. МГУ. Почвоведение. 1977. N4. С. 3-8.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть,1983. 192 с.
- Скифы. М.: Высш. шк., 1992. 304 с.
- Слудский А.А. Кабан (морфология, экология, хозяйственное эпизоотологическое значение, промысел). А-Ата.: Изд-во АН КазССР, 1956. 218 с.
- Смилга Я.Я. Осина. Рига.:Зинатне. 1986. 238 с.

- Смирнов К.А., Серяков А.Д. Значение для лося снежного покрова, кормовых ресурсов и пространственной структуры участков леса// Лесоведение. 1992. N2. С.39-47.
- Смирнова О.В. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав// Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.:Наука, 1968. С. 155-182.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.:Наука, 1987. 206с.
- Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника)// Бот. журн. 1991. Т.76, N 6. С.68-79.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биогеоценологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 53, N 3. С. 438-448.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза// Бот. журн. 1988. Т.73, N 10. С.1423-1434.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чумаченко С.И. и др. Эмпирические подходы и теоретическая модель динамики популяций в лесных сообществах // Тр. МЛТИ. 1989. Вып. 222. С.4-22.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР//Журн. общ.биологии. 1980. Т.41,N.3. С.350-362.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ поведения некоторых древесных растений широколиственных лесов европейской части СССР //Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука, 1982. С. 52-56.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценологической толерантности растений // Журн. общ. биологии. 1984.Т.45,N2. С.216-225.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Сохранить естественные дубравы // Природа. 1988. N3. С. 40-45.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.
- Советов А.В. О системах земледелия. СПб, 1867. 205 с. Советская историческая энциклопедия. М.:БЭС, 1962.Т.2. С.756-760; 1964. Т.5. С.530; 1965. Т.6. С.892-910.
- Соколова (Дервиз-Соколова) Т.Г. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненной формы покрытосеменных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1982. 53 с.

- Соловьев В.А. Пржнее распространение речного бобра и его истребление в верховьях бассейнов рек Волги, Западной Двины, Мсты// Уч. зап. Рязан. пед. ин-та.1971. Т.105. С.135-146.
- Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ, 1970. 101 с.
- Старостенкова М.М. Лук медвежий// Биологическая флора Моск. обл. 1978. Вып. 4. С. 52-61.
- Сукачев В.Н. Ботанико-географическое исследование в Грайворонском и Обоянском уездах Курской губернии// Тр. о-ва испытателей при Харк. ун-те. 1902. Т.37. С. 33-46.
- Сукачев В.Н. О пограничном горизонте торфяников в связи с вопросом о колебании климата в послеледниковое время//Почвоведение. 1914. N1-2. С.47-76.
- Сукачев В.Н. Проблемы фитоценологии. Л.:Наука,1975.Т.3.543с.
- Сураж У. Об отношении древесных и кустарниковых пород к интенсивности освещения // Лесн.журн. 1891. N2. С.196-213.
- Танфильев Г.И. Доисторические степи Европейской России//Землеведение. 1896. Т.3, кн.2. С.73-92.
- Танфильев Г.И. Имеются ли доказательства в пользу колебания климата в послеледниковую эпоху?// Почвоведение. 1912. N.2. С.31-48.
- Танфильев Г.И. Какие бывают почвы и почему наш чернозем составляет наше главное богатство? Одесса, 1926. 29 с.
- Таттар А.В. Фауна эпохи поздней бронзы лесостепной и степной части СССР// Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М.:Изд-во АН СССР. 1974. С. 101-102.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Тимофеева Е.К. Влияние диких копытных на растительность лесостепных дубрав // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1978. N21. С. 37-47.
- Толкачев В.И. Влияние гидрологического режима водоемов на формирование численности и экологические особенности бобра в Белорусском Полесье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1979. 22 с.
- Торопова Н.А. Развитие заросли пролесника -*Mercurialis perennis* L. (*Euphorbiaceae*)//Бот. журн. 1977. Т.62, N10. С.1433-1440.
- Турков В.Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала)// Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1979. Вып.128. С.121-140.
- Турков В.Г. Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификаторов климаксовых пихтово-еловых лесов Среднего Урала// Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1985. С.3-10.
- Турский М.К. Лесоводство. М.: 1915. 379 с.

