

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошников - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основанополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразию» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редколлегия

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 c.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I z – 98 from 20.02. 1998 г, Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г, agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of АБ "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smimova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 2. Заповедник “Калужские засеки”

2.1. Краткая характеристика природных условий

Заповедник организован в 1994 году и расположен в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов (Растительный покров СССР, 1956; Растительность европейской части СССР, 1980; Клеопов, 1990), в северо-западной части Среднерусской возвышенности (35°45' ВД, 53°40' СШ) на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздры).

Территория целиком находится в пределах Русской платформы. Коренные породы представлены меловыми отложениями, в основном это отложения нижнего отдела мела - глины, пески и песчаники, которые перекрывались морями позднеюрского и мелового возраста. Четвертичные отложения, в основном, - морена Днепровского оледенения, сложенная суглинками (северная часть Ягодненского лесничества и северо-восточная часть Ульяновского лесничества) и супесями (остальная территория) с гравием, галькой и валунами. Долина р. Вытебети - это современный и древний аллювий, а также водноледниковые отложения Днепровского оледенения. Мощность четвертичных отложений в основном не превышает 20 м.

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

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

Среднегодовое количество осадков - 622 мм (колеблется от 450 до 700 мм; минимум - 400, максимум - 750 мм). Максимальное количество осадков выпадает в июле-августе, минимальное - в декабре-январе. Среднегодовая температура +4,4 С. Средняя относительная влажность воздуха - 66-74%. Преобладают западные и юго-западные ветры. Среднегодовое барометрическое давление - 746,5 мм ртутного столба.

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

Территория ближайших окрестностей заповедника богата палеолитическими археологическими памятниками. Последние 1000 лет она находилась под воздействием славянской земледельческой культуры (Узянов, 1994).

Основные типы хозяйственного освоения территории славянами: подсечно-огневая, а затем перелоговая система земледелия, расчистки леса для создания бортовых угодий, устройство суходольных и пойменных лугов (Петров, 1968). По мере земледельческого освоения лесов прогрессировало истребление крупных копытных (зубр, тур), резко сократилась численность бобров (Восточноевропейские..., 1994). Длительная эксплуатация исходно лесных ландшафтов принципиально изменила облик зональных широколиственных лесов. Большая часть лесов приобрела островной характер, что резко усилило фрагментацию популяций основных ценозообразователей (в первую очередь широколиственных деревьев). Часть видов деревьев и кустарников, обладающих небольшими радиусами репродуктивной активности, не успевала восстановиться на лишенных

лесной растительности участках за слишком краткие промежутки времени, которые отводились для восстановления плодородия в подсечно-огневом и перелоговом цикле ротации угодий. С другой стороны, в сохранившихся крупных лесных массивах лесные поляны с лугово-опушечной и лугово-степной растительностью зарастали лесом после истребления крупных диких копытных. Исчезновение бобровых поселений, которые создавали системы низинных болот с разреженным древесным ярусом вдоль ручьев и речек, привело к тому, что большая часть гигрофильной флоры сохранялась лишь на косимых заливных лугах.

2.2. Типы хозяйственного использования лесных земель заповедника

Результаты антропогенных преобразований демографической структуры популяций деревьев и видового состава лесов в целом четко выявляются, если анализировать конкретные исторические материалы по территориям с разной степенью сохранности лесов. 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 и почти синхронно (за 20-30 лет). По сути, для всех современных заповедников в зоне широколиственных лесов есть информация об исходном состоянии даже самых старовозрастных древостоев. Тем не менее использование архивных материалов сталкивается с рядом проблем: 1) интерпретация исторических сведений в терминах и понятиях современной науки и 2) прослеживание более поздних (вторая половина XIX - начало XX века) изменений в интересующих нас конкретных объектах исследований.

Для облегчения анализа исторических материалов целесообразно вычленишь те воздействия, которые имеют достаточно четкую связь с изменениями в популяциях растений. Прежде всего необходимо учитывать периодичность и характер воздействий, а также размеры участков подверженных изменению. Это необходимо для понимания условий, в которых будут происходить процессы самоподдержания популяций эдификаторных видов под влиянием внешних факторов.

Влияние разных способов хозяйственного преобразования лесов на успех возобновления в популяциях деревьев проиллюстрируем следующим примером. Возраст рубки, определяющий периодичность воздействия на взрослую часть популяций деревьев, не препятствует семенному возобновлению, если время между рубками 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, лишь благоприятное сочетание обозначенных параметров (возраста рубки и ее площади) может способствовать сохранению нормального онтогенетического спектра в популяциях. Успешное возобновление будет наблюдаться несмотря на значительное сокращение онтогенеза деревьев в популяциях долгоживущих видов. Другие сочетания тех же воздействий вызовут другие реакции и соответственно сформируют другие типы онтогенетических спектров древесных популяций.

Материалы Генерального межевания не дают точных сведений о размерах и формах лесосек, сроках их примыкания (время, в течение которого запрещалось срубать два и более соседствующих участка), но даже по одному только признаку - "дровяной лес" или "строевой лес" - выявляется сразу несколько позиций. Из других документов (архив Лесного департамента) известно, что дровяные леса - это результат сплошной рубки с коротким оборотом и без строгой регламентации сезона заготовки. В дровяных лесах также не регламентировались размер и форма лесосек (это рещалось собственником леса, которым, как правило, было

либо частное лицо, либо община). Строевые леса принадлежали преимущественно казне, находились под более строгим контролем и в них лучше велась документация и учет (почти всегда известен породный состав). Такие леса появились в результате выборочных или сплошных рубок на лесосеках малых размеров. К тому же в строевых лесах заготовки велись преимущественно зимой (не повреждался подрост), а сроки примыкания и возраст рубки были большими (Арнольд, 1880).

Основное ядро заповедника представлено как раз строевыми казенными лесами, входившими в состав Заокской засечной черты, созданной из естественных лесных 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, клена и ели. Крупных лесных полей на карте не отмечено (Рис. 2.1). Сенокосы, очевидно, были сосредоточены по оврагам и долинам малых речек.

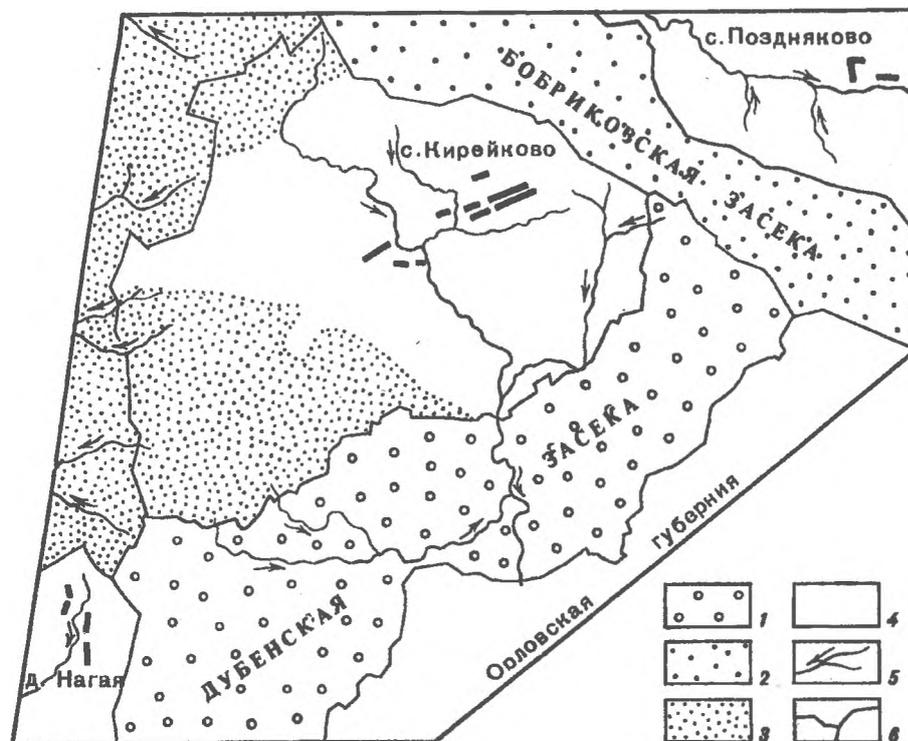


Рис. 2.1. Расположение лесных и безлесных земель в окрестностях Дубенской засеки на 1782 год. 1 - казенные леса, 2 - казенные леса, проданные в частное владение, 3 - частные леса, 4 - безлесные земли, 5 - речки, 6 - границы землевладений. (РГАДА ф. 192, оп.1, ед. хр. 4)

Fig.2.1. Allocation of wood and un-wood lands in the Reserve Kaluzskie zaseki and its neighbourhood in 1782. 1 - state forests, 2 - private, ex-stated forests, 3 - private forests, 4 - un-wood lands, 5 - rivers, 6 - boundaries .

Прокашивание и выпас по овражной сети фиксируют описания других частей Заокских засеки. Согласно материалам фонда Берг-Коллегии (РГАДА, N72/1058), в лесах близкого Дубенской засеке видового состава отмечена систематическая приуроченность сенокосов к овражной сети. В этом же фонде довольно подробно приведены и таксационные характеристики насаждений Малиновой засеки, также принадлежавшей Тульским оружейным заводам (Табл. 2.1).

Из таблицы 2.1 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. Правда, видовой состав сохраняется очень разнообразным, а преобладание дуба - все еще явление обычное.

Таблица 2.1. Основные характеристики некоторых звеньев Малиновой засеки (1792 г.)*

Main features of some parts in the Malinova notch (1792 yr.)

Состав древостоя	Лесная площадь	Сенные покосы	Высота древостоя	Диаметр деревьев	Характер использования
	десятин	десятин	саженей	вершков	
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	То же
Д Лп Ос Ил Б Я	579	17	10	6	То же
Лп Ос Д Б Ил	665	90	8	7	Вынас
Лп Ос Д Б Ил	654	18	8	7	То же
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	То же

*РГАДА ф Берг-Коллегия N 72/1058. Д - *Quercus robur*, Лп - *Tilia cordata*, Ос - *Populus tremula*, Б - род *Betula*, Ил - род *Ulmus*.

Массив Дубенской засеки (ныне Южный участок заповедника, Ягодненское лесничество) оказался в числе лесов, устроенных в 1845 г. одним из первым российских лесоустройств (РГИА, ф.380, оп.39, ед.хр. 637), которое проводилось лишь в наилучших лесах 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 (квартальная сеть и нумерация кварталов почти в неизменном виде сохранились до сих пор). В породном составе преобладают осинники с участием широколиственных деревьев. Отдельные лесосеки на плане 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 разновозрастные осинники и березняки 50-70-летнего возраста, возникшие после сплошных рубок. Изредка встречаются условно разновозрастные древостои с очень малым количеством старых генеративных и сенильных деревьев дуба более чем 300-летнего возраста. Исключение составляет разновозрастный ценоз в 8-м квартале. Здесь большинство популяций широколиственных деревьев имеют полночленные онтогенетические спектры и преобладают дуб, липа, ясень. Завышенная доля генеративных деревьев березы и осины возникла как следствие выборочной рубки самых старых особей дуба в 30-е годы XX в. однако, здесь до сих пор сохранилась часть деревьев возрастом около 400 лет.

Итак, из всего массива Дубенской засеки на лесной территории сегодня можно наблюдать только один участок разновозрастных лесов (площадью около 60 га), в некоторой степени отражающий доагрикультурный облик лесных сообществ в зоне широколиственных лесов.

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 Дубенской 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 (частное

владение). 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 сажень) 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 плакорях 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 в прошлом сильно отличалась от приведенной 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 рек. Очень наглядно о различии ландшафтов по обе стороны засежного массива свидетельствует распределение площадей по категориям угодий (Табл. 2.2).

Таблица 2.2. Распределение площадей угодий и численность населения по дачам Козельского уезда (конец XVIII в.)

Distribution of lands and size of the population in some parts of Kozelsk district (the end of XVIII c).

Название дач	Человек	Земли									
		Усадебные		Пашни		Сенокос		Лес		Всего	
		дес	саж	дес.	саж.	дес	саж	дес.	саж.	дес.	саж.
Епифанов починок	18	0	1800	41	16	27	12	191	488	259	2316
Государев боргный 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	4	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

Северо-западная сторона (первые пять дач) - это фактически лесная территория, по которой раскиданы села, пашни и луга; юго-восточная (две последние дачи) - огромные открытые пространства с вкраплениями островков леса. Не безынтересно 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.

Из краткого обзора исторических документов прослеживается неодинаковость происхождения современных сообществ заповедника и охранной зоны. Здесь имеется: 1) очень небольшой участок разновозрастного леса (квартал 8 Ягодненского л-ва), 2) многократно рубленные участки одновозрастных древостоев в пределах бывших казенных засек и на землях частных владельцев; 3) многократно рубленные леса и периодически расчищаемые (по крайней мере один раз) под поля и сенокосы участки.

2.3. Методика исследований

Оценка сукцессионного состояния лесных массивов заповедника и его охранной зоны проводилась в два этапа.

На первом этапе с помощью картографических, геоботанических и демографических методов был детально исследован участок разновозрастного леса в бывших засеках, где для целей мониторинга была заложена постоянная пробная площадь размером 12 га (8 квартал Ягодненского л-ва). На этой площади был произведен сплошной пересчет деревьев, определены координаты стволов и кроны и учтены онтогенетические состояния, происхождение и жизненность каждой особи, начиная с v_1 онтогенетического состояния. На части пробной площади (размером в 2 га) с помощью возрастного бура было проведено определение календарного возраста всех видов деревьев разных онтогенетических состояний и уровней жизненности. Состояние подроста (j - im особей) определялось на трансектах размером 2x200 м и учетных площадках 10x10 м², заложенных в разных частях пробной площади. Картирование и определение онтогенетических параметров взрослых особей ($v-g$) кустарников осуществлялось на всей пробной площади, картирование размещения трав проводилось выборочно, в связи с мозаикой окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов. Всего для этих целей закартировано 50 площадок 10x10 м. Полученные результаты частично опубликованы (Восточноевропейские..., 1994). Они дали возможность составить представление об облике собственно лесных сообществ в восстановленном растительном покрове среднерусских широколиственных лесов. В дальнейшем мы рассматриваем данные пробной площади в качестве эталона для разработки алгоритмов оценок сукцессионного состояния конкретных сообществ и их комплексов (см. Заугольнова и др., 1995).

На втором этапе с помощью архивных картографических материалов, а также данных последнего лесоустройства Дудоровского леспромхоза (1986 год) и землеустроительных материалов нескольких колхозов были выбраны участки с разной историей природопользования и разным современным состоянием растительных сообществ. В исследование были включены как лесные, так и безлесные территории. В пределах Ягодненского и северной части Ульяновского лесничеств было сделано 400 геоботанических описаний на площадках размером 10x10 м и 20x20 м, а также проведен онтогенетический анализ ценопопуляций на площадках размером от 20x20 м до 50x50 м. Геоботанические описания проводили по методике Браун-Бланке (Александрова, 1969). Была принята следующая шкала ярусности: А ярус - виргинильные, генеративные и сенильные особи деревьев, высотой более 10 м; ярус В - виргинильные и генеративные деревья низкой жизненности, виргинильные и генеративные особи кустарников всех уровней жизненности; ярус С - ювенильные и иматурные особи деревьев и кустарников, кустарнички и травы; ярус D - наземные мхи и лишайники.

Оценка экологических характеристик местообитания проводилась с помощью экологических шкал Л.Г.Раменского и др. (1956) и Д.Н.Цыганова (1983) с применением РС IBM (см. Заугольнова и др., 1995). Для характеристики эколого-ценотической приуроченности видов были использованы разработки Г.М.Зозулина (1970) и А.А.Ниценко (1969) с некоторыми изменениями. Основные методические подходы и методы оценки сукцессионного состояния растительных сообществ и их комплексов изложены в разделе 1.2.

В основу сукцессионной ординации сообществ заповедника "Калужские засеки" положен метод сравнения структуры и динамики существующих сообществ и их комплексов с основными характеристиками ненарушенных сообществ широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (Восточноевропейские..., 1994; Poradyuk et al., 1995; Smirnova et al., 1995). Среди этих характеристик основными являются:

- 1) видовой состав, который в наиболее полной степени соответствует данному экотопу (потенциальная флора),
- 2) полидоминантность древесной синузии,
- 3) доминирующая роль видов с конкурентным типом стратегии; в широколиственных лесах это дуб черешчатый, ясень обыкновенный,
- 4) онтогенетическая полночленность популяций большинства видов древесной и кустарниковой синузии.

Степень нарушенности сообществ или групп сообществ определялась с помощью следующего набора балловых характеристик:

Доля онтогенетически полночленных популяций. Оптимальным считается состояние растительности, когда - 80-100% видов имеют полночленные популяции, а вся оценочная шкала равномерно поделена на 5 градаций уменьшения полночленности. Введение 20% порога неполночленности связано с тем, что элементарные популяционные единицы R-видов проявляют полночленность лишь на больших временных интервалах и в момент наблюдения могут быть временно неполночленными.

Доля R-видов в древесном ярусе. Согласно исследованиям в лесной зоне центральной России доля R-видов в ненарушенных ценозах составляет от 20 до 40 %. При нарушениях доля этих видов меняется неоднозначно. С одной стороны - загущение древесного полога выборочными рубками приводит к уменьшению доли R-видов за счет повышения роли ST- видов. С другой стороны - R-виды начинают господствовать в местах сильных нарушений растительности сплошными рубками или верховыми пожарами.

Степень полидоминантности. Оптимальное число видов содоминантов определяется на уровне ботанико-географических областей и зависит от ареалогических особенностей видов и ландшафтной структуры территории. Для центральной России в мало нарушенных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах в конкретных сообществах содоминантами выступают 5-7 видов. Уменьшение числа содоминирующих видов считается признаком нарушенности лесных ценозов.

Соотношение числа видов разных эколого-ценотических групп в ярусе С. Оптимальным считается максимальная представленность видов разных эколого-ценотических групп, свойственных данному типу местообитаний и флористическому району. Для лесов центральной России такими группами являются: неморальная, бореальная, черноольховая, лугово-опушечная и др. Резкое преобладание видов какой либо одной группы свидетельствует о нарушенности сообщества. Для заповедника "Калужские засеки" было принято, что в ненарушенных сообществах виды неморальной группы составляют около 50% общего списка видов, отклонение от этого значения в ту или иную сторону считалось признаком нарушенного эколого-ценотического состава.

Для более полного выявления флористического разнообразия территории заповедника, в дополнение к геоботаническим описаниям, проводились маршрутные обследования и были составлены списки видов для таких местообитаний, которые обычно не анализируются при изучении динамики растительного покрова. Эти данные позволили получить детальную флористическую характеристику лесных и полевых дорог, просек, территорий населенных пунктов и т.п.

