

УДК 630
ББК 43.4
В78

Ответственный редактор
доктор биологических наук *О.В. Смирнова*

Рецензенты:
академик *А.С. Исаев*,
доктор биологических наук *Л.П. Рысин*,
доктор биологических наук *Н.М. Чернова*

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов. – М.: Наука, 2004. – ISBN 5-02-033067-1 (общ.)

Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. – 2004. – 575 с.: ил. – ISBN 5-02-033066-3 (в пер.)

Во второй книге дан геоботанический и демографический анализ современных лесов Восточной Европы. Описаны наименее нарушенные лесные сообщества и массивы, представлены основные варианты сукцессионных систем неморально-бореальных, неморальных и бореальных лесов. Проанализирована структура и динамика растительного покрова в поймах малых и средних рек. Предложена концепция сохранения и восстановления природного разнообразия. Созданы имитационные модели динамики лесного покрова в лесах заповедного фонда и в эксплуатационных лесах. Описаны способы минимизации негативного воздействия лесозаготовительной деятельности на природное биологическое разнообразие и естественную динамику лесных экосистем.

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

По сети АК

ISBN 5-02-033067-1 (общ.)
ISBN 5-02-033066-3 (кн. 2)

© Российская академия наук, 2004
© Издательство “Наука”
(художественное оформление), 2004

7.5.3. Сукцессионные процессы в растительном покрове моренно-зандровых местностей (на примере заповедника “Брянский лес “ и окружающих территорий)

Моренно-зандровые местности в Неруссо-Деснянском полесье представляют собой волнистые супесчаные и суглинистые равнины. Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175–190 м. Рельеф местностей повышенный и пологоволнистый. Литологической основой ландшафта являются супеси и моренные суглинки. На водоразделах уровень поверхности грунтовых вод расположен ниже 6–8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием грунтовых вод. На долю моренно-зандровой местности приходится 30% территории заповедника. Это составляет 3634,0 га (табл. 7.24).

Современная растительность повышенных хорошо дренируемых поверхностей моренно-зандровой местности представлена дубравами и их производными вариантами – сосняками, березняками, осинниками, большая часть которых относится к ассоциациям *Tilio-Carpinetum*. По эрозионным ложинам стока сформированы ольшаники и травяные болота, которые принадлежат ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*, *Climacio-Betuletum pubescentis* и др. (см. табл. 7.24). В современном растительном покрове моренно-зандро-

Таблица 7.24

Распределение площадей сообществ заповедника, принадлежащих разным ассоциациям, на территории моренно-зандровых местностей

Ассоциация флористической классификации	Площадь	
	га	%
Леса и древесно-кустарниковые болота		
<i>Tilio-Carpinetum</i> Tracz. 1962	2418,7	66,56
<i>Quercus robur</i> - <i>Pinetum</i> J. Mat. 1981	390,8	10,75
<i>Peucedano-Pinetum</i> Mat. (1962) 1973	289,6	7,97
<i>Molinio-Pinetum</i> Mat. (1973) 1981	186,3	5,13
<i>Carici elongatae-Alnetum</i> Koch 1926	185,4	5,10
<i>Sphagnetum betulo-caricosum</i> (Kaks 1915) Botch et Smagin 1993	38,2	1,05
<i>Circae-Alnetum</i> Oberd. 1953	31,9	0,88
<i>Sphagno squarrosi-Alnetum</i> Sol.-Górn. 1975	24,7	0,68
<i>Pino-Ledetum palustris</i> Tx. 1955	13,1	0,36
<i>Climacio-Betuletum pubescentis</i> Fedotov 1999	5,6	0,15
<i>Frangulo-Salicetum cinereae</i> prov.	0,4	0,01
Луга и болота		
<i>Poa angustifolia-Calamagrostis epigeios</i> (ранг не определен)	34,3	0,94
<i>Phragmitetum australis</i> (Gams 1927) Schmale 1939	4,6	0,13
<i>Filipenduletum ulmariae</i>	3,3	0,09
<i>Caricetum acutae</i> Tx. 1937	2,2	0,06
<i>Phalaridetum arundinaceae</i> (Koch 1926) Libb. 1931	2,1	0,06
<i>Caricetum rostratae</i> Rübel 1912	1,1	0,03
<i>Caricetum vesicariae</i> Br.-Bl. et Denis 1926	0,7	0,02
<i>Caricetum lasiocarpae</i> Koch 1926	0,6	0,02
<i>Caricetum cespitosae</i> Palczynski 1975	0,4	0,01
Всего	3634,0	100,00

Таблица 7.25

Эколого-ценотический спектр (%) флоры сосудистых растений в сосняках и березняках моренно-зандровых местностей на разных этапах восстановительных смен

Сообщества и эколого-ценотические свиты	Стадии восстановления растительности		
	1 этап	2 этап	3 этап
Сосняки:			
боровая лесная	25	24	3
бореальная лесная	30	20	20
неморальная лесная	30	48	70
неморальная опушечная	10	4	5
черноольховая лесная			2
черноольховая опушечная		4	—
влажнолуговая	5	—	—
Березняки:			
боровая лесная	11	4	6
бореальная лесная	11	8	7
неморальная лесная	73	67	74
неморальная опушечная	—	2	5
черноольховая лесная	—	9	—
черноольховая опушечная	5	2	2
мезотрофно-болотная	—	2	2
влажнолуговая	—	4	2
сухолуговая	—	2	2
<i>Примечание.</i> Описание этапов см. в тексте.			