- Тюрин И.В. Почвы лесостепи//Почвы СССР. М.:Л.: Сельхозгиз, 1939. С.187-223.
- Тюрин И.В. Вопросы генезиса и плодородия почв. М.: Наука, 1966. 288 с.
- Тюрин Б.Н. Прежнее распространение речного бобра и его истребление в бассейнах рек Печоры, Вычегды и Мезени// Учен.зап. Ленингр. пед. ин-та. 1970. Т.421. С. 86-94.
- Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка. 1988. 196 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327с.
- Фадеев Е.В. Бобр и ландшафт// Природа и сельскохозяйственное районирование СССР. М., 1981. С. 110-113.
- Фатьянов А.С. Опыт анализа истории развития почвенного покрова Горьковской области// Почвенно-географические исследования и использование аэрофотосъемки в картировании почвы. М.: АН СССР, 1959. С. 3-171.
- Федорова Р.В. К вопросу о распространении граба в послеледниковое время на территории Европейской части СССР//Проблемы физической географии. 1951. Т.16. С.163-165.
- Федорова Р.В. Природные ландшафты голоцена и их изменение под влиянием деятельности человека (по палинологическим исследованиям археологического памятника с. Костенок Воронежской области// История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 132-158.
- Феклистов П.А. Влияние речного бобра на древеснокустарниковую растительность в бассейне реки Уфтыоги// Лесн. журн. 1984. №6. С.33-35.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.
- Фостер Р.Б. Гетерогенность и нарушения тропической растительности // Биология охраны природы. М.:Мир, 1983. С.97-116.
- Фотосинтез. М.: Мир, 1987. Т.2. 470 с.
- Хотинский Н.А. Палеогеографические итоги корреляции этапов развития растительности севера Евразии в голоцене: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М. 1972. 47 с.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 197с.
- Царев С.А. Сезонные изменения социальной структуры и территориального поведения кабана (*Sus scrofa* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 22 с.
- Цалкин Р.И. Млекопитающие бассейна Оки и верхней Волги// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. №1. С. 23-28.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.:Наука, 1978. 212 с.
- Цельникер Ю.Л., Хазанов В.С. Оптические свойства световых и теневых листьев и их компонентов // Лесоведение. 1971. №2. С.7-14.

- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).* М.: Наука, 1976. 216с.
- Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения.* М.: Наука, 1977. 134с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии).* М.: Наука, 1988. 183 с.
- Цыганов Д.Н.* Фитиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.
- Чернов Н.И., Чумаченко С.И., Демидов Б.В., Костяев С.А.* Предварительные результаты исследований по созданию банка эколого - экономических данных // Тр. МЛТИ. 1990. Вып. 225. С. 21-31.
- Чернов Н.И. Демидов Б.В., Костяев С.А.* База данных по лесным экосистемам // Там же. 1991. Вып. 242. С. 42-46.
- Чертов О.Г.* Экология лесных земель. Л.: Наука, 1981. 192 с.
- Чертов О.Г., Равумовский С.М.* Об экологической направленности процессов развития почв // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 61, N 3. С. 386-396.
- Четвериков А.Н.* Моделирование изреживания древостоев. 1. Плотность разновозрастных однородных древостоев как функция возраста, ее связь с индивидуальными размерами деревьев: Препринт. Петрозаводск, 1988. 26 с.
- Четвериков А.Н.* Моделирование изреживания древостоев. 2. Описание изреживания в моделях лесных ценозов: Препринт. Петрозаводск, 1989. 24 с.
- Чистяков А.Р.* Биологические особенности бересклета бородавчатого. // Сов. ботаника. 1935. N 4. С.93-98.
- Чистякова А.А.* О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т.83, вып.2. С.129-137.
- Чистякова А.А.* Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т.84, вып.1. С.85-97.
- Чистякова А.А.* Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. N2. С.11-17.
- Чистякова А.А.* Жизненные формы деревьев и их эколого - ценологическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М, 1986. С.70-75.
- Чистякова А.А.* Поливарантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М: Наука, 1987. С.39-43.
- Чистякова А.А.* Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных деревьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т.93; N6. С. 93-105.