2.4. Основные биотопы заповедника и его охранной зоны

Кроме различий в предшествующем использовании лесной территории, на облике современных лесных и луговых сообществ заповедника сказываются различия субстратного характера. Часть земель заповедника имеет почвы легкого механического состава, а часть - более тяжелые суглинистые и глинистые почвы. Сглаженность форм равнинного рельефа и отсутствие заболоченных участков создают относительно однородные условия увлажнения во всех типах сообществ.

Детальными исследованиями на пробных площадях и маршрутными описаниями было выявлено 16 вариантов групп сообществ (Рис. 2.2.), отличающихся по видовому составу, по положению в рельефе, по подстилающим породам и по характеру использования земель в прошлом.

Участки территории заповедника и охранной зоны, на которых располагаются эти группы сообществ, названы биотопами. На карте-схеме (Рис. 2.2) показана локализация выделенных биотопов на обследованной территории.

Полный перечень названий биотопов приведен ниже (при выделении биотопов особое внимание уделялось не только современному состоянию сообществ, но и режиму использования земель в прошлом).

I тип экотопа - водоразделы на суглинках:

а) длительно лесная территория:

(1) Ягодненское лесничество (J), суглинистые почвы (I), разновозрастный древостой (d), крупный массив широколиственных лесов (Q); полная аббревиатура биотопа (JldQ),

- (2) Ягодненское лесничество, суглинистые почвы, одновозрастный древостой, крупный массив широколиственных лесов (JIQ),
- (3) небольшие массивы (R) широколиственных лесов по оврагам (гQ), окруженные полями (RlrQ),
- (4) небольшие массивы мелколиственных лесов (Bt) по оврагам, окруженные полями (RlrBt),
- б) территория с сельскохозяйственным использованием земель в прошлом:
- (5) небольшие массивы мелколиственных лесов по заброшенным полям (а) примыкающие к крупным массивам широколиственных лесов (RlaBt),
- (6) небольшие островные (i) мелколиственные леса по оврагам среди полей (RliBt),
- (7) внутрилесные луговые поляны (Md) с отдельными деревьями (A) и кустарниками (B) (MdlAB),
- (8) внутрилесные луговые поляны без деревьев и кустарников, выражен только травянистый ярус (C) (MdlC).

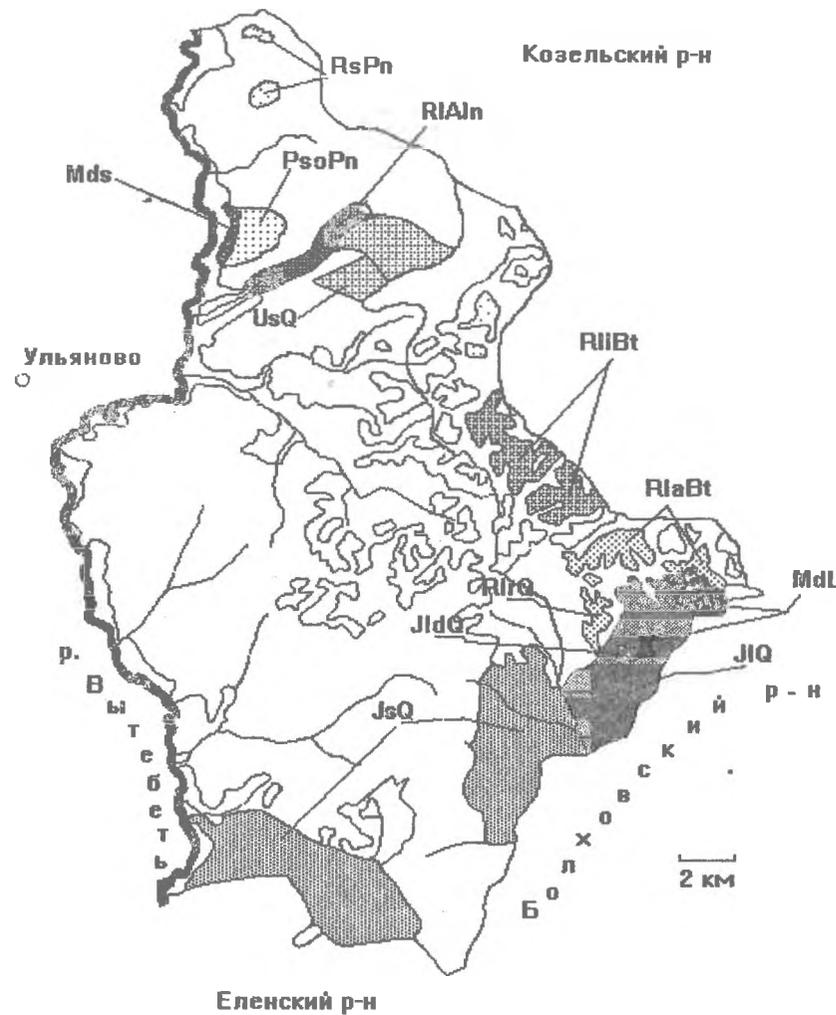


Рис. 2.2. Расположение исследованных биотопов в заповеднике и охранной зоне.
 Fig. 2.2. Allocation of the biotops in the Reserve and its buffer zone.

II тип экотопа - водоразделы на супесях:

- а) длительно лесная территория:

(9) Ягодненское лесничество, супесчаные почвы (s), одновозрастный древостой, крупный массив широколиственных лесов (JsQ),

(10) Ульяновское лесничество (U), супесчаные почвы, одновозрастный древостой, крупный массив широколиственных лесов (UsQ),

б) территория с сельскохозяйственным использованием земель в прошлом:

(11) крупные массивы культур (P) сосны (Pn) на брошенных пашнях (o) (PsoPn),

(12) Ульяновское лесничество, сосновые культуры внутри большого лесного массива (UsPn),

(13) небольшие участки сосновых культур на смытых почвах (RsPn),

(14) суходольные (H) луговые поляны (HMds),

(15) пойменные (F) луговые поляны (Fmds).

III тип экотопа - поймы малых речек-притоков реки Вытебеть:

(16) ольшаники вдоль постоянных водотоков с переувлажненными проточной водой почвами (RIAln).

Биотопы JsQ и UsQ равноценны по положению в рельефе, почвенному покрову, основным факторам среды (Рис. 2.4, 2.5) и предшествующей истории землепользования, но территориально они разобщены (Рис. 2.2) и это различие, в дальнейшем, используется для пространственного анализа состояния растительного покрова.

Часть биотопов расположена в лесах бывших засек (Дубенской - ныне Ягодненское л-во и Грязненской - ныне часть Ульяновского л-ва), т.е. в пределах крупных длительно существующих (не менее 400 лет) лесных массивов. Это биотопы широколиственных лесов (JldQ, JIQ, JsQ и UsQ см. рисунок 2.2), которые занимают большие площади водораздельных возвышенностей. Различия между ними определяются характером подстилающих пород. Биотопы JldQ и JIQ расположены на суглинистых почвах, а биотопы JsQ и UsQ - на более бедных супесчаных почвах. Подробнее значимость экотопических различий в преобразовании первоначально однотипных лесов будет показана ниже.

Занимая большие пространства, каждый биотоп включает в себя сообщества, расположенные на разных элементах мезорельефа, но разница относительных превышений на водораздельных возвышенностях в пределах биотопов невелика (Рис. 2.3а, 2.3б). Большинство склонов пологие и их экотопические различия практически не проявляются. Глубина оврагов и долин ручьев на приводораздельных пространствах не превышает 30 м. При таких перепадах высот крутые склоны имеют малую протяженность (около 50 м) и для сообществ со столь крупными древесными эдификаторами (высота старых деревьев дуба более 30 м) могут рассматриваться как элементы внутриценотической мозаики. Несколько большие перепады высот наблюдаются по долинам малых речек с ольшаниками вдоль пойм, но и здесь склоны преимущественно пологие, а крутые овраги имеют небольшие размеры (Рис. 2.3б).

Биотопы UsPn, RsPn и PsoPn представляют собой искусственные леса, возникшие после посадки сосны. Все они созданы в разное время на брошенных сельхозземлях и имеют одновозрастные чистые и смешанные древостои с большим участием сосны. Различия между биотопами обусловлены тем, что первые два (UsPn, RsPn) представлены сообществами на месте полей внутри лесного массива, а последний (PsoPn) - включает лесные культуры, созданные на больших безлесных пространствах. Все эти биотопы расположены на супесчаных смытых почвах, наиболее сильно смытые почвы отмечены в биотопе RsPn.

Остальные лесные биотопы (RlrQ, RlrBt, RlaBt, RliBt) занимают небольшие площади. Все они приурочены к неглубоким оврагам внутри распаханых водоразделов с суглинистыми почвами. Расчлененность рельефа (как и в биотопах на территории засечных лесов) невелика и приуроченность лесных сообществ к оврагам имеет не экотопические, а антропогенные причины.

Высокая степень фрагментации лесного покрова не препятствует миграциям лесных видов в связи с небольшими расстояниями между отдельными фрагментами.

Экспансия лесной растительности из этих биотопов повсеместно прослеживается на заброшенных полях.

Луговые биотопы (MdlAB, MdlC, HMds, FMds) расположены либо внутри лесных массивов, либо по их периферии. Основные различия между этими биотопами определяются характером почвенного покрова. Первые два биотопа занимают более богатые местообитания на суглинистых почвах, которые дольше сохраняют плодородие при распашке. Два последних биотопа включают сообщества произрастающие на слабо гумусированных супесчаных почвах.

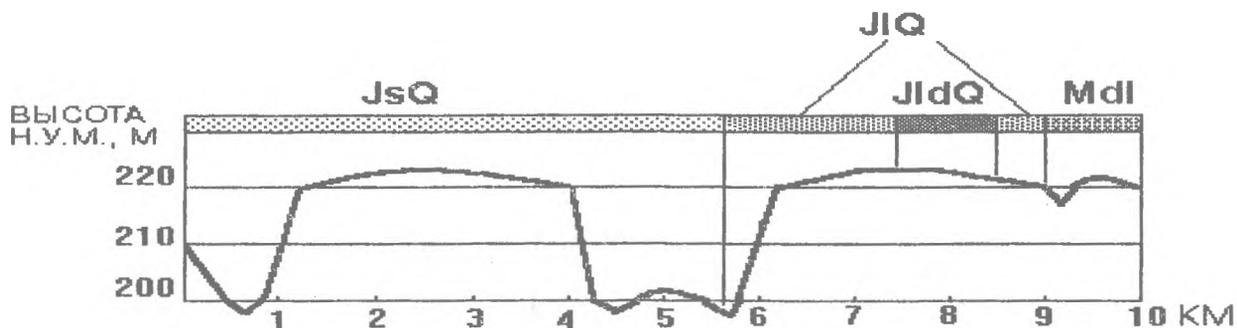


Рис. 2.3а. Рельефный профиль вдоль массива бывшей Дубенской засеки.
Fig.2.3а. Topographical profile along the Dubenskaya forest tract.

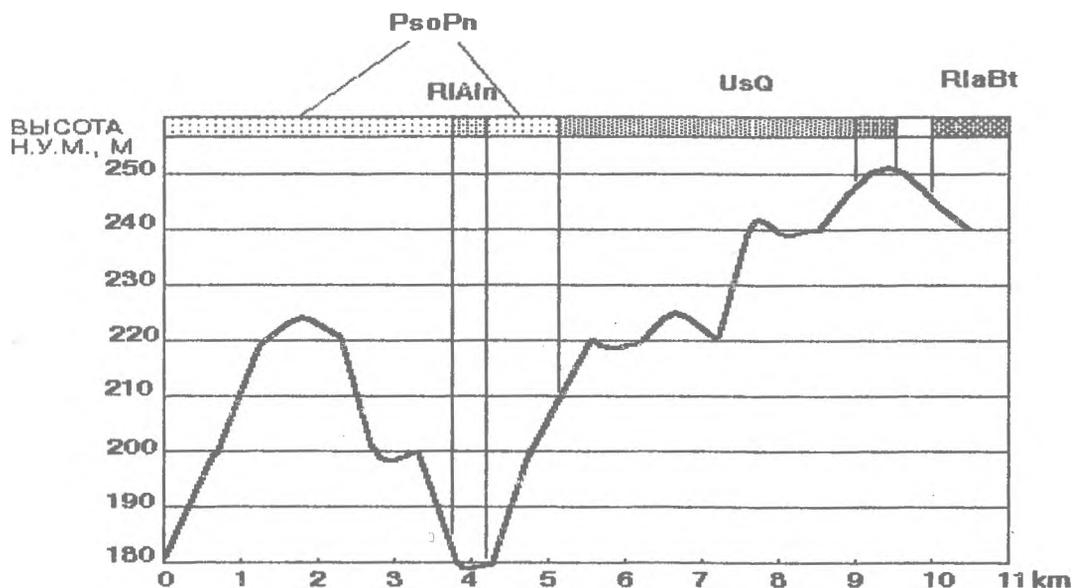


Рис. 2.3 б. Рельефный профиль через долину малой реки (Ульяновское л-во).
Fig. 2.3 b. Topographical profile across the stream (Uljanovsky Forestry District).

В экотопе пойм малых рек нами выделен только один биотоп пойменных черноольшаников (RIAIn). Он занимает небольшие вытянутые вдоль водотоков площади внутри других лесных биотопов. Специфика его самоподдержания определяется прирусловыми процессами. Можно отметить, что на территории заповедника, в связи с предшествующим выпасом, большинство долин ручьев лишены черноольшаников. Их сменили заросли

ивняков или луговые сообщества. Черноольховые сообщества сохранились лишь в местах, где выпас был незначительным.

Выделенные биотопы различаются своим положением не только в топографическом и историческом пространстве, но и в экологическом пространстве основных факторов среды. Балловая оценка экологических свойств биотопов (Рис. 2.4) показывает, что по режиму увлажнения, богатству почв азотом и кислотности почв местообитания как на супесях (номера биотопов 9 -14), так и на суглинках (биотопов 1-8) существенно не отличаются. По всем исследованным факторам они попадают в средние части соответствующих шкал, а диапазоны варьирования этих факторов невелики (Рис.2.5).

По фактору солевого режима почв все биотопы также весьма похожи, но значения балловых оценок колеблются в нижней трети данной шкалы. Наибольший градиент значений экологических факторов отмечается по шкале освещенности-затенения. Наиболее сомкнутые широколиственные сообщества характеризуются, с одной стороны, высокой затененностью, а с другой - низким варьированием данного фактора. Наиболее светлые сообщества сосновых лесов и лугов различаются тем, что коэффициент варьирования балловых оценок высок в луговых и низок в сосновых биотопах. Такое различие обусловлено дифференцированностью травяного яруса лугов, где произрастает много видов теневыносливого мелкотравья. В сосняках такие виды просто отсутствуют.

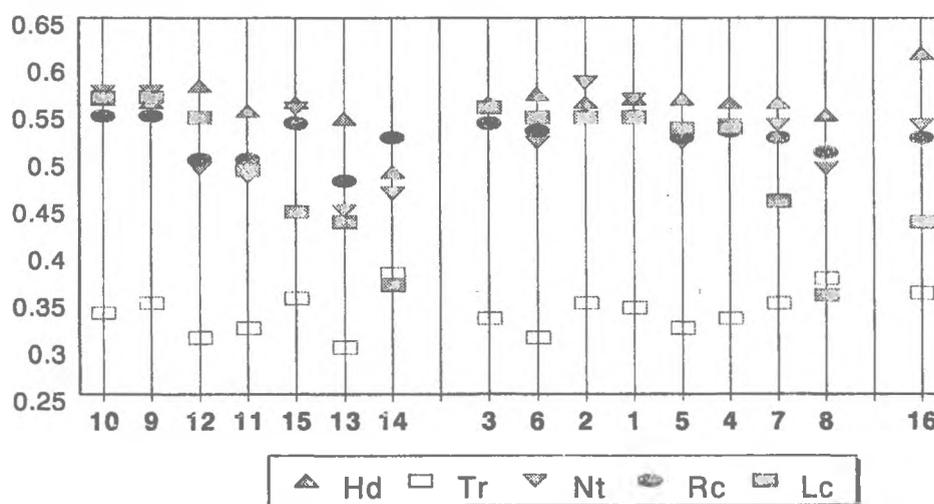


Рис. 2.4. Балловая характеристика биотопов по экологическим факторам, взвешенная на диапазоны шкал.

Шкалы: Hd - увлажнения почв, Tr - солевого режима почв, Nt - богатства почв азотом, Rc - кислотности почв, Lc - освещенности-затенения.

По оси X - биотопы (biotops): 1 - JldQ, 2 - JIQ, 3 - RlrQ, 4 - RlrBt, 5 - RlaBt, 6 - RliBt, 7 - MdlAB, 8 - MdlC, 9 - JsQ, 10 - UsQ, 11 - PsoPn, 12 - UsPn, 13 - RsPn, 14 - HMds, 15 - Fmds, 16 - RIAIn. Названия биотопов в тексте.

Fig.2.4. Ecological parameters of the biotops (Scores are weighted on scales limits).

Scales: Hd - soil humidity, Tr - salt regime of soil, Nt - available nitrogen in soil, Rc - soil acidification, Lc - lightness-shadowness. The names of the biotops see text.

Эколого-ценотический анализ исследованных биотопов показывает (Табл. 2.3; Таблица в Приложении), что в ярусе А абсолютное господство в широколиственных и мелколиственных лесах принадлежит неморальным видам. Бореальные виды в небольшом числе встречаются во всех биотопах, а единственный боровой вид в этом ярусе - сосна обыкновенная - отмечен не только в сосняках, но и в некоторых мелколиственных биотопах.

В ярусе В неморальные виды доминируют практически во всех биотопах, кроме самых бедных сосняков (RsPn) и незаросших лугов. Бореальные виды в этом ярусе распределены по биотопам практически так же, как и в ярусе А. Остальные группы представлены незначительно, исключение составляет биотоп MdlAB, где много видов рода *Salix*, входящих в группу прибрежно-водных растений (Wt в Табл. 2.3). В ярусе С максимальное

число видов (до 100) приходится на лугово-опушечную группу. Наибольшее число лугово-опушечных видов отмечено в луговых биотопах, сосновых культурах по заброшенным полям (PsoPn) и черноольшаниках (RIAln).

