

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

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

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей 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 «Биоразнообразие» 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.

Редакция

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 p.

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 з – 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 AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, 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

личение доли бореальных видов при снижении pH). Этот материал демонстрирует значительную инерционность в реакциях сосудистых растений на неоднородность среды, что связано как с шириной их экологической амплитуды, так и слабым обменом зачатками между разными микросайтами.

Таким образом, растительность смешанного леса несет все признаки экотона и представляет собой самый сложно организованный и динамичный вариант лесных фитоценозов на моренных суглинках. В связи с усилением позиций ели следует ожидать расширения фитоценозов этого типа в экотопе на моренных суглинках.

По литературным и картографическим данным (карта почв - по Фридланду, 1955 и карта подстилающих пород заповедника - по В.П.Лидову, 1949) большинство почвенных разностей на моренных суглинках, по классификационным признакам, были определены как слабо-средне подзолистые почвы. В таких почвах показатели pH почвенного раствора колеблются в пределах 4.0-4.3 верхних горизонтов и повышаются до 6.2 - в слоях на глубине 50-69 см (Учватов, 1989). Наши исследования показывают, что оподзоливание не является всеобщим и прослеживается только на некоторых разрезах в бассейне р. Таленки. Кроме того, максимальные показатели pH почвенного раствора во всех экотопах оказались нейтрально-слабощелочными (рис. 5.6), а в местах с хорошим дренажем они имеют относительно высокие значения pH (табл. 5.7). Во всех экотопах нами были найдены отдельные микросайты с очень высокими оценками pH (>7.5) и мощным гумусовым горизонтом (до 30 см) без признаков оподзоливания. Существование таких участков свидетельствуют о том, что неморальные фитоценозы могут иметь повсеместное распространение. Остатки неморальных биотопов (хотя и сильно трансформированных) и наблюдаемое усиление позиций липы (см. подраздел 5.5), говорят о реальности восстановительных сукцессий, направленных в сторону усиления позиций неморальных фитоценозов.

Таким образом, в пределах малого речного бассейна на примере разных экотопов удалось показать роль как экологических, так и сукцессионных причин в дифференциации фитоценозов. Оказалось, что интенсивность и направленность сукцессионных процессов определяется экотопической буферностью местообитаний. Наиболее устойчива специфика состава фитоценозов в экотопе на известняках (высокая буферность), промежуточное положение занимает экотоп на тяжелых глинах. Наиболее изменчив (низкая буферность) состав фитоценозов и наиболее ярко проявляются сукцессионные процессы деградации и восстановления в экотопе на моренных суглинках.

5.5. Биоэкологическая и демографическая характеристика территориальных контуров растительности.

Как было показано в предыдущих разделах, особенностью территории Приокско-Террасного заповедника является отсутствие лесных сообществ зонального типа (широколиственных и хвойно-широколиственных), существующих на одном и том же месте в течение времени, превышающем длительность жизни эдификаторов. Вся площадь заповедника за последние несколько столетий была пройдена распахом и пожарами. Самые старые сохранившиеся участки лесов (сосняки и сосняки с елью по гарям и распахам) имеют возраст около 120-160 лет (Каляев, 1969), доминирующий возраст посадок: 40 - 50 лет. Кроме большой интенсивности нарушений лесной площади заповедника, специфической особенностью предшествующего хозяйства были мелкоконтурность всех угодий (лесов, лугов, пашен) и многократное изменение способа использования каждого конкретного участка. Все отмеченные особенности использования территории привели, с одной стороны, к господству в древесном ярусе видов R стратегии (березы, осины, сосны) и ели, а с другой - к одновременному присутствию в большинстве сообществ видов трав, относящихся к разным эколого-ценотическим группам: от луговых до бореальных. Такая сложная и мелкоконтурная мозаика очень затрудняет объединение сообществ и их групп (рассмотренных ранее в п.п. 5.3-5.4) в более крупные контуры растительности. Тем не менее, анализ крупных территориальных контуров растительности необходим для выявления направления и основных путей сукцессионных смен во всем массиве лесов заповедника.

Рассмотренные ранее конкретные растительные сообщества (в классификациях ландшафтов соответствующие фациям или фрагментам элементарного ландшафта) и их группы (соответствующие урочищам или частям катенного комплекса), находящиеся в пределах одного типа подстилающих пород, были объединены в бо-

лее крупные контуры растительности (соответствующие группам урочищ), по современному положению зональных эдификаторов. Основой для выделения контуров растительности послужили планы лесонасаждений заповедника и таксационные материалы лесоустройств 1968 и 1981 г.г., а также карта подстилающих пород (Лидов, 1949), карта пирогенных и антропогенных воздействий (Каляев, 1969), собственные геоботанические и демографические данные 1990-1994 г.г. Всего выделено 10 контуров растительности. Схема расположения контуров представлена на рисунке 5.9.

Границы территориальных контуров растительности были проведены по выделам, где доминируют те или иные зональные эдификаторы в древостое, или где они отсутствуют. Для этого на карте таксационных описаний 1981 г. были отмечены выделы, где в составе древостоя (доля участия от 10 до 1) есть взрослые особи (плодоносящие деревья) зональных эдификаторов: дуба черешчатого, липы сердцевидной и ели обыкновенной. Эти выделы были объединены в группы, где среди зональных эдификаторов имеется 1) только ель (Pc), 2) ель и дуб и/или липа (Mx), 3) только липа или липа и дуб (Br), 4) только дуб (Qr) (см. Рис. 5.10а). Подобным же образом была изготовлена карта размещения зональных эдификаторов в подросте по контурам (рис. 5.10б). Работа была проведена С.Л.Зудиным с помощью системы SDP Марка Островского и системы ARC-View.

1 контур. Широколиственно-мелколиственные леса на известняках, глинах и морене в юго-восточной части заповедника.

Эта территория по лесоустройству 1925 г. (Каляев, 1969) относилась к защитным лесам. Согласно карты И.А.Каляева (рис. 5.11), в начале текущего столетия здесь произрастали сосновые и сосново-еловые леса (возможно это были лесные культуры), березняки и осинники по старым гарям (впоследствии, видимо, послужившие основой для восстановления широколиственных лесов), а также недавно выгоревшие площади, в результате больших пожаров в период с 1900 по 1917 г.г.

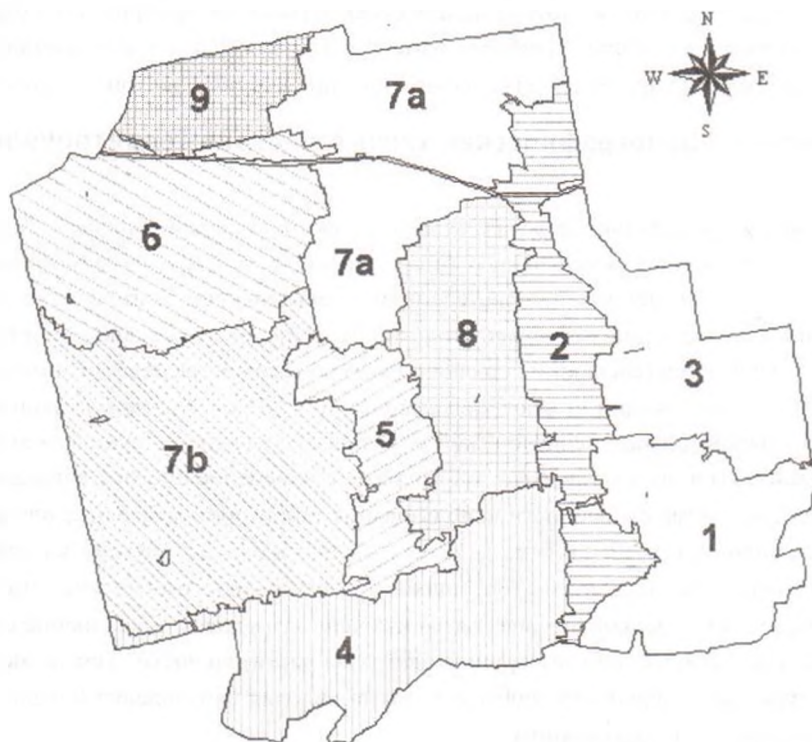


Рис.5.9. Схема расположения контуров растительности на территории заповедника 1-9 контуры, описание см текст.
Fig.5.9. Scheme of allocation of vegetation contours in the Reserve. 1-9 contours, descriptions see the text.

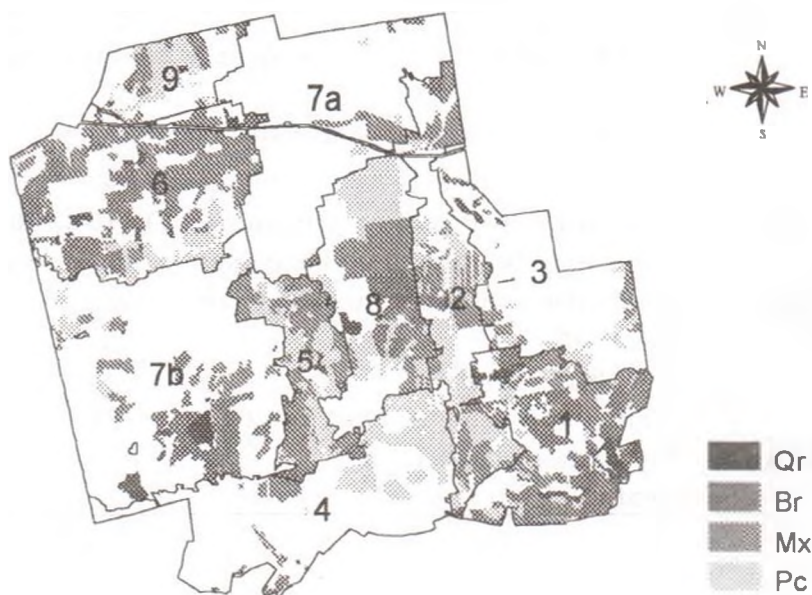


Рис. 5.10а. Размещение зональных эдификаторов в древостое по контурам растительности: Qr (*Quercus*) - дуб, Br (широколиственные деревья) - липа или липа и дуб, Mx (хвойно-широколиственные деревья) - ель и липа и/или дуб, Pc (*Picea*) - ель. 1-9 контуры растительности.

Fig. 5.10a. Distribution of key species in overstory by vegetation contours: Qr (*Quercus*) - oak, Br (broad-leaved trees) - basswood, or basswood and oak, Mx (coniferous and broad-leaved trees) - spruce and basswood and/or oak, Pc - (*Picea*) - spruce. 1-9 - vegetation contours.

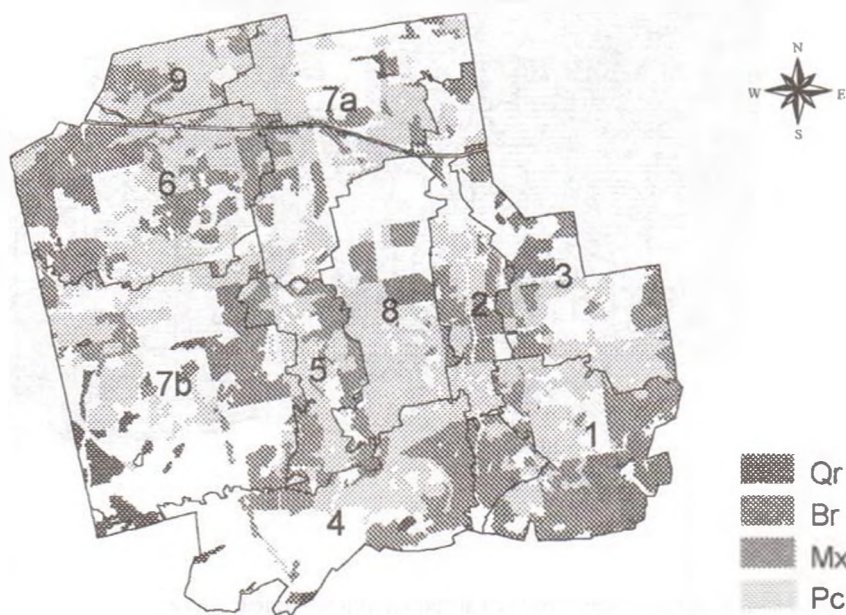












Рис. 5.10б. Размещение зональных эдификаторов в подросте по контурам растительности: Qr (*Quercus*) - дуб, Br (широколиственные деревья) - липа или липа и дуб, Mx (хвойно-широколиственные деревья) - ель и липа и/или дуб, Pc (*Picea*) - ель. 1-9 контуры растительности.