вых местностей также широко представлены сосновые леса, сформированные из культур на месте пожаров и неоднократных рубок. В их подросте на всем пространстве моренно-зандровых местностей присутствуют дуб и ель.

Последовательное развитие сосняков

В последовательном развитии сосняков, после прекращения хозяйственной деятельности, выделено три этапа.

На **первом этапе** демуляции (35 лет) здесь, в отличие от зандровых местностей, развиваются сосняки разнотравные, которые по эколого-флористической классификации относятся к ассоциации *Quercus roboris-Pinetum*. В их напочвенном покрове делят господство виды бореальной, боровой и неморальной эколого-ценотических групп (табл. 7.25). Верхний ярус – А – сформирован, в основном, молодыми генеративными особями сосны и березы, ярус В – инвазионными популяциями дуба и ели. С первых этапов развития в составе древесной синузии появляется клен остролистный. Его популяции представлены ювенильным подростом. Кустарниковая синузия, помимо типичных видов зандровых местностей (крушины и рябины), включает лещину. Однако ее популяции характеризуются низкой численностью и инвазионной онтогенетической структурой (табл. 7.26).

На **втором этапе** (55 лет) развития сосняков отмечаются следующие изменения. Во-первых, во флористическом составе доля неморальных видов возрастает с 30 до 48%, а доля бореальных – уменьшается с 30 до 20%. Во-

Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников на разных этапах развития сосняка в моренно-зандровых местностях

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	
I этап – Сосняк разнотравный (35 лет). Кв. 46, выд. 17							
<i>Pinus sylvestris</i>	—	—	—	656	268	—	923
<i>Betula pubescens</i>	—	89	133	178	133	44	578
<i>Quercus robur</i>	356	400	267	—	—	—	1022
<i>Acer platanoides</i>	178	—	—	—	—	—	178
<i>Picea abies</i>	—	44	89	89	—	—	222
<i>Corylus avellana</i>	44	89	—	—	—	—	133
<i>Frangula alnus</i>	2267	2311	1911	1600	356	17	8462
<i>Sorbus aucuparia</i>	844	1778	—	—	—	—	2622
II этап – Сосняк разнотравный (55 лет). Кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	—	—	—	44	311	—	355
<i>Betula pendula</i>	—	—	—	42	180	—	222
<i>Quercus robur</i>	—	178	89	133	—	—	400
<i>Acer platanoides</i>	2000	1956	45	43	—	—	4044
<i>Picea abies</i>	—	—	89	—	—	—	89
<i>Tilia cordata</i>	89	5867	490	42	—	—	6489
<i>Populus tremula</i>	59	307	—	—	—	—	366
<i>Malus sylvestris</i>	968	3578	87	—	—	—	4625
<i>Frangula alnus</i>	311	133	—	—	—	—	444
<i>Corylus avellana</i>	—	133	—	—	222	222	577
<i>Sorbus aucuparia</i>	2089	1600	—	—	—	—	4845
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1556	222	49	47	36	2043
III этап – Дубо-сосняк ландышево-звездчатый (135 лет). Кв. 41, выд. 6							
<i>Pinus sylvestris</i>	—	—	—	—	—	111	111
<i>Betula pendula</i>	—	22	—	22	—	—	44
<i>Quercus robur</i>	—	44	—	89	44	22	200
<i>Acer platanoides</i>	1511	733	244	—	—	—	2489
<i>Picea abies</i>	—	44	289	22	—	—	356
<i>Tilia cordata</i>	22	1444	200	—	—	—	1667
<i>Populus tremula</i>	67	489	—	—	—	—	556
<i>Frangula alnus</i>	467	622	689	244	22	—	2044
<i>Corylus avellana</i>	44	111	89	67	22	22	356
<i>Sorbus aucuparia</i>	133	1178	22	—	—	—	1333
<i>Euonymus verrucosa</i>	67	244	67	22	—	—	400

вторых, число видов деревьев увеличивается до 8 видов, кустарников – до 4. Появляются липа, осина, яблоня и бересклет бородавчатый. В-третьих, происходит существенное увеличение численности подроста деревьев. Так, по сравнению с первым этапом, плотность популяций клена остролистного возрастает в 23 раза. В этих условиях от полночленных и многочисленных популяций крушины остается только небольшое число *j* и *im* особей. Однако мощный полог подроста не мешает теневыносливому бересклету сформировать популяции с устойчивым оборотом поколений.