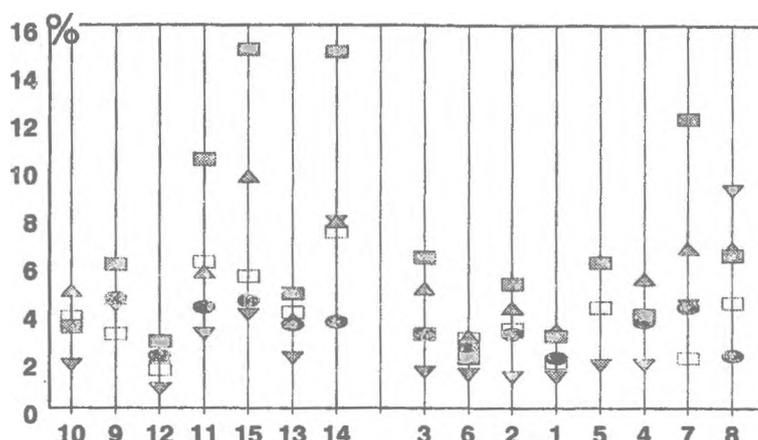


Рис.2.5. Коэффициент вариации балловых оценок экологических факторов (обозначения факторов см. рис 2.4) По оси X - биотопы (biotops): 1 - JldQ, 2 - JIQ, 3 - RlrQ, 4 - RlrBt, 5 - RlaBt, 6 - RliBt, 7 - MdlAB, 8 - MdlC, 9 - JsQ, 10 - UsQ, 11 - PsoPn, 12 - UsPn, 13 - RsPn, 14 - HMds, 15 - Fmds, 16 - RIAIn. Названия биотопов в тексте.

Fig. 2.5. Variation coefficient (%) of score assessment of the ecological factors (Comments see fig.2.4)

Следующая по числу видов - неморальная эколого-ценотическая группа. Виды этой группы господствуют в широколиственных и мелколиственных биотопах.

Минимальное число видов этой группы отмечено в сосняках на сильно смытых почвах (RsPn). Боровые и бореальные виды в заметном количестве встречаются только в сосновых лесах (UsPn, RsPn, PsoPn). Нитрофильные виды достаточно хорошо представлены почти во всех биотопах, кроме наиболее бедных сосняков (UsPn, RsPn).

В целом эколого-ценотический анализ демонстрирует устойчивое положение эколого-ценотических групп видов, маркирующих зональный тип растительности - широколиственные леса, включающие поляны, приречные ольшаники и низинные луга и болота.

2.5. Ординация групп сообществ по степени нарушенности онтогенетической структуры популяций

Оценка нарушенности сообществ предполагает сравнение онтогенетической структуры популяций древесных видов со структурой, которая характерна для популяций в ненарушенных лесах.

В биотопе разновозрастного широколиственного леса (JldQ) популяции большинства видов широколиственных деревьев находятся в сбалансированном состоянии. В целом (если суммировать число деревьев семенного и вегетативного происхождения) популяции имеют полночленные левосторонние онтогенетические спектры (табл.2.4). Популяция дуба несколько отличается от популяций остальных широколиственных деревьев - ее онтогенетический спектр прерывистый из-за отсутствия иматурного подроста. Возобновление светлюбивого дуба черешчатого в настоящее время блокируется избыточно многочисленной популяцией лещины, которая сформировала плотный кустарниковый ярус из вегетативных потомков. Несколько десятилетий назад выборочная рубка привела к искусственному омоложению генеративных и старых особей лещины, а последствия от этого проявляется до сих пор. Увеличение доли лещины в этом сообществе также препятствует возобновлению березы и осины на вновь образующихся вывалах и их популяции имеют регрессивный облик.

В биотопе одновозрастных широколиственных лесов (JIQ) популяция дуба, берез и осины регрессивные. Биотопическую популяцию формируют ценопопуляции несколько различной онтогенетической структуры

(имеющие регрессивные и фрагментарные спектры), что отражено в описаниях отдельных пробных площадей (табл.2.5). Биотопические популяции ясеня и клена остролистного имеют переходную структуру между молодым нормальным и инвазионным типами. Среди ценопопуляций этих же видов отмечен и строго инвазионный тип, когда максимум в спектре приходится на наиболее молодые онтогенетические группы. Биотопическая популяция липы инвазионная, но у этого вида инвазия осуществляется вегетативным путем.

В биотопе небольших широколиственных лесов вдоль оврагов (RlrQ) большинство деревьев имеет вегетативное происхождение. У дуба, ясеня и липы отмечен нормальный тип онтогенетического спектра, однако, отдельные ценопопуляции имеют инвазионный характер (табл.2.6).

Таблица 2.4. Онтогенетическая структура популяций деревьев в биотопе разновозрастного широколиственного леса (JldQ).

Вид	Численность онтогенетических групп, шт./10 га									
	Особь семенного происхождения					Особь вегетативного происхождения				
	Im	V	G ₁	G ₂	G ₃	Im	V	G ₁	G ₂	G ₃
<i>Acer platanoides</i>	12188	15	20	35	75	3354	5	5	60	60
<i>Acer campestre</i>	893	16	15	0	5	11106	364	258	130	55
<i>Betula verrucosa</i>	262	0	0	15	15	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	60203	184	70	85	30	81	23	20	10	5
<i>Malus silvestris</i>	12	19	5	0	10	0	0	0	10	0
<i>Padus racemosa</i>	1341	18	0	0	0	4706	292	0	35	20
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	20	25
<i>Quercus robur</i>	6	41	345	90	115	0	0	0	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	174	24	5	0	5	164	18	15	5	0
<i>Tilia cordata</i>	7402	79	90	10	0	4051	1078	625	220	25
<i>Ulmus scabra</i>	1520	120	15	10	15	5601	475	55	65	55

Ценопопуляции кленов остролистного и полевого - инвазионные, но различаются тем, что у клена остролистного они семенного и вегетативного происхождения, а у клена полевого - исключительно вегетативного происхождения. Ценопопуляции осины и березы имеют фрагментарные спектры и представлены очень небольшим количеством взрослых деревьев.

Для биотопа небольших массивов мелколиственных лесов по заброшенным полям вдоль опушек широколиственных лесов (RlaBt) характерно отсутствие средневозрастных и старых генеративных особей всех широколиственных видов деревьев, поскольку процесс зарастания начался всего 10-20 лет назад. Ценопопуляции дуба, липы, клена остролистного и липы имеют спектры переходного характера между молодым нормальным и инвазионным типами. Восстановление их ценопопуляций идет семенным и вегетативным путем (табл. 2.7). Ценопопуляции ясеня - инвазионная, но численность вновь прижившихся деревьев очень небольшая, что резко отличает этот биотоп от биотопа JIQ, где инвазия ясеня более интенсивная.

В отличие от широколиственных деревьев, в ценопопуляциях березы, осины и ивы козьей отмечены средневозрастные и даже старые генеративные деревья. Из этого следует, что в условиях сильно преобразованного местообитания старение первого поколения деревьев значительно ускоряется. Это явление отмечено для наиболее короткоживущих видов R стратегии, но, видимо, и остальные виды будут стареть здесь быстрее, чем в биотопах на длительно лесной территории (особенности этого явления разобраны в разделе 1.2).

Биотоп крупных массивов культур сосны на брошенных пашнях (PsoPn) отличается от рассмотренных ранее биотопов и происхождением, и экотопической приуроченностью (экотоп водоразделов на супесях). В этом биотопе отмечена инвазия видов широколиственных деревьев в искусственные древостой (культуры) сосны, но степень продвинутости этого процесса несколько различна на разных участках биотопа.

Таблица 2.3. Число видов разных эколого-ценотических групп в исследованных биотопах

Number of species of ecological-coenotic groups in studied biotops

	ЛдQ*	ЛQ	RlrQ	RlrB	RlaB	RliB	JslQ	UsQ	MdlAB	MdlC	HMds	FMds	RlAln	PsoPn	UsPn	RsPn
Ярус А																
Nm**	8	7	11	8	5	5	7	8	6			4	3	1	2	
Br	1	1	3	3	3	3	2	2	1		1	1	2	3	2	1
Pn					1	1	1	1			1		1	1	1	1
Nt			1				1						2			
Wt													1			
Ярус В																
Nm	15	15	14	14	10	9	15	12	11	1	4	6	8	10	9	2
Br	2	2	3	3	3	4	2	2	1		2	1	3	4	2	1
Pn					1						1		1	1		1
Nt	1	1	1	1	1		2	1	1			1	2			
Wt													2			
Md	1		1	1	1	1		1	5	1		1	3	2		1
Ярус С																
Nm	34	31	36	36	34	32	34	44	34	13	12	25	12	26	20	9
Br	6	4	9	7	8	11	3	8	6	4	6	2	7	12	7	10
Pn		1	2	3	2	2		1	7	7	13	3	8	14	2	12
Nt	16	14	20	13	13	10	26	25	25	21	11	23	28	16	5	2
Wt	2	1	3	3	3	1	11	6	10	21	2	6	24	3	1	6
Md	10	13	36	22	16	10	6	18	71	100	93	35	38	73	4	15

Примечания: * - названия биотопов см в тексте. ** - эколого-ценотические группы видов: Nm - неморальная, Br - еловая, Pn - боровая, Nt - черноольховая, Wt - водно-болотная, Md - лугово-опушечная и сорно-рудеральная.

Footnote: * - the names of biotops see the text. ** - ecological-coenotic groups of species: Nm - nemoral species, Br - spruce forest species, Pn - pine forest species, Nt - black alder forest species, Wt - water-swamp species, Md - meadow species, ruderal species, and forest border species.

Таблица 2.5. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа JIQ (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the JIQ biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Семенного происхождения					Сумма шт.	Вегетативного происхождения					Сумма шт.
	Доля особей,%						Доля особей,%					
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
площадка 1												
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	100	4	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	84	0	8	0	8	50	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	92.5	0	0	0	0	50	7.4	0	0	0	0	4
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	50	45	5	0	0	40
площадка 2												
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	100	2	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	97.6	0	2.4	0	0	168	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	42.8	14.2	42.8	0	0	14
<i>Acer platanoides</i>	91.8	0	0	8.1	0	74	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	2
площадка 3												
<i>Quercus robur</i>	0	0	33.3	0	0	1	0	0	0	0	66	2
<i>Fraxinus excelsior</i>	62.	5.4	16.2	4.2	0	23	0	0	4.3	0	0	1
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	56.3	18.1	25.4	0	0	55
<i>Acer platanoides</i>	61.1	0	11.1	5.55	0	14	5.55	0	16.6	0	0	4
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	75	4
площадка 4												
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	85.6	6.8	0	0	0	135	0	1.4	0	3.4	2.9	11
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	83.3	8.3	8.3	0	0	12
<i>Acer platanoides</i>	94.4	0	0	5.55	0	36	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1

Таблица 2.6. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа RlrQ (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the RlrQ biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Семенного происхождения					Сумма шт.	Вегетативного происхождения					Сумма шт.
	Доля особей,%						Доля особей,%					
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
площадка 1												
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	51.5	17.1	17.1	12.5	1.6	64
<i>Acer platanoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	50	50	0	0	2
<i>Acer campestre</i>	0	0	0	0	0	0	57.1	28.5	14.2	0	0	7
<i>Radus racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	35.7	28.5	7.14	28.5	0	14
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	1
<i>Quercus robur</i>	29.4	50	17.6	0	0	33	0	2.94	0	0	0	1
площадка 2												
<i>Tilia cordata</i>	17	2.43	0	0	0	8	58.5	21.9	0	0	0	33

Таблица 2.6 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Acer platanoides</i>	33.3	66.6	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	61.5	23	15.3	0	13
<i>Betula verrucosa</i>	0	40	40	0	0	4	0	0	20	0	0	1
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	1
<i>Quercus robur</i>	0	25	0	0	0	1	0	25	25	25	0	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	0	0	0	0	0	72.7	13.6	9.1	4.5	0	22
площадка 3												
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	48.7	43.5	5.12	2.56	0	39
<i>Acer campestre</i>	0	0	0	0	0	0	63.3	36.6	0	0	0	30
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	50	2
площадка 4												
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	61.3	21.5	3.4	11.3	2.3	88
<i>Acer platanoides</i>	100	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Acer campestre</i>	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	1

Таблица 2.7. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа RlaBt (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the RlaBt biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Онтогенетические спектры древесных видов											сумма особей
	% особей семенного происхождения					сумма особей	% особей вегетативного происхождения					
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
площадка 1												
<i>Quercus robur</i>	0	50	20	0	0	7	0	30	0	0	0	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	50	50	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	17.2	9.01	0	0	0	32	50	23.7	0	0	0	90
<i>Acer platanoides</i>	61.1	27.7	5.55	0	0	17	5.55	0	0	0	0	1
<i>Ulmus scabra</i>	0	100	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	60	0	40	0	5
<i>Betula verrucosa</i>	12.5	37.5	12.5	25	0	7	0	12.5	0	0	0	1
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	1
площадка 2												
<i>Quercus robur</i>	85.7	14.2	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	62.5	37.5	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	35.7	7.1	0	0	0	6	28.5	28.5	0	0	0	8
<i>Acer platanoides</i>	60.8	17.3	0	0	0	18	4.3	17.3	0	0	0	5
<i>Padus racemosa</i>	0	0	0	7.14	0	1	14.2	78.5	0	0	0	13
<i>Ulmus scabra</i>	100	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	33.3	58.3	8.33	0	12
<i>Betula verrucosa</i>	0	5.26	5.26	26.3	0	7	0	36.8	21	5.26	0	12
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	33.3	22.2	5	0	11.1	11.1	22.2	0	4
площадка 3												
<i>Quercus robur</i>	70.7	12.2	0	0	0	34	17	0	0	0	0	7
<i>Tilia cordata</i>	18.7	0	0	0	0	6	78.1	3.1	0	0	0	26
<i>Acer platanoides</i>	50	0	0	0	0	1	0	50	0	0	0	1
<i>Populus tremula</i>	81.8	18.1	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	8.1	21.6	0	0	0	11	54	16.2	0	0	0	26
<i>Salix caprea</i>	55.5	22.2	0	0	0	7	0	11.1	0	11.1	0	2
площадка 4												
<i>Quercus robur</i>	36.3	36.3	9.09	0	0	9	0	0	18.1	0	0	2
<i>Tilia cordata</i>	4.95	3.96	0	0	0	11	49.5	37.6	0.99	0.99	0	90
<i>Acer platanoides</i>	100	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Ulmus scabra</i>	0	0	100	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	3.9	7.8	11.7	0	0	12	3.9	56.8	11.7	3.9	0	39

Все ценопопуляции сосны имеют фрагментарные спектры, а их плотность не во всех исследованных сообществах осталась высокой (табл. 2.8). За прошедшие 40-50 лет биотопические популяции многих внедрившихся широколиственных видов и берез стали нормальными. В них отсутствуют только старые генеративные особи. Часть ценопопуляций ясеня и клена остролистного и осины пока сохраняют инвазионный тип. Восстановление всех видов, за исключением липы, идет семенным путем.

В рассмотренной выборке биотопов встречаются все варианты онтогенетической структуры популяций деревьев, представленных в заповеднике, в связи с этим мы не рассматриваем детально онтогенетическую структуру древесных видов в каждом биотопе.

Для биотопов, которые здесь не обсуждаются, приводится интегральная демографическая оценка популяций деревьев и кустарников в следующем разделе.

Проведенный анализ онтогенетической структуры популяций деревьев показал, что в большинстве биотопов происходит восстановление утраченных позиций широколиственных видов. Наиболее активно идет восстановление семенных поколений дуба, ясеня, клена остролистного в биотопах с доминированием мелколиственных видов и сосны, которые существуют как первое поколение леса на бывших полях. Здесь отсутствуют взрослые особи толерантных видов широколиственных лесов (в первую очередь липа и клены), образующие плотный теневой полог.

Таблица 2.8. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев в сообществах биотопа PsoPn (размер учетной площадки 20x20 м)

Ontogenetic structure of tree populations in the PsoPn biotop (plot size is 20x20 m)

Вид	Онтогенетические спектры древесных видов, %											
	Семенного происхождения					Число дерев.	Вегетативного происхождения					Число дерев.
	im	v	g1	g2	g3		im	v	g1	g2	g3	
Площадка 1												
<i>Quercus robur</i>	0	0	33.3	66.6	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	42.8	0	14.2	42.8	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	3	0.7	43.5	20.5	5.1	39
<i>Acer platanoides</i>	79.6	8.47	10.1	1.69	0	59	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	1
<i>Pinus sylvestris</i>	0	2.0	33.3	46.6	0	15	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	50	33.3	16.6	0	0	12	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	0	75	18.7	6.3	0	16	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	8.3	91.6	0	0	0	36
площадка 2												
<i>Quercus robur</i>	20	68	8	4	0	25	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	100	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	6.7	0	40	53.3	0	15	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	0	66.6	33.3	0	0	0	6
<i>Acer platanoides</i>	22.2	77.7	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	3.8	23	65.3	7.7	0	26	0	0	0	0	0	0
площадка 3												
<i>Quercus robur</i>	100	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	0	40	35	25	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	100	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Betula verrucosa</i>	50	33.3	16.6	0	0	6	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	100	0	0	0	0	303	0	0	0	0	0	0

В связи с этим, во вновь появившихся лесных биотопах можно ожидать быструю смену древесных доминантов R стратегии (сосна, березы, осина, ивы) видами конкурентного (дуб, ясень) и толерантного (клёны, липа) типов. По признаку быстрого восстановления конкурентных видов все биотопы на старопахотных землях четко отличаются от биотопов производных лесов на длительно лесной территории, где конкурентные виды, в первую очередь дуб, восстанавливают утраченные позиции очень медленно. Различия между означенными

биотопами проявляются и в структуре популяций липы. Этот вид очень медленно восстанавливается в послепахотных местообитаниях, в связи с малым радиусом репродуктивной активности и высокой повреждаемостью семян, но быстро занимает доминирующие позиции при восстановлении лесных сообществ на вырубках вследствие высокой способности к вегетативному возобновлению. Несмотря на быстрое внедрение древесных эдификаторов, производные послепахотные широколиственные леса не скоро обретут черты длительно существующих широколиственных сообществ, в первую очередь в связи с медленными темпами инвазии видов трав. Более подробно степень сукцессионной нарушенности биотопов рассмотрена в следующем разделе.

2.6. Комплексная оценка сукцессионного состояния групп сообществ

Разработанная система балловых оценок сукцессионного состояния существующих сообществ дает возможность рассчитать, какие элементы структурного и таксономического разнообразия поддерживались сообществами до начала заповедания и сделать прогнозы о возможности увеличения или уменьшения как структурного, так и таксономического разнообразия. Предполагается, что в каждом биотопе потенциально могут существовать все древесные и травянистые виды, экологические потребности которых реализуются в данном экотопе.

