

№ 1(1)  
2013

# БЮЛЛЕТЕНЬ

Брянского отделения  
Русского ботанического общества

Периодическое печатное издание



12+

Ministry of Education and Science of Russian Federation  
BRYANSK STATE UNIVERSITY NAMED AFTER ACADEMICIAN I.G. PETROVSKY

RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY  
BRYANSK DEPARTMENT

---

---

# Bulletin

of Bryansk department of Russian botanical society

Printed periodical

---

---

Издается в Брянске с 2013 г.  
Published in Bryansk since 2013

Главный редактор *А.Д. Булохов*  
Editor-in-chief *A.D. Bulokhov*

### Редакционная коллегия

*д.б.н. А.Д. Булохов, д.пед.н. Т.А. Степченко, д.б.н. В.В. Заякин, д.с.-х. н. А.С. Кононов,  
д.б.н. О.И. Евстигнеев, к.б.н. Э.М. Величкин, к.б.н. Н.Н. Панасенко, к.б.н. Ю.А. Семениченков*

### Editorial board

*A.D. Bulokhov, T.A. Stepchenko, V.V. Zayakin, A.S. Kononov,  
O.I. Evstigneev, E.M. Velichkin, N.N. Panasenko, Yu.A. Semenishchenkov*

---

---

Учредитель: ФГБОУ ВПО «Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского»

Бюллетень зарегистрирован Управлением Федеральной службы по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций по Брянской области.

Свидетельство о регистрации средства массовой информации  
ПИ № ТУ32-00223 от 19 марта 2013 г.

Адрес издателя и редакции: 241036, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14,  
ФГБОУ ВПО «Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского»  
Тел. +7(4832)66-68-34. E-mail: *rbo.bryansk@yandex.ru*

Корректор *к.фил.н. Н.А. Шестакова*  
Редактор англоязычного текста *А.В. Грачева*  
Художник *М.А. Астахова*

*Издание осуществляется за средства Брянского отделения РБО*

---

## ГЕОБОТАНИКА

---

УДК 574.42+581.555.3:574.472

### СУКЦЕССИИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ЗАНДРОВОЙ МЕСТНОСТИ В НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

Successions of pine forests within outwash plains (sandurs)  
in Nerussa-Desna Polesye

© **О.И. Евстигнеев<sup>1</sup>, В.Н. Коротков<sup>2</sup>**  
O.I. Evstigneev, V.N. Korotkov

<sup>1</sup>ФГБУ «Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»  
242180, Брянская обл., Суземский р-н, ст. Нерусса. Тел.: +7(920)8506349, e-mail: quercus\_eo@mail.ru

<sup>2</sup>ФГБУ «Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН»  
107258, г. Москва, ул. Глебовская, д. 20Б. Тел.: +7(499)1692198, e-mail: korotkovv@list.ru

Аннотация. Описаны сукцессии сосновых лесов на песчаных гривах в пределах зандровой местности в Неруссо-Деснянском Полесье (Брянская область). Показано, что монодоминантные сосняки сначала превращаются в полидоминантные, а затем в олигодоминантные хвойно-широколиственные леса без участия дуба и сосны. На первых этапах сукцессии в напочвенном покрове преобладают мохообразные (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw.) и бореальные виды сосудистых растений (*Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L. и др.), а на заключительных – неморальные виды трав (*Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop. и др.).

Ключевые слова: сосняки, сукцессия, зандровая местность, Брянская область.

Abstract. Successions of pine forests on sandy ridges within outwash plain (sandur) in Nerussa-Desna Polesye (Bryansk region) are described. It is shown that monodominant pine forests change into polydominant forests and then into oligodominant coniferous-broadleaved forests without oak and pine. Bryophytes (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw.) and boreal species of vascular plants (*Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L. and others) dominate in the ground cover vegetation at the early stages of succession and nemoral herb species (*Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop. and others) dominate at the final stage of succession.

Key words: pine forests, succession, outwash plain (sandur), Bryansk region.

Анализ природопользования показал, что современный растительный покров Неруссо-Деснянского Полесья сложился под влиянием многовековой деятельности человека (Евстигнеев, 2009). На всем пространстве этой территории сформировалась огромная сукцессионная система, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека. В связи с этим важная задача геоботаники – создать региональные сукцессионные системы. Преобладающие сообщества Неруссо-Деснянского Полесья – сосновые леса разного состава и возраста с доминированием *Pinus sylvestris* L. По этой причине цель статьи – описать сукцессионные преобразования сосновых лесов на территории зандровой местности Неруссо-Деснянского полесья.

#### Материал и методы

Исследования проводились в заповеднике «Брянский лес», который расположен в Неруссо-Деснянском Полесье. Этот физико-географический район относится к Полесской подпровинции Восточно-европейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980). Объектами изучения выбраны сосновые леса в пределах зандровой местности. Эта

местность представляет собой песчаные волнисто-западинные приводораздельные равнины с абсолютными высотами 155-175 м. Для задров характерно обилие западин. Относительные превышения рельефа обычно составляют 1-3 м, реже встречаются гривы с превышением до 6 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых 10-15 м. Глубина грунтовых вод – 1,0-3,5 м. Почвы отличаются минимальным богатством и высокой кислотностью (Евстигнеев, Федотов, 1999). Ранее показано, что сосняки бореального состава задровых местностей сформировались на месте неморальных лесов зонального типа в результате рубок разного рода и частых пожаров, которые на территории Неруссо-Деснянского Полесья случались на протяжении многих веков (Евстигнеев, 2009).