- Чистякова А.А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биол. науки. 1991. N 8. С.30-45.
- Чистякова А.А., Парпан В.И. Популяционная структура буковых лесов Карпат и возможности ее оптимизации // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С.198-212.
- Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Тр. МЛТИ. 1992. Вып. 248. С.147-179.
- Шик М.М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы // Учен. зап. МГПИ им. В.И.Ленина. 1953. Т.73, вып.2. С.159-250.
- Шорина Н.И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 70-99.
- Шорина Н.И., Смирнова О.В. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 166-200.
- Шелунов Н. История Русского лесного законодательства. СПб., 1857. 378 с. Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. 216 с.
- Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М.: Наука, 1989. 340 с.
- Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск.: Изд-во Кар. фил. АН СССР, 1986. 205 с.
- Юнаш Г.Г. Семенное возобновление в островных нагорных дубравах центральной лесостепи: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1953. 23 с.
- Юркевич И.Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 271 с.
- Юрцев Б.А. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. 1987. Т.72, N 5. С.581-588.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. 1985. 159 с.
- Ashton P.S. The natural forest: plant biology, regeneration and tree growth // Tropical forest ecosystem: A state of knowledge report prepared by UNESCO (UNEP) FAO. Vendome, 1978. P.181-215.
- Aubreville A. Regeneration patterns in closed forest of Ivory Coast // World vegetation types. N.Y.:Columbia Univ. Press, 1971. P.41-55.
- Barden L.S. Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1989. Vol.70, N3. P.558-559.
- Barton A.M., Fetcher N., Redhead S. The relationship between treefall gap size and light flux in a neotropical rain forest in Costa Rica // J. Trop. Ecol. 1989. Vol.5, N 4. P.432-439.

- Bazzass F.A., Pickett S.T.A.* The physiological ecology of tropical succession: a comparative review// *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 1980. Vol.11. P.287-310.
- Beatty S.W.* Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants// *Ecology.* 1984. Vol.65. P.1406-1419.
- Beatty S.W., Stone E.L.* The variety of soil microsites created by treefalls// *Canad. J. Forest Res.* 1986. Vol.16, N 3. P. 1406-1411.
- Bennett K.D.* Post glacial vegetation history: Ecological consideration// *Vegetation history.* 1988. P. 700-724.
- Bormann F.H., Likens C.E.* Pattern and process in forested ecosystem: Disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N.Y.:Springer,1979. XII, 253 p.
- Botkin D.B., Janack J.F., Wallis J.R.* Some ecological consequences of a computer model of forest growth // *J. Ecol.* 1972. Vol. 60, N 5. P. 849-872.
- Brokaw N.V.L.* Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest// *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando tc.: Acad. press,1985. P. 53-69.
- Brokaw N.V.L., Scheiner S.M.* Species composition in gaps and structure of a tropical forest// *Ecology.* 1989. Vol.70, N 3. P.538-541.
- Chazdon R.L., Fletcher N.* Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica// *J. Ecol.* 1984. Vol.72. P. 553-564.
- Collins B.S., Dunne K.P., Pickett S.T.A.* Response of forest herbs to canopy gaps// *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando etc.: Acad. press, 1985. P.218-234.
- Collins B.S., Pickett S.T.A.* Vegetation composition and relation to environment in a Allegheny hardwoods forest// *Amer. Midl and Natur.* 1982. Vol.108. P.117-123.
- Connel J.H.* Some processes affecting the species composition in forest gaps// *Ecology.* 1989. Vol.70, N 3. P. 560-562.
- Cook R.E., Lyons E.E.* The biology of *Viola fimbriatula* in a natural disturbance// *Ibid.* 1983. Vol.64, N 3. P.654-660.
- Csutak J., Bayounii M.B.* Some observation on the litter breakdown by meso- and macrofound in hoarbeam oak mixt forest//*Soil biology and conservation on the biosphere.* Budapest, 1977. P.319-327.
- Denslow J.S.* Tropical rainforest gaps and tree species diversity// *Annu Rev. Ecol. and Syst.* 1987. Vol.18. P.431-451.
- Falinski J.B.* Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope// *Vegetatio.* 1978. Vol.38, N 3. P.175-183.
- Forest Succession: Concept and Application.* Berlin; N.Y.: Springer, 1981. 517 p.
- Forsier L.K.* Reproductive strategies and cooccurrence of climax tree species// *Science.* 1975. Vol. 189. P.808-809.
- Foster J.R.,Reiners W.A.* Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian sprucefir forest// *Vegetatio.* 1986. Vol.68, N 2. P.109-114.