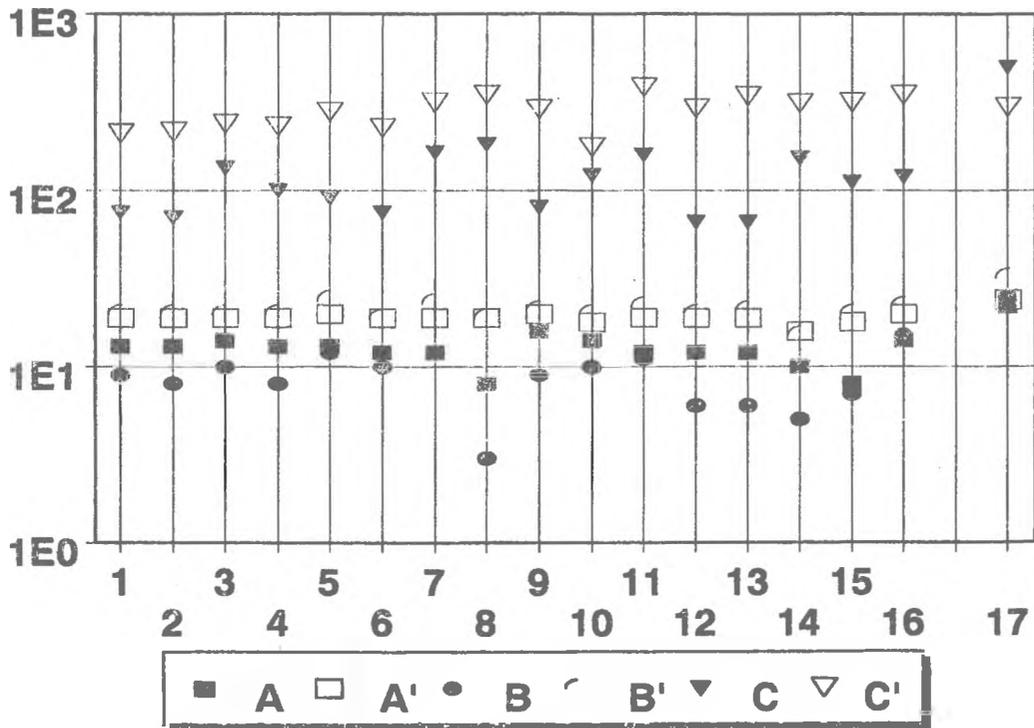


Рис. 2.6. Сравнение реального и расчетного числа видов по биотопам.

Ось X - биотопы. Ось Y - логарифм числа видов в биотопе.

Фактическое число видов в ярусе деревьев - A, расчетное - A'; фактическое число видов в ярусе кустарников - B, расчетное - B'; фактическое число видов в ярусе трав - C, расчетное - C'. Биотопы (biotops): 1 - JldQ, 2 - JIQ, 3 - RlrQ, 4 - RlrBt, 5 - RlaBt, 6 - RliBt, 7 - MdlAB, 8 - MdlC, 9 - JslQ, 10 - UsQ, 11 - PsoPn, 12 - UsPn, 13 - RsPn, 14 - HMds, 15 - FMds, 16 - RIAIn, 17 - все биотопы вместе (all biotops).

Fig. 2.6. Number of species in real and calculated (potential) flora of the biotops.

Axis X - biotops. Axis Y - number of species by logarithm.

Real number of species in tree layer - A, calculated number A'; real number of species in shrub layer - B; calculated number - B'; real number of species in herb layer - C, calculated number - C'.

Как было показано в разделе 1.1., ненарушенный лесной покров доагрикультурного типа представлял собой эндогенно обусловленную мозаику лесных и травяных фрагментов, где спонтанное развитие популяций ключевых видов (растений и животных) поддерживало общее биоразнообразие. В результате длительной истории природопользования некогда единая ткань древесных и травянистых мозаик распалась на две физиономически и флористически четко различимые части. Одна - это древесные (или лесные в узком смысле слова) сообщества, которые изобилуют теневой флорой и способны к самоподдержанию популяций теневыносливых растений без участия человека. Другая часть - это лугово-опушечные сообщества, в которых преобладают виды светолюбивой экологии, быстро исчезающие из состава сообществ под пологом древесной растительности. В лесной зоне такие сообщества ныне могут существовать только с помощью человека. Обозначенные различия древесных и луговых сообществ имеют принципиальный характер, и о них всегда необходимо помнить при анализе сукцессий в современном растительном покрове.

Оценка сукцессионных трендов сообществ проводится по следующим признакам: 1) по видовому составу синузий и сообществ в целом, 2) по набору эколого-ценотических групп видов, 3) по числу доминантов в древесном ярусе, 4) по соотношению видов разного типа стратегии в древесной синузии, 5) по онтогенетической структуре популяций деревьев и кустарников.

Оценка видовых потерь проводится путем сравнения расчетного (потенциально возможного) числа видов в биотопах с реальным видовым списком каждого биотопа. Процедура расчета опубликована (см. Заугольнова и др., 1995) и изложена во втором разделе первой главы. Сравнение реального и расчетного числа видов в разных ярусах для исследованных биотопов показаны на рисунке 2.6.

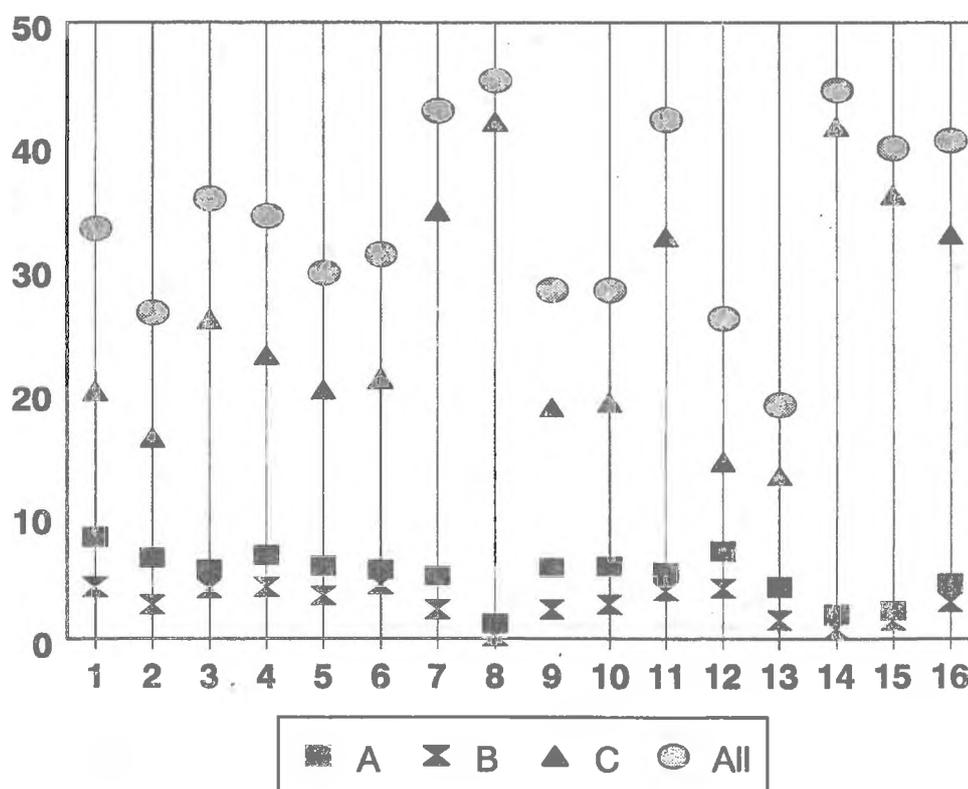


Рис. 2.7. Видовое богатство биотопов (по синузиям и в целом). А - синузия деревьев, В - синузия кустарников, С - синузия трав all – видовое богатство в целом. По оси Х - биотопы. По оси Y - число видов на 100 м²
 Fig. 2.7. Species richness of the synusia in the biotops. A - tree synusium, B - shrub synusium, C - herb synusia, all – species richness of biotop. X axis - biotops; Y axis - number of species per 100 m²

Наибольшие различия между расчетной и реальной флорой отмечены для синузии трав во всех биотопах. Максимальные потери имеют биотопы с преобладанием сосновых ($UsPn$, $RsPn$) и березовых ($RlaBt$) древостоев на послепахотных землях. Эти данные показывают, что большие потери в синузиях трав наблюдаются после распашки и повторного залесения как небольших внутрилесных участков, так и больших площадей. В этих же биотопах максимально обеднена и синузия кустарников.

При сходных величинах расчетного числа древесных и кустарниковых видов, в синузии кустарников видовые потери в большинстве биотопов больше, чем в синузии деревьев.

В целом уровень флористических потерь в пределах водораздельных пространств на супесчаных почвах больше, чем на суглинистых (Рис. 2.7).

Видовое богатство в разных биотопах изменяется в достаточно широком диапазоне (от 20 до 45 видов на 100 м^2). Низкая видовая насыщенность в одних случаях обусловлена низкой освещенностью нижних ярусов в рубленых лесах (биотопы $JldQ$, JlQ , $RlaBt$, $RliBt$, $JslQ$, UsQ). В других случаях малое число видов обусловлено бедностью смытых почв ($RsPn$) или полным уничтожением многих видов предшествующими нарушениями ($UsPn$, $RsoPn$, $RlaBt$, $RliBt$). Высокая видовая насыщенность характерна для луговых биотопов на относительно богатых почвах ($MdlC$). Здесь светолюбивая флора не испытывает угнетения со стороны деревьев и кустарников.

Как правило, значительные флористические потери сопровождаются уничтожением микро- и мезомозаичности. Биотопы с небольшим суммарным числом видов имеют и низкую видовую насыщенность, что свидетельствует о структурной однородности конкретных сообществ биотопа. Разновозрастный широколиственный лес (биотоп $JldQ$), хотя и обладает высокой неоднородностью в древесном и кустарниковом ярусах, но эта неоднородность не создает достаточного диапазона режима освещенности в травяном покрове, что приводит к отсутствию светолюбивых трав на всей площади биотопа.

Посинузиальное сравнение флористических потерь во всех исследованных биотопах позволяет сделать следующее заключение. Синузия деревьев сохранила достаточное флористическое разнообразие в большинстве изученных биотопов. Общие потери синузии деревьев на территории заповедника в целом минимальные по сравнению с другими синузиями. Синузия кустарников пострадала сильнее в конкретных биотопах. Среди исследованных биотопов многие не имеют достаточно полночленной синузии кустарников. Однако в целом на всей территории заповедника и в его охранной зоне сохранился практически весь набор видов кустарников. Синузия трав претерпела очень сильную дифференциацию в разных биотопах: в одних сохранились преимущественно световые виды (луговые, опушечные, сорные и боровые) в других - теневые (неморальные, нитрофильные и бореальные). Однако в настоящее время уровень потерь в синузии трав для всего массива заповедника еще невелик и в относительных величинах сопоставим с уровнем потерь в синузии кустарников (Рис. 2.8).

Наиболее значимым результатом выполненных оценок флористических потерь является количественно документированное сокращение видовой насыщенности на исследованной территории. Из наших оценок следует, что несмотря на обедненность, все еще сохраняется достаточно высокое видовое разнообразие в растительном покрове, но не за счет спонтанной динамики растительности, а благодаря существованию разнообразных биотопов, сформированных предшествующими способами хозяйствования.

Однако, сукцессионные изменения во многих биотопах (светлых лесов, лугов, опушек, дорог и пр.), вызванные заповеданием антропогенно преобразованного покрова, приводят к унификации биотопического разнообразия и в будущем территория, видимо, потеряет специфическую часть флоры, характерную для исчезающих биотопов. Фактически заповедание приводит к исчезновению той части первичной "ткани" лесной растительности, которая оказалась зависимой от человека и уже не способна к самоподдержанию.

Комплексная оценка сукцессионной нарушенности исследованных биотопов в обобщенном виде приведена в таблицах 2.9 и 2.10. Флористические закономерности и оценка нарушенности основных синузий

приведена выше, но кроме флористических признаков нами были рассмотрены и структурно-функциональные признаки.

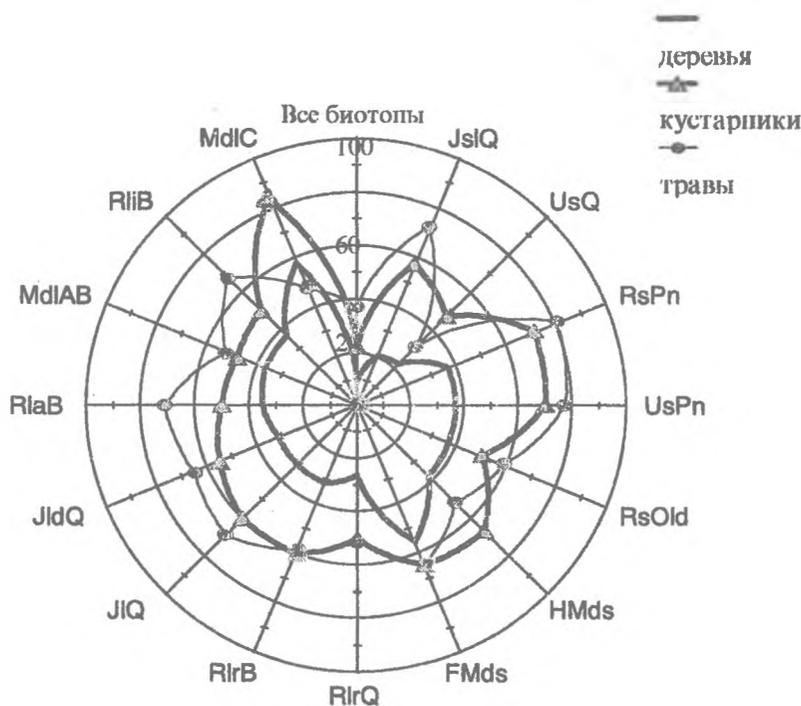


Рис. 2.8. Уровень потерь в каждой синузии по биотопам (0% -потери минимальные).
Fig. 2.8. Percentage of losses in the each synusium of the biotops.

По этим признакам в синузии деревьев исследованные биотопы делятся на две группы (в таблицах 2.9 и 2.10 данные по луговым биотопам в пределах одного экотопа объединены). В биотопах с доминированием широколиственных видов деревьев (JIQ, JldQ, RlrQ, JsQ, UsQ) отмечена максимальная демографическая полночленность и наибольшее число видов содоминантов. Эти же биотопы характеризуются небольшим числом видов реактивного типа стратегии (R-видов) и низкими значениями уровня доминирования наиболее обильного вида. В остальных лесных биотопах (PsoPn, RsPn, RliBt, RlaBt, RlAln) по данным признакам наблюдаются обратные закономерности: число R видов возрастает, а демографическая полночленность падает. Биотопы с преобладанием березы в древостоях несколько отличаются от биотопов с преобладанием сосны (PsoPn, RsPn) и ольхи (RlAln). Так, в биотопе RliBt популяции деревьев по уровню онтогенетической полночленности похожи на популяции в широколиственных лесах, но в каждом конкретном сообществе в древесном ярусе очень мало видов, а в биотопе RlaBt конкретные ценозы, как правило, многовидовые, но популяции деревьев неполночленные.

Онтогенетические спектры популяций в синузии кустарников практически идентичны в большинстве лесных биотопов. Исключение составляют биотопы JIQ, JslQ, RlAln. В первых двух биотопах неполночленность популяций кустарников обусловлена низкой освещенностью под пологом древесного яруса; в биотопе ольшаников - спецификой пойменного режима.

В синузии трав доля неморальных видов наиболее высокая во всех биотопах широколиственных лесов и в биотопе RliBt, который занимает крутые склоны неглубоких оврагов. Хорошая сохранность неморальных видов в березовых лесах биотопа RliBt обусловлена тем, что по склонам оврагов, несмотря на выпас и бессистемные рубки, здесь все же не было распашки. В остальных биотопах, расположенных на еще более сильно преобразованных местообитаниях, число видов неморальной флоры резко сократилось.

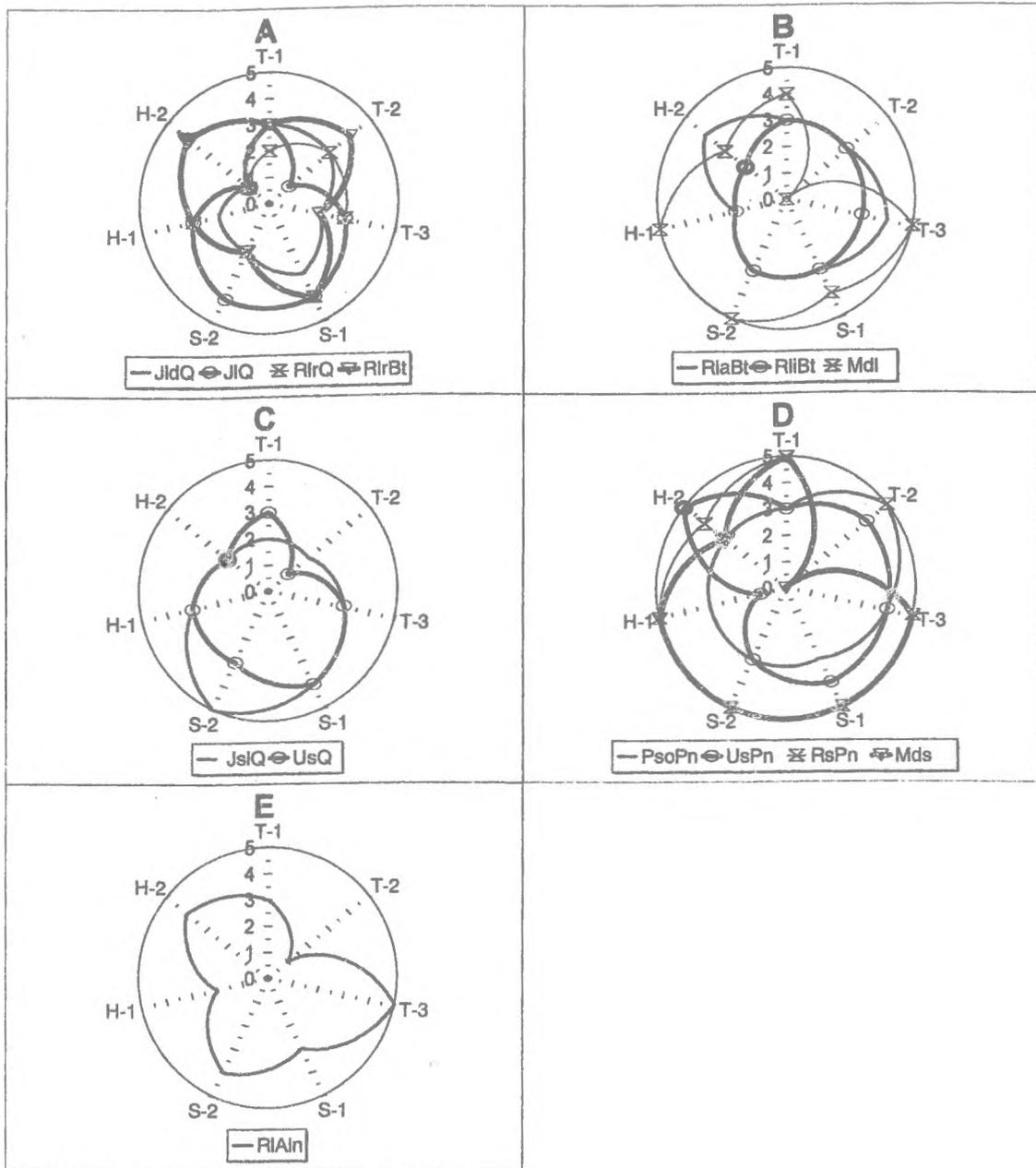


Рис.2.9. Комплексная оценка сукцессионной нарушенности исследованных биотопов. А — биотопы длительно лесной территории на суглинках, В — биотопы на бывших сельскохозяйственных землях на суглинках, С — биотопы длительно лесной территории на супесях, D — биотопы на бывших сельскохозяйственных землях на супесях, E — поймы малых рек. Условные обозначения: **древесная синусия:** T-1 — потери флористического разнообразия, T-2 — доля R-видов, T-3 — онтогенетическая полночленность; **синусия кустарников:** S-1 — потери флористического разнообразия, S-2 — онтогенетическая полночленность; **синусия трав:** H-1 — потери флористического разнообразия, H-2 — доля неморальных видов.