Лесные сукцессии отличаются большой длительностью, которая значительно превышает жизнь исследователя. Поэтому в работе, опираясь на опыт других исследователей (Восточноевропейские ..., 1994, 2004), выбрали пространственные ряды сообществ, которые рассматривали как временные. При этом соблюдали следующие правила. Сообщества одного пространственного ряда располагались в сходных условиях по литологическому составу и гидрологическому режиму, т.е. в пределах одного типа урочищ. Эти сообщества сходны по хозяйственному воздействию в прошлом. Они представлены культурами сосны, которые сформированы на месте сплошных вырубок. До заповедания эти культуры неоднократно пройдены низовыми пожарами. Культуры отличались возрастом древостоев, что позволило выстроить эти сообщества в сукцессионные ряды. В статье анализируются два сукцессионных ряда: 1) на вершинах грив; 2) на пологих склонах этих грив.

В каждом варианте сообществ описывали десять геоботанических площадок по 100 м<sup>2</sup> по методике Браун-Бланке (Миркин и др., 2000). При анализе структуры сообществ использовали классификацию эколого-ценотических групп растений, разработанную для Европейской России (Восточноевропейские ..., 2004). Для оценки видового разнообразия сообщества использовали показатели видового богатства и видовой насыщенности (Ханина и др., 2000). Видовое богатство – число видов в сообществе. Этот показатель определяли как число видов в десяти описаниях сообщества. Видовая насыщенность – среднее число видов на этих площадках.

В каждом варианте сообществ закладывали пробные площади по 1 га, на которых анализировали ценопопуляции деревьев и кустарников. Все древесные растения по высоте делили на две фракции: 1 – до 50 см; 2 – более 50 см. Учет численности и онтогенетического состава особей первой фракции проводили на площадках 100 м<sup>2</sup> в 5-кратной повторности, второй – сплошным пересчетом на всей пробе. Для каждой особи оценивали онтогенетическое состояние по шкале, разработанной для древесных растений: *j* – ювенильное, *im*<sub>1</sub> и *im*<sub>2</sub> – имматурное первой и второй подгруппы, *v*<sub>1</sub> и *v*<sub>2</sub> – виргинильное первой и второй подгруппы, *g*<sub>1</sub>, *g*<sub>2</sub> и *g*<sub>3</sub> – молодое, средневозрастное и старое генеративное состояние (Диагнозы ..., 1989).

### Результаты и их обсуждение

Пространственная структура послепожарных монодоминантных сосняков определяется волнисто-западинным рельефом задровых местностей. Считается, что эта скульптура на слоистых и безвалунных песках образована текущими водами (Абатуров, 1968). Сосняки на вершинах и склонах грив (рис. 1) отличаются не только видовым составом, но и характером сукцессионных преобразований. Рассмотрим эти особенности.

**Сукцессионные преобразования сосняков на вершинах грив.** Этим местообитаниям на начальных этапах сукцессии свойственны бедные сухие дерново-подзолистые песчаные почвы с глубиной грунтовых вод до 1,5-3,5 м. Здесь выделено четыре этапа сукцессии сосновых лесов, последовательно сменяющих друг друга: сосняк зеленомошный → сосняк кустарничково-зеленомошный с подростом дуба → березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и с подростом лещины → полидоминантный елово-широколиственный лес с дубом.

**Первый этап – сосняк зеленомошный** (рис.1, 1В; рис. 2, 1). На территории заповедника эти сообщества представлены в основном культурами сосны (20-40 лет), которые неодно-

кратно испытывали влияние низовых пожаров. В древостое преобладают особи *v* и *g*, состояний. Из-за частого истребления огнем подрост древесных растений выражен слабо (общее проективное покрытие меньше 5%). Он состоит из березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), крушины ломкой (*Frangula alnus* Mill.) и рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). В первые годы после низового пожара эти растения исключительно представлены *im* особями порослевого происхождения. Иногда встречаются в деревьях дуба и березы, которые, благодаря толстой коре, пережили низовой пожар, сохранив камбий в основании ствола. В сообществе изредка появляются *j-im* семенные особи дуба и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.). Желуди заносятся сойками и кедровками, а «крылатки» ели – ветром или дятлами. Птицы, таская шишки в кузницу, рассеивают часть семян. Радиус возобновления дуба вокруг семенников составляет 450 м, а ели – 1000 м (Левина, 1957). Однако случающиеся низовые пожары уничтожают эти сеянцы.