Fig. 5.10b. Distribution of key species in understory by vegetation contours: Qr (*Quercus*) - oak, Br (broad-leaved trees) - basswood, or basswood and oak, Mx (coniferous and broad-leaved trees) - spruce and basswood and/or oak, Pc - (*Picea*) - spruce.

Легенда к рисунку 5.11

Схема парцелл лесных биогеоценозов подвергавшихся активному воздействию до заповедания территории.

- | | |
|---|---|
|  | 0 - Территория не входящая в заповедник. |
|  | 1- Сосняки сохранившиеся к 1900 г. |
|  | 2- Сосново-еловые леса вырубленные в 1890-1900 гг. |
|  | 3- Вторичные березняки по вырубкам и гарям до 1900 г. |
|  | 4- Вторичные осинники по вырубкам и гарям. |
|  | 5- Гари 1938 г. |
|  | 6- Гари 1918 - 1920 гг. |
|  | 7- Площади пройденные пожаром 1900 - 1917 гг. |
|  | 8- Сфагновые болота. |
|  | 9- Дорога. |

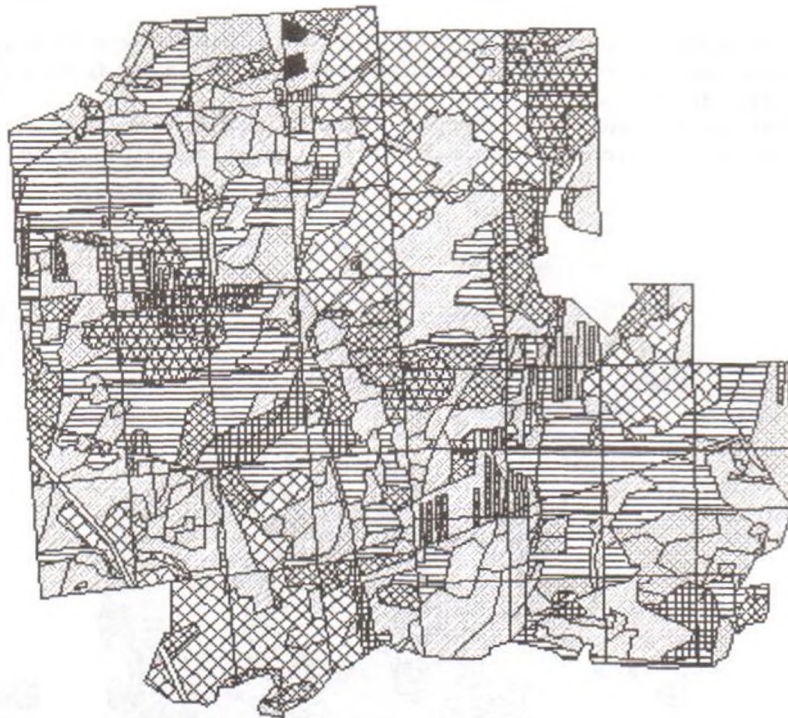


Рис.5.11. Схема размещения участков, подвергшихся антропогенным воздействиям
Fig.5.11. Scheme of allocations disturbed by human activity. 1-9 - vegetation contours.

По данным лесоустройства 1981 г. на 31.6% площади в составе древостоя имеется липа (на части выделов вместе с липой произрастает дуб), на 6.5% - только дуб. Первый контур отличается тем, что широколиственные эдификаторы представлены в древостое наиболее обильно (табл.5.9). Однако, значительная доля площади занята

смешанными (ель и широколиственные виды) и еловыми лесами. Кроме того, в современном древесном ярусе на площади чуть больше трети контура зональные эдификаторы отсутствуют или составляют менее 10%. Анализ распределения зональных эдификаторов в подросте показывает значительное увеличение доли ели, по сравнению с распределением в древостое (рис. 5.9, 5.10).

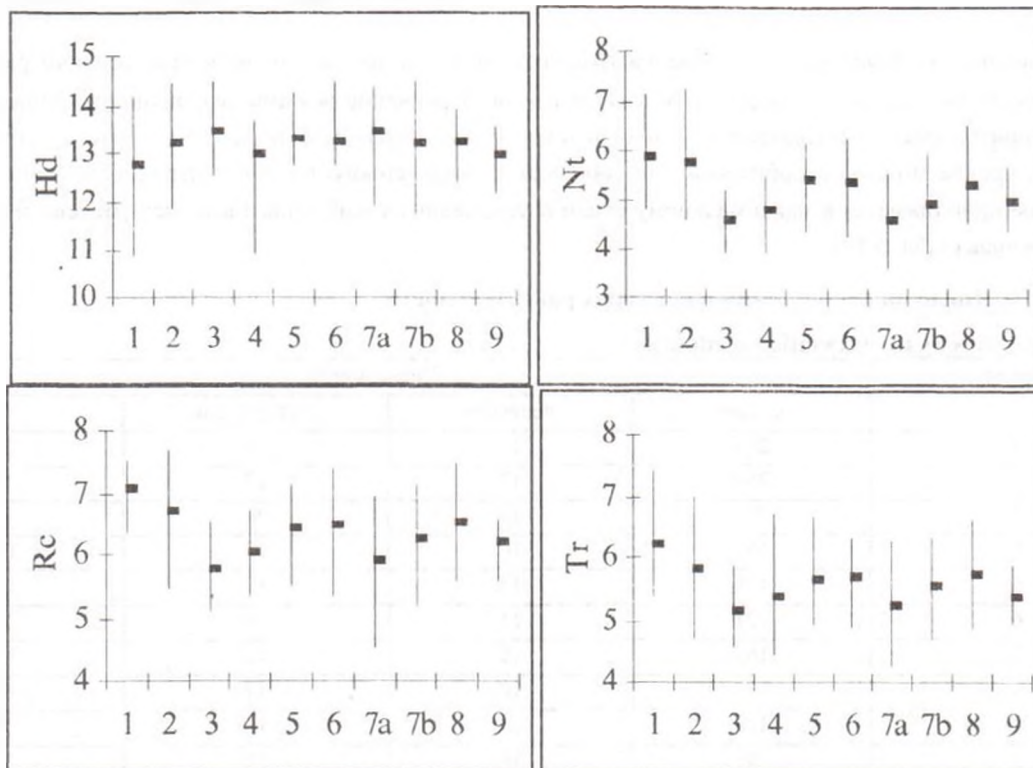


Рис. 5.12. Балловая экологическая оценка контуров растительности. Шкалы: Hd - увлажнения почвы, Nt - богатства почвы азотом, Rc - кислотности почвы, Tr - богатства почвы

Fig. 5.12. Ecological assessment of the vegetation contours by the score. Score scales: Hd - soil humidity, Nt - soil richness of nitrogen, Rc - soil pH, Tr - soil fertility.

Таблица 5.9. Доля площадей, занятых елью (Pc), елью и широколиственными видами (Mx), широколиственными видами (Br), только дубом (Qr) и лишенных зональных эдификаторов (Blank), % площади контура.

Portion of lands covered by spruce (Pc), spruce and broadleaf trees (Mx), broadleaf trees without oak (Br), oak trees (Qr), and areas where key species of trees extinguished (Blank), % of contour area.

Контур	1	2	3	4	5	6	7a	7в	8	9
Общая площадь, га	4418	4242	4063	585.7	2545	6481	6185	9255	4422	1843
древостой										
Pc	5.8	28.7	6.0	17.1	32.0	8.2	0.9	1.7	24.7	26.4
Mx	20.4	26.3	5.8	3.1	47.5	29.3	3.6	5.9	23.7	16.3
Br	31.6	1.9	0.8	0.9	7.3	15.6	1.0	8.1	10.2	1.4
Qr	6.5	0.6	1.6	0.2	0.8	2.1	0.04	2.6	1.3	1.2
Blank	35.6	42.4	85.8	78.4	12.3	44.6	94.5	81.7	39.9	54.5
подрост										
Pc	27.8	28.1	28.0	20.5	38.5	29.7	38.0	19.3	37.8	62.1
Mx	27.8	30.3	19.7	20.2	43.5	31.0	11.6	14.8	10.5	31.6
Br	23.0	2.6	8.9	2.3	3.6	12.1	2.3	4.4	5.5	0
Qr	0.7	0.04	0.4	3.1	0	0.2	0.9	5.3	0	0
Blank	20.5	38.9	42.8	53.8	14.3	26.9	47.0	56.1	46.0	6.2

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что местообитания первого контура, по сравнению с другими, характеризуются наибольшими значениями трофности, богатства азотом, меньшими кислотностью и влажностью (рис. 5.12), т.е. это наиболее благоприятные для произрастания широколиственных лесов участки заповедника, на которых, к сожалению, зональные эдификаторы также утратили свои доминирующие позиции.

Возможно, что более высокие значения трофности и богатства азотом связаны с большим распространением в качестве подстилающих пород известняков и глин. Сравнение режима освещенности в пределах таких больших территориальных подразделений (площадь первого контура 441,8 га) не имеет смысла, этот показатель работает на уровне микростообитания или сообщества, выделенного по доминантам. Общее число видов в этом контуре приближается к максимальному среди исследованных контуров, здесь же отмечено максимальное число видов трав (табл. 5.10).

Таблица 5.10. Число видов растений в контурах растительности

Number of species by the vegetation contours

Контур	Число видов			
	общее	деревьев	кустарников	трав
1	243	13	13	217
2	250	17	15	218
3	77	10	9	58
4	160	10	12	138
5	135	12	13	110
6	121	11	14	96
7а	165	12	12	141
7б	179	10	17	152
8	122	11	15	95
9	96	10	11	75

Расчеты количественного участия в составе флоры контуров видов разных эколого-ценотических групп (табл. 5.11) показали, что рассматриваемый контур отличается большим числом неморальных видов и заметным участием лугово-опушечных видов, что связано с пограничным положением контура по отношению к пойме Оки и большим количеством сенокосных полей в прошлом (часть из них сохранилась до сих пор). Неморальные виды составляют и наиболее стабильную основу флоры первого контура: они господствуют в 5, 4 и 3 классах константности. Это *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura* и др. Наиболее слабо представлены в этом контуре боровые виды.

Детальный демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции с высокой плотностью имеют: липа сердцевидная, береза повислая и, в значительно меньшей степени, дуб. В то же время, сосна и осина имеют явно регрессивные популяции (табл. 5.12). Взрослые особи этих видов представляют собой первое поколение после сплошных рубок 1941-1945 г.г. (Каляев, 1969).