Fig.2.9. Multi-parametric assessment of the biotops' succession stages. A — forest biotopes (loam soils), B — biotops on former agriculture lands (loam soils), C — forest biotopes (loamy sand soils), D — biotops on former agriculture lands (loamy sand soils), E — flood-plane of small rivers. Axes: **tree synusium:** T-1 — losses of species, T-2 — share of R-species, T-3 — ontogenetic completeness; **shrub synusium:** S-1 — losses of species, S-2 — ontogenetic completeness; **herb synusium:** H-1 — losses of species, H-2 — share of nemoral species.

08 Таблица 2.9. Оценка признаков сукцессионного состояния биотопов

Assessment of the indicators associated with succession stages of the biotops.

Признаки	Биотопы													
	JldQ	JlQ	RlrQ	RlrBt	RlaBt	RliBt	Mdl	JslQ	UsQ	PsoPn	UsPn	RsPn	Mds	Rlaln
Синузия деревьев														
Число видов деревьев	13	14	15	13	16	12	12	17	14	12	12	8	10	14
В % от потенциального	72,2	66,6	75	69,6	73	60	50	80,9	66,6	60	60	38,1	52,6	66,7
Доля R-видов	10,2	29,4	11,6	44,4	66,5	65,5	33,3	16,5	20,4	88,6	84	100	80,2	21,9
Онтогенетическая полночленность	69,2	57,1	46,7	69,2	38,5	58,3	50	52,9	50	33,3	33,3	25	10,7	-
Синузия кустарников														
Число видов кустарников	9	7	7	8	12	10	12	7	8	11	6	5	7	14
В % от потенциального	52,9	36,8	36,8	29,6	60	52,6	40	36,8	42,1	52,4	28,5	17,2	24,5	56,7
Онтогенетическая полночленность	66,8	28,5	71,4	75	45,4	60	33,3	14,2	50	54,5	50	20	30,5	21,4
Синузия трав														
Число видов трав	62	83	103	99	117	75	181	105	105	155	64	56	152	101
В % от потенциального	67,8	43,4	43,8	50,3	39	32	37,8	43,2	42,8	44,1	19,4	9,4	28,5	24,9
Число всех видов на 100 м ²	33	25	35	34	29	31	42	28	28	42	26	19	44	40
Число площадок	20	25	31	18	15	14	39	33	58	19	7	11	14	8

Таблица 2.10. Балловая оценка сукцессионного состояния биотопов по отдельным синузиям

Score assessment of the biotops' succession stages for the synusia.

Признак	Биотопы													
	JldQ	JlQ	RlrQ	RlrBt	RlaBt	RliBt	Mdl	JslQ	UsQ	PsoPn	UsPn	RsPn	Mds	Rlaln
Синузия деревьев														
Сохранность флористического разнообразия	3	3	2	3	3	3	4	2	3	3	3	5	5	3
Доля R-видов	3	1	3	4	3	3	-	2	1	5	4	5	-	1
Онтогенетическая полночленность	2	3	3	2	4	3	5	3	3	4	4	5	5	5
Синузия кустарников														
Сохранность флористического разнообразия	3	4	4	4	3	3	4	4	4	3	4	5	5	3
Онтогенетическая полночленность	2	4	2	2	3	3	5	5	3	3	3	5	5	4
Синузия трав														
Сохранность флористического разнообразия	2	3	3	3	2	2	5	3	3	3	1	5	5	2
Доля неморальных видов в ярусе С	1	1	1	4	4	2	3	2	2	3	5	4	3	4

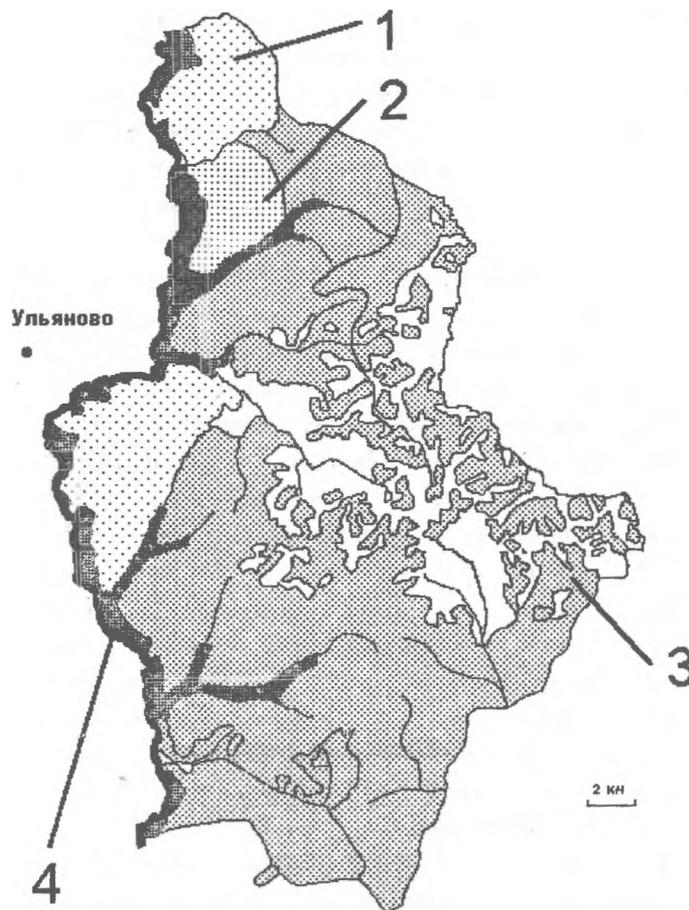


Рис. 2.10. Схема расположения ассоциаций растительности заповедника и охранной зоны: 1 - *Monotropo-Pinetum*, 2 - *Corylo avellanae - Pinetum sylvestris, Quercu-Tilietum, Alnion glutinosae*.
 Fig 2.10. Allocation scheme of the vegetation associations in the Reserve and its protected zone.

Сопоставляя весь комплекс признаков, представленный в балловых оценках, можно видеть, что каждая синусия претерпела в разных биотопах разные изменения. Благодаря такому несоответствию реакций сообществ на воздействия оказалось возможным сохранить основное видовое разнообразие и основные структурные варианты растительного покрова зоны широколиственных лесов (Рис. 2.9). Безусловно, в ненарушенном покрове участки, близкие по свойствам к изученным биотопам, могли иметь другие пространственные характеристики, поскольку их динамика обуславливалась другими причинами.

Проведенная комплексная оценка групп лесных и луговых сообществ (на уровне биотопов) показывает взаимосвязь демографических и флористических особенностей с эктопическими различиями и способами преобразования лесов, с восстановительными процессами после прекращения хозяйственного использования земель заповедника. Сопоставление списков видов на уровне двух основных экотопов показывает, что их флоры очень похожи (коэффициент сходства рассчитанный по Серенсену равен 0.713). В одну ассоциацию *Quercu-Tilietum cordatae Laivins 1983*, пользуясь критериями флористической классификации, оказалось возможным объединить большинство лесных биотопов (JldQ, JIQ, JslQ, UsQ, RlrQ, RlaBt, RliBt, MdlAB) (см. Рис. 2.10).

В пределах водоразделов на супесчаных почвах различия между биотопами на длительно лесных землях и на старопашотных участках оказались существенно больше, и биотопы с заметным участием сосны в

древесном ярусе (PsoPn, UsPn) пришлось выделить в ассоциацию *Corylo avellanae-Pinetum sylvestris* (Bulokchov, Solometch 1991) Solometch 1995. На этой же территории, но на участках с еще более обедненными (толщина гумусового горизонта не более 5 см) почвами, монодоминантные сосновые сообщества биотопа RsPn отнесены нами к ассоциации *Monotrope-Pinetum Korot.* 1986. Флористическое разделение биотопов в пределах исходно единого экотопа показывает, что антропогенные преобразования могут оказаться более сильным фактором дифференциации растительности, чем субстратные различия почвенного покрова.

Однако, здесь надо отметить, что свойства подстилающих пород также имеют значение. Сообщества биотопов RlaBt, MdlAB также произрастают в сильно преобразованных местообитаниях (брошенные пашни в экотопе с суглинистыми почвами), но, тем не менее, они проявляют высокое флористическое сходство с сообществами биотопов широколиственных лесов на малонарушенных землях.

Особое положение занимает биотоп пойменных ольшаников, который имеет небольшое распространение и четкую рельефную приуроченность. Эти сообщества не удалось отнести ни к одной ассоциации, но по диагностическим видам они ближе всего к союзу *Alnion glutinosae* (Malc.1929) Meijer Drees 1936.

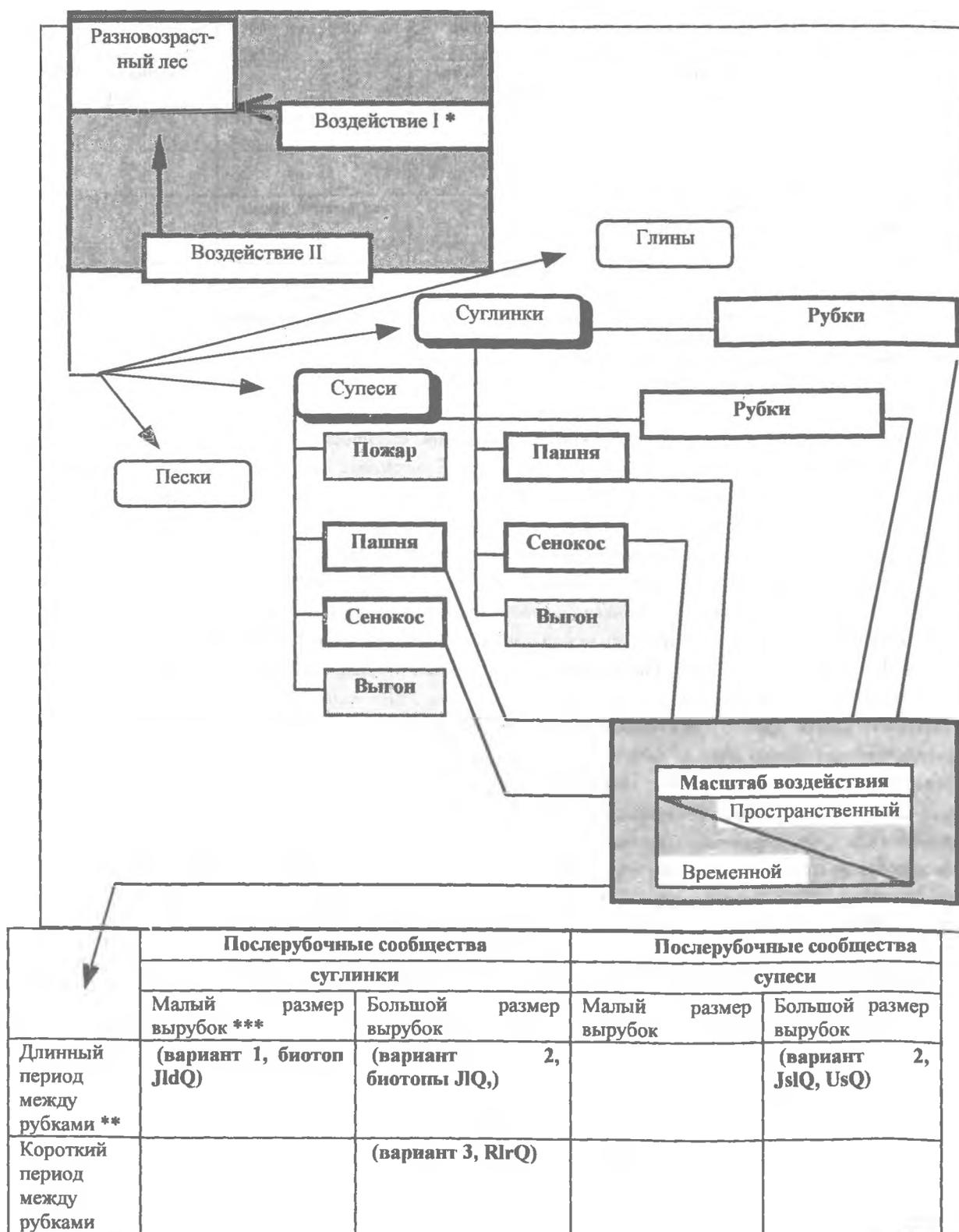
Луговые биотопы, которые в настоящее время используются как сенокосы или пастбища, по формальным критериям флористической классификации надо относить к ассоциациям двух порядков *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928 (MdlC, Fnds) и *Molinietalia* W.Koch 1926 (Hmns), но к настоящему времени более точного синтаксономического адреса для них мы не определили. Похожие луговые сообщества (MdlAB), но не используемые в хозяйстве и интенсивно зарастающие, проявляют тенденцию увеличения сходства с ассоциацией *Quercu-Tilietum cordatae* Laivins 1983. Это дает основания считать, что исследованные луговые сообщества при зарастании трансформируются в биотопы широколиственных лесов. Темпы их преобразований в каждом конкретном случае сейчас трудно оценить, поскольку инвазия древесных, кустарниковых и травянистых видов, характерных для теневых широколиственных лесов, сильно зависит от размеров луговых сообществ и их удаленности от источников семян.

В целом введение заповедного режима, после смены в сообществах заповедника нескольких поколений древесных видов, может привести к формированию устойчивого биоценотического покрова субклимаксового типа с господством широколиственных и черноольховых сообществ, характеризующим современную древесную растительность зонального типа.

Выше уже было сказано о зависимости динамики растительного покрова от длительной истории использования лесов человеком и, безусловно, проявление такой зависимости выражается в огромном спектре производных сообществ. Тем не менее бесконечное разнообразие частных случаев можно свести к сравнительно небольшому числу основных вариантов сообществ, структура и динамика которых зависят от способа, интенсивности и периодичности хозяйственных воздействий. Не менее важными в этом отношении являются и субстратные различия местообитаний. Взаимосвязь перечисленных факторов показана на схеме (Рис. 2.11).

Вариант 1. Участок разновозрастного широколиственного леса (биотоп JldQ) характеризуется полночленностью популяций большинства древесных видов (Рис 2.11, вариант 1). В последние 50-60 лет он претерпел изменения, связанные с небольшими по площади и редкими во времени рубками. Самоподдержание популяций большого числа древесных видов обеспечивается либо семенным (*Quercus robur*), либо вегетативным способом (*Populus tremula*), а во многих случаях (липа, ясень, клен полевой) оба способа размножения обеспечивают многочисленное молодое поколение. Заповедание такого участка не вызовет изменений видового состава древесной синузии, по крайней мере в ближайшее время, тем не менее возможно некоторое перераспределение доли видов в разных ярусах. В древесном (верхнем ярусе) из-за преобладания старых и средневозрастных деревьев березы и осины можно ожидать сокращения доли этих видов в сообществе. В то же время, распад старого поколения березы и осины может улучшить условия возобновления дуба в составе нижних ярусов (травяного и кустарникового).

Рис. 2.11. Схема взаимосвязи разнообразия производных лесов с типами нарушений и разнообразием экотопов
 Fig.2.11. Relationships between secondary forests, human disturbance regimes and environmental diversity (ecotop's features).



Продолжение. Рис 2.11.

	Послепахотные сообщества		Послепахотные сообщества	
	суглинки		супеси	
	Малый размер полей	Большой размер полей	Малый размер полей	Большой размер полей
Длинный период между распахками	(вариант 4, биотоп R1aBt)	(вариант 5, биотоп R1iBt)		(вариант 7, UsPn, PsoPn)
Короткий период между распахками			(вариант 8, RsPn)	
Длинный период между использованием				
Короткий период между использованием	(вариант 6, MdlAB, MdlC)		(вариант 9, Hinds, FMds)	

Примечание. * Воздействие I -- без изменения свойств почв; воздействие II -- с изменением почв.

** Длинный период - время между воздействиями больше половины онтогенеза древесных эдификаторов; короткий период - время между воздействиями меньше половины онтогенеза древесных эдификаторов.

*** Малый размер - размер создаваемой неоднородности меньше площади самых крупных элементов мозаик ненарушенных лесов; большой размер - размер создаваемой неоднородности больше площади самых крупных элементов мозаик ненарушенных лесов

Синузия кустарников в разновозрастном широколиственном сообществе представлена практически всеми видами данного региона: *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum*, *Frangula alnus*, которые в биотопе J1dQ характеризуются высокой константностью. Среди кустарников преобладает *Corylus avellana* (вид конкурентной стратегии), который в настоящий момент существенно ухудшает условия возобновления светолюбивых видов деревьев.

Травянистые синузии - ширококравье и эфемероиды - имеют характерный для широколиственных лесов набор видов. Более половины видового списка составляют виды неморальной эколого-ценотической группы. Среди ширококравья в таких лесах наибольшую константность имеют: *Aegopodium podagraria*, *Dryopteris filix-mas*, *Galeobdolon luteum*, *Urtica dioica*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum eropaeum*, *Glechoma hirsuta*, *Viola mirabilis.*, *Stellaria holostea*, *Geum urbanum*, *Milium effusum*, *Carex sylvatica*, *Polygonatum multiflorum*, *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*. Среди эфемероидов преобладают *Allium ursinum*, *Corydalis cava*, *C. marschalliana*, *C. solida*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *G. minima*, *Ficaria verna*.