- Green D.G. Modeling forest mosaics// Syst. model. and optimiz.: Proc. 13th IFIP conf.,Tokyo,Aug.-Sept.,1987. B. etc., 1988. P.584-593.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.
- Grubb P.J. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche// Biol. Rev. 1977. Vol.52. P.107-145.
- Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Heidelberg: Springer, 1978. 441 p.
- Hartshorn C.S. Treefalls and tropical forest dynamics // Tropical trees as living systems. Cambridge: Univ. press, 1978. P.617-638.
- Hartshorn C.S. Application of gap theory to strip clear-cuts in Peruvian Amazon// Ecology. 1989. Vol.70, N 3. P.567-569.
- Hibbs D.E. Gap dynamics in hemlock-hardwood forest// Canad. J. Forest Res. 1982. Vol.12. N 3. P.522-527.
- Hubbel S.P., Foster R.B. Canopy gaps and dynamics of neotropical forest// Plant ecology. Oxford etc: Blackwell, 1986. P.77-96.
- Hytteborn H., Packham J.R., Verwijst T. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the Montane virgin forest on northern Sweden//Vegetatio. 1987. Vol.72, N 1.P.3-19.
- Kurmis V., Sucoff E. Population density and height distribution of *Corylus cornuta* in undisturbed forests of Minnesota, 1965-1984// Canad.J. Bot. 1989. Vol.67, N 8.P.2409-2413.
- Leemans R., Prentice C. FORSKA, a general forest succession model. Uppsala, 1989. 60 p.
- Levey D.J. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants// Ecology. 1988. Vol.69. N 4.P.1076- 1089.
- Lieberman M., Lieberman D., Peralta R. Forests are not just Swiss cheese: Canopy stereogeometry of nongaps in tropical forests//Ibid. 1989. Vol.70, N 3. P. 550-552.
- Lorimer C.C. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure // Ibid. 1989. Vol.70, N 3. P. 562-567.
- Marks P.L. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems// Ecol. Monogr.1974.Vol.44. P.73-88.
- Martinez-Ramos M., Alvarez-Buylla E., Sarukhan J. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest// Ecology. 1989. Vol. 70, N 3. P.555-558.
- Martinez-Ramos M., Alvarez-Buylla E., Sarukhan J., Pinero D. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest// J. Ecol. 1988. Vol.76, N 3. P.700-716.
- Minckler L.S., Woerheide D. Reproduction of hardwoods 10 years after cutting as affected by site and opening size // J. Forest. 1965.Vol.63. P. 103-107.
- Mladenoff D.J. Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps// Ecology.1987. Vol.68. P.1171-1180.