Определение абсолютного возраста разных видов деревьев позволило уточнить эти данные. Несмотря на сплошные рубки, на части выделов остались старые особи дуба (89, 112, 117 лет) и сосны (82, 98, 120 лет). Послевоенное зарастание осуществлялось почти одновременно R стратегами: осинной, сосновой и березами, а также липой. В связи с разными скоростями роста липы и R видов часть R видов уже достигла первого яруса и два из них (сосна и осина) начали выпадать из сообществ (популяции регрессивного типа). В то время инвазия липы, судя по онтогенетическому спектру и абсолютному возрасту разных поколений, продолжает усиливаться по мере старения R видов (табл. 5.12). Так, молодые и средневозрастные особи липы, выходящие в первый ярус, имеют возраст от 30 до 50 лет, а виргинильные - от 20 до 30 лет. Инвазия дуба на некоторых конкретных участках происходит достаточно успешно (рис. 5.10), но в целом плотность популяции очень мала. Следует еще от-

метить, что, несмотря на небольшую плотность и фрагментарный спектр, популяция ели постоянно пополняется (присутствуют как взрослые, так и молодые растения).

Сравнение карт распределения по выделам зональных эдификаторов в составе древостоя и в составе подроста приводит к заключению, что подрост ели появляется не только в выделах с господством березы, осины, сосны, но и в выделах, где имеются взрослые особи ели и/или широколиственных видов (см. рис. 5.9 и 5.10).

Общее число видов деревьев и кустарников в этом контуре достаточно велико (табл. 5.10), но практически все они имеют фрагментарные спектры популяций. Среди кустарников пока только лещина довольно успешно осваивает свободную нишу подростка.

В заключение следует отметить, что рассматриваемый контур имеет тенденции к формированию (в течение следующих двух поколений зональных эдификаторов) широколиственного субклимакса с доминированием в травяном покрове неморальных видов.

Таблица 5.11. Доля разных эколого-ценотических групп видов во флоре контуров растительности, %.

Portion of the ecological-coenotic groups in the vegetation contours flora, %.

Контур	NmA	Nm	BrA	Br	PnA	Pn	HdgA	Hdg	NtrA	Ntr
1	60.8	52.1	11.7	16.5	7.3	7.4	18.1	21.7	11.7	12.4
2	48.2	40.2	24.3	29.5	5.9	6.5	10.7	12.3	14.9	16.2
3	22.3	21.0	55.0	57.9	19.6	17.7	11.8	11.2	8.6	8.7
4	20.1	20.2	40.5	42.7	15.8	14.6	16.7	16.1	11.4	9.8
5	48.5	41.3	31.7	36.9	7.0	7.6	8.1	9.9	14.2	14.3
6	55.1	47.2	29.6	35.0	9.4	9.7	9.4	11.6	8.3	9.8
7a	26.9	23.8	43.6	45.1	11.1	11.2	19.0	19.3	11.2	11.2
7b	32.0	27.3	34.3	38.5	12.7	11.8	21.1	21.8	9.7	9.2
8	50.9	42.4	30.8	36.5	8.6	8.5	11.5	12.7	9.3	12.0
9	30.9	25.8	41.2	45.7	6.0	6.6	27.1	26.5	9.0	6.9

• Примечание. Буква А означает, что в колонке приведены расчеты с учетом обилия видов.

• Note. Index A means that the column show data calculated into account the species abundance.

Таблица 5.12. Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников в границах изученных контуров растительности (численность счетных единиц шт. на 1 га).

Ontogenetic structure of tree and shrub populations into the studied vegetation contours (number of counted units st. per ha)

Древесные виды	Онтогенетические состояния								
	Контур 1	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Acer platanoides</i> L.						5			
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			5						
<i>Betula pendula</i> Roth		325	600	275	325	220	230	17.5	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		625	7.5	12.5	57.5	32.5	55		
<i>Corylus avellana</i> L.			550	82.5	12.5		137.5		
<i>Frangula alnus</i> Mill.		5	7.5						
<i>Malus sylvestris</i> Mill.					5				
<i>Padus avium</i> Mill.		5	11						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.			17.5	5		7.5	5		
<i>Pinus sylvestris</i> L.					5		80	5	
<i>Populus tremula</i> L.		5			20	112.5	275	5	
<i>Quercus robur</i> L.		7.5	32.5	17.5	30	45	55	82.5	5
<i>Salix caprea</i> L.		20	30				5		
<i>Sorbus aucuparia</i> L.			25			5			
<i>Tilia cordata</i> Mill.		32.5	525	850	525	350	195		
Контур 2		im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			2.5	10	2.5		5		

Таблица 5.12. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Betula pendula</i> Roth		10	32.5	35	45	60	35	2.5
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		2.5	22.5	42.5	30	85	41.5	
<i>Corylus avellana</i> L.		2.5	2.5		2.5	15		
<i>Euonymus verrucosa</i>		2.5						
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		2.5						
<i>Padus avium</i> Mill.		7.5						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		950	157.5	157.5	80	145	30	
<i>Pinus sylvestris</i> L.				7.5	35	42.5	57.5	2.5
<i>Populus tremula</i> L.				5		25	2.5	
<i>Quercus robur</i> L.		20	2.5	17.5	15	10	17.5	5
<i>Salix fragilis</i> L.							10	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	2.5	27.5						
<i>Tilia cordata</i> Mill.	10	675	300	350	275	97.5	27.5	
<i>Ulmus laevis</i> Pall.		7.5	2.5	7.5	5	7.5		
Контур 3	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Betula pendula</i> Roth		50		125	325	175		
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.					25			
<i>Pinus sylvestris</i> L.					25	375		
<i>Quercus robur</i> L.				75	50			
<i>Tilia cordata</i> Mill.		825	100	250	150	25		
Контур 4	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Betula pendula</i> Roth	195	500	177.5	60	70	72.5	10	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2.5	90	15	47.5	7.5	7.5	2.5	
<i>Euonymus verrucosa</i> L.			7.5	2.5	2.5			
<i>Frangula alnus</i> Mill.		15	25	10	25	7.5	2.5	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		15	2.5	10	65			
<i>Padus avium</i> Mill.		40	62.5	55	2.5	7.5		
Древесные виды	Онтогенетические состояния							
Контур 4	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		175	230	182.5	50	47.5	10	
<i>Pinus sylvestris</i> L.		77.5	5	20	135	222.5	47.5	
<i>Populus tremula</i> L.			2.5			2.5		
<i>Quercus robur</i> L.		147.5	82.5	100	7.5		2.5	
<i>Salix caprea</i> L.			2.5					
<i>Sambucus racemosa</i> L.		2.5	2.5	2.5				
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		145	37.5	5				
<i>Tilia cordata</i> Mill.		42.5	50	20	2.5			
<i>Ulmus laevis</i> Pall.			2.5					
<i>Viburnum opulus</i> L.		2.5						
Контур 5	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.		2.5	7.5		17.5	65	32.5	
<i>Betula pendula</i> Roth		2.5	5	12.5	35	32.5	10	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2.5	2.5	2.5	10	35	20	5	
<i>Corylus avellana</i> L.		12.5	2.5		2.5	10		
<i>Frangula alnus</i> Mill.		2.5						
<i>Fraxinus excelsior</i> L.		2.5						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2.5	375	107.5	27.5	70	175	15	
<i>Pinus sylvestris</i> L.					7.5	10	15	2.5
<i>Populus tremula</i> L.				2.5	52.5	7.5		
<i>Quercus robur</i> L.		17.5	5	12.5	10	7.5	2.5	
<i>Sambucus racemosa</i> L.		2.5	2.5		7.5			
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		35			2.5			
<i>Tilia cordata</i> Mill.	20	375	275	145	100	32.5	17.5	

Таблица 5.12 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Контур 6	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Acer platanoides</i> L.		97.5						
<i>Betula pendula</i> Roth			20	7.5	20	37.5	2.5	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.				12.5	15	12.5	5	
<i>Euonymus verrucosa</i> L.		17.5	15	5	5			2.5
<i>Frangula alnus</i> Mill.		27.5	5	5	45	5		
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		7.5	20	10	20	7.5		
<i>Malus sylvestris</i> Mill.		12.5						
<i>Padus avium</i> Mill.		22.5	5	5				
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	45	200	20	15	27.5	45	7.5	
<i>Pinus sylvestris</i> L.			2.5	5	17.5	27.5	40	
<i>Populus tremula</i> L.		5		2.5	30	47.5	2.5	
<i>Quercus robur</i> L.	5	20	2.5	32.5	5	12.5	12.5	2.5
<i>Salix caprea</i> L.					5			
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	35	250	7.5					
<i>Tilia cordata</i> Mill.	72.5	875	245	237.5	165	95	17.5	
Контур 7а	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Betula pendula</i> Roth		45	217.5	207.5	165	140		
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	375	165	157.5	132.5	75	25	7.5	2.5
<i>Frangula alnus</i> Mill.		35	50	25	7.5			
<i>Padus avium</i> Mill.		2.5						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		90	102.5	57.5	15	2.5		
<i>Pinus sylvestris</i> L.			2.5	7.5	40	57.5	5	
<i>Populus tremula</i> L.		5		27.5	42.5	10		
<i>Quercus robur</i> L.		177.5	15	7.5	2.5		5	2.5
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		575						
<i>Tilia cordata</i> Mill.		132.5	100	25	2.5	7.5		
Древесные виды	Онтогенетические состояния							
Контур 7б	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.			5	2.5			2.5	
<i>Alnus incana</i> L.		2.5	2.5					
<i>Betula pendula</i> Roth		50	62.5	60	95	67.5	12.5	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	5	22.5	32.5	52.5	50	12.5	5	
<i>Corylus avellana</i> L.		20				10		
<i>Euonymus verrucosa</i>		2.5	2.5					
<i>Frangula alnus</i> Mill.		10	17.5	87.5	72.5	25	10	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		47.5	7.5		10			
<i>Malus sylvestris</i> Mill.				2.5				
<i>Padus avium</i> Mill.		37.5	5	5				
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		7.5	2.5	2.5	7.5	2.5		
<i>Pinus sylvestris</i> L.			20	22.5	20	65	17.5	
<i>Populus tremula</i> L.		2.5	2.5	27.5	62.5	90	7.5	2.5
<i>Quercus robur</i> L.	5	155	10	7.5	12.5	7.5	2.5	
<i>Sambucus racemosa</i>		7.5		2.5				
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		237.5	2.5					
<i>Tilia cordata</i> Mill.	37.5	375	82.5	102.5	32.5	12.5		
Контур 8	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
<i>Acer platanoides</i> L.			2.5	10	7.5			
<i>Betula pendula</i> Roth		7.5	87.5	82.5	77.5	27.5	12.5	2.5
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		5	5	27.5	50	67.5	25	
<i>Frangula alnus</i> Mill.			102.5	67.5				
<i>Juniperus communis</i> L.				2.5				
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.		80	135	162.5	37.5	62.5	12.5	
<i>Pinus sylvestris</i> L.						20	10	

Таблица 5. 12. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus tremula L.</i>		5		62.5	175	12.5	7.5	
<i>Quercus robur L.</i>		42.5	200	20	10	2.5	7.5	
<i>Salix cinerea L.</i>			5			2.5		
<i>Sorbus aucuparia L.</i>		35	75	12.5				
<i>Tilia cordata Mill.</i>		400	425	475	37.5	17.5	2.5	
<i>Viburnum opulus L.</i>		10	5					
Контур 9	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	s
<i>Betula pendula Roth</i>		35	57.5	72.5	82.5	77.5	2.5	
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	5	27.5	17.5	15	50	55		
<i>Euonymus verrucosa Scop.</i>		20	5					
<i>Frangula alnus Mill.</i>		12.5	52.5	62.5	112.5	2.5		
<i>Fraxinus excelsior L.</i>				2.5	2.5			
<i>Lonicera xylosteum L.</i>		2.5			2.5	2.5		
<i>Malus sylvestris Mill.</i>		2.5	2.5	2.5				
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>	55	700	425	162.5	47.5	30	5	
<i>Pinus sylvestris L.</i>		2.5		12.5	30	52.5	47.5	7
<i>Populus tremula L.</i>		7.5			12.5	47.5	20	5
<i>Quercus robur L.</i>		135	22.5	5	20	12.5		
<i>Salix caprea L.</i>		240	5					
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	47.5	275	17.5					
<i>Tilia cordata Mill.</i>	20	242.5	77.5	20	20	5		
<i>Viburnum opulus L.</i>			2.5					

Древесная синузия в этом контуре будет иметь предельно сокращенный набор широколиственных видов (восстановление популяций клена остролистного, ильма и, тем более, ясеня вряд ли произойдет в связи с отсутствием плодоносящих особей этих видов) и примесь ели. Площади, занятые сосной и березами, будут сокращаться. В связи с регрессивным характером популяций сосна быстрес выпадет из состава древесной синузии, а березы могут сохраниться дольше (в ранге ассектаторов). Лугово-опушечная флора при отсутствии антропогенных воздействий (кошение и выпас) очень сильно сократит свое присутствие в контуре, боровые виды могут полностью выпасть из состава сообществ контура или предельно сократят свое присутствие и обилие.