Следует отметить, что в синузии эфемероидов наблюдается как высокое видовое разнообразие, так и высокие обилие и константность эфемероидов в ранневесеннем аспекте.

Вариант (2). Одновозрастные широколиственные леса в крупных массивах (биотопы: J1Q, JslQ, UsQ) - наиболее широко распространенные по территории заповедника сообщества. Преобладают древостои 40-60 летнего возраста, которые возникли после сплошных рубок старовозрастных древостоев. Изредка в массивах встречаются небольшие по площади остатки перестойных условно разновозрастных насаждений возрастом 100-120 лет. В составе древесной синузии видовое разнообразие сохраняется. В целом остается неизменным и участие видов реактивной стратегии (около 30% R видов от общего числа древесных видов). Больше всего этот вариант отличается от разновозрастного леса по демографической структуре популяций деревьев и степени доминирования видов. В рубленых древостоях основу полога во всех ярусах создают всего лишь 4-5 видов, остальные присутствуют в качестве примеси. Синузия кустарников также сохраняет видовое богатство, но проективное покрытие кустарникового яруса обычно небольшое. Травянистые синузии практически не отличаются от таковых в разновозрастном лесу. Сравнение старовозрастных сообществ, произрастающих на глинистых и супесчаных субстратах, показывает, что их видовой состав слабо реагирует на субстратные различия. Коэффициент сходства Серенсена ($C_s = 2j/(a+b)$) для двух пространственно соприкасающихся участков на почвах суглинистого и супесчаного механического состава составил 0.67, а для двух пространственно удаленных участков на однотипной супесчаной почве - 0.64. Парное сравнение списков

высококонстантных видов (для трех участков общие - 23 вида) показывает более высокое сходство пространственно близких участков. Два соседних биотопа, приуроченных к почвам разного механического состава, имеют в своем составе почти одинаковый набор высококонстантных видов. Общими для них оказались 16 видов. Значительно больше различия между двумя биотопами на почвах одинакового механического состава, но расположенных в разных массивах заповедника. Для этой пары биотопов общими были только 9 высококонстантных видов. Общее же число видов в каждом биотопе варьирует от 100 до 136.

Вариант (3). Небольшие участки (площадь до 10 га) лесов с большим участием широколиственных деревьев (биотоп RlrQ). Эти сообщества возникли после многократных сплошных и выборочных рубок древостоев, которые не успевали дорасти до возраста спелости. Видовой состав древесной синузии несколько беднее, чем в сообществах предыдущих вариантов, но современная демографическая структура популяций деревьев более благоприятна для восстановления полночленных популяций. Отчасти это связано с тем, что большинство сообществ данного биотопа имеет не только малую площадь, но и вытянутую форму, которая обеспечивает более высокую освещенность в нижних ярусах за счет большой протяженности опушек. Как и в предыдущих биотопах восстановление популяций происходит и семенным (дуб, клен, береза), и вегетативным (липа, осина, ива козья) путями. Однако для этого варианта можно отметить, что у дуба наряду с семенным возобновлением наблюдается и вегетативное. Синузия кустарников значительно беднее по сравнению с разновозрастным лесом, но видовой состав сообщества в целом не беднее (всего 96 видов). Синузия широколиственной наполовину состоит из видов неморальной группы, а также из лугово-опушечных и бореальных видов. При этом высокой константностью характеризуются как неморальные (*Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*), так и лугово-опушечные виды (*Geranium sylvaticum*, *Glechoma hederacea*, *Veronica chamaedrys*, *Hypericum maculatum*). Эфемероиды в весеннем травостое имеют высокую константность, хотя их обилие несколько меньше, чем в старовозрастных лесах. Из видовых потерь можно отметить почти повсеместное исчезновение наиболее требовательных к почвенному богатству видов: *Corydalis cava* и *S. marschaliana*.

Рассмотренная группа лесных биотопов представляет растительность сравнительно мало нарушенных экотопов. Часть позиций на рисунке 2.11 остались незаполненными, поскольку не вся территория заповедника детально обследована. Однако принципиальная схема взаимосвязей воздействий и структуры сообществ позволяет спланировать дальнейшие работы по выявлению и описанию недостающих биотопов.

Следующая группа вариантов биотопов существенно отличается от уже рассмотренных. Все они возникли на месте сельхозпользований и древесный ярус (если он есть) составляют особи первого поколения. Демографические спектры древесных видов здесь похожи на спектр варианта (3), но с той разницей, что все присутствующие виды практически не имеют порослевых деревьев (рубок пока не было). Субстратные различия (суглинистые и супесчаные почвы), не имеющие существенного значения в местообитаниях без нарушенного почвенного покрова, в данной ситуации заметно сказываются на состоянии всех синузий.

Вариант (4). Небольшие массивы мелколиственных лесов с доминированием березы в большинстве сообществ. Этот биотоп (RlaBt), возникает на бывших пашнях и сенокосах размером до 50 га, соседствующих с лесными сообществами и поэтому редко испытывающих недостаток семян типичных лесных видов. Древесный ярус таких сообществ не всегда сомкнут, но видовые списки деревьев практически полные. Высокую константность имеют дуб и липа. Остальные широколиственные виды (ильм, клены) встречаются значительно реже, а ясень отсутствует полностью, несмотря на относительно богатые условия произрастания. Наиболее константны в видовых списках березы, осина, ива козья (доля видов R стратегии в древесном ярусе достигает 65%). Синузия кустарников представлена всеми обычными видами. Синузия широколиственной в этих лесах сохраняется достаточно хорошо. Группа неморальных видов составляет 37,8%. Практически полностью исчезает синузия эфемероидов. В некоторых случаях встречается ветреница или чистяк, но с небольшим обилием. Сокращение неморальной флоры и исчезновение эфемероидов компенсируется появлением многих

лугово-опушечных видов и сорняков. В целом видовой состав сообществ несколько богаче (до 140 видов), чем в разновозрастном лесу.

Вариант (5). Небольшие участки мелколиственных лесов по неглубоким оврагам (биотоп RliBt). Сообщества этого биотопа отличаются от древостоев биотопа RlrQ (вариант 3) значительно худшей сохранностью популяций широколиственных деревьев, но все же в них устойчиво существуют отдельные фрагменты лесной растительности на значительном расстоянии от крупных массивов лесов. Эти сообщества, как и засечные леса, обеспечивают поток семян или вегетативных диаспор во вновь возникающие лесные сообщества (биотоп RlaBt). В них видовой состав древесной и кустарниковой синузии достаточно полный. В отличие от варианта (4) высокую константность имеет лишь осина, несколько реже встречается дуб, береза, ива козья; обычные для разновозрастного леса (биотоп JldQ) широколиственные виды становятся редкими, а ясени нет совсем. Синузия широколиственной походит на таковую в биотопе RlaBt.

Вариант (6). Внутривесные луговые поляны (биотопы MdlAB, MdlC) представляют собой сообщества, которые возникли на месте бывших пашен или сенокосов. Отдельные деревья не образуют полога (даже редкого), хотя здесь встречаются почти все древесные виды. Аналогичная ситуация отмечена в синузии кустарников. Резкое сокращение числа видов неморальной группы с избытком компенсируется луговыми и сорными травами. Общий видовой список насчитывает 282 вида. Характерной особенностью данных биотопов является их высокая "открытость" для инвазии древесных видов. Многие из этих лугов в течение 5-10 лет после прекращения сенокоса или выпаса исчезают полностью, превращаясь в древесные сообщества биотопа RlaBt (некоторые последствия такого превращения будут показаны ниже).

Вариант (7). Крупные массивы лесных культур (биотопы UsPn, PsoPn). Эти вторичные леса по степени преобразованности местообитаний похожи на сообщества биотопа RlaBt (вариант 4), но с более сильным проявлением деградации почв легкого механического состава. За время сельскохозяйственного использования истощение почвенного плодородия достигает такого предела, что большинство широколиственных видов на этих участках не приживается. Исключением является дуб, который отличается наибольшей толерантностью к почвенному богатству и кислотности почв. Из синузии кустарников исчезают бересклеты, но появляются ивы. Группа неморальных видов сокращается до 18-20%. Большую роль в видовом составе получают виды лугово-опушечной группы и в целом видовой список сообществ насчитывает 120-140 видов.

Вариант (8) - небольшие участки сосняков на месте сильно деградированных пашен (биотоп RsPn). Сообщества этого биотопа являются как бы следующим этапом обеднения вторичных лесов предыдущего варианта. В синузии деревьев фактически присутствуют лишь два вида - *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Изредка встречаются ель и осина. Синузия кустарников также отсутствует. Общий видовой список насчитывает всего 50 видов; неморальная группа составляет лишь 13%.

Вариант (9). Также, как и сообщества варианта 6 - это внутривесные луговые поляны, которые возникли на месте бывших пашен или сенокосов (биотопы Hmds, FMds). Отличаются данные биотопы приуроченностью к экотопу с супесчаными почвами. Незначительные различия видового состава суходольных и пойменных (в поймах малых речек) лугов не дают оснований рассматривать их отдельно. Особенно незначительны различия между ними по условиям инвазии популяций древесных видов. Подобно биотопам MdlAB, MdlC здесь встречаются почти все древесные виды. Исключение составляют наиболее требовательные к богатству почв виды деревьев и кустарников. Обедненный состав видов неморальной группы лишь немного снижает общую видовую насыщенность, поскольку основу флористического разнообразия создают виды лугово-опушечной группы.

Выявленное на территории заповедника и его охранной зоны разнообразие вариантов производных сообществ (Рис. 2.11) невозможно выстроить в сукцессионные ряды в связи с небольшим временем, прошедшим с момента прекращения нарушений. Выделяется широкий спектр вариантов начальных стадий сукцессий, определяемый предшествующими способами использования территории. В то же время достаточно четко

проявляется общая тенденция к формированию широколиственного субклимакса при разном уровне разнообразия теневой флоры.

Собственно лесные биотопы, преобразованные рубками разного типа, формируют теневые широколиственные леса уже в первом послерубочном поколении. Такой тип сукцессионных изменений четко проявляется в первых четырех вариантах биотопов (Рис. 2.11) Несмотря на демографические различия и, соответственно, различную динамичность перестроек в древесном и кустарниковом ярусах, по общему видовому составу они очень похожи между собой и наиболее близки к субклимаксу. Оценка видового состава этих сообществ по шкалам светолюбия Д.Н.Цыганова (1983) показывает, что в них отсутствуют виды полусветовой и световой флоры, присутствие которых некогда поддерживалось крупными копытными на больших полянах.

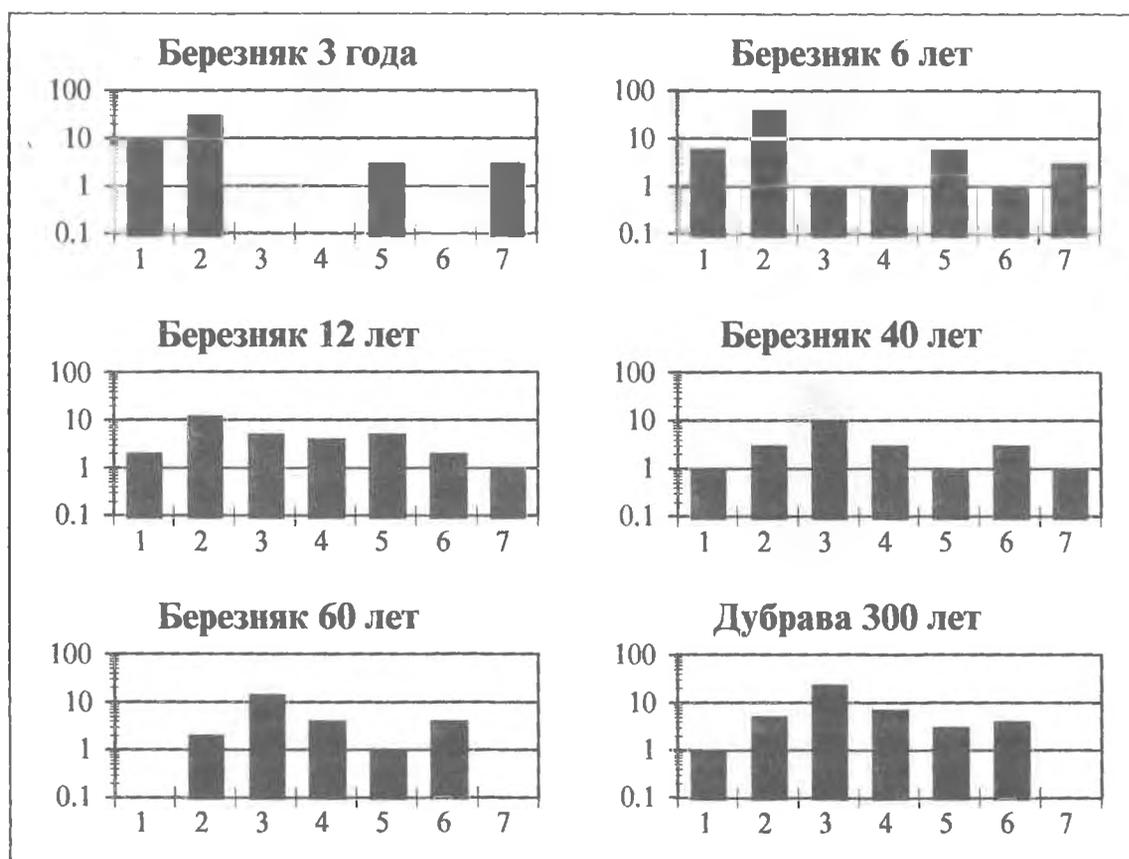


Рис. 2.12. Эколого-ценотическая структура сукцессионного ряда послепашотных сообществ в экотопе с суглинистыми почвами. По оси Y - число видов, по оси X - эколого-ценотические группы: 1 - сорно-рудеральная, 2 - лугово-опушечная, 3 - неморальная, 4 - черноольховая, 5 - водно-болотная, 6 - бореальная, 7 - боровая.

Fig. 2.12. Ecological-coenotic structure of successional serie on the oldfield in sandy-loam ecotop. Y axis - numbers of species, X axis - species groups: 1 - ruderal species, 2 meadow and forest border species, 3 - nemoral species, 4 - black alder forest species, 5 - water-swamp species, 6 - spruce forest species, 7 - pine forest species

Лесные биотопы, уже возникшие (естественным - зарастание антропогенных травяных сообществ или искусственным путем - посадки культур в таких же сообществах) или возникающие в настоящее время на месте травянистых биотопов, значительно более отдалены от субклимакса. Общими для них сукцессионными процессами являются инвазии деревьев, кустарников и неморальных видов трав, сопровождающиеся регрессией светолюбивой флоры. В зависимости от степени преобразованности экотопа и удаленности источников семян

теневых лесных видов, восстановление идет разными темпами и формирование субклимакса широколиственных лесов может произойти в разные времена. Так, варианты (4) и (5) характеризуют биотопы с достаточно далеко зашедшими процессами восстановления теневой флоры во всех синузиях, но виды древесной и кустарниковой синузий еще онтогенетически неполноценны. Варианты (7) и (8) маркируют биотопы еще более далеко отстоящие от субклимакса, хотя и представлены древесными сообществами. На восстановление широколиственных лесов здесь потребуется значительно больше времени и даже второе поколение популяций деревьев вряд ли создаст среду характерную для лесов зонального типа. Варианты (6) и (9) отражают начальные этапы восстановления древесной растительности, когда инвазионные популяции деревьев и кустарников представлены немногочисленными особями, а синузии трав содержат очень малое число видов теневых широколиственных лесов.

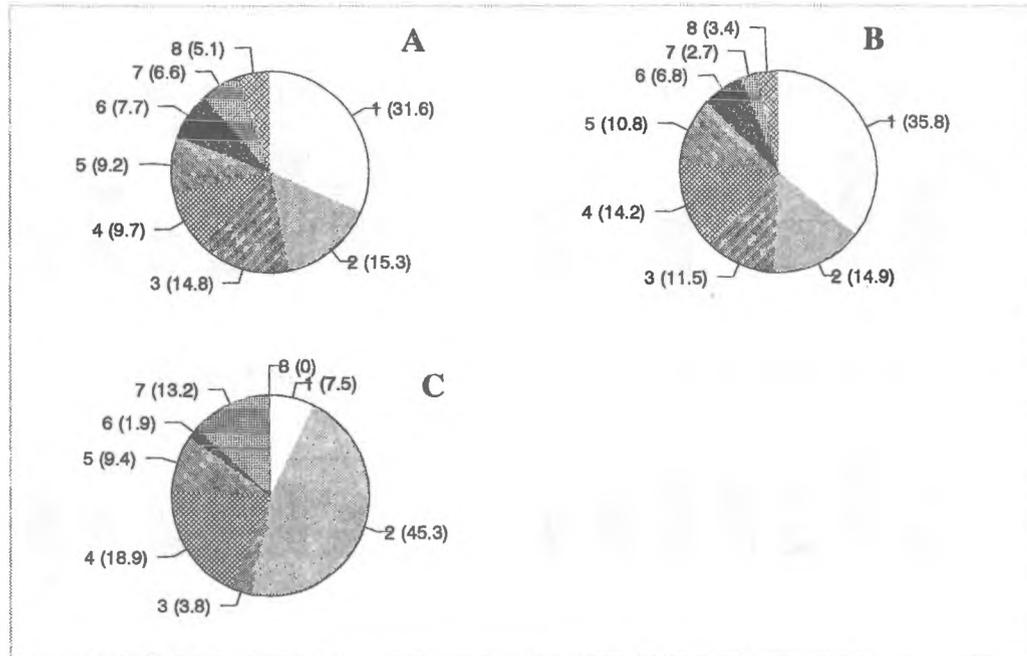


Рис. 2.13. Доля видов разных эколого-ценотических групп в составе разновозрастного леса, антропогенных и зоогенных полей.

А - реконструированный состав зоогенных полей по набору кормовых растений зубров, В - луговые сообщества биотопа MdlAB, С - разновозрастные широколиственные сообщества биотопа JldQ.

В скобках процент видов: 1 - луговой, 2 - неморальной, 3 - сорно-рудеральной, 4 - черноольховой, 5 - опушечной, 6 - водно-болотной, 7 - бореальной, 8 - боровой экологоценотических групп.

Fig 2.13. Portion of ecological-coenotic groups species in species composition of unevenaged broadleaved forest, human-made, and zoogenic glades.

А - hypothetical species composition of zoogenic glades by bison feed species, В - grass communities from MdlAB biotop, С - unevenaged broadleaved forests from JldQ biotop.