- Monk C.D.* The vegetation of the William L. Hutcheson Memorial forest, New Jersey// *Bull. Torrey Bot. Club.*1961.Vol.88. P.156-166.
- Nakashizuka T.* Regeneration dynamics of beach forests in Japan// *Vegetatio.*1987. Vol.65. P.169-175.
- Oliver C.D., Stephens E.P.* Reconstruction of mixed-species forest in central New England// *Ecology.* 1977. Vol.58, N 3. P.562-572.
- Pickett S.T.A., Thompson J.N.* Patch dynamics and the design of natural reserves // *Biol. Conserv.* 1978. Vol.13, N 1. P.27-37.
- Plant population ecology.* Oxford: Blackwell, 1988. 478 p.
- Poulson T.L., Platt W.J.* Gap light regimes influence canopy tree diversity// *Ecology.* 1989. Vol.70, N 3. P. 553-555.
- Putz F.E.* Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama// *Ibid.*1983. Vol. 64, N 5. P. 1069-1074.
- Putz F.E.* Woody vines and tropical forest// *Fairchild. Trop. Gard. Bull.* 1988.Vol.43, N 4. P. 5-13.
- Remmert H.* Was geschieht in klimax-stadium? Okologisches Gleichgewicht dyrh Mosaik aus desynchronen Zyklen // *Naturwissenschaften.*1985. Bd. 72, N 10. S.505-512.
- Ruel J.-C., Lostau D., Pineau M.* Relations entre la microtopographie, les caracteristiques de la couverture et la repartition des especes dans une erabliere a Bouleau Jaune// *Canad.J. Forest Res.* 1988. Vol.18, N 9. P.1196-1202.
- Runcle J.R.* Disturbance regimes in temperate forests // *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando etc.:Acad. press, 1985. P.17-33.
- Runcle J.R.* Synchrony of regeneration,gaps, and latitudinal differences in tree species diversity//*Ecology.*1989. Vol.70. N 3. P.546-547.
- Ryberg M.* Morphological study of *Corydalis nobilis*, *C. cava*, *C. solida* and some allied species with referens to their uderground organs// *Acta horti berg.* 1959, Vol.19, N 3. P.15-119.
- Rybnickova E., Rybnicek K.* Pollen diagram from Vracevand the problem of origine of southern moravien "steppe"// *Палинология голоцена и маринология.* М.: Наука, 1973. С.35-39.
- Salisbury E.J.* The reproductive capacity of plants. L.,1942. 244 p.
- Schaetzl R.J., Burns S.F., Johnson D.L., Small T.W.* Tree uprooting: Review of impact on forest ecology// *Vegetatio.* 1989a. Vol. 79, N 3. P.165-176.
- Schaetzl R.J., Johnson D.L., Burns S.F., Small T.W.* Tree uprooting: Review of terminology, process and environmental implication// *Canad.J. Forest Res.* 1989b. Vol.19, N 1. P.1-11.
- Schowalter T.D.* Adaptation of insects to disturbance // *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando etc.:Acad. press, 1985.P.235-252.
- Schowalter T.D.* Canopy artropod community structure and herbivory in oldgrowth and regenerating forests in western Oregon// *Canad.J. Forest Res.* 1989. Vol.19, N 3. P.318-322.