2 контур. Мелколиственно-еловые леса (с примесью культур сосны) на морене, известняках и глинах в долине реки Тадепки.

Южная часть контура (в кв. 40 и 37) в 1925 году была отнесена к охраняемым лесам Господствующим типом в начале века были сосновые леса, преимущественно культуры (на современных таксационных картах культуры четко просматриваются в кв. 31 и 19а, на карте, составленной А.И.Каляевым (рис. 5.11), культуры сосны просматриваются в кв. 31а и 19 - западная часть). Как и первый контур, эта территория в начале века была пройдена пожарами, а долина Тадепки местами распаивалась (см. раздел 5.2).

Анализ карт (рис. 5.9, 5.10) показывает, что рассматриваемый контур существенно отличается от первого контура. В этом контуре как в древостое, так и в подросте почти полностью отсутствуют выделы, где имеются только широколиственные виды. Из табл. 5.9 видно, что при значительном сходстве размеров 1 и 2 контуров на долю выделов с широколиственными видами в древостое контура 2 приходится 1.9% от общей площади, а на долю выделов только с дубом - 0.6%, что в 10-15 раз меньше, чем в контуре 1. В то же время доля выделов с участием ели возросла почти в 5 раз (28.7% по сравнению с 5.8%), а доля выделов, не имеющих зональных эдификаторов в древостое, близка к таковой в 1 контуре (35.6% и 42.4% соответственно). Доли зональных эдификаторов в древостое и в подросте в этом контуре близки, т.е. в данном контуре, в отличие от предыдущего, ель занимает приблизительно равные позиции и в древостое, и в подросте. Интересно отметить, что имеются выделы, где в древостое среди зональных эдификаторов отмечается только ель, а в подросте уже встречаются и ель, и липа.

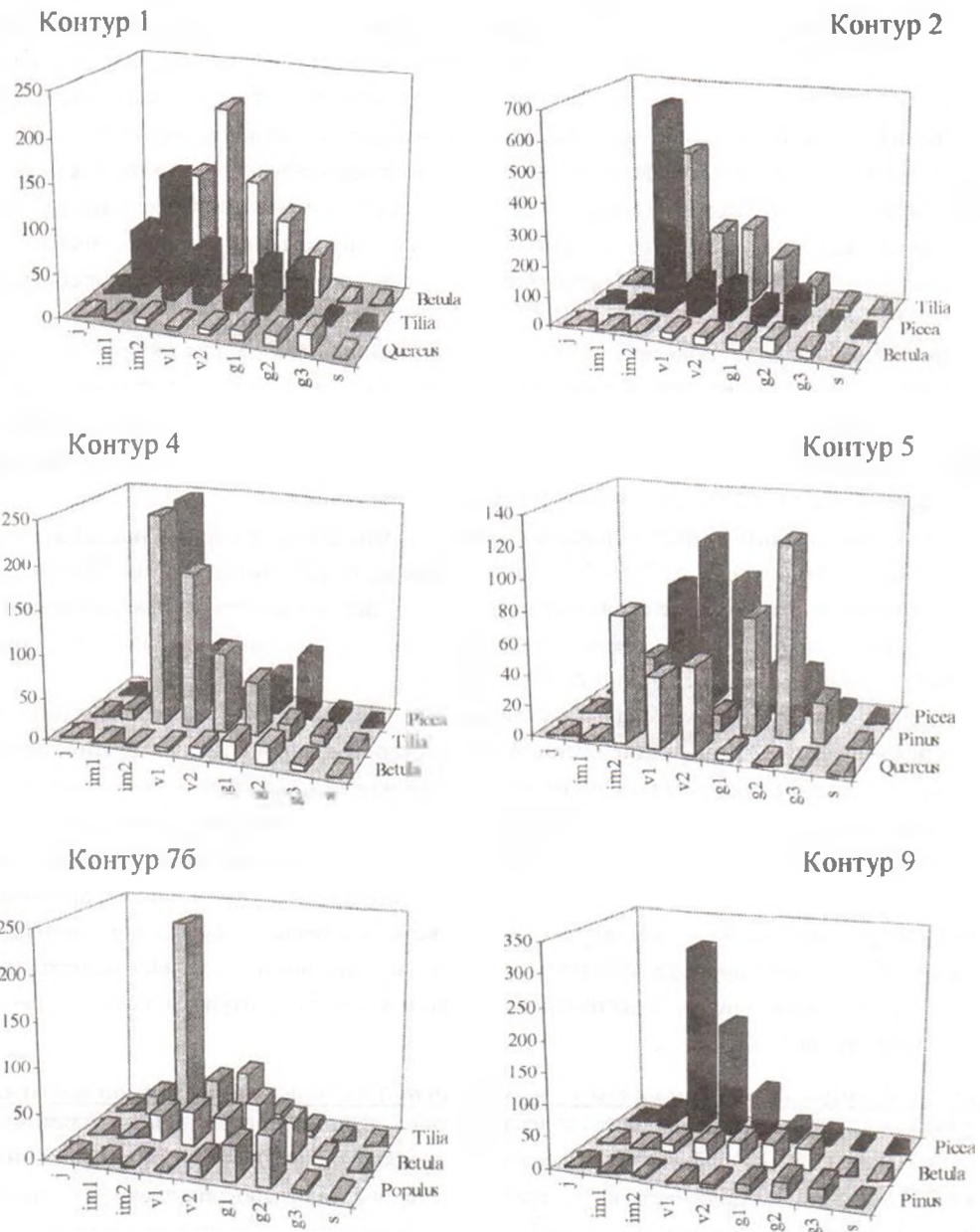


Рис. 5.12. Примеры онтогенетических спектров популяций деревьев в контурах растительности. По оси X - онтогенетические состояния, по оси Y - численность счетных единиц, шт на 1 га
 Fig. 5.12. Examples of the ontogenetic spectra of trees for the vegetation contours. X axis - ontogenetic stages, Y axis - number of counted units, st. per ha.

Экологический анализ показал, что местообитания рассматриваемого контура, по сравнению с первым контуром, отличаются несколько меньшими значениями трофности, богатства азотом, несколько большей кислотностью и влажностью, однако диапазоны по большинству исследованных факторов значительно перекрываются (рис. 5.12). Общее число видов в этом контуре максимальное - 250 по сравнению со всеми выделенными контурами. Максимально и число видов деревьев и кустарников, а число видов трав равно таковому в первом контуре - 218 (табл. 5.9).

Количественное распределение по эколого-ценотическим группам близко к таковому в предыдущем контуре: здесь также по числу видов господствует неморальная группа, лидерство ее усиливается при учете обилия. Однако, в отличие от предыдущего в данном контуре на второе место выходят бореальные виды, на третье - нитрофильные виды. Анализ константных видов (табл. 5.13) показывает, что к 4 классу константности (5 класс отсутствует) относятся как бореальные (*Calamagrostis arundinaceae*, *Oxalis acetosella*), так и неморальные (*Aegopodium podagraria*) - виды. В 3 классе виды этих же групп присутствуют практически в равном числе.

Следует отметить, что бореальных видов не являются лидирующими во флоре контура, несмотря на значительное участие ели как в древостое, так и в подросте. Именно в этом контуре находится наибольшее число выделов с участием ели от 7 до 10 единиц в формуле древостоя, хотя от площади всего контура такие участки составляют незначительную долю.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные популяции с высокой плотностью имеют два зональных эдификатора: ель и липа. Популяции берез повислой и пушистой имеют нормально-регрессивные спектры, а популяция сосны - регрессивный спектр. Очень малая плотность отмечена в популяциях вяза и дуба, но в них встречаются особи почти всех возрастных состояний. Остальные виды деревьев и кустарников имеют фрагментарные спектры и малую плотность популяций.

Определение абсолютного возраста деревьев показало, что сосна и березы представлены особями, по крайней мере, двух поколений: сосна: 50-70 и 120-140 лет; береза: 40-60 и около 100 лет. Пополнение популяций ели и липы происходило практически непрерывно, но у ели этот период длился по крайней мере последние 100-120 лет, а у липы только 60-70 лет. Пополнение популяций дуба происходило и происходит эпизодически: отдельные взрослые деревья дуба имеют возраст от 40 до 120 лет.

Таким образом, контур 2 принципиально отличается от контура 1 по роли ели в ходе сукцессионных смен. Этот вид завоевывает господствующие позиции как в древостое, так и в подросте. Инвазия ели в этом контуре длится несколько дольше, чем инвазия липы, и в этом отношении ель имеет некоторые преимущества по сравнению с липой и дубом. Однако, незначительное преобладание площадей выделов, в подросте которых нет ели, а присутствует липа, и площадей, где оба вида присутствуют одновременно над выделами, где имеется только ель, дает возможность предположить, что в следующем поколении сформируется елово-широколиственный субклимакс. В древесной синузии, во всяком случае в первых поколениях, видимо будет господствовать ель. В травяном покрове, учитывая высокую константность не только неморальных, но и бореальных трав, обе группы видимо будут содоминировать. Как и в первом контуре, лугово-опушечные и боровые виды предельно сократят свое обилие.

3 контур. Сосново-березовые леса (включая культуры сосны) на морене в восточной части заповедника.

Контур включает сосняки, сосново-еловые леса (частично культуры) и вторичные березняки по вырубкам и гарям (восточные части кв.33, 39, большая часть кв.20); сосняки и березняки по гарям и площадям, пройденным пожаром в 1917-20 г.г. (большая часть кв.32, южная часть кв.20 и северо-западная часть кв.33). Кроме того, небольшую площадь занимают сфагновые лесные болота. Значительная часть выделов контура была вырублена в 1941-45 г.г. Господствующий возраст деревьев в контуре - 30-50 лет.

