

**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
(ЭДИФИКАТОРОВ И АССЕКТАТОРОВ)
СОВРЕМЕННОГО ЛЕСНОГО ПОЯСА**

**3.1. Общие представления популяционной биологии
и экологии растений**

3.1.1. Основные понятия

Как было показано в первой главе, цель этой книги – проанализировать структуру и динамики живого покрова восточноевропейских лесов с популяционных позиций. В третьей главе проведен анализ основных особенностей популяционной биологии растений восточноевропейских лесов. В качестве интегральной характеристики видов рассматривается их популяционное поведение или популяционная стратегия.

Распределение видов по типам популяционных стратегий проведено отдельно для групп видов, существующих в одном времени и пространстве и претендующих на одну и ту же порцию ресурса. В зоологической литературе такие группы видов названы гильдиями, в ботанической – синузиями (Смирнова, 1987). Анализ типов поведения целесообразно проводить у растений близких жизненных форм, занимающих одну пространственно-временную нишу и относящихся к одному трофическому уровню, т.е. принадлежащих одной синузии (Ценопопуляции..., 1988). Это определяется тем, что виды одной синузии характеризуются сходным влиянием на окружающую среду и выполняют близкую роль в сообществе. Кроме того, биологическое своеобразие видов наиболее полно проявляется при одновременном исследовании всей исторически сформировавшейся совокупности видов. В лесах умеренной зоны в качестве таковых обычно рассматриваются синузии деревьев, кустарников, летневегетирующих трав и кустарничков, и ранневесенних эфемероидов (Восточноевропейские ..., 1994).

Наиболее подробно популяционная стратегия охарактеризована у деревьев (раздел 3.3.) и кустарников (раздел 3.4), менее подробно – трав и кустарничков (раздел 3.5). Среди трав рассмотрены следующие синузии: эфемероидов, дубравного широкоотравья, бореального мелкотравья, полянно-опушечного высокотравья. Поскольку исследования популяционной биологии предполагают использование представлений не однозначно трактуя-

щихся в литературе, в этом разделе приведены пояснения основных понятий популяционной биологии (Смирнова и др., 2002 а,б).

Определение понятия «популяция». Термином «популяция» в демографических исследованиях обозначается совокупность особей одного вида, совместно живущих на определенной территории, связанных между собой отношениями родства (потоком поколений), системой внутренних взаимоотношений, и отграниченных от других подобных совокупностей (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Разработаны представления об иерархии биосистем популяционного уровня от ценопопуляции до видовой популяции (вся совокупность особей вида в пределах ареала). В большинстве случаев реальные границы скопления особей вида распознать трудно или невозможно, тогда популяцией называют совокупность особей исследуемого вида в рамках пространства, ясно ограниченного границами некоторого природного объекта. Так, совокупность особей вида в границах фитоценоза, принято называть «ценопопуляцией», а в границах одного экотопа – экотопической популяцией. Далее при описании конкретных примеров мы используем общий термин «популяция», ранг объекта популяционного уровня (ценопопуляция, локальная популяция, экотопическая и пр.) уточняется при необходимости.

3.1.2. Периодизация онтогенеза и диагностики онтогенетических состояний растений

Основа для исследования состава и структуры популяций – способность видеть в природе отличающиеся по многим параметрам друг от друга организмы одного вида. В первую очередь различия определяются возрастными, онтогенетическими особенностями, что делает чрезвычайно важным членение непрерывного процесса индивидуального развития (онтогенеза) на биологически, экологически и ценотически различные периоды (или этапы). Онтогенез особи делится на этапы на основе объединения в группы 1) особей близкого возраста (например, классы возраста у деревьев) или 2) особей, находящихся на одном и том же этапе индивидуального развития, т.е. в одном возрастном состоянии (имеющих одинаковый биологический, физиологический возраст). Индикаторами возрастных состояний чаще всего бывают морфологические изменения, коррелятивно связанные с функциональными. Календарный (астрономический) возраст и возрастное состояние всегда сопряжены между собой. Однако соотношение их не всегда однозначно. Особи одного календарного возраста могут находиться на разных этапах своего онтогенетического развития, т.е. быть в разных возрастных состояниях, и, наоборот, особи одного возрастного состояния могут быть разного календарного возраста (Ценопопуляции..., 1976; 1988).

В популяционно-демографических исследованиях растений преимущественно используется определение онтогенетического состояния, а календарный возраст служит дополнительной характеристикой. Такое предпочтение объясняется тем, что, во-первых, роль растений одного возрастного состояния в жизни популяции примерно одинакова, а, во-вторых, особи растений разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, и поэтому сравнительная оценка (сопоставление) их роли в сообществе на основе календарного возраста

теряет биологический смысл. Кроме того, определение календарного возраста у многих растений затруднено или невозможно вследствие обновления побегов и корней, определение возрастного состояния всегда реально. Разумеется, при решении некоторых популяционных и ценогенетических задач целесообразно, и даже необходимо использовать оба параметра.

Особь, относящиеся к одному онтогенетическому состоянию, объединяются в одну группу. Выделение их проводится в соответствии с классификацией онтогенетических состояний семенных растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988). Сейчас изучены онтогенезы более трехсот видов сосудистых растений. Кроме того, описаны этапы онтогенеза для спорофитов и даже для гаметофитов некоторых видов споровых растений и лишайников (Жукова, 1999). Для них разработаны в соответствии с периодизацией онтогенеза, принятой для спорофитов семенных растений, соответствующие периодизации и диагнозы возрастных состояний.