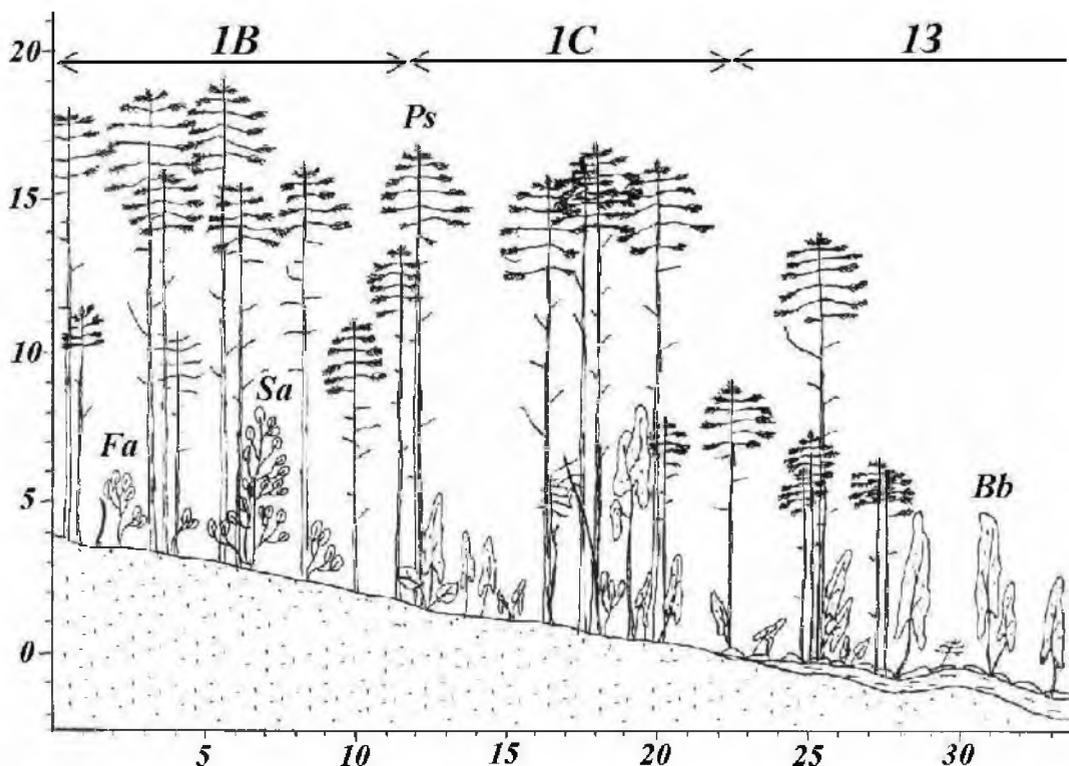


Рис. 1. Вертикальная структура сосновых лесов на первом этапе сукцессии.

Сообщества: *IB* – сосняк зеленомошный на вершине гряды, *IC* – сосняк долгомошный на пологом склоне гряды, *I3* – сосняк сфагновый в западине. Виды растений: *Bb* – *Betula pendula* и *B. pubescens*, *Fa* – *Frangula alnus*, *Ps* – *Pinus sylvestris*, *Sa* – *Sorbus aucuparia*. По вертикали высота профиля в м, по горизонтали – протяженность в м, глубина профиля – 5 м.

Частые низовые пожары определяют господство в напочвенном покрове синузии мохообразных. Здесь абсолютное доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Dicranum scoparium* Hedw., их покрытие достигает 100%. Эти виды, благодаря обильному спороношению, первыми осваивают обнаженный субстрат, возникающий при пожарах. Быстрое формирование покрова обеспечивается и тем, что отдельные дерновинки мохообразных сохраняются на участках, не затронутых огнем. Огонь устраняет инвазии трав и кустарничков: их покрытие – не более 15%, а видовая насыщенность – 15 видов на 100 м<sup>2</sup> (таблица). Сохранились только единичные растения бореальной, боровой и сухолуговой групп. У

*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth почки возобновления защищены от пламени слоем земли, у дерновинной *Festuca ovina* L. – влагалищными листьями; небольшие участки подстилки, не затронутые палом, содержат всхожие семена *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Melampyrum pratense* L. и *Solidago virgaurea* L., а также фрагменты жизнеспособных корневищ *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. myrtillus* L.

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо кустарничкам для формирования сомкнутого покрова. В сосняках-зеленомошниках расстояние между сохранившимися парциальными кустами брусники и черники составляет 5-10 м, а средний ежегодный прирост корневищ этих видов – 10-20 см (Серебряков, 1962). В этом случае кустарнички полностью сомкнутся за 15-25 лет. Однако повторяющиеся низовые пожары задерживают развитие кустарничковой синузии на долгое время. Так, в пределах задровых местностей встречаются сосняки-зеленомошники 120-летнего возраста.

**Второй этап – сосняк кустарничково-зеленомошный с подростом дуба.** Первый вариант сообществ, сосняк бруснично-зеленомошный, развивается на вершинах песчаных грив (рис. 2, 4), а второй, сосняк чернично-зеленомошный, – на склоновых поверхностях (рис. 2, 5). Верхний ярус, как правило, представлен  $g_1$  и  $g_2$  соснами.

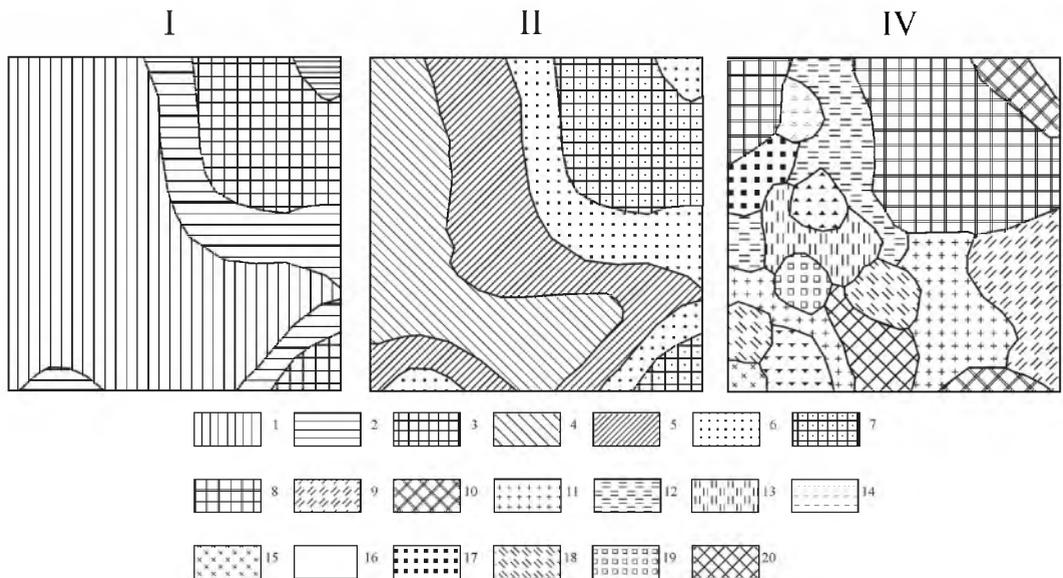


Рис. 2. Горизонтальная структура сосновых лесов задровой местности на разных этапах сукцессии.