- Schupp E.W., Howe H.F., Augspurger C.K., Levey D.J.* Arrival and survival in tropical treefall gaps // *Ecology*. 1989. Vol.70, N 3. P.562-564.
- Shadle A.R.* Sizes of wood cutting handled by beavers// *Amer. Midl and Natur.* 1954. Vol.52. P.510-512.
- Shugart H.H.* A theory of forest dynamics. The ecological implication of forest succession models. N.Y. etc: Springer, 1984. 278 p.
- Shugart H.H., West D.C.* Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to the assessment of impact of the chestnut blight // *J. Environ. Manag.* 1977. Vol.5. P.161-179.
- Sollins P., Cline S.P., Verhoeven T., Sachs D., Spycher G.* Patterns of log decay in oldgrowth Douglasfir forests // *Canad. J. Forest Res.* 1987. Vol. 17, N 12. P.1585-1595. Special feature: Treefall gaps and forest dynamics // *Ecology*. 1989. Vol.70, N 3. P.535-576.
- Sprugel D.G.* Natural disturbance and ecosystem energetics// *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando etc: Acad. press, 1985. P.335-352.
- Spurr S.H., Barnes B.V.* Forest ecology, 3rd ed. N.Y.: Willey, 1980. 687 p.
- Stewart G.H.* Forest dynamics and disturbance in a beech-hardwood forest, Fiorland, New Zeland// *Vegetatio*. 1986. Vol.68. P.115-126.
- Swaine M.D., Whitmore T.C.* On the definition of ecological species groups in tropical rain forests// *Ibid.* 1988. Vol. 75. P.81-86.
- Tanaka N.* Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu Mountains, Japan// *Jap. J. Ecol.* 1987. Vol.35, N 2. P.153-167.
- Taylor A.H., Quin Z.* Regeneration pattern in oldgrowth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China // *J. Ecol.* 1988. Vol.76, N 4. P.1204-1218.
- The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando etc: Acad. press, 1985. XIV, 472 p.
- Thompson J.N.* Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs// *Amer. Midl and Natur.* 1980. Vol.104. P.176-184.
- Thompson J.N., Willson M.F.* Disturbance and dispersal of fleshy fruits// *Science*. 1978. Vol.200. P.1161-1163.
- Torquebiau E.F.* Photosynthetically active radiation environment patch dynamics and architecture in a tropical rainforest in Sumatra// *Austral. J. Plant Physiol.* 1988. Vol.15, N 1/2. P. 327-342.
- Tropical trees as living systems.* Cambridge etc: Univ. press, 1978. XXVIII, 675 p.
- Veblen T.T.* Tree regeneration responses to gaps along transandean gradient// *Ecology*. 1989. Vol.70, N 3. P.541-543. Vitousek P.M., Denslow J.S. Nitrogen and phosphorous availability in treefall gaps of lowland tropical rainforest// *J. Ecol.* 1986. Vol.74. P.1167-1178.
- Watt A.S.* On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Pt 2, section 2,3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs// *Ibid.* 1925. Vol.13. P.27-73.

- Watt A.S.* Pattern and process in the plant community// *Ibid.* 1947. Vol.35. P. 1-22.
- Webb L.J., Tracey J.G., Williams W.T.* Regeneration and pattern in the subtropical rainforest//*Ibid.* 1972. Vol.60. P.675-695.
- Webb S.L.* Windstorm damage and microsite colonization in two Minnesota forests // *Canad. J. Forest Res.* 1988. Vol.18, N 9. P.1186-1195.
- White P.S., Bratton S.P.* After preservation: Philosophical and practical problems of change // *Biol. Conserv.*1980.Vol.18. P.45-59.
- Bratton S.P.* After preservation: Philosophical and practical problems of change // *Biol. Conserv.*1980.Vol.18. P.45-59.
- Whitmore T.C.* On pattern and process in forests // *Plant community as a working mechanism.* Oxford etc: Blackwell, 1982. P.273-292.
- Whitmore T.C.* The influence of tree population dynamics on forest species composition // *Plant population ecology.* Oxford: Blackwell, 1988. P.273-292.
- Whittaker R.H.* The design and stability of plant communities// *Unifying concepts in ecology.* The Hague: Wageningen, 1975. P.169-181.
- Whittaker R.H., Lewin A.S.* The role of mosaic phenomena in natural communities // *Theor. Pop. Biol.*1977. Vol.12, N 2. P.117-139.
- Yamamoto S.* Gap-phase dynamics in climax forests. A review// *Biol. Sci.* 1981. Vol.33, N 1. P.8-16.

Содержание

<i>Введение</i>	3
<i>Глава 1. Распространение широколиственных лесов</i>	7
1.1. Изменение видового состава и распространения Восточноевропейских широколиственных лесов в голоцене по споропыльцевым и археологическим данным (О.В.Смирнова, Л.Л.Киселева)	7
1.2. Флористический и эколого-ценотический анализ широколиственных лесов (Р.В.Попадюк, О.В.Смирнова, Т.О.Яницкая, Л.Г.Ханина)	30
<i>Глава 2. Методология изучения структуры и функционирования лесных сообществ</i>	49
2.1. Способы членения исследуемых биосистем (Л.Б. Заугольнова)	50
2.2. Принципы системного анализа в исследуемых биосистемах (Л.Б.Заугольнова)	60
2.3. Современная лесная парадигма (или Гар-парадигма) (В.Н.Коротков)	62
2.4. Методика сбора и объем материала (Л.Б.Заугольнова)	74
<i>Глава 3. Эколого-демографическая характеристика синузии деревьев</i>	94
3.1. Онтогенез и разнообразие жизненных форм лиственных деревьев (А.А.Чистякова)	95
3.2. Дифференциация деревьев широколиственных лесов по отношению к свету (О.И.Евстигнеев)	104
3.3. Популяционное поведение лиственных деревьев (А.А.Чистякова, О.И.Евстигнеев)	113
3.4. Реконструкция возрастной пространственной структуры популяций деревьев (А.А.Чистякова)	132
<i>Глава 4. Эколого-демографическая характеристика синузии кустарников (И.И.Истомина)</i>	144