Третий этап демуляции (135 лет) знаменуется преобразованием сообществ ассоциации *Quercus roboris-Pinetum* в сообщества ассоциации *Tilio-*

Carpinetum. В травяном покрове доминирование переходит к неморальной группе видов (см. табл. 7.25). Состав древесных растений тот же самый. При этом популяции сосны представлены только g_3 деревьями. В онтогенетической структуре популяций дуба появляются g_2 и g_3 деревья. К этому времени существенно сокращается численность популяций березы. В ярусе подроста сохраняется высокая численность популяций клена и липы, а также появляются немногочисленные особи ели. У части видов кустарников уже сформировались полночленные популяции (см. табл. 7.26). Все это позволяет предположить, что сосновые леса моренно-зандровых местностей заповедника способны со временем преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса.

Последовательное развитие мелколиственных лесов

Необходимо учитывать, что до заповедания развитие сосняков часто прерывалось сплошными рубками. В результате на их месте в настоящее время сформировались мелколиственные (березово-осиновые) леса. Рассмотрим особенности демутиаций сообществ березово-осиновых лесов, которые в соответствии с флористической классификацией относятся к ассоциации *Tilio-Carpinetum*.

В последовательном развитии мелколиственных лесов, как и сосновых лесов, выделены три этапа.

На **первом этапе** восстановления (до 30 лет) сообщества представлены березняком осоково-звездчатковым. Верхний ярус этих сообществ сформирован, главным образом, быстрорастущими деревьями – осиной, березами бородавчатой и пушистой. К 25 годам в генеративной фракции популяций осины и березы бородавчатой доминируют g_2 деревья, а у березы пушистой – g_1 деревья. В составе древостоя есть примесь v – g_2 особей дуба и липы порослевого происхождения, а также плодоносящие ели, которые сохранились от прежних поколений леса. В подросте, помимо липы и клена, в небольшом количестве присутствует вяз, инвазионные популяции которого поддерживаются постоянным заносом семян из долин малых рек, где сохранились плодоносящие особи. Из таблицы 7.27 видно, что в послерубочных сообществах ведущая роль в восстановительных сменах принадлежит конкурентам дуба – вегетативно-подвижной липе и теневыносливому клену остролистному. Подрост дуба не способен противостоять затеняющему влиянию этих видов и имеет низкую численность. Плотность семенного подроста (j) дуба составляет всего 15 экз на 1 га (см. табл. 7.27). В кустарниковой синузии присутствуют полночленные популяции лещины и крушины ломкой, а также инвазионные популяции черемухи и бересклета бородавчатого. Суглинистый состав почвообразующих пород моренно-зандровых местностей определяет доминирование в синузии летневегетирующих трав с начальных этапов демутации неморальных видов (см. табл. 7.25). Здесь обычны *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Polygonatum odoratum*, *Convallaria majalis* и *Galium odoratum*. Таким образом, на первом этапе восстановительных смен в древесной и кустарниковой синузиях уже представлен набор основных ценозообразователей.

Второй этап развития послерубочных сообществ (до 70 лет) также представлен березняком осоково-звездчатковым. Однако, в сообществах проис-

**Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га)
на разных этапах развития сообществ березняков и осинников
в моренно-зандровых местностях**