Неруссо-Деснянское полесье (по: Евстигнеев, 2010).

Этапы сукцессии: 1 – 35-летние сосновые культуры, II – 60-летние сосновые культуры, IV – 120-летний елово-широколиственный лес. Парцеллы (сообщества): 1 – *Pinus sylvestris* – *Pleurozium schreberi*; 2 – *Pinus sylvestris* – *Polytrichum commune*; 3 – *Pinus sylvestris* – *Sphagnum falax*; 4 – *Pinus sylvestris* – *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*; 5 – *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi*; 6 – *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* – *Polytrichum commune*; 7 – *Pinus sylvestris* – *Oxycoccus palustris* – *Sphagnum falax*; 8 – *Betula pubescens* – *Carex lasiocarpa*; 9 – *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* – *Picea abies* + *Tilia cordata* – *Convallaria majalis* + *Vaccinium myrtillus*; 10 – *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* – *Picea abies* + *Acer platanoides* – *Convallaria majalis* + *Stellaria holostea*; 11 – *Quercus robur* + *Picea abies* – *Picea abies* + *Corylus avellana* – *Carex pilosa* + *Convallaria majalis*; 12 – *Quercus robur* + *Acer platanoides* – *Picea abies* + *Corylus avellana* – *Stellaria holostea*; 13 – *Quercus robur* – *Quercus robur* + *Acer platanoides* – *Stellaria holostea*; 14 – *Quercus robur* + *Tilia cordata* – *Picea abies* + *Corylus avellana* – *Carex pilosa*; 15 – *Quercus robur* + *Picea abies* – *Picea abies* + *Corylus avellana* – *Stellaria holostea*; 16 – *Pinus sylvestris* – *Quercus robur* + *Picea abies* + *Betula pendula* – *Carex pilosa* + *Stellaria holostea*; 17 – «окно» с подростом *Quercus robur* + *Picea abies* + *Fraxinus excelsior*; 18 – «окно» с подростом *Quercus robur* + *Picea abies*; 19 – «окно» с подростом *Tilia cordata* + *Picea abies*; 20 – «окно» с подростом *Picea abies* + *Betula pendula* + *Corylus avellana*. Площадь – 1 га.

Отсутствие низовых пожаров в течение 25-50 лет определяет следующие преобразования в сообществе. Во-первых, появляется ярус подроста и подлеска с общим проективным покрытием 15-20%. В его составе, помимо дуба, березы, рябины и крушины, появляется ель. В ценопопуляциях березы часть особей достигает  $g_1$  состояния, в ценопопуляциях дуба и ели –  $v$  состояния. В популяциях крушины и рябины по сравнению с предыдущим сообществом численность  $j$  и  $it$  особей возрастает в 10-30 раз. Это связано с вегетативным размножением особей и с поступлением семян из окружающих сообществ;  $v$  и  $g_1$  подрост деревьев – удобные присады для птиц, которые активно распространяют семена рябины и крушины. Наблюдения показали, что подрост крушины может формироваться из семян, которые приносят птицы с далекого расстояния (рис. 3).

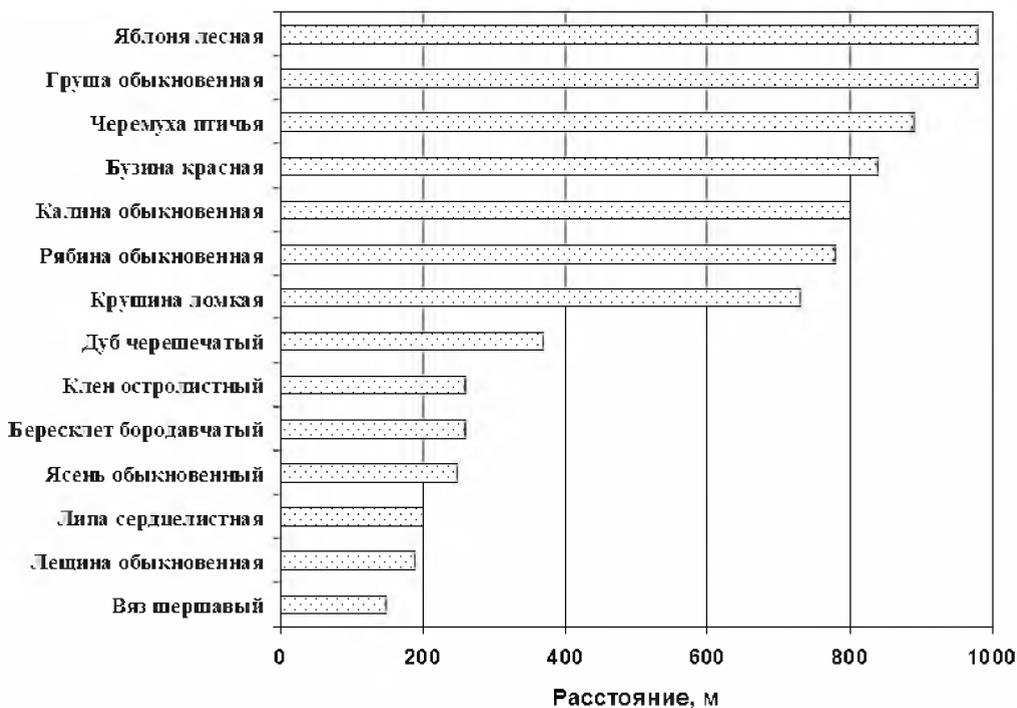


Рис. 3. Дальность расположения сеянцев разных видов деревьев и кустарников от материнских растений (по: Евстигнеев, Воеводин, 2011).