Качественные признаки (диагнозы) онтогенетических состояний семенных растений достаточно универсальны и могут быть использованы при описании любых видов семенных растений. Конкретные примеры описания онтогенезов растений разных жизненных форм приведены в серии выпусков «Диагнозы и ключи возрастных состояний...» (1980, 1983а, б, 1987, 1989), в Методических указаниях к спецкурсу «Популяционная экология растений» (1994), в «Онтогенетическом атласе лекарственных растений» (1997, 2000), в монографиях и журнальных публикациях. При описании диагнозов онтогенетических состояний в скобках приведены названия, используемые как синонимы.

Проростки (всходы), pl – смешанное питание (за счет веществ семени или семядолей и ассимиляции первых листьев); наличие морфологической связи с семенем и/или наличие семядолей; наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега.

Ювенильные, j – простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослому растению; наличие листьев иной формы и иного расположения на побеге, чем у взрослых особей; иной тип нарастания и ветвления или отсутствие ветвления в побеговой сфере; возможно изменение типа корневой системы; сохранение некоторых зародышевых структур: первичных корня и побега; потеря связи с семенем (семя исчерпало запасы и семенная кожура засохла), как правило, отсутствие семядолей – их запасы использованы целиком, семядоли засыхают и опадают.

Имматурные (прематурные), it – наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа; появление некоторых признаков взрослого растения в структуре побегов (например, смена типа нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и прочее); сохранение отдельных элементов первичного побега.

Виргинильные (молодые и взрослые вегетативные), v – появление основных черт типичной для вида жизненной формы; растение имеет характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему; генеративные органы отсутствуют.

Молодые генеративные, g₁ – появление генеративных органов, преобладание процессов новообразования над отмиранием, проявляющееся в разных формах. Окончательное формирование взрослых структур.

Средневозрастные генеративные, g_2 – уравнивание процессов новообразования и отмирания – максимальные размеры и биомасса, максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальное число генеративных органов (максимальная семенная продуктивность).

Старые генеративные, g_3 – преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов побего- и корнеобразования, в некоторых случаях – упрощение жизненной формы, которое проявляется, в частности, в потере способности образования побегов разрастания.

Субсенильные (старые вегетативные), ss – отсутствие генеративных органов (возможно наличие скрыто генеративных побегов), значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования; возможно, упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания побега или в потере способности к ветвлению; появление листьев переходного (имматурного) типа.

Сенильные, s – накопление отмерших (прекративших рост и разрушающихся) частей растения, предельное упрощение жизненной формы; вторичное появление некоторых ювенильных черт (форма листьев, характер побегов и другое); в некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

3.1.3. Поливариантность онтогенеза

Описанная последовательность этапов онтогенеза у семенных растений представляет собой обобщение и усреднение известного к настоящему моменту разнообразия процессов индивидуального развития. При проведении конкретных работ необходимо учитывать различные проявления дифференциации растений в популяциях – поливариантность онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; 1979; Чистякова, 1994). Наиболее детально поливариантность онтогенеза у семенных растений проанализирована Л.А. Жуковой (1995).

При исследовании структуры популяций и особенностей ее развития в конкретных экологических и ценологических условиях одним из наиболее существенных параметров выступает **размерная поливариантность** онтогенеза, которая проявляется в дифференциации особей по жизненности (виталитетности). Под жизненностью особи обычно понимают такие свойства, как мощность вегетативных и генеративных органов, а также устойчивость к неблагоприятным воздействиям, что определяет перспективы дальнейшего развития особи. Распределение особей на группы разной жизненности производится в пределах одной популяции на основе определения значений количественных признаков в каждой возрастной группе (Злобин, 1989) и некоторых качественных признаков (см. ниже).

У семенных растений часто выделяют три группы особей по жизненности или три уровня жизненности (иногда выделяют 4, 5, 6 уровней). В группу *оптимальной (нормальной) жизненности* входят особи, онтогенез которых проходит без задержек, возвращений в более ранние состояния или пропусков возрастных состояний (например, переход из имматурного состояния в сенильное у деревьев низкой или сублетальной жизненности). В ходе онто-

гене́за размеры и биомасса особей последовательно увеличиваются вплоть до старого генеративного, развитие вегетативной сферы положительно коррелирует с интенсивностью образования плодов и семян.

В группу *пониженной жизненности* входят особи с задержками в развитии как в прегенеративном, так и в генеративном периодах. Размеры и биомасса особей меньше, чем у растений оптимальной жизненности в соответствующих возрастных группах, часто отсутствуют положительные корреляции между параметрами вегетативной и генеративной сферы.

В группу *низкой (сублетальной) жизненности* входят особи, для которых характерны длительные задержки в развитии на ранних этапах онтогенеза, сильное сокращение или пропуск генеративного периода. У них отсутствуют корреляции между абсолютным возрастом и этапом развития. В этой группе нарушается основной принцип прохождения онтогенеза особями оптимальной и пониженной жизненности – преобладание в течение первой половины онтогенеза процессов роста и новообразования над процессами отмирания. У молодых особей этой группы часто формируются старческие структуры. Особи этой группы жизненности обычно имеют малые размеры и биомассу по сравнению с особями оптимальной и нормальной жизненности в рассматриваемой популяции.

3.1.4. Типы онтогенезов и вегетативное размножение

Разнообразие онтогенезов семенных растений можно объединить в два типа (Смирнова, 1987). В первом типе всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, умирающая по завершению онтогенеза (*простой онтогенез*). Во втором последовательность этапов развития осуществляется в серии особей нескольких поколений (*сложный онтогенез*), причем особь-родоначальница (семенного происхождения) не умирает, а однажды или многократно делится вегетативным путем на несколько особей, образуя *клон*. Смерть всего вегетативного потомства может наступить после последовательного прохождения серии поколений.

В популяционной биологии растений особь