Этот контур существенно отличается от двух предшествующих тем, что на большей части его площади (85%) в древесном ярусе отсутствуют зональные эдификаторы (рис. 5.9). Только 6% площади приходится на выделы с участием ели и 5,8% - на выделы с участием ели и широколиственных видов. Это соотношение свидетельствует о значительно более сильном преобразовании древесного яруса в данном контуре, по сравнению с предыдущими. В то же время по соотношению в подросте площадей с участием зональных эдификаторов и без них рассматриваемый контур сходен с контуром 2 (табл. 5.9). Характерной чертой рассматриваемого контура можно считать сравнительно недавнее начало массовой инвазии ели в сообществе с господством в древесном ярусе R стратегов (сосна, березы). Сравнение карт распространения зональных эдификаторов в подросте с картой антропогенных нарушений (рис. 5.10 - 5.11) показывает, что большая часть выделов, лишенных подроста зональных эдификаторов, приходится на гары 1918-20 г.г. Достаточно крупные массивы этих гарей еще не ос-

воены елью, липой и дубом в связи с тем, что их размеры значительно больше радиусов репродуктивной активности этих видов.

Таблица 5.13. Константные виды в контурах растительности (2-5 классы константности)

Constant species in the vegetation contours (2-5 constancy classes)

Номера контуров	1	2	3	4	5	6	7a	7b	8	9
<i>Acer platanoides</i>	3					2			4	
<i>Aegopodium podagraria</i>	5	4			2	3			4	3
<i>Ajuga reptans</i>	3				2	2				3
<i>Asarum europaeum</i>	4				2	3				
<i>Betula pubescens</i>				3			3		4	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3	4	5	4	3	3	4	5	5	4
<i>Campanula persicifolia</i>										3
<i>Carex digitata</i>					2	2				3
<i>Carex pilosa</i>	3				2	3		3	4	3
<i>Convallaria majalis</i>	3	3	3	5	3	3	3	5	5	5
<i>Dryopteris carthusiana</i>		3		4	2	3		3	4	3
<i>Equisetum pratense</i>					2					
<i>Euonymus verrucosa</i>	3	3			2	3				3
<i>Fragaria vesca</i>		3		3	2	2	3			4
<i>Frangula alnus</i>			4		2	3	4	4	4	
<i>Galeobdolon luteum</i>	3	3			2	3			4	
<i>Galium intermedium</i>	4	3			2	2				
<i>Galium mollugo</i>							3			
<i>Geum urbanum</i>						2				
<i>Hypericum maculatum</i>							3			
<i>Hypericum perforatum</i>										3
<i>Juniperus communis</i>										3
<i>Lathyrus vernus</i>	3	3			2	2			4	3
<i>Lonicera xylosteum</i>	3				2	2				
<i>Luzula pilosa</i>			4	3	2	3	3	3	4	4
<i>Maianthemum bifolium</i>		3			3	3	3	3	4	5
<i>Melampyrum pratense</i>			4	4		2	3	3	4	3
<i>Melica nutans</i>					2	2			4	3
<i>Mercurialis perennis</i>						2				
<i>Milium effusum</i>					2	2				
<i>Molinia caerulea</i>			3							
<i>Orthilia secunda</i>					2					3
<i>Oxalis acetosella</i>		4			2					
<i>Padus avium</i>					2	2				
<i>Paris quadrifolia</i>					2	2				
<i>Picea abies</i>		3	4	3	2	3			4	3
<i>Polygonatum odoratum</i>				3	2	2				3
<i>Populus tremula</i>					2	2		3	4	
<i>Potentilla erecta</i>							3			3
<i>Pteridium aquilinum</i>					2	3		3	4	3
<i>Pulmonaria obscura</i>	3				2	2				
<i>Pyrola rotundifolia</i>										3
<i>Quercus robur</i>		3	4	5	3	3	4	4	4	5
<i>Rubus caesius</i>					2					
<i>Rubus idaeus</i>		3		3	2	2				
<i>Rubus saxatilis</i>	4	3	3	3	3	3	3	4	5	4
<i>Sambucus racemosa</i>					2					
<i>Solidago virgaurea</i>				4	2	2		3	4	4
<i>Sorbus aucuparia</i>		3	3	4	2	3	3	4	4	5
<i>Stellaria holostea</i>	4	3			2	3	3	3	5	4

Таблица 5.13. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Tilia cordata</i>	3	3			2	3			4	3
<i>Trientalis europaea</i>			5	4	2	3	4	4	4	4
<i>Urtica dioica</i>	3	3			2					
<i>Vaccinium myrtillus</i>			5	4	2	2	3	3	4	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			4	4	2	2	4	3	4	4
<i>Veronica chamaedrys</i>	3									3
<i>Viburnum opulus</i>	3					2				3
<i>Vicia sepium</i>						2				
<i>Viola canina</i>										3
<i>Viola mirabilis</i>	3	3				2				

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по трофности, богатству азотом и кислотности местообитания этого контура отличаются наименьшими, а по влажности субстрата - наибольшими значениями среди всех выделенных контуров (рис. 5.12).

В этом контуре отмечается как минимальное общее число видов (77), так и минимальное число видов в каждом ярусе, причем если число видов деревьев и кустарников, по сравнению с первыми двумя контурами, сократилось незначительно, то число видов трав уменьшилось почти в 4 раза (табл. 5.10).

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что (в отличие от двух предыдущих контуров) здесь на первом месте по числу видов находится бореальная группа, на втором - неморальная, на третьем - боровая. Следует подчеркнуть, что наибольшее число боровых видов найдено именно в этом контуре.

Учет обилия не изменяет соотношения эколого-ценотических групп видов (табл. 5.11). Анализ константных видов (табл. 5.13) также подтверждает лидирующее положение бореальных видов в этом контуре: как в пятом, так и в четвертом классах константности господствуют бореальные виды: *Calamagrostis arundinaceae*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula pilosa*.

Подробный демографический анализ популяций деревьев в этом контуре не проводился. Анализ таксационных материалов позволяет сделать предварительное заключение, что сосна имеет здесь нормально-регрессивные популяции с высокой плотностью, березы - нормальные популяции также с высокой плотностью, а инвазия осуществляется за счет липы и ели. В качестве источников семян этих видов выступает небольшое число взрослых особей, сохранившихся при рубках и пожарах. Определение абсолютного возраста у особей разных видов деревьев показало, что сосна имеет особи, по крайней мере, трех поколений: 40-60, 80-100 и 120-140 лет; березы и осина - особи двух поколений: 40-60 и 60-80 лет, ель и липа имеют очень небольшое количество особей 40-60 лет, отдельные особи 80-90 лет и массовый подрост в возрасте от 5-10 до 20-25 лет.

В заключение можно отметить, что развитие древесной синузии в рассматриваемом контуре видимо приведет (как и во втором контуре) к формированию южнотаежного субклимакса. Отличительной особенностью данного контура является господство бореальных видов. Неморальные виды в данном контуре, по сравнению с двумя предыдущими, перемещаются на второе место. Кроме того, здесь значительно увеличивается доля боровых видов (табл. 5.11). Еще одной особенностью сукцессионных сообществ данного контура является низкий уровень видового разнообразия, особенно в синузиях трав. И в связи с небольшим радиусом распространения зачатков у большинства трав вряд ли следует ожидать полного восстановления видового разнообразия неморальных и бореальных видов в этом ярусе даже при формировании устойчивой структуры древесной синузии с господством зональных эдификаторов.

Следует также отметить, что наличие больших площадей лишённых взрослых особей зональных эдификаторов, приведет к тому, что восстановление нормальных популяций ели и липы на всей площади продлится в течение жизни не одного поколения R-видов, в первую очередь берез. Формирование последними нормальных популяций, в связи с отсутствием заноса семян зональных эдификаторов, будет способствовать сохранению лу-

гово-опушечной флоры до момента внедрения в разновозрастные березняки липы и ели. Возможность формирования нормальных популяций сосны весьма мала в связи с почти полным отсутствием подроста в настоящее время и малой вероятностью его появления в последующем

4 контур. Сосновые леса (в том числе и культуры) с вкраплениями березняков на морене в южной и юго-западной части заповедника.

Контур включает сосновые леса разного возраста: в южной части - кв. 35 (его восточная часть), 36 и 36а - это сосняки 80-90 лет, сформировавшиеся после рубок сосновых лесов и отчасти березняков, существовавших здесь в начале века (Каляев, 1969); в юго-западной части: кв. 34, 34а, 35 (его западная часть) - сосняки 30-40 лет, представляющие собой второе послерубочное поколение, сформировавшиеся, главным образом, по гарям 1918-20 г.г. В 1925 г. леса контура были отнесены к защитным и часть культур сосны, видимо, были посажены в это время.

Для данного контура, как и для предыдущего, характерно отсутствие зональных эдификаторов в древесном ярусе на большей части его территории (78.4%). В первом поколении зональных эдификаторов, осуществляющих инвазию, доминирует ель (17.1%); площадь, приходящаяся на выделы с участием одновременно ели и широколиственных видов минимальная (табл. 5.9). Как видно из карт размещения выделов с зональными эдификаторами в древостое, первоначально инвазия ели и липы началась в старых сосняках, расположенных в непосредственной близости с контуром 2, где имелись источники семян. В дальнейшем, судя по расположению выделов с зональными эдификаторами в подросте (рис. 5.10б), инвазия ели и ели с липой распространилась почти на все старые сосняки 35, 36 и 36 кварталов и на мелколиственные выделы в северной части контура.

Интересной особенностью данного контура является значительное увеличение в подросте по сравнению с древостоем площади совместного обитания ели и широколиственных видов (20.2% и 3.1% соответственно). Это свидетельствует о том, что наличие в древесном ярусе ели не препятствует внедрению широколиственных видов в подрост.

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по трофности, богатству азотом и кислотности местообитания рассматриваемого контура близки к третьему контуру, а по влажности субстрата - ближе ко второму, но отличия, как и в предыдущих случаях, минимальные (рис. 5.12).

В отличие от третьего контура, общее число видов здесь значительно больше (160), число деревьев и кустарников близко к таковому в 1 и 2 контурах, а по числу видов трав (138) контур 4 занимает промежуточное положение между контурами 1 и 2 с одной стороны и контуром 3 - с другой (табл. 5.10). Расчеты участия в составе флоры разных эколого-ценотических групп показали значительное сходство по этому признаку данного контура с третьим. Здесь также на первом месте по числу видов находится бореальная, на втором - неморальная группы. Лугово-опушечная и боровая группы занимают третье место и имеют примерно равное число видов. Эти же соотношения сохраняются и при учете обилия видов (табл. 5.11). По набору константных видов (табл. 5.13) этот контур также ближе всего к третьему контуру, так как в нем константами являются в основном бореальные виды: *Calamagrostis arundinaceae*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus* и др. Высокая константность единственного неморального вида - *Convallaria majalis* определяется его очень широкой экологической амплитудой и большими возможностями инвазии как семенами, так и вегетативным путем.

Подробный демографический анализ показывает, что в этом контуре, в отличие от предыдущих, нормальные популяции в настоящее время имеют не только березы, но и сосна. Однако, принципиальное отличие между популяциями этих видов заключается в том, что березы (при отсутствии липы и ели) способны формировать разновозрастные ценопопуляции в пределах одного выдела. В то же время разновозрастность сосны, до введения заповедного режима и, отчасти, после, поддерживалась за счет появления новых поколений в разных выделах вследствие пожаров и рубок. При исключении этих факторов каждая ценопопуляция будет постепенно переходить в регрессивное состояние и в результате популяция сосны в контуре также приобретет регрессивный характер.

В заключение следует отметить, что демултации в лесах данного контура в общих чертах сходны с таковыми в третьем контуре. Здесь также идет развитие южнотасжского субклимакса с преобладанием бореальных видов над неморальными. Как и в третьем контуре, в связи с наличием больших площадей, не занятых зональными эдификаторами, инвазионные возможности ели значительно больше: у нее больше дальность разноса зачатков и выше семенная продуктивность. Вероятно в течение жизни двух-трех поколений деревьев ель будет играть значительно большую роль в древостое, чем липа и дуб. В течение одного-двух поколений деревьев на площадях, еще не занятых подростом ели и липы, возможно существование сообществ с разновозрастными популяциями берез.