Во-вторых, в напочвенном покрове уменьшается покрытие синузии мохообразных и увеличивается покрытие синузий кустарничков и трав. Кустарнички представлены в основном брусникой и черникой. Покров из ксероморфной брусники обычно развивается на вершинах песчаных грив, а из мезоморфной черники – ближе к склоновым поверхностям. Относительно быстрое формирование яруса кустарничков определяется тремя обстоятельствами: 1) низкой требовательностью видов к богатству субстрата (Цыганов, 1983); 2) вегетативным разрастанием особей; 3) заносом семян с окружающих территорий. Семена брусники и черники разносят птицы (тетеревиные, дятловые, вьюрковые) и млекопитающие (псовые, медвежьи, куньи, олени) (Мертц, 1951; Кириков, 1952; Новиков, 1956; Семенов-Тянь-Шанский, 1960 и др.). Замечено, что особи брусники и черники семенного происхождения появляются в 300-400 м от плодоносящих растений. Видовая насыщенность сообщества – 14 видов сосудистых растений (табл.).

Таблица

Характеристика разнообразия видов сосудистых растений на разных этапах восстановления лесных сообществ, относящихся к разным элементам мезорельефа. Зандровая местность.

Показатели разнообразия	1 этап		2 этап		3 этап		4 этап	
	В*	С	В	С	В	С	В	С
Среднее число видов на 100 м <sup>2</sup>	15,3	13,6	14,2	15,9	34,8	33,4	36,4	33,6
Диапазон числа видов на 100 м <sup>2</sup>	12-18	11-15	11-18	13-19	22-53	22-45	29-43	25-46
Число видов на 10 площадках по 100 м <sup>2</sup>	33	24	28	33	78	74	76	79
Число видов (и доля в %**) разных эколого-ценотических групп на 10 площадках по 100 м <sup>2</sup>								
Бореальная лесная	14 (42,4)	10 (41,7)	10 (35,7)	13 (39,4)	16 (20,5)	15 (20,3)	12 (15,8)	15 (19,0)
Боровая (бореальная опушечная)	8 (24,3)	4 (16,7)	9 (32,1)	5 (15,2)	10 (12,8)	9 (12,2)	3 (4,0)	3 (3,8)
Неморальная лесная	5 (15,2)	2 (8,3)	5 (17,9)	4 (12,1)	26 (33,3)	27 (36,5)	45 (59,2)	47 (59,4)
Неморальная опушечная	1 (3,0)	–	1 (3,6)	–	3 (3,8)	2 (2,7)	1 (1,3)	1 (1,3)
Сухолуговая	4 (12,1)	–	2 (7,1)	3 (9,1)	12 (15,4)	12 (16,2)	1 (1,3)	–
Влажно-луговая	–	–	–	–	8 (10,3)	5 (6,8)	2 (2,6)	1 (1,3)
Черноольховая лесная	1 (3,0)	1 (4,2)	1 (3,6)	1 (3,0)	1 (1,3)	–	8 (10,6)	9 (11,4)
Черноольховая опушечная	–	–	–	–	1 (1,3)	1 (1,3)	2 (2,6)	1 (1,3)
Травяно-болотная	–	2 (8,3)	–	2 (6,0)	1 (1,3)	3 (4,0)	1 (1,3)	2 (2,5)
Сфагново-болотная	–	5 (20,8)	–	5 (15,2)	–	–	–	–
Аллювиальная луговая	–	–	–	–	–	–	1 (1,3)	–

Примечание. \* В – вершина грибов, С – пологий склон грибов.

\*\* – за 100 % принято число видов на 10 площадках по 100 м<sup>2</sup>.

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо подросту дуба и ели для формирования сомкнутого полога над ярусом кустарничков и соответствует продолжительности их у онтогенетического состояния – 40-50 лет.

**Третий этап – березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и с подлеском лещины.** Верхний ярус представлен в основном  $g_2$  деревьями сосны и березы. Сомкнутость второго древесного яруса – 60-80%. У подроста дуба и ели максимум численности приходится на  $v$  и  $g_1$  онтогенетические состояния. Затеняющий ярус из дуба, ели и березы создает благоприятные условия для приживания всходов клена остролистного (*Acer platanoides* L.), липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.), осины (*Populus tremula* L.) и яблони лесной (*Malus sylvestris* Mill.). К моменту исследования в ценопопуляциях этих видов были представлены  $j$ - $v$  особи. Синузия кустарничков пополняется лещиной обыкновенной (*Corylus avellana* L.) и бересклетом бородавчатым (*Euonymus verrucosa* Scop.). Лещина успевает сформировать подлесок высокой сомкнутости, состоящий из  $g$  особей. В эти сообщества зачатки деревьев и кустарничков заносятся животными из рефугиумов елово-широколиственных лесов, расположенных на территории моренно-зандровых местностей по долинам малых рек: семена клена и липы растаскивают и запасают поползни и гаички (Нечаев, 2001), лещины – сойки и кедровки (Формозов, 1976), семена бересклета поедают и разносят славки, дрозды, зарянки (Аверин и др., 1971), а яблони – кабаны, лоси, олени, медведи, лисицы, барсуки, куницы (Калецкий, 1965; Самарский, Бойко, 1969; Медведи..., 1993). Изучение возобновления древесных видов показало, что всходы липы и лещины появляются в пределах 200 м от материнских растений, клена и бересклета – в 260 м, а яблони – в 960 м (рис. 3).