Numbers in brackets are per cent of species of total list: 1 - meadow species, 2 - nemoral species, 3 - ruderal species, 4 - black alder forest species, 5 - forest border species, 6 - water-swamp species, 7 - spruce forest species, 8 - pine forest species

Более детально характер происходящих изменений в ходе восстановительной сукцессии можно проиллюстрировать на примере серии сообществ в экотопе с суглинистыми почвами. Изменение соотношения видов разных эколого-ценотических групп показано на Рис.2.12. Здесь рассмотрены послепахотные березняки (сообщества биотопа RlaBt), возникшие в разное время на одинаковом расстоянии (50-100 м) от участка разновозрастного широколиственного леса (биотоп JldQ) в пределах внутрилесной поляны размером 110 га. Так в трехлетних и шестилетних березняках неморальные виды полностью отсутствуют, наибольшая доля в видовом составе приходится на луговые виды. По мере взросления первого поколения R видов (березы, ивы, осина)

луговые и сорные виды теряют господствующее положение и к 40 годам неморальные, бореальные и нитрофильные виды составляют в сумме более 72%. В 60-летних березняках луговые и сорные виды не отмечены. Для сравнения на этом же рисунке приведено соотношение эколого-ценотических групп в сообществах биотопа JldQ, которые можно рассматривать как одну из последних стадий восстановительной сукцессии описанного ряда сообществ. Видно, что общее распределение эколого-ценотических групп достаточно сходно.

Отличия проявляются в том, что в разновозрастном широколиственном лесу, по сравнению со всеми рассмотренными ранее сообществами сукцессионного ряда, больше видов нитрофильной группы и имеются виды луговой группы. Увеличение числа нитрофильных видов связано в вывальной мозаикой и с длительным локальным застаиванием влаги в западинах.

Внедрение луговых видов определяется в первую очередь мозаикой окон распада древесного яруса, создающей хорошо освещенные и дренированные микроместообитания на прикомлевых вывальных буграх.

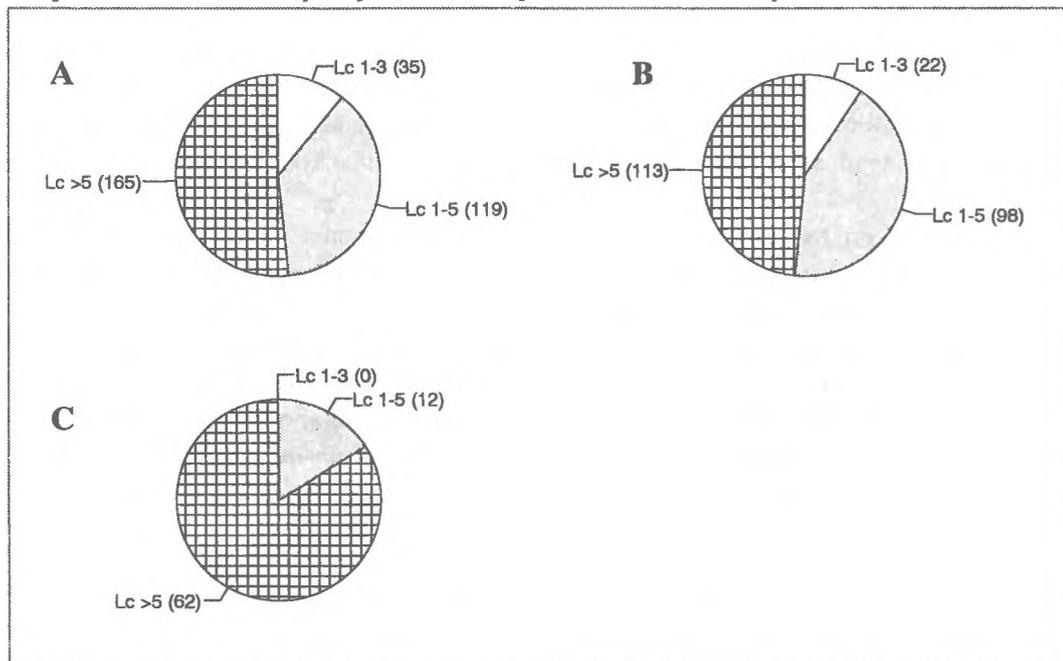


Рис. 2.14. Доля светолюбивых и теневыносливых растений в составе разновозрастного леса, антропогенных и зоогенных полян.

А - реконструированный состав зоогенных полян по набору кормовых растений зубров, В - луговые сообщества биотопа MdlAB, С - разновозрастные широколиственные сообщества биотопа JldQ.

В скобках число видов по группам: Lc 1-3 - очень требовательные к свету, L 1-5 - светолюбивые, Lc >5 - теневыносливые растения.

Fig 2.14. Portion of shade intolerant, and shade tolerant species in species composition of unevenaged broadleaved forest, human-made, and zoogenic glades.

A - hypothetical species composition of zoogenic glades by bison feed species, B - grass communities from MdlAB biotop, C - unevenaged broadleaved forests from JldQ biotop.

Numbers in brackets are number of species by groups: Lc 1-3 - most shade intolerant, Lc 1-5 - shade intolerant, Lc >5 - shade tolerant species.

Анализ биоразнообразия и сукцессионных трендов в разных биотопах заповедника показал, что в настоящее время наибольшее разнообразие эколого-ценотических групп регистрируется в двух контрастных вариантах биотопов: в биотопе разновозрастных широколиственных лесов (JldQ), где высокая степень выраженности микро- и мезомозаики определяет достаточно полный набор эколого-ценотических групп, и в биотопе зарастающих лугов (MdlAB), где процесс инвазии древесных видов уже зашел достаточно далеко, но еще не привел к заметному сокращению светолюбивых видов (Рис 2.13). Однако флористические потери в

биотопе (JldQ) в настоящее время более значительны, чем в биотопе (MdlAB), (см. Табл. 2.8, 2.9), что связано отсутствием в лесном биотопе большой группы светолюбивых видов (Рис 2.14), которое обусловлено не только недостаточными размерами окон в пологе леса, но и, вероятно, отсутствием выпаса диких или домашних животных.

Существующее разнообразие эколого-ценотических групп в разновозрастном широколиственном лесу будет длительно сохраняться, в то время как на зарастающих лугах оно постоянно сокращается. Следует обратить внимание на значительное сходство эколого-ценотической структуры и соотношения светолюбивых и теневыносливых видов во флоре биотопа зарастающих лугов и во флористическом составе кормовых растений зубровых полей заповедника "Беловежская пуща" (по данным Корочкиной, 1969). Эти данные подтверждают неоднократно высказываемые предположения о зоогенной природе луговых сообществ в доагрикультурный период.

2. 7. Заключение.

Проведенное исследование демонстрирует целесообразность комплексного подхода к оценке сукцессионных трендов как конкретных биотопов, так и всего заповедного массива в целом. Разработанный аппарат исследований является перспективным для его использования в лесах охраняемых территорий (включая национальные парки, заказники и пр.) по всей лесной зоне России и сопредельных государств Восточной Европы.

Полученные результаты можно рассматривать как основу для проведения длительных наблюдений за процессами смен, вызванных введением заповедного режима. Целесообразно организовать систему постоянных площадей в пределах выделенных биотопов и использовать эти площади для организации биоценотического и популяционного мониторинга на территории заповедника, концентрируя на них большинство исследований специалистов по разным группам растений, животных, грибов и пр. Такой подход даст возможность уточнить конкретные детали реконструкции биогеоценотического покрова и более аргументированно судить о темпах и направлениях сукцессионных процессов. Одной из наиболее актуальных задач для рассматриваемого заповедника является организация исследования на основе методических подходов, изложенных в главе I (разделе 3).

Учитывая господствующие тенденции сукцессионных процессов в исследованных биотопах: формирование сомкнутых теневых лесов с малым видовым разнообразием, особенно световой флоры, следует обратить внимание на необходимость разработки методов по сохранению разнообразия светолюбивой флоры (и фауны) в пределах еще сохранившихся луговых биотопов в заповеднике или его охранной зоны.

На основании проведенных исследований предлагаются следующие рекомендации по поддержанию видового разнообразия и формированию устойчивой демографической структуры лесообразующих пород для модельного массива:

- 1) для ценозов с полночленной структурой популяций древесных видов необходимо поддерживать режим абсолютного заповедания;
- 2) для залежных лесных сообществ внутри засечного массива и примыкающих к нему на расстоянии до 100-150 м рекомендовать режим абсолютного заповедания и организовать сеть постоянных площадей для популяционного мониторинга;
- 3) для залежных лесных сообществ, расположенных на удалении более 200 м от стены засечных участков, предложить активный занос семян дуба, ясеня, клена остролистного, липы;
- 4) для производных сообществ, возникших после различных рубок, желателно проводить мероприятия по содействию семенному возобновлению широколиственных видов деревьев;
- 5) для охранной зоны необходимо разработать систему мероприятий по рациональному использованию вторичных лесов и выгонов с целью сохранения видового разнообразия светолюбивой лугово-опушечной флоры.

Приложение к главе 2.

Видовой состав эколого-ценологических групп в исследованных биотопах. Заповедник "Калужские Засеки".

The species of different ecological-coenotic groups in studied biotops

Biotops	JldQ	JlQ	RlrQ	RlrB	RlaB	RliB	MdlAB	MdlC	JslQ	UsQ	RsOld	UsPn	RsPn	HMds	FMds	RIAln
	20	25	31	18	15	14	18	21	33	58	19	7	11	8	6	8
Ярус А																
Неморальные виды																
<i>Acer campestre L. H</i>		2	3						1	2						
<i>Acer platanoides L.</i>	8	6	8	3			4		12	25						
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	2	14	7	1			3		9	22		1				
<i>Malus sylvestris Mill.</i>			3												1	1
<i>Populus tremula L.</i>	5	7	16	14	10	12	1		7	10	3				1	1
<i>Quercus robur L.</i>	11	9	27	10	7	7	4		16	32		1				
<i>Salix caprea L.</i>	9		4	10	7	5				3						1
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	1		2	1	1	2										
<i>Tilia cordata Mill.</i>	8	9	24	10	2	3	3		8	37					1	
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	3	5	4	3			2		2	13					1	
<i>Ulmus laevis Pall.</i>			1													
Бореальные виды																
<i>Betula pendula Roth.</i>	14	9	6	12	10	6	4		5	15	9	5	2	2	2	2
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>			2	3	1	3					6					1
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>			2	1	2	4			7	18	4	1				
Боровые виды																
<i>Pinus sylvestris L.</i>					1	1			1	2	11	7	8	1		3
Черноольховые виды																
<i>Alnus glutinosa (L.) Ч Gaertn.</i>									2							8
<i>Alnus incana (L.) Moench.</i>																1
<i>Padus avium Mill.</i>			2													
<i>Salix fragilis L. B</i>																1
Ярус В																
Неморальные виды																
<i>Acer campestre L.</i>	6	13	8	1			6		17	15						
<i>Acer platanoides L.</i>	11	13	7	9	4		1		14	20	4	5				
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	14	17	1	4	4				12	8		1				
<i>Malus sylvestris Mill.</i>	5	1	3	2			3		1	3	5	2		1	2	3
<i>Populus tremula L.</i>		3	3	3	4	1	4		2	2	4		1		1	3

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Pyrus communis</i> L.		1									2					1
<i>Quercus robur</i> L.	8	4	7	10	8	3	4		3	4	17	6	1	2	2	2
<i>Salix caprea</i> L.	5	4	4	2	5	3	6	1	1							
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	12	6	13	12	11	8	2		5	5	7	6				
<i>Tilia cordata</i> Mill.	17	19	26	15	4	1	6		23	49	4	4		1	1	
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	17	19		4		1	5		26	19		1				
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1								1							1
<i>Corylus avellana</i> L.	19	21	25	18	13	15	12		27	46	11	7		1	1	
<i>Euonymus europaea</i> L.	3	2	1	2					13							1
Неморальные виды																
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	4	1	5	1	1	1			1	3	1					1
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	4	1	4	2	6	5	1		1	7	2	2			1	
<i>Viburnum opulus</i> L.	1		1													1
Бореальные виды																
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			1	1	1	3					5			1		2
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	3	2	2	2	6	8			7	14	8	6	2	1		2
<i>Frangula alnus</i> Mill.	4	1	8	10	7	3	1		1	2	13	2			1	2
<i>Sambucus racemosa</i> L.						2					1					
Боровые виды																
<i>Pinus sylvestris</i> L.											1		8	1		1
<i>Juniperus communis</i> L.					1											
Черноольховые виды																
<i>Padus avium</i> Mill.	12	3	9	3	1		1		5	7					1	2
<i>Ribes nigrum</i> L.									1							2
Водно-болотные виды																
<i>Salix fragilis</i> L.																2
<i>Salix triandra</i> L.																1
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Salix aurita</i> L.							1				1		1			2
<i>Salix cinerea</i> L.	2		1	1	1	1	8				2				2	2
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.							1									
<i>Salix myrtilloides</i> L.							1									1
<i>Salix phylicifolia</i> L.						2	2			1						

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Ярус С																
Неморальные виды																
<i>Acer campestre L.</i>	16	15	11	3	2	1	5		26	23						
<i>Acer platanoides L.</i>	19	21	15	8	5		9	2	26	48	8	1	1	2	1	1
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	16	20	4	6	6	2	6	1	22	32						
<i>Malus sylvestris Mill.</i>	3	1	3	4			5	3	1	5	3	1	1	1		
<i>Populus tremula L.</i>	6	5	12	9	1	10	4	1	3	14	11	1	3		1	1
<i>Pyrus communis L.</i>											1	1		1		
<i>Quercus robur L.</i>	8	2	15	13	6	6	9	4	4	12	15	5	10	2	1	3
<i>Salix caprea L.</i>			1	2	1	5	4	5	1	2	5					
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	6	9	16	7	11	10	3		4	20	9	6	5	1	1	
<i>Tilia cordata Mill.</i>	11	12	27	15	5	4	6	2	9	39	2	3				
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	8	11	3	3			2		24	19						
<i>Corylus avellana L.</i>	11	13	21	15	9	13	6	1	14	22	16	5	5		1	
<i>Euonymus europaea L.</i>	18	22	14	10	1	2	3		28	30						
<i>Euonymus verrucosa Scop.</i>	9	1	12	3	1	5				16	2	3				
<i>Lonicera xylosteum L.</i>	5	7	22	15	14	14	2		1	18	5	7			1	
<i>Rosa majalis Herrm.</i>											3			1		1
<i>Viburnum opulus L.</i>	3	2	14	14	7	12	4		2	9	4	2			1	1
<i>Dentaria bulbifera L.</i>										17						
<i>Dryopteris filix-mas (L.) Schott</i>	13	18	25	10	8	10	7		26	38	2	3			1	1
Неморальные виды																
<i>Epipactis helleborine (L.) Crantz</i>										1						
<i>Equisetum hyemale L.</i>		2		1	1	2			2	3						
<i>Festuca altissima All.</i>										2						
<i>Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.</i>										5						
<i>Galeobdolon luteum Huds.</i>	18	18	29	18	14	14	9		31	58	10	4			1	
<i>Galium odoratum (L.) Scop.</i>	16	12	5	3	1		1		24	27					1	
<i>Geranium robertianum L.</i>	7	4	2	3	1				2	2						
<i>Glechoma hederacea L.</i>	6		20	12	3	5	11	7		21	3	1		1	4	5
<i>Glechoma hirsuta (Endl.) W.K.</i>	10	18							30	16		2				
<i>Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Hart.</i>						1										
<i>Lamium maculatum (L.) L.</i>				1	1		2			9						

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Lathraea squamaria</i> L.							1									
<i>Lathyrus niger</i> (L.) Bernh.			2													
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	6	7	16	5	3	4	4		5	29	2				1	
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.														1		
<i>Lunaria rediviva</i>	1								9							
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. et Germ.										2					1	
<i>Melica nutans</i> L.			9	2	1	9				6	9		2	2	1	
<i>Mercurialis perennis</i> L.	7	11	17	2	3	1	2		25	41						
<i>Milium effusum</i> L.	11	13	12	6	4	1	1	2	27	37		2			1	
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.											1					
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.						1			1	1						
<i>Orchis mascula</i> (L.) L.							1									
<i>Paris quadrifolia</i> L.	4	2	11	6	2	3			2	18	2	1			1	
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt							1			1						
<i>Poa nemoralis</i> L.			15	5	5	7	4	1		4	10	2	2	1	3	7
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	10	11	17	9	4	6	2		20	30	1				2	2
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce						1				2						
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	18	17	26	12	7	3	8		30	51					2	
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	13	7	23	9	6	3	10	1	13	27	1	2			1	5
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2		15	7	3	4	5		1		3				2	3
<i>Stachys sylvatica</i> L.	4	9	6	2			5		16	13					1	
<i>Stellaria holostea</i> L.	17	14	29	16	9	13	8	1	28	46	17	6	1	3	3	1
<i>Stellaria nemorum</i> L.	4	10	7	2	1		1		16	17					1	2
<i>Vicia sylvatica</i> L.	1		1		2	1										
<i>Viola hirta</i> L.											1			1	1	
<i>Viola mirabilis</i> L.	12	15	22	10	3	12	2		15	23						
<i>Betula pendula</i> Roth.			1	3	1	1	6	7		1	4		10			1
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			3								2			1		
Бореальные виды																
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		3			1	8			2	10	2	1	4	1		2
<i>Daphne mezereum</i> L.										1						
<i>Frangula alnus</i> Mill.	4	1	10	10	10	8				7	12	5	4	1		

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Rubus idaeus L.</i>	1	2	1			2	2		4	9	8	5	5	2	2	2
Бореальные виды																
<i>Sambucus racemosa L.</i>						2					2			1		1
<i>Melampyrum pratense L.</i>			1	2	1	1	1	2			1		5			1
<i>Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm.</i>								1								
<i>Orthilia secunda (L.) House</i>	1			1	2	1					8	1	2			
<i>Oxalis acetosella L.</i>			1				2									
<i>Pyrola minor L.</i>							2			1			1			
<i>Pyrola rotundifolia L.</i>	1		4	4	9	3	1				4	2	4			
<i>Rubus saxatilis L.</i>	2	1	6	6	1	6			7	13	12	4				2
<i>Solidago virgaurea L.</i>	1		7	5	5	4	5	6		4	15	3	8	4	2	1
<i>Vaccinium myrtillus L.</i>											1		1			
Боровые виды																
<i>Pinus sylvestris L.</i>							1				1		3	1		1
<i>Juniperus communis L.</i>						1					7					1
<i>Achyrophorus maculatus (L.) Scop.</i>								1								
<i>Antennaria dioica (L.) Gaertn.</i>											1		3			1
<i>Calamagrostis epigeios (L.) Roth</i>		1	4	1			3	3			5		10	6	1	2
<i>Campanula rotundifolia L.</i>											2			2		
<i>Chamerion angustifolium (L.) Holub</i>			1				2				7		3	3		5
<i>Chimaphila umbellata (L.) W. Barton</i>											1		5			
<i>Festuca valesiaca Gaudin</i>								1			4		4	2		1
<i>Helichrysum arenarium (L.) Moench</i>														2		
<i>Helictotrichon pubescens (Huds) Pilg.</i>				1												
<i>Herniaria glabra L.</i>															1	
<i>Hieracium pilosella L.</i>							2	4			3		6	6		1
<i>Koeleria glauca (Spreng.) DC.</i>													10	2		1
<i>Myosotis micrantha Pall. ex Lehm.</i>							1	2			1					