5 контур. Мелколиственно-сосновые леса с елью на морене и известняках в среднем течении реки Паниковки.

Контур включает березняки и осинники 60-70 летнего возраста; сосняки (в том числе сосновые культуры) 50-100 лет, пойменные ольшаники в центральной части 29 кв., приуроченные к притеррасному понижению и долинам двух левых притоков Паниковки, небольшие участки пойменных (юг 24 кв.) и водораздельных ельников (юго-восточная часть 24 кв.). Большая часть выделенного контура в начале нашего века была занята сосновыми и сосново-еловыми лесами, а также вторичными березняками и осинниками по гарям прошлого века. Часть территории контура была пройдена пожаром в 1900-1917 г.г.

Среди всех контуров растительности пятый отличается тем, что на большей части его площади в составе древостоя присутствуют зональные эдификаторы (табл. 5.9). В древесном ярусе наибольшая доля (47.5%) приходится на выделы с одновременным участием ели и широколиственных видов, несколько меньшая - только ели (32%), а выделы с участием только широколиственных видов занимают незначительную площадь (7.3%). Как видно из карт размещения выделов с зональными эдификаторами, инвазия ели опережает инвазию липы и дуба, причем выделы с более молодым древостоем содержат преимущественно ель, а выделы с более старым древостоем - ель и широколиственные виды (рис. 5.9, 5.10). Таким образом, в подросте, по сравнению с древостоем, усиливаются позиции ели и ослабляются позиции широколиственных видов деревьев.

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур предельно близок ко второму контуру - растительности долины Таденки (рис. 5.12). Однако, в отличие от второго контура, общее число видов здесь значительно меньше (135 по сравнению с 250 во 2-м контуре). Столь значительное уменьшение видового состава произошло за счет сокращения числа видов трав (110 по сравнению с 218 во 2-м контуре), в то время как число деревьев и кустарников близко к таковому во 2-м контуре (табл. 5.10).

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что по числу видов в этом контуре неморальная и бореальная группа достаточно близки (с учетом обилия значимость неморальной группы возрастает), на третьем месте находится нитрофильная группа. Данный контур отличается от всех предшествующих также и тем, что в его флоре отсутствуют высококонстантные (4 и 5 класса) виды, в 3 классе константности присутствуют бореальные виды (*Calamagrostis arundinaceae*, *Maianthemum bifolium* и др.), боровой (*Rubus saxatilis*) и неморальный (*Convallaria majalis*) виды.

Подробный демографический анализ показывает, что сосна и осина имеют регрессивные популяции, а березы - нормально-регрессивные: максимум в спектре перемещается в сторону генеративных особей в связи с ослаблением процесса возобновления в результате интенсивной инвазии зональных эдификаторов - ели и липы с дубом. Одновременно процесс длительной инвазии привел к формированию нормально-инвазионных онтогенетических спектров ели и липы. Определение абсолютного возраста показывает, что старые ели (110-120 лет) и дубы (115-130 лет) относятся к тому же поколению, что и старые сосны (110-130 лет). Судя по разбросу абсолютного возраста взрослых особей в популяции ели (от 30 до 100 лет) инвазия продолжалась довольно большой промежуток времени (около ста лет), прерываясь рубками и пожарами. Наиболее активно инвазия ели начала осуществляться после организации заповедника, последние 40-50 лет. В связи с малой плотностью популяции

дуба и малой семенной продуктивностью этого вида (а также другими причинами), массовой инвазии дуба не отмечено, однако в некоторых сообществах численность иматурного подростка довольно велика (до 7000 особей/га). Старых лип в рассматриваемом контуре не обнаружено. Возраст генеративных особей липы 30-40 лет, виргинильных - 10-30 лет; учитывая большую численность последних можно заключить, что в настоящее время происходит весьма активная инвазия липы. Однако и по занятой площади, и по доле участия в древостое, ель занимает в данном контуре доминирующее положение, а широколиственные виды - подчиненное.

В заключение следует отметить, что по эколого-ценотической структуре флоры и другим признакам рассматриваемый контур наиболее близок к контуру 2, который также расположен в долине малой речки (второй контур в долине Таленки, пятый - в долине Паниковки). Демутации в лесах данного контура видимо приведут к формированию елово-широколиственного субклимакса. В связи с отсутствием высоко константных видов трудно предположить, какие виды в ходе демутаций будут занимать доминирующее положение, следует только подчеркнуть, что это будут как неморальные, так и бореальные виды.

6 контур. Широколиственно-мелколиственно-сосновые леса на известняках и мереле в северо-западной части заповедника.

Центральная часть контура (включая современную территорию зубрового питомника) сложена березняками и осинниками 70-90 лет с небольшими включениями старовозрастных участков широколиственных лесов (100-120 лет). По данным А.И.Каляева (1969) в начале текущего столетия эти площади были пройдены пожаром (1918-1920 г.г.) и существующие ныне березняки и осинники представляют собой первое послепожарное поколение (рис. 5.11). Периферия контура, наряду с мелколиственными выделами, состоит из выделов с сосновыми лесами, в среднем более молодыми, чем березняки и осинники центральной части. В начале века на этой территории были сосновые и сосново-еловые леса, вероятно представлявшие культуры и с тех пор многократно рубившиеся. В пределах контура имеются и отдельные фрагменты сосняков, возникших после рубок в конце прошлого - начале этого века.

По распределению площадей в древостое и подросте между зональными эдификаторами и прочими видами этот контур ближе всего к первому и второму контурам: около половины площади в древостое и четверть площади в подросте лишены зональных эдификаторов. В этом контуре заметную долю имеют выделы, состоящие только из широколиственных видов (15.6% в древостое и 12.1% в подросте), что сближает его с первым контуром.

Сравнение карт распределения зональных эдификаторов в древесном ярусе и в подросте показало (рис. 5.9, 5.10, табл. 5.9) что процесс инвазии ели опережает процесс инвазии липы и дуба. Так, если в древостое 8.2% площади контура имеют выделы с участием ели, то в подросте этот процент достигает 29.7. Причем, судя по отсутствию заметных изменений в соотношении долей смешанных и чисто широколиственных выделов в древостое и в подросте, увеличение доли ели в подросте идет за счет сокращения площадей еще не занятых зональными эдификаторами.

Экологический анализ геоботанических описаний показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата местообитания рассматриваемого контура близки ко второму (долина Таленки) и пятому (долина Паниковки) контурам (рис. 5.12).

Общее число видов в этом контуре невелико - 121, распределение видов по сингузиям подобно таковому в контуре 5 (табл. 5.10). Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что по этому признаку данный контур очень сходен с контурами 5 и 2. Здесь по числу видов господствуют неморальная и бореальная группы, а с учетом обилия неморальная группа видов выходит на первое место. Данный контур, как и предыдущий, отличается тем, что в его флоре отсутствуют высококонстантные виды (4 и 5 класса), в 3 классе константности присутствуют бореальные (*Calamagrostis arundinacea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*), неморальные (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum*) и боровые (*Pteridium aquilinum*) виды.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции с высокой плотностью имеют липа и ель, со значительно меньшей плотностью - дуб; нормально-регрессивные - березы. Сосна и осина имеют регрессивные популяции (табл. 5.12).

Определение абсолютного возраста деревьев показывает, что пополнение популяции липы происходит наиболее активно последние 20-40 лет, а ели - последние 20-60 лет. В последние годы происходит активная инвазия рябины, бересклета, жимолости и других кустарников, однако популяции большинства видов подлеска имеют очень малую плотность и фрагментарные спектры. В подросте встречаются единичные особи клена остролистного.

В заключение следует отметить, что демулационные тенденции рассматриваемого контура наиболее близки к таковым в первом контуре. Здесь также можно ожидать формирование широколиственного субклимакса с участием ели и с господством в травяном покрове неморальной группы видов. Однако сукцессионные процессы происходят в этом контуре на более низком уровне видового разнообразия, чем в первом контуре, и при значительно большем участии ели и ее спутников.

7а контур. Сосново-березовые леса на морене в северо-восточной части заповедника.

Контур сложен в основном молодыми сосновыми и березовыми лесами (40-60-летними). Большая часть лесов контура сгорела в начале текущего столетия (гари 1918-1920 г.г.), а северо-восточная часть лесов контура сгорела в 1938 г. По периферии контура в начале века существовали сосняки (вероятно представленные культурами), вторичные березняки и осипники, возникшие на гарях в конце предыдущего века и с тех пор рубившиеся не один раз. Последние массовые рубки датируются 1941-45 г.г.

Рассматриваемый контур отличается от всех остальных максимальной долей площади в древостое (95.4%), на которой отсутствуют зональные эдификаторы. Наиболее близки к нему по этому параметру контуры 3, 4 и 7в (табл. 5.9). Вероятно такое соотношение площадей, занятых эдификаторными и пионерными или R (сосна, осина, березы) видами в древостое можно объяснить тем, что в этом контуре наибольшая доля площади занята молодыми гарями. Для подроста характерно иное, по сравнению с древостоем, распределение площадей, занятых зональными эдификаторами и свободными от них. За время, прошедшее с момента заповедания в подрост активно внедрялась ель: ее доля в подросте составляет 38% по сравнению с 0.9% в древостое. Доля выделов, где ель и широколиственными видами в подросте растут вместе составляет только 11.6%.

Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур наиболее близок к третьему и четвертому контурам (рис. 5.12), часть лесов которых также возникла на обширных гарях 1918-20 г.г.

Общее число видов в этом контуре значительно больше, чем в третьем (165 по сравнению с 77) и близко к таковому в 4 контуре (160), а число видов трав даже больше, чем в 4 контуре (табл. 5.10).

Расчеты количественного участия в составе флоры контура разных эколого-ценотических групп также показали его сходство с контурами 3 и 4. Все три контура (7а, 3, 4) имеют большое число бореальных и несколько меньшее -неморальных видов.

Константные виды в этом контуре те же, что в контурах 3 и 4, но класс их константности ниже. Здесь присутствуют бореальные виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium myrtillus* и др., а также неморальный вид - *Convallaria majalis*.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции с высокой плотностью характерны для берез: пушистой и бородавчатой. Осина, сосна, липа и ель имеют нормально-регрессивные популяции с небольшой плотностью, дуб - инвазионно-нормальные (табл. 5.12). У остальных видов спектры популяций - фрагментарные, что свидетельствует об эпизодических возможностях приживания особей.

Рассматриваемый контур по количественным параметрам анализируемых признаков наиболее близок к контурам 3 и 4. Здесь также формируется южнотаежный субклимакс с доминированием бореальных видов.

7в контур. Сосново-березовые леса с осиной на морене и известняках в юго-западной части заповедника

Контур сложен молодыми сосновыми, березовыми и осиновыми лесами (40-60-летними), в которые вкраплены небольшие участки более старых сосняков, широколиственных лесов и ельников (90-100 лет). По данным А.И.Каляева на территории двух кварталов контура (26 и 27) в конце XVIII века была пашня. Около половины контура в конце прошлого - начале текущего столетия была занята сосновыми лесами, вторичными березняками и осинниками по гарям. Небольшие площади в южной части контура представляют собой леса по гарям 1918-1920 г.г., кроме того, примерно половина контура в северной его части была пройдена пожарами в 1900-1917 г.г. Последние массовые рубки датируются 1941-45 г.г.