Увеличение сомкнутости верхних ярусов определяет следующие изменения в напочвенном покрове: 1) практически полностью исчезают синузии мохообразных и кустарничков; 2) видовая насыщенность сосудистых растений в напочвенном покрове составляет 22 вида; 3) доминирование в синузии трав переходит к неморальной группе (таблица). Однако еще сохраняется высокое проективное покрытие бореальных растений (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *Orthilia*

*secunda* (L.) House, *Pyrola rotundifolia* L., *Rubus saxatilis* L.). Среди неморальных видов появляются *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum* Huds., *Galium intermedium* Schult., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Melica nutans* L., *Milium effusum* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Stellaria holostea* L., *Viola mirabilis* L. и др. Приживание этих видов в сообществе определяется затенением, которое формирует ярус подроста. Наблюдения показали, что семенные особи сныти, осоки и звездчатки появляются в 200-300 м от плодоносящих растений (Евстигнеев, Воеводин, 2011), которые сохранились в рефугиумах неморальной флоры. На такое расстояние семена заносятся, в основном, парнокопытными, которые за промежуток времени между очередными дефекациями могут удаляться на расстояние от 80 до 600 м (Дунин, 1981; Казьмин, Смирнов, 1992).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо дубу и ели для выхода в верхний ярус, и обусловлена продолжительностью их  $g_1$  состояния (30-50 лет).

**Четвертый этап – полидоминантный елово-широколиственный лес с дубом.** При длительном отсутствии пожаров (120 и более лет) восстановительные смены приводят к образованию полидоминантного хвойно-широколиственного сообщества неморального состава. В этих ценозах сосна выпадает из состава древостоев, а дуб, ель и береза выходят в верхний ярус. На месте гибели старых деревьев появляются «окна» (рис. 2, 18-20). В таких сообществах формируются полночленные популяции у древесных растений, которые первыми внедрились в послепожарные сосняки. Одновременно здесь появляется подрост черемухи птичьей (*Padus avium* Mill.), вяза шершавого (*Ulmus glabra* Huds.) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.).

Плоды черемухи заносятся разнообразными птицами и млекопитающими (Левина, 1957; Нечаев, 2001). Благодаря эндозоохории всходы этого вида обнаруживаются на расстоянии до 900 м от плодоносящих особей (рис. 3). Семенами ильма питаются рябчик, поползень, зеленушка и скворец, а ясеня – вьюрок, чиж, снегирь, поползень, дубонос и чечевица (Нечаев, 2001). Однако семена ясеня активно растаскивает и запасаает только поползень, остальные птицы их разрушают. Изучение возобновления установило, что молодые растения ясеня появляются в 250 м от плодоносящих особей, а ильма – в 150 м (рис. 3). Ясень, ильм и черемуха – мегатрофы (Погребняк, 1968; Цыганов, 1983). Подходящие почвенные условия для этих видов создаются в лесах на поздних этапах сукцессии. По мере формирования популяционного потока древесных растений в почвенном покрове создается поверхностная мозаика ветровально-почвенных комплексов и формируется рисунок со следами разновозрастных вывалов и системой корневых ходов (ризотектоники). Вывальная мозаика и ризотектоника, сформированные предшествующим поколением леса, используются корнями молодых деревьев для глубинного разрастания (Бобровский, 2010). Исследования почвоведов показали, что вывальная мозаика и ризотектоника увеличивают емкость каналов миграции растворенных веществ, способствуют накоплению почвенной органики, сохраняют длительное время влагу и усиливают вертикальное перераспределение веществ мезофауной (Ремезов, Погребняк, 1965). Все это создает условия для поселения видов с высокой требовательностью к богатству почвы.

Теневая среда и повышенное почвенное плодородие определяют абсолютное доминирование в травяном покрове видов неморальной группы. Их сомкнутость достигает 100%. Видовая насыщенность синузиды трав остается на прежнем уровне (таблица). Геоботанические описания и маршрутное обследование показали, что среди неморальных растений можно встретить *Adoxa moschatellina* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara & Grande, *Festuca altissima* All., *Dentaria bulbifera* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Glechoma hederacea* L., *Lathraea squamaria* L., *Mercurialis perennis* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Paris quadrifolia* L., *Platanthera bifolia* и др.

Длительность этапа соответствует продолжительности  $g_2$  и  $g_3$  состояний дуба (230-250 лет). После этого срока дуб из-за слабой теневыносливости выпадает из сообщества, и формируется елово-широколиственный лес без дуба.

**Сукцессионные преобразования сосняков на пологих склонах.** Для этих экотопов на начальных этапах сукцессии свойственны бедные дерново-подзолистые глееватые песчаные почвы с переменным избыточным увлажнением. Иногда почвы перекрыты небольшим слоем торфа: до 10 см (рис. 1). В середине лета грунтовые воды не опускаются ниже 20-70 см. В развитии послепожарных сообществ выделяется четыре этапа: сосняк долгомошный бореальный → сосняк чернично-долгомошный с елью бореальный → березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и с подлеском лещины бореально-неморальный → полидоминантный елово-широколиственный лес с дубом неморальный.

**Первый этап – сосняк долгомошный** (рис. 1, 1С; рис. 2, 2). Ярус древостоя состоит из  $v$  и  $g_1$  сосен. В большинстве случаев возраст сосен – 20-40 лет. В подросте и подлеске встречаются единичные порослевые особи березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), ивы пепельной (*Salix cinerea* L.) и крушины. В напочвенном покрове господствует синузия мохообразных (покрытие 80%), в котором преобладает *Polytrichum commune* Hedw. Ковер из кукушкина льна не препятствует возобновлению ели: регулярно встречаются  $j$  и  $im$  особи. Видовая насыщенность синузий трав и кустарничков небольшая. Они представлены единичными особями видов бореальной (*Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea* L., *Lycopodium annotinum* L. и др.) и сфагново-болотной группы (*Carex globularis* L., *Ledum palustre* L. и *Vaccinium uliginosum* L.).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо чернике для формирования сомкнутого покрова. При вегетативном разрастании черника может сформировать сомкнутый покров за 15-20 лет.