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Pteridium aquilinum (L.) Kuhn</i>										2		2	2			
<i>Sedum acre L.</i>														4		
<i>Sedum telephium L.</i>					1		2				4		1	4	1	
<i>Vaccinium vitis-idaea L.</i>													1			
<i>Veronica officinalis L.</i>				1	1	1	3	1			5		2	1	1	
<i>Viscaria vulgaris Bernh.</i>								1			4		1	4		
Черноольховые виды																
<i>Alnus glutinosa (L.) Gaertn.</i>																1
<i>Alnus incana (L.) Moench.</i>										1						1
<i>Padus avium Mill.</i>	10	6	11	5	1		4		9	14					1	2
<i>Aconitum septentrionale Koelle</i>										1						1
<i>Angelica archangelica L.</i>										1					1	
<i>Athyrium filix-femina (L.) Roth</i>	13	11	16	8	4	10	7		21	19	1					
<i>Caltha palustris L.</i>								2	1							1
<i>Cardamine amara L.</i>	1						4		6	1					1	1
<i>Cardamine impatiens L.</i>			6							2						
<i>Cardamine parviflora L.</i>										1						
<i>Cardamine pratensis L.</i>							1			7						
Черноольховые виды																
<i>Carex cespitosa L.</i>							1	4								
<i>Carex nigra (L.) Reichard</i>								1			3				1	1
<i>Carex remota L.</i>	4	2							1	1						
<i>Chrysosplenium alternifolium L.</i>	3	2		2			1		6	7					2	2
<i>Cirsium oleraceum (L.) Scop.</i>			1				3	1	6	1					1	1
<i>Crepis paludosa (L.) Moench</i>			4	2	1	2	6	1	2	6					1	
<i>Dactylis glomerata L.</i>	1		3	3	1		6	6	2	1	1			5	4	1
<i>Deschampsia caespitosa (L.) Beauv.</i>	1	3	2	2	10	3	6	16	1	5	7	3		1	3	6
<i>Elytrigia repens (L.) Nevski</i>							4	4			4			2		
<i>Epilobium montanum L.</i>	2	1	5	2	3	3			1	1						1
<i>Equisetum sylvaticum L.</i>	6	1	16	3	6	9	12	9	5	18	6	4		1	3	3
<i>Filipendula ulmaria (L.) Maxim.</i>	11	10	15	1	6	4	11	9	16	15	1			1	6	7
<i>Galium rivale (Sibth. et Smith) Griseb.</i>														1		1

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Geum rivale L.</i>			1				10	6	5	7	3	4			5	4
<i>Heracleum sibiricum L.</i>							2	3							4	
<i>Humulus lupulus L.</i>									1							4
<i>Impatiens noli-tangere L.</i>	1		9	2	1		3		1	15					1	4
<i>Lycopus europaeus L.</i>									1							
<i>Lysimachia nummularia L.</i>	5	5	3		3	1	7	9	2	1	1				1	4
<i>Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.</i>	5	6	4				3		12	4						2
<i>Mentha arvensis L.</i>							2	6	3						1	4
<i>Moehringia trinervia (L.) Clairv.</i>		1	1								1	3	1			
<i>Myosotis caespitosa K. F. Schultz</i>							1	5								3
<i>Myosotis palustris (L.) L.</i>							3	4	2							
<i>Myosotis sparsiflora Pohl</i>															1	
<i>Myosoton aquaticum (L.) Moench</i>											1					
<i>Poa palustris L.</i>		2	1					6	1					1	1	3
<i>Poa remota Forsell.</i>											3				1	
<i>Polemonium caeruleum L.</i>															4	
<i>Polygonum bistorta L.</i>			1					1								
<i>Solanum dulcamara L.</i>	1						1		2							3
<i>Taraxacum officinale Wigg.</i>	1			2	1		5	11	1	1	2		2	2		
<i>Thalictrum aquilegifolium L.</i>		1	6	8	2	1		1	1	2	2			1	3	2
<i>Thelypteris palustris Schott</i>			1													
<i>Urtica dioica L.</i>	15	17	9	7	2	2	11	3	25	22	1	1		1	3	7
<i>Valeriana rossica P. Smirn.</i>						2	1				2			1	2	3
<i>Veronica longifolia L.</i>																2
Водно-болотные виды																
<i>Salix triandra L.</i>																1
<i>Agrostis stolonifera L.</i>																1
<i>Alisma plantago-aquatica L.</i>								2	2							2
<i>Carex pseudocyperus L.</i>								2								1
<i>Carex rostrata Stokes</i>								2								
<i>Carex vesicaria L.</i>								4	1	1						
Водно-болотные виды																
<i>Comarum palustre L.</i>																1

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Drosera rotundifolia</i> L.													1			
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.								3								
<i>Equisetum fluviatile</i> L.								2					1			1
<i>Equisetum palustre</i> L.										1			1			
<i>Galium palustre</i> L.	2						3	4	2						1	2
<i>Galium uliginosum</i> L.							1	5							1	3
<i>Geranium palustre</i> L.			2	6	2		2		1		1				4	1
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.								2								
<i>Glyceria plicata</i> (Fries) Fries								2								1
<i>Iris pseudacorus</i> L.																1
<i>Juncus articulatus</i> L.								4								
<i>Juncus conglomeratus</i> L.								2								
<i>Juncus effusus</i> L.		1						4	1	1			1			3
<i>Juncus filiformis</i> L.													1			
<i>Juncus tenuis</i> Willd.								1		1						
<i>Lycopus europaeus</i> L.							2	4	1							5
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	5		2	2	1	1	9	4	3	3	4	4		1	1	8
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert							2		3						1	4
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.													1			
<i>Poa trivialis</i> L.							4	9			5			2		
<i>Polygonum hydropiper</i> L.									1							1
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.																1
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.								1								
<i>Rumex aquaticus</i> L.																4
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.							6	4	2						1	7
<i>Scutellaria galericulata</i> L.							7	5								
<i>Stachys palustris</i> L.							5									3
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.										1						
<i>Typha latifolia</i> L.																1
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne																1
<i>Valeriana officinalis</i> L.			1	1	1											
<i>Veronica beccabunga</i> L.								2	1							1

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Viola palustris</i> L.																1
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Achillea millefolium</i> L.			2	1			6	16			8			8	3	2
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.											1					
<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz.								2								
<i>Alchemilla gracilis</i> Opiz.				1												
<i>Alchemilla subcrenata</i> Buser								2								
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. (Coll.)							10	13								
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	1		1		1					1	6			2	3	2
<i>Androsace filiformis</i> Retz.														1		
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		1	3	5	2		7	3		1	7			3	3	5
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.											1					
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.																2
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.											1			1		
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl											2			2	1	
<i>Artemisia absinthium</i> L.														3		
<i>Artemisia campestris</i> L.														4		
<i>Artemisia vulgaris</i> L.																1
<i>Atriplex patula</i> L.								2								
<i>Bellis perennis</i> L.							1	2								
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.														2		
<i>Bidens tripartita</i> L.																1
<i>Briza media</i> L.			2				3	11			2			1		
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub							1			1				5		3
<i>Campanula glomerata</i> L.											1					
<i>Campanula patula</i> L.		1	2	1	2	1	7	13			2			1	1	
<i>Campanula persicifolia</i> L.											2			1		
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.								2								
<i>Carduus nutans</i> L.								3			1			2		
<i>Carex acuta</i> L.																2
<i>Carex cinerea</i> Poll.																1

Глава II

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Carex contigua</i> Hoppe			2													
<i>Carex echinata</i> Murr.								2					1	2		1
<i>Carex flava</i> L.											2			1	1	1
<i>Carex hirta</i> L.	1				2		4	4	1		3			3	2	2
<i>Carex leporina</i> L.		2	1				1	8			3	3	1	1		1
<i>Carex muricata</i> L.										2						
<i>Carex pallescens</i> L.			2	1	1	1	1	4		1	15		3	2	2	
<i>Carex praecox</i> Schreb.											1			3		
<i>Carex vulpina</i> L.								2								1
<i>Carum carvi</i> L.								5						1		
<i>Centaurea jacea</i> L.							2	16			6			4	1	
<i>Centaurea pseudophrygia</i> C. A. Mey.							2								1	
<i>Cerastium arvense</i> L.							1									
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries							2	8			3			4		
<i>Chamomilla suaveolens</i> (Pursh) Rydb.								2								
<i>Chelidonium majus</i> L.										1	1					1
<i>Chenopodium album</i> L.											1					
<i>Cichorium intybus</i> L.								2						1		
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. S. Str.		2					4	1						1		3
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.											2					1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.		1												1		
<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.											3					
<i>Convolvulus arvensis</i> L.							1							1		
<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br.						1	4	10			2				1	2
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Crepis tectorum</i> L.														1		
<i>Cuscuta europaea</i> L.								2								
<i>Cynoglossum officinale</i> L.														1		
<i>Cynosurus cristatus</i> L.							2	14								
<i>Daucus carota</i> L.														1		
<i>Dianthus deltoides</i> L.								9								
<i>Dianthus fischeri</i> Spreng.								2								

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	1
<i>Echinops sphaerocephalus L.</i>								1								
<i>Epilobium collinum C. C. Gmel</i>				2												
<i>Epilobium palustre L.</i>							1	4								
<i>Epilobium tetragonum L.</i>								4								
<i>Equisetum arvense L.</i>			1	1	2		4	1			1			1	1	
<i>Erigeron acris L.</i>														1		
<i>Erigeron annuus (L.) Pers.</i>								4						1		
<i>Eryngium planum L.</i>														1		
<i>Erysimum cheiranthoides L.</i>								2								
<i>Euphorbia virgata Waldst. et Kit.</i>							4	1								
<i>Euphorbia waldsteinii (Sojak) Czer.</i>														4		
<i>Fallopia convolvulus (L.) A. Love</i>								2			1					
<i>Festuca pratensis Huds.</i>							4	14						1	1	1
<i>Festuca rubra L.</i>			2				6	17		1	9			6	2	1
<i>Filipendula vulgaris Moench</i>											3			2		
<i>Fragaria viridis Duch.</i>				9	4									1		
<i>Galeopsis bifida Boenn.</i>			7	5				2								
<i>Galeopsis ladanum L.</i>			1													
<i>Galeopsis speciosa Mill.</i>								3	1	2			2			
<i>Galeopsis tetrahit L.</i>							3	1			3		1	1	2	2
<i>Galium aparine L.</i>							2	3								2
<i>Galium mollugo L.</i>	2		3	2	2	1	6	13		1	12		2	8	3	2
<i>Geranium bogemicum L.</i>											1					
<i>Geranium pratense L.</i>		2		1			2	1			1					
<i>Gnaphalium sylvaticum L.</i>							1	5								
<i>Gnaphalium uliginosum L.</i>								1								
<i>Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.</i>	1															
<i>Gypsophila muralis L.</i>								2								
<i>Hieracium bauhini Bess.</i>															1	
<i>Hieracium caespitosum Dumort.</i>								2					1			
<i>Hieracium flagellare Schlecht.</i>														1		
<i>Hieracium lactucella Wallr.</i>														1		
<i>Hieracium vulgatum</i>											1			1		

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Impatiens parviflora</i> DC.							2			1						
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.			2	1			6	9			14			5	3	
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	1						2	13		1				1	2	1
<i>Leontodon autumnalis</i> L.							2	11		1				1		
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Leontodon hispidus</i> L.						1	2	10			1			1		
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.														1		1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1		1		1		8	15		1	6			2		
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.							3				2			3	1	
<i>Lotus corniculatus</i> L.								1								
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.							1	2								
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.			1					4			4		3	1		1
<i>Luzula pallescens</i> Sw.							1				1					
<i>Matricaria perforata</i> Merat								1			1			1		1
<i>Medicago falcata</i> L.											1			2		
<i>Medicago lupulina</i> L.														2		
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill								3						3		
<i>Nardus stricta</i> L.							2	4						1	1	
<i>Nonea pulla</i> (L.) DC.														1		
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.											2					
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench.	1										1			1		
<i>Phleum pratense</i> L.			1				5	18			4			3	1	
<i>Picris hieracioides</i> L.			1	1	1											
<i>Plantago lanceolata</i> L.							4	13			1			2		
<i>Plantago major</i> L.							2	8								
<i>Plantago media</i> L.			1				1	9			1					
<i>Poa angustifolia</i> L.			3	1	1			1			1		2	3	1	1
<i>Poa annua</i> L.	1	1						4	1							
<i>Poa chaixii</i> Vill.										1						
<i>Poa pratensis</i> L.			1	1			4	9			6			4	3	1
<i>Polygala vulgaris</i> L.					1		2	5			1			2		
<i>Polygonum aviculare</i> L. s. l.								1								
<i>Potentilla anserina</i> L.							1	2								

Приложение к главе 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Potentilla argentea</i> L.							2	8						4		1
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raesch.				1			2	5			12		1	2	3	
<i>Potentilla goldbachii</i> Rupr.			1				4	7			2			1	2	
<i>Primula veris</i> L.			1				3	4			4			2	3	
<i>Prunella vulgaris</i> L.		1	1	2		1	11	18			6	3				
<i>Ranunculus acris</i> L.			3	1		2	4	14		1	5			7	3	
<i>Ranunculus auricomus</i> L.			2	1	2			2		1	2			1		
<i>Ranunculus flammula</i> L.								1								
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.			1				1	6			5			4		
<i>Ranunculus repens</i> L.	10	6	2	3	1	1	11	6	5	7	2	1			3	7
<i>Rhinanthus minor</i> L.			1				2	12								
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Bess.							1									
<i>Rumex acetosa</i> L.	1	1		1			3	11			5			5	3	1
<i>Rumex acetosella</i> L.			1				1	9			6		8	5		
<i>Rumex confertus</i> Willd.		1			1			3	3					2	2	2
<i>Rumex crispus</i> L.								1								
Лугово-опушечные и сорно-рудеральные виды																
<i>Rumex obtusifolius</i> L.							2	2								1
<i>Rumex thyrsoiflorus</i> Fingerh.						1	6	6						1		
<i>Salvia pratensis</i> L.														2		
<i>Scleranthus perennis</i> L.														3		
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.											1					
<i>Senecio jacobaea</i> L.											1			2		
<i>Serratula tinctoria</i> L.			1													
<i>Silene nutans</i> L.		1		1							1		1	2		
<i>Silene viscosa</i> (L.) Pers.					1											
<i>Sonchus arvensis</i> L.								1								
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill											2					
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl								2								
<i>Stellaria graminea</i> L.			1				6	16			4			5	1	1
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.		1							1			1				1
<i>Succisa pratensis</i> Moench			1													
<i>Tanacetum vulgare</i> L.														3		

Приложение к главе 2. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Thalictrum flavum</i> L.														1		
<i>Thalictrum lucidum</i> L.			1				7	2								
<i>Thalictrum minus</i> L.											1					
<i>Thalictrum simplex</i> L.								1			3			1	2	1
<i>Tragopogon orientalis</i> L.							1									
<i>Trifolium alpestre</i> L.											1			1		
<i>Trifolium aureum</i> Poll.							1	4								
<i>Trifolium hybridum</i> L.							2	5								
<i>Trifolium montanum</i> L.							1	5			3			4		
<i>Trifolium pratense</i> L.							1	10			1			3		
<i>Trifolium repens</i> L.			1				2	3			4			3	1	
<i>Trifolium spadiceum</i> L.							1									
<i>Turritis glabra</i> L.											1			1		
<i>Veronica arvensis</i> L.														2		
<i>Veronica opaca</i> Fries														1		
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.								2								
<i>Vicia angustifolia</i> Reichard								2								
<i>Vicia cracca</i> L.			1			1	4	10			2			2		1
<i>Viola arvensis</i> Murr.							3	2		2				2		
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.											1					
<i>Viola tricolor</i> L.							1	4						1	2	

Resume

The “Kaluzskie zaseki” Reserve is situated at the watershed between Oka and Vytebet’ rivers in the South East of Kaluga region (Central European Russia). The area belongs to the broad-leaved forest zone. Total area of the Reserve is ab. 18500 ha. It was organized in 1992 to protect old broad-leaved forests with numerous large oaks (*Quercus robur*) (250-300 yr.).

Numerous ravines and small rivers are located in the preserved area. Bed rocks are represented by sandy-loams and loamy-sands.

An analysis of historical documents showed that the forest core of the Reserve is presented by former government forests. These forests were included in “Zaokskaya Zasechnaya Cherta” (Across-Oka Notch Line) of Russia in XVI century. Strict protection was relaxed after loss of defense value in XVIII century. Part of government forest was sold to private owners, and then was cut and plowed. Oak, pine and spruce planting as well as grazing and mowing were partially spread in the area during XVIII-XX centuries up to reservation. There are 3 types of stands in the Reserve now: 1) broad-leaved uneven-aged stands with tracks of old oak planting (XVIII-XIX centuries) and rare selective cutting, 2) broad-leaved, pine, spruce and mixed stands of natural as well as artificial origin at areas of different history, 4) woodless areas - dry and wet meadows and large glades.

Estimations of forest succession status in the Reserve were done by 2 steps. At the first, permanent plot of 12 ha in the old-growth uneven-aged stand with tree-fall mosaic was placed. Results of detailed analysis of tree species populations in the permanent plot allow to represent structure of forest stand at the late-succession stage (climax stage). At the second step, we have described 15 biotops differed in bedrock, modern vegetation and land use history. Four hundreds plots were placed randomly among these biotops. Description of vegetation including tree, shrub and herb layers was done. Ecological evaluations of biotops, plant species richness estimations, and comparative study of current and potential plant species biodiversity were developed. Succession trends of plant communities were developed by the following signs: 1) species composition, 2) ecological-coenotic structure of communities, 3) number of dominant species in each layers, 4) number of pioneer and shade-tolerant species, 5) ontogenetic structure of tree and shrub populations.

High total floristic richness of trees, shrubs and herbs was found. This floristic richness exists due presence of different biotops formed by preceded land use. Strong habitat differentiation between light-demanded and shade-tolerant herb species was found. Meadows will be replaced by forests in future unless mowed. Broad-leaved and alder (*Alnus glutinosa*) forests will be formed in the Reserve under strict reservation regime.