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	
I этап: Березняк осоково-звездчатковый (25 лет). Кв. 47, выд. 7							
<i>Betula pendula</i>	—	—	—	15	30	30	75
<i>Betula pubescens</i>	—	—	—	59	30	—	89
<i>Populus tremula</i>	74	15	—	178	770	311	1348
<i>Quercus robur</i>	15	—	163	30	30	—	238
<i>Tilia cordata</i>	89	978	2622	104	30	—	3823
<i>Acer platanoides</i>	3585	1111	252	44	—	—	4992
<i>Ulmus glabra</i>	15	326	178	30	—	—	549
<i>Picea abies</i>	—	—	—	—	15	—	15
<i>Corylus avellana</i>	74	119	44	30	29	296	592
<i>Euonymus verrucosa</i>	17	13	15	—	—	—	45
<i>Padus avium</i>	341	978	—	—	—	—	1319
<i>Frangula alnus</i>	80	107	71	9	19	17	303
II этап: Березняк осоково-звездчатковый (45 лет). Кв. 46, выд. 14							
<i>Betula pendula</i>	—	—	—	—	53	338	391
<i>Betula pubescens</i>	9	—	62	18	80	53	222
<i>Populus tremula</i>	489	—	10	8	79	348	934
<i>Quercus robur</i>	71	107	9	9	36	89	321
<i>Tilia cordata</i>	356	2302	818	400	151	53	4080
<i>Acer platanoides</i>	1778	756	364	44	—	18	2960
<i>Ulmus glabra</i>	100	96	36	—	9	—	241
<i>Fraxinus excelsior</i>	9	36	—	—	—	—	44
<i>Picea abies</i>	—	9	—	—	—	—	9
<i>Malus sylvestris</i>	18	116	18	—	—	—	151
<i>Corylus avellana</i>	53	204	302	36	44	9	648
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1147	62	—	—	—	1342
<i>Padus avium</i>	—	80	—	—	—	—	80
<i>Sorbus aucuparia</i>	142	27	18	43	11	8	249
III этап: Дубрава снытево-осоковая (85 лет). Кв. 47, выд. 33							
<i>Quercus robur</i>	51	—	—	—	122	46	222
<i>Acer platanoides</i>	1289	—	889	222	44	—	2444
<i>Tilia cordata</i>	—	356	267	—	89	—	711
<i>Ulmus glabra</i>	89	441	346	—	—	14	890
<i>Populus tremula</i>	1200	214	—	—	—	—	1414
<i>Sorbus aucuparia</i>	23	—	—	—	—	—	23
<i>Corylus avellana</i>	—	153	93	—	—	—	246
<i>Euonymus verrucosa</i>	188	112	99	—	—	—	399

ходят следующие изменения. В древесной синузии большая часть осины, березы бородавчатой и порослевого дуба перешла в *g*₃ состояние, а береза пушистая – в *g*₂ состояние. К древостою примешиваются *g*₂ особи липы, которые сформировались из подроста. В подросте появляется ясень, семена которого заносятся из ольшаников малых рек и эрозионных лощин, где сохранились популяции этого вида. В кустарниковой синузии продолжается увеличение численности теневыносливых видов – лещины и бересклета боро-

давчатого. Если на первом этапе развития в полночленных популяциях лещины господствовали g_3 особи, которые начали развиваться сразу после рубки, то на втором этапе в ее онтогенетических спектрах доминируют *im* и *v* растения (см. табл. 7.27), численность которых поддерживается вегетативным и семенным путем. В травяном покрове увеличивают участие *Glechoma hederacea*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*, *Polygonatum multiflorum* и сокращается обилие *Convallaria majalis*.

На **третьем этапе** (70 лет и более) осина и березы практически полностью выпадают из сообщества, часть ослабленного порослевого дуба переходит в g_3 состояние, а липа и клен выходят в верхний ярус. При этом сообщества ассоциации березняка осоково-звездчаткового преобразуются в дубраву снытево-осоковую. С выходом липы и клена в верхний ярус происходят следующие изменения в сообществе.

Во-первых, темный полог липы и клена сокращает численность собственного подроста и молодого поколения дуба. Подрост дуба представлен только единичными ювенильными особями, которые быстро умирают. В результате у дуба формируются инвазионно-регрессивные популяции, которые со временем исчезнут из сообщества. Из-за низкой освещенности в ценозе полностью исчезают популяции ясеня.

Во-вторых, под пологом клена и липы деградируют популяции кустарниковой синузии. Это проявляется в существенном сокращении численности бересклета, в преобразовании полночленных популяций лещины и рябины во фрагментарные, а также в полном исчезновении черемухи (см. табл. 7.27).

В-третьих, в травяном покрове уменьшается участие *Stellaria holostea*, а доминантом, помимо *Carex pilosa*, становится *Aegopodium podagraria*.

Изучение восстановительных смен в послерубочных сообществах на суглинистом субстрате моренно-зандровых местностей показывает, что рубки существенно ослабляют позиции светолюбивых деревьев (дуба, ясеня) и препятствуют семенному возобновлению ели, а также усиливают позиции теневыносливых (клена) и вегетативно-подвижных видов (липы). Эти преобразования древесной синузии со временем приведут к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксового типа с отсутствием популяций дуба, ясеня, ели и других видов.

* * *

Во флористическом составе сообществ моренно-зандровых местностей с начальных этапов демулационных смен господствующее положение принадлежит видам неморальной эколого-ценотической группы. Это, видимо, связано с более богатым субстратом моренно-зандровой местности, литологической основой которой являются супеси и моренные суглинки. Согласно выявленным динамическим тенденциям, сосновые леса способны постепенно преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса. Этому благоприятствует светлый полог сосны, который не препятствует приживанию семенного поколения дуба и ели, а также их выходу в верхний ярус. Однако, поскольку на суглинистых почвах в подросте сосновых лесов сохранились в значительном количестве конкуренты дуба – липа и клен остролистый, то при рубках этих ценозов сукцессионные преобразования приводят к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксового типа.