**Второй этап – сосняк чернично-долгомошный с елью** (рис. 2, б). Древостой сформирован  $g_1$  и  $g_2$  соснами возрастом от 40 до 60 лет. В подросте появляется  $v$  ель и  $im$  дуб. В напочвенном покрове доминирование переходит от *Polytrichum commune* к *Vaccinium myrtillus*, а в светлых редицах – к *Molinia caerulea* (L.) Moench. Они образуют плотные заросли и препятствуют внедрению новых видов: видовая насыщенность кустарничковой и травянистой синузий отличается небольшими значениями, и здесь по-прежнему представлены растения бореальной и сфагново-болотной групп (табл.).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо подросту ели и дуба для формирования сомкнутого полога над ярусом кустарничков; она равняется продолжительности их  $v$  онтогенетического состояния (40-50 лет).

**Третий этап – березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и с подлеском лещины.** Верхний ярус представлен  $g_2$  соснами и березами, а также  $g_1$  елями и дубами. Возраст сосен – от 60 до 120 лет. В подросте появляются липа, клен остролиственный, яблоня и осина, а в подлеске – лещина, бересклет бородавчатый и калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.). Общее проективное покрытие яруса подраста и подлеска – 80%. Это определяет следующие изменения в напочвенном покрове: 1) синузия мохообразных становится фрагментарной; 2) разрушаются плотные заросли черники и молинии; 3) видовая насыщенность синузии трав по сравнению с предыдущим этапом возрастает в два раза; 4) доминирование переходит от бореальной группы к неморальной (табл.).

Длительность этапа определяется временем, которое необходимо дубу и ели для выхода в верхний ярус, и обусловлена продолжительностью их  $g_1$  состояния (30-50 лет). Начиная с третьего этапа, сообщества повышенных и склоновых частей становятся похожими друг на друга. Об этом свидетельствует близкий видовой состав древесной и кустарничковой синузий, а также сходные соотношения в покрытии видов разных эколого-ценотических групп.

**Четвертый этап – полидоминантный елово-широколиственный лес с дубом** (рис. 2). Верхний ярус этих ценозов сформирован  $g_3$  сосной и березой,  $g_2$  елью и дубом, а также  $g_1$  липой и кленом. В подросте и подлеске появляются ясень, вяз и свидина кроваво-красная (*Swida sanguinea* (L.) Oriz). Семена свидины могут заноситься рябчиками, свиристелями, мухоловками, горихвостками, дроздами, дубоносами и снегирями (Нечаев, 2001).

В синузии трав проективное покрытие неморальных растений составляет 80%, а видовая насыщенность характеризуется наибольшими значениями (таблица). Это определяется сле-

дующими обстоятельствами: 1) с возрастом сообщества усиливается его привлекательность для птиц, разносящих семена: появляются дополнительные места для укрытия и гнездования в виде «окон», заросших подростом, и дупел на старых деревьях; 2) желуди плодоносящего дуба привлекают кабанов, порои которых – благоприятный субстрат для приживания малолетних растений (*Impatiens noli-tangere* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv. и др.); 3) формируется валеж, на котором селятся *Solanum dulcamara* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth и *Dryopteris filix-mas*; 4) в травяном покрове появляются анемохорные растения с мелкими диаспорами: *Botrychium virginianum* (L.) Sw., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & C. Mart., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Platanthera bifolia* и *Corallorrhiza trifida* Chatel.

Длительность этапа соответствует продолжительности  $g_2$  и  $g_3$  состояний дуба и ели (230-250 лет). После этого срока дуб полностью выпадает из сообщества.

### Заключение

Сообщества формируют сукцессионный веер ценозов, отдельные ветви которого развиваются в разных экотопических условиях. На повышенных участках задровых местностей выделяется следующий сукцессионный ряд: сосняк зеленомошный бореальный → сосняк кустарничково-зеленомошный → березово-дубово-елово-сосновый лес → полидоминантный елово-широколиственный лес. На склоновых частях рельефа выявлены следующие сукцессионные преобразования: сосняк долгомошный → сосняк чернично-долгомошный → березово-дубово-елово-сосновый лес → полидоминантный елово-широколиственный лес. Эти ряды показывают, что для повышенных и склоновых участков задровых местностей характерен конвергентный путь развития сообществ, при котором из двух разных ценозов формируется один вариант сообществ.

Основа сукцессионных преобразований – распространение семян животными. Они обеспечивают занос диаспор растений в послепожарные сосняки из рефугиумов елово-широколиственных лесов, которые сохранились по бортам долин малых рек и ручьев. По мере формирования елово-широколиственного леса и мозаично-ярусной структуры сообщества число видов и численность населения гнездящихся птиц возрастает в два и более раза (Косенко, Кайгородова, 2000). Одновременно в елово-широколиственных лесах значительно выше численность копытных, нежели в сосняках (Евстигнеев и др., 1999). Все это способствует расширению видового набора животных-распространителей семян и активизирует занос диаспор растений с окружающих территорий в ходе сукцессии.

На первых этапах сукцессии ведущая роль в пространственной организации ценозов принадлежит экотопу: на повышенных относительно сухих участках рельефа формируются сосняки зеленомошн, на склоновых относительно влажных – сосняки долгомошные. На промежуточных этапах экотопическая мозаика усложняется растительным узором, появление которого обусловлено животными – разносчиками семян. В сообществе появляются эндо- и синзоохорные виды. Например, на повышенных участках чаще приживаются брусника, ландыш, рябина и дуб, на склонах – черника, крушина и ель. На заключительных этапах на мозаику, обусловленную экотопом и животными, накладывается мозаика, создаваемая деревьями: на месте гибели старых деревьев появляются «окна», зарастающие подростом. В результате на месте однородного сосняка формируется сообщество с множеством асинхронно развивающихся «окон».