4.1. Онтогенез кустарников	144
4.2. Жизненные формы и некоторые особенности популяционного поведения кустарников	158
4.3. Структура популяций кустарников	164
<i>Глава 5. Эколого-демографическая характеристика синузий трав (О.В.Смирнова, Н.А.Торопова)</i>	<i>171</i>
5.1. Онтогенез и разнообразие жизненных форм трав	172
5.2. Основные особенности популяционного поведения видов в синузиях трав	181
5.3. Возрастная и пространственная структура популяций трав	184
5.4. Структура и взаимодействия синузий трав	187
<i>Глава 6. Мозаично-ярусная организация ненарушенных широколиственных ценозов</i>	<i>191</i>
6.1. Мозаично - ярусная организация широколиственных ценозов (А.А.Чистякова)	197
6.2. Структура травяного покрова в мозаично-ярусных широколиственных лесах (Т.О.Яницкая)	215
6.3. Синузальная организация устойчивого лесного фитоценоза (О.В.Смирнова)	224
6.4. Роль гетеротрофов в организации мозаично-ярусной структуры лесов (Н.А.Торопова)	228
<i>Глава 7. Антропогенная трансформация широколиственных лесов.....</i>	<i>242</i>
7.1. Анализ хозяйственной деятельности в широколиственных лесах по историческим материалам последних двух столетий (Р.В.Попадюк)	243
7.2. Дегрессионно-демутационные комплексы модельных лесных массивов с различной историей лесопользования (Р.В.Попадюк, В.Н.Коротков)	253
7.3. Особенности демографической структуры популяций деревьев в современных широколиственных лесах (Р.В.Попадюк)	275
7.4. Общие закономерности дегрессий и демутаций в широколиственных лесах (А.А.Чистякова, Р.В. Попадюк)	283

7.5. Экологические эксперименты по восстановлению мозаично-ярусной структуры широколиственных лесов (М.В.Аргунова)	290
<i>Глава 8. Моделирование динамики широколиственных биогеоценозов</i>	294
8.1. Информационное обеспечение биологических исследований (Н.И.Чернов)	294
8.2. Базовая имитационная модель разновозрастного многовидового ценоза (С.И.Чумаченко)	305
8.3. Эколого-физиологическая модель структуры продукционного процесса многовидовых лесных ценозов (А.В.Французов)	322
8.4. Имитационная модель динамики больших лесных массивов (С.А.Костяев)	325
<i>Заключение</i>	332
<i>Литература</i>	335

Научное издание

**Попадюк Роман Васильевич
Чистякова Александра Александровна
Чумаченко Сергей Иванович и др.**

**Восточноевропейские
широколиственные леса**

Утверждено к печати
Центром по проблемам экологии
и продуктивности лесов

Редактор издательства Р.Л. Цыбульская
Художник Е.Н. Волков
Художественный редактор Н.Н. Михайлова
Технический редактор З.Б. Павлюк

ЛР № 020297 от 27.IX.91 г.
ИБ № 944

Подписано к печати 20.05.94
Формат 60×90¹/₁₆

Печать офсетная
Усл. печ. л. 23,0. Усл. кр. отт. 23,3
Уч.-изд.л. 23,3
Тираж 700 экз. Тип. Зак. 223.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485
Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9-я линия, 12