Данный контур имеет наибольшую площадь - 925,5 га. По соотношению площадей в подросте и древостое, занятых зональными эдификаторами, рассматриваемый контур близок к контурам 3, 4 и 7а. отличие проявляется лишь в несколько большей площади, занятой широколиственными эдификаторами в древостое. Как и во всех перечисленных выше контурах площадь, занятая зональными эдификаторами в подросте в 2,5 раза больше, чем в древостое (18,3% и 43,9% соответственно). Как и в 3, 4 и 7а контурах в подрост наиболее активно внедрялась ель (19,3% ели по сравнению с 4,4% широколиственных видов и 5,3% дуба). Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур наиболее близок к четвертому контуру (рис. 5.12). По общему числу видов и их распределению рассматриваемый контур близок 4 и 7а, отличаясь лишь несколько большим числом кустарников и трав (табл. 5. 10)

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что число бореальных видов в этом контуре несколько ниже, чем в 3, 4 и 7а, но эта группа все еще доминирует. Число неморальных видов напротив несколько выше, чем в перечисленных выше контурах.

Высоко константными видами (5 и 4 классы константности) в данном контуре являются: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. Большая часть из этих видов распространяется птицами, а остальные обладают значительной вегетативной подвижностью. вполне возможно, что они маркируют первые волны инвазии трав, кустарников и деревьев на площади, лишенные растительности в связи с пожарами или распашками.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции имеют березы: пушистая и бородавчатая и осина; сосна - нормально-регрессивные, а липа, дуб и ель инвазионно-нормальные (табл. 5.12). Определение абсолютного возраста показывает, что в популяциях липы и ели постоянно идет пополнение новыми особями (взрослые особи имеют возраст от 20 до 70-80 лет). Кроме липы и ели, в лесные сообщества контура активно внедряется рябина обыкновенная. Среди кустарников наиболее успешно инвазию осуществляет крушина ломкая, в меньшей степени - бересклет бородавчатый, жимолость, лещина.

В заключение следует отметить, что данный контур, по рассмотренным признакам занимает промежуточное положение между контурами 2 и 5, с одной стороны, и 3, 4 и 7а, с другой. В связи со значительным преобладанием в подросте выделов с елью, мы полагаем, что в ближайшем будущем здесь более вероятно формирование южнотаежного субклимакса.

8 контур. Сосново-осиново-березовые леса на морене в средней части водораздела между Пышниковкой и Гаденкой

В настоящее время большая часть контура сложена молодыми сосновыми, березовыми и осиновыми лесами (40-60-летними), в южной части контура находятся участки более старых сосняков, с небольшими вкраплениями ельников и широколиственных лесов. Большая часть контура в конце прошлого - начале текущего столетия была занята сосновыми лесами, вторичными березняками и осинниками по гарям. Небольшие площади по периферии контура составляют леса, пройденные пожарами в 1900-17 г.г., в северо-западной части 25 кв. леса сформировались по гари 1938 г. Большая часть контура была вырублена в 1941-45 г.г.

В этом контуре в древостое более половины площадей занято зональными эдификаторами, причем чисто еловые и смешанные по составу эдификаторов выделы представлены практически в равном соотношении (24.7 и 23.7% соответственно), достаточно велика и доля чисто широколиственных выделов (10.2%). В подросте усиливаются позиции ели, но не за счет освоения новых площадей (как это отмечалось ранее почти во всех контурах), а за счет перераспределения площадей, где присутствуют зональные эдификаторы. Причины ослабления темпов экспансии зональных эдификаторов пока непонятны.

Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам: трофности, богатству азотом, кислотности и влажности субстрата рассматриваемый контур наиболее близок к шестому контуру (рис. 5.12).

По общему числу видов и их распределению рассматриваемый контур близок к 6 контуру и относится к группе контуров с небольшим числом видов, особенно трав (табл. 5.10). Все маловидовые контуры характеризуются большой долей площадей, на которых недавно были пожары.

Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что и по этому признаку данный контур наиболее близок к пятому контуру. Здесь преобладают неморальные виды, а с учетом обилия доля их составляет более 50%. Высоко константными (5 и 4 классы константности) в данном контуре являются бореальные: *Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, неморальные: *Convallaria majalis*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* и даже боровые виды: *Pteridium aquilinum*. Высокая константность *Pteridium aquilinum* в травяном покрове подтверждает данные А.И.Каляева о давнем присутствии в контуре сосновых лесов. В отличие от предыдущего контура в видовом составе трав имеются как быстро распространяющиеся виды начальных фаз экспансии лесного покрова на нарушенные территории, так и виды более поздних фаз (*Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* и др.).

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции имеют березы: пушистая и бородавчатая; нормально-регрессивные - осина, регрессивные - сосна. Липа, дуб и ель имеют инвазионно-нормальные популяции (табл. 5.12). Наиболее старые сосны имеют возраст более 120-130 лет, березы - более 100 лет, ели и дубы - около 80-90 лет, а липы - около 60-80 лет. В настоящее время в леса контура, помимо ели, липы и дуба, внедряются рябина обыкновенная, крушина ломкая и другие виды.

Значительное сходство рассматриваемого контура с пятым позволяет заключить, что здесь прослеживаются тенденции к формированию (в течение следующих двух-трех поколений зональных эдификаторов) широколиственного субклимакса с доминированием в травяном покрове неморальных видов и с заметным участием бореальных видов. Как и в предшествующих контурах, площади, занятые мелколиственными видами и сосной будут сокращаться.

9 контур. Сосновые леса с елью и березой на морене в северо-западной части заповедника

Это самый небольшой по площади контур, расположенный вблизи села Данки. Лесные участки его часто распахивались. В настоящее время значительная часть контура сложена молодыми сосновыми лесами (40-60-летними), с небольшими вкраплениями более старых (70-80 лет) сосняков, ельников и широколиственных лесов. В составе контура находятся два сфагновых болота. Большая часть контура в конце прошлого - начале текущего столетия была лесной. Это были сосновые, сосново-еловые леса, березняки и осинники по гарям. Небольшие площади по периферии контура составляют леса, пройденные пожарами в 1900-1917 г.г.; леса, сформировавшиеся по гарю 1918-20 г.г. (рис. 5.11). Большая часть контура была вырублена в 1941-45 г.г.

В древостое этого контура чуть меньше половины площади занято зональными эдификаторами, причем доминируют выделы с участием ели (26.4%), меньшую долю составляют выделы со смешанным составом эдификаторов (16.3%), а доля чисто широколиственных выделов минимальная (1.4%). В подросте значительно усиливаются позиции ели (62.1%) за счет освоения новых площадей (как это отмечалось ранее почти во всех контурах, кроме контура 8) и увеличивается площадь выделов со смешанным составом эдификаторов (31.6%), а выделы с широколиственными видами и только с дубом полностью отсутствуют.

Экологический анализ показал, что по всем исследованным факторам рассматриваемый контур наиболее близок к четвертому контуру (рис. 5.12). Среди всех исследованных контуров наименьшие значения баллов трофности и богатства азотом имеют 3, 4, 7а, к ним примыкает 9, а балловая оценка по pH в 9 контуре несколько выше, чем в остальных перечисленных. Однако практически все отличия находятся в пределах одного балла.

По общему числу видов и их распределению рассматриваемый контур так же, как и третий, относится к контурам с небольшим видовым богатством, причем, если число видов деревьев здесь сильно не убывает по сравнению с остальными контурами, то число видов трав уменьшится значительно (табл. 5.10). Расчеты количественного участия в составе флоры данного контура разных эколого-ценотических групп показали, что этот контур по соотношению неморальных и бореальных видов наиболее близок к контурам 3, 4, 7а и отчасти 7в (где преобладают бореальные виды) и отличается от них лишь несколько большим участием лугово-опушечных видов. Среди высоко константных видов (5 и 4 классы константности) в данном контуре также больше бореальных *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, чем неморальных: *Convallaria majalis*, *Stellaria holostea* видов.

Демографический анализ показывает, что среди деревьев нормальные полночленные популяции имеют березы: пушистая и бородавчатая; нормально-регрессивные - осина и сосна. Липа, дуб и ель имеют инвазионно-нормальные популяции, причем плотность популяции ели выше как в молодой фракции, так и в зрелой (табл. 5.12). В настоящее время в лесах контура активно распространяются рябина обыкновенная, крушина ломкая и другие виды. Интересно отметить присутствие в этом контуре, как и в 5, единичных молодых и взрослых особей ясеня, так же как в 1, 6, 8 - клена остролистного. Это обстоятельство показывает, что деградация экотопа не является причиной отсутствия данных видов и при условии заноса зачатков видовое разнообразие древесной синузны может увеличиваться.

В заключение следует отметить, что рассматриваемый контур входит в самую большую группу контуров (3, 4, 7а, 7в и 9), для которых характерна наиболее мощная экспансия ели и бореальных видов, приводящая к формированию южнотаяжного субклимакса. Эта экспансия осуществляется при разном уровне видового богатства, однако ни в одном из контуров число видов не достигает максимальных значений. Для всех обсуждаемых контуров, кроме девятого, характерно наличие огромных площадей (более 80%), не имеющих зональных эдификаторов в древостое, что связано с недавними обширными пожарами.

Таким образом, проведенный анализ показывает, что, если на уровне сообществ и биотопов основные тенденции демулационных процессов позволяют (по крайней мере в течение жизни существующих поколений) ожидать значительных различий, проявляющихся в усилении позиций неморальных или бореальных комплексов, то на уровне территориальных комплексов растительности эти различия проявляются слабо. Такое положение объясняется очень мелкой мозаикой хозяйственного преобразования территории (в том числе и лесотаксационных выделов). Отдельные сообщества и биотопы, имеющие разный состав и структуру, вследствие, в первую очередь, антропогенных воздействий, соседствуют друг с другом и находятся в пределах радиуса репродуктивной активности основных ценозообразователей. Причем, в связи с особенностями репродуктивной биологии основных ценозообразователей, на первое место по интенсивности освоения всех вариантов сообществ (кроме сомкнутых липняков) выходит ель, а липа и дуб отстают от нее.

Учитывая, что наиболее значимым фактором в сукцессионных процессах на территории заповедника в настоящее время выступает экспансия ели, все рассмотренные контуры по интенсивности этого процесса можно разделить на 3 группы.

Первая группа включает контуры 1 и 6. Для них характерно минимальное участие ели и значительный перевес в лесной флоре неморальной группы видов. Демулационные процессы в этих контурах вероятно приведут к формированию лесного покрова в значительной степени приближающегося к зональному варианту широколиственных лесов с елью.

Вторая группа включает контуры 2, 5 и 8. Здесь участие ели больше, чем в первой группе, но широколиственные виды (в первую очередь липа) могут сохранить доминирующие позиции. Во всех контурах господствующее положение по числу видов и по обилию занимает неморальная группа.

Третья группа включает контуры 3, 4, 7а, 7в и 9. В этих контурах участие ели еще больше усиливается, она выходит в первом поколении в доминанты, одновременно неморальные виды сокращают свое присутствие, их позиции ослабляются. На первое место как по числу видов, так и по набору констант и доминантов выходит бореальная группа.

Учитывая потенциальную экологическую пригодность практически всех экотопов заповедника для произрастания как неморальных, так и бореальных видов, можно заключить, что описанное разнообразие групп контуров связано с разной периодичностью и длительностью тех или иных антропогенных воздействий. На территории заповедника антропогенное усиление роли ели определяется ее экологическими и биологическими преимуществами в освоении лесных сообществ, сформированных R стратегами (в первую очередь сосной и березами) по пожарищам и распахам.

Анализ флористического сходства контуров (табл. 5.14) показывает, что группы по флористическому сходству не совпадают с группами по степени доминирования ели, т.е. активная инвазия ели осуществляется при разном качественном составе флоры. Это свидетельствует о некоторой независимости отдельных синузид в растительном покрове и о разных путях и темпах демулационных процессов.

Таблица 5.14. Флористическое сходство контуров растительности (коэффициент Жаккара)

Floristic similarities of the vegetation contours (Jacquard coefficient)

Контуры растительности									
	2	3	4	5	6	7а	7в	8	9
1	0.476	0.246	0.433	0.399	0.346	0.425	0.477	0.372	0.342
2		0.226	0.339	0.42	0.346	0.385	0.407	0.306	0.296
3			0.326	0.337	0.414	0.363	0.387	0.472	0.462
4				0.387	0.39	0.456	0.497	0.392	0.388
5					0.563	0.434	0.500	0.488	0.435
6						0.447	0.533	0.549	0.524
7а							0.546	0.4	0.442
7в								0.484	0.433
8									0.478

Общая структура флоры всех выделенных контуров показана на рис. 5.13. Видно, что лугово-опушечные (Hdg), боровые (Pn) и нитрофильные (Ntr) виды господствуют на небольшом числе площадок, в то время как неморальные (Nm) и бореальные (Bг) виды составляют стабильную основу выборки. Это подтверждает неоднократно высказываемые предположения о том, что сукцессионные процессы в лесах заповедника ведут к формированию разных вариантов хвойно-широколиственных субклимаксов практически на всей территории за исключением сфагновых болот и приручьевых черноольшаников. При этом следует ожидать существенного сокращения флористического разнообразия, особенно лугово-опушечных и боровых видов, которые в современном растительном покрове не имеют эндогенно поддерживаемых вариантов растительных сообществ.

Использование информационно-аналитической системы (Заугольнова и др., 1995) для оценки сукцессионного состояния контуров позволяет выделить контуры с разными флористическими и структурными потерями. Причем, уровень флористических и структурных потерь не коррелирует. Например, контуры 1, 2, 5, 7а имеют наименьшие флористические потери в синузиде деревьев (в расчете от суммарного и от потенциального числа видов), что не вполне коррелирует с оценками потерь структурного разнообразия древесной синузиды (табл. 5.15).

По признаку демографической полночленности рассмотренные контуры практически не отличаются друг от друга; по степени выраженности доминирования в древесной синузии близки контуры 1, 2, 6 и 8, по доле R видов - 1, 2 и 5. Таким образом степень близости древесной синузии к климаксу значительно различается по разным признакам. Из всей совокупности контуров наименьшей нарушенностью по исследованным признакам древесной синузии характеризуются контуры 1 и 2.

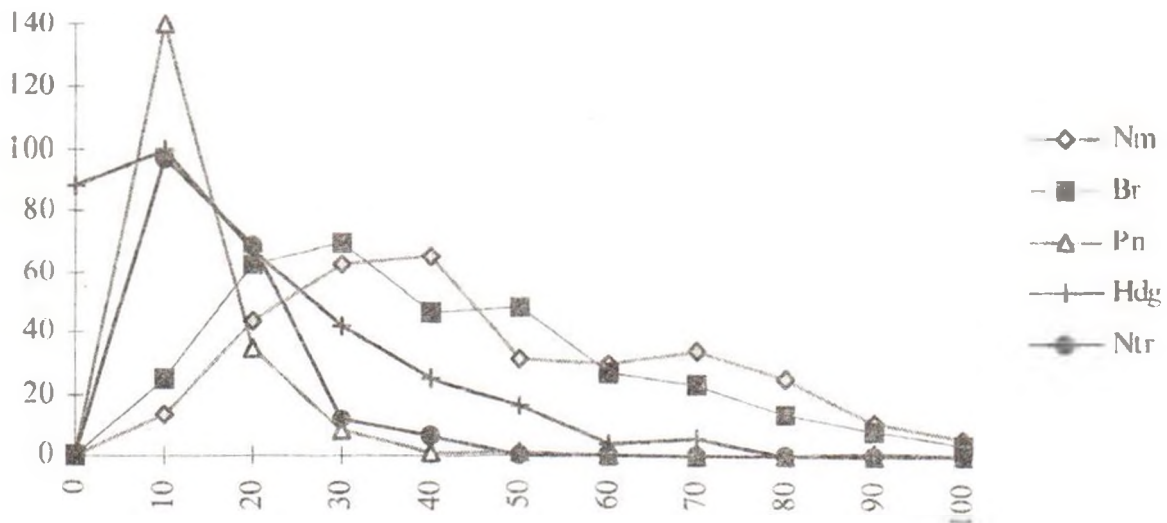


Рис. 5.13. Эколого-ценотическая структура флоры заповедника. По оси X - % участия видов группы в описании (ранжирован по 10% интервалу), по оси Y - число описаний с заданным уровнем долевого участия видов группы.

Fig. 5.13. Ecological coenotic structure of Nature Reserve's flora. X axis - % species of the description (arranged by 10% rate); Y axis - number of the description with indicated level of species portion.

Таблица 5.15. Оценка сукцессионного состояния контуров растительности

Assessment of the successional stage for the vegetation contours

Контуры	1	2	3	4	5	6	7а	7б	8	9
синузия деревьев										
Число видов деревьев										
общее	13	17	10	10	12	11	12	10	11	10
в % от потенциального	61,9	70,8	45,5	47,6	57,1	52,4	57,1	47,6	52,4	47,6
в % от суммарного	72,2	85,0	55,6	55,6	66,7	61,1	66,7	55,6	61,1	55,6
% R-видов	59,9	44,3	92,5	81,5	42,4	62,6	90,5	91,8	64,7	80,9
Степень доминирования	29,1	29,4	48,3	5,9	33,6	22,2	32,6	30,2	21,4	36,7
Число содоминантов	4	5	3	3	6	5	5	5	4	5
Демографическая полночленность	53,8	47,1	50,0	50,0	50,0	63,6	41,7	60,0	54,5	50,0
синузия кустарников										
Число видов кустарников										
общее	13	15	9	12	13	14	12	17	15	11
в % от потенциального	38,2	41,7	26,5	35,3	38,2	41,2	33,3	50,0	44,1	32,4
в % от суммарного	72,2	71,4	42,9	60,0	65,0	70,0	54,5	81,0	75,0	55,0
Степень доминирования	45,5	43,4	0	38,1	52,3	46,1	64,2	7,0	26,6	4,0
Демографическая полночленность	46,2	60,0	0,0	50,0	38,5	28,6	25,0	17,6	40,0	45,5
синузия трав										
Число видов трав										
общее	217	218	58	138	110	96	141	152	95	75
в % от потенциального	31,3	31,5	8,7	20,1	16,4	14,3	21,7	22,3	14,1	11,2
в % от суммарного	74,6	71,0	24,1	48,3	40,6	35,7	51,1	53,5	34,9	34,2
Число площадок	54	69	19	46	31	40	22	47	32	15

Те же особенности характерны кустарниковой и травяной синузиям (табл. 5.15). Это свидетельствует о разной степени нарушенности синузий и о разных временах их восстановления, связанных, в первую очередь, с разной дальностью разноса зачатков тех аборигенных видов, популяции которых были уничтожены в пределах тех или иных локальных участков в результате антропогенных воздействий. В целом, флористический и структурный анализ лесов заповедника показывает, что, вне зависимости от характера подстилающих пород, демуляции ведут к формированию субклимаксов с антропогенно усиленной ролью ели (кроме контуров 1 и 6) в древесной синузии и с разным сочетанием неморального и бореального флористических комплексов в остальных синузиях. Локально, вследствие особенностей антропогенных нарушений растительности и экотопа возможно формирование сообществ или их групп с абсолютным господством ели и бореальных элементов.

5.6. Заключение

Подводя итог обсуждения сукцессионных процессов в массиве заповедника, следует подчеркнуть, что большинство лесных фитоценозов находится на стадии значительных изменений возрастного состава популяций деревьев, количественного участия отдельных видов и видового состава в целом. Даже в тех сообществах, где популяции древесных доминантов имеют нормальный (полночленный) тип онтогенетического спектра, демографическая стабильность еще не установилась, т. е. изменения в популяциях эдификаторов имеют односторонний, а не циклический характер. Раньше всех сукцессионную стабильность приобретут нынешние разновозрастные липняки и ельники с неморальной или смешанной неморально-бореальной флорой. Больше времени займет восстановление разновозрастной структуры популяций древесных эдификаторов в смешанных дубо-ельниках и дубо-липняках. К сожалению, практически все современные сосняки не имеют шансов сохранить в своем составе популяции сосны и неизбежно будут замещаться другими типами сообществ.

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

1) для ценозов, где происходит активная смена сосны и березы на липу и ель, необходимо поддерживать режим полного заповедания, исключив все рубки, в том числе и санитарные,

2) для ценозов, где отмечено хотя бы минимальное количество подроста сосны и экотопическая ситуация благоприятна для возобновления этого вида, необходимо проводить интенсивные меры содействия естественному возобновлению. Одновременно для заповедника в целом необходимо пересмотреть нормы выпаса диких копытных (лось и кабан) в лесных ценозах,

3) для ценозов с регрессивными популяциями берез и осины, без нормального возобновления, для увеличения видового разнообразия древесных видов желательно проводить мероприятия по расселению (активному заносу семян) дуба, клена остролистного, ильма, а также черемухи, лещины и других кустарников,

4) для внутрилесных полей необходимо сохранять режим регулярного сенокосения с чередованием сроков (для обсеменения видов с разными сроками созревания семян).

Resume

The Prioksko-Terrasny Reserve is situated in 100 km to the south of Moscow, on the left bank of the Oka river. The area belongs to the coniferous-broad-leaved forest zone. Total area of the Reserve is about 5000 ha. The Reserve was organized in 1948 for preservation and study of Moscow region nature, especially for conservation of the "relic Oka-flora".

Preserved area occupied upper flood plains, terraces and watersheds. Terraces consist of moraine sandy-loam, lime, loam. They are covered by sand which has more 2 meters of the depth in the west of the Reserve.

All the Reserve territory is transformed by human activity during last few centuries. The signs of numerous cuttings, plowings, and fires are frequent in the Reserve. There are artificial pine forests in the extensive part of the Reserve.

Small sizes of land pieces with forests, meadows, and fields were typical for the area during XVIII-XIX centuries. Frequent changes of use ways of each land piece took place. These land use habitats together with bed rock spatial heterogeneity determined modern rich mosaic of wood and herb vegetation. Pine (*Pinus sylvestris*), birch (*Betula sp.*) and spruce-broad-leaved forests with *Picea abies* and *Tilia cordata* are well represented in the most part of the Reserve now. Age of the oldest trees is 160-180 years, age of the main part of the stands is 50-60 years.

Detailed phytocoenotic researches as well as study of population structure of the main tree species were done in the Reserve in 1991-1995. Computer map of the forest was developed. History of land use during the last 200 years was reconstructed by historical documents and special soil morphological researches. Ecological evaluations of biotops, plant species richness estimations, and comparative study of current and potential plant species biodiversity were developed. Main succession trends and a forecast of vegetation dynamics were developed.

It was shown, that tree, shrub and herb species composition as well as demographic structure of tree populations are changing according modern succession processes. Pine and birch forests are replaced by spruce and broad-leaved forests. Light-demanded grasses of pine and birch forests decrease their abundance. They are replaced by shade-tolerant species. Total floristic richness of herb and shrubs decreases.

We have concluded that some actions for supporting light-demanded flora are needed. Concrete recommendations were developed.