По особенностям появления в сукцессионных рядах в древесной и кустарниковой синузиях выделяются три группы видов. Первая группа – дуб, ель, береза, крушина и рябина. Эти виды внедряются в сосняки на начальных этапах развития. Представители этой группы, благодаря низкой потребности к обеспеченности почвы элементами минерального питания (Погребняк, 1968), способны первыми приживаться на бедном песчаном субстрате. Вторая группа – мезотрофные виды: клен, липа, осина, яблоня, лещина, бересклет бородавчатый. Эти виды активно внедряются в лесные сообщества после того, как относительно олиго-

трофные виды (дуб, ель и береза) выйдут в первый ярус и сформируют подходящую среду для их вселения. Третья группа – мегатрофы: вяз, ясень и свидина. Они обычно появляются в сообществах на заключительных этапах сукцессии, когда в почвенном покрове накопится перегнойно-аккумулятивный горизонт и сформируется вывальная мозаика с ризотектоникой, необходимые корням молодых деревьев для разрастания.

Постепенное внедрение видов древесных растений в лесное сообщество формирует полидоминантный хвойно-широколиственный лес. Однако в этих сообществах существование дуба и сосны ограничивается первым поколением, поскольку подрост этих видов из-за слабой теневыносливости не способен возобновляться в лесах теневого типа (Восточноевропейские..., 2004). В результате заключительные этапы развития лесной растительности задровых местностей будут представлены елово-широколиственными лесами без участия сосны и дуба.

В синузии трав и кустарничков в ходе сукцессии меняется соотношение покрытия видов разных эколого-ценотических групп. На первых этапах сукцессии преобладают виды бореальной группы, на промежуточных – содоминируют бореальные, сухолуговые и неморальные, а на завершающих – господствуют только неморальные виды. Максимальная видовая насыщенность синузии трав характерна для третьих и четвертых этапов сукцессионных смен. На третьем этапе в большом числе представлены виды бореальной, сухолуговой и неморальной групп. Это связано с тем, что на данном этапе еще не сформирован сомкнутый ярус подроста позднесукцессионных деревьев, которые вытесняют светолюбивые луговые и бореальные виды. На четвертом этапе высокая видовая насыщенность определяется повышенной встречаемостью ассектаторов, большая часть которых относится к редким растениям Неруссо-Деснянского полесья.

Однако пожары, провоцируемые человеком, уничтожают инвазии растений и задерживают восстановительные процессы на долгое время. При этом формируются удлиненные и укороченные циклы развития растительности. Укороченные циклы возникают, если пожарами затрагиваются сообщества начальных этапов развития, а удлиненные – если огонь разрушает ценозы на конечных фазах сукцессии. Кроме того, в ходе сукцессии не все сосняки задровых местностей преобразуются в елово-широколиственные леса с полным набором ценозообразователей. Это бывает в том случае, если в сообщество с окружающих территорий не поступает достаточного количества зачатков каких-либо видов. В этом случае заключительной стадией сукцессии будет диаспорический субклимакс.

### Список литературы

- Абатуров А.М.* Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения. М.: Мысль, 1968. 246 с.
- Аверин Ю.В., Ганя И.М., Успенский Г.А.* Птицы Молдавии. Кишинёв, 1971. 236 с.
- Бобровский М.В.* Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. М.: Изд-во «Прометей», 1989. 102 с.
- Дунин В.Ф.* Изучение зимнего питания лосося методом тропления // Заповедники Белоруссии. Минск, 1981. Вып. 5. С. 74-79.
- Евстигнеев О.И.* Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Дис. док. биол. наук. Нижний Новгород: ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2010. 513 с.
- Евстигнеев О.И.* Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск: Изд-во «Десяточка», 2009. 139 с.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В.* Оценка дальности приживания подроста деревьев и кустарников от широколиственного леса // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. Т. 2. Кострома, 2011. С. 95-98.
- Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П.* Оценка разнообразия растительного покрова российско-украинской трансграничной экологической сети (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Перспективы развития экологической сети и создания трансграничных охраняемых территорий в бассейне Десны. М, 1999. С. 27-44.
- Казьмин В.Д., Смирнов К.А.* Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 2. С. 26-35.
- Калецкий А.А.* Растительные корма лосося в летне-осенний период // Биологи и промысел лосося. М., 1965. С. 113-135.

- Кириков С.В.* Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., 1952. 412 с.
- Косенко С.М., Кайгородова Е.Ю.* Структура и организация лесных сообществ гнездящихся птиц заповедника «Брянский лес» // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 1. С. 21-25.
- Левина Р.Е.* Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 360 с.
- Медведи. Бурый медведь. Белый медведь. Гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М., 1993. 519 с.
- Мерцц П.А.* Олени Воронежского заповедника в окрестности лесхоза // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 5. С. 31-44.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И.* Современная наука о растительности. М., 2000. 264 с.
- Новиков Г.А.* Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 6-165.
- Погребняк П.С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Ремизов Н.П., Погребняк П.С.* Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность, 1965. 324 с.
- Самарский С.Л., Бойко Н.Я.* Материалы по питанию лисицы, барсука и каменной куницы в условиях Среднего Днепра // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. Киев, 1969. С. 99-101.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландск. гос. запов. М., 1959. Вып. 5. 319 с.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Формозов А.Н.* Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.
- Ханина Л.Г., Заугольнова Л.Б., Смирнов В.Э., Глухова Е.М.* Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповедников // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. С. 30-45.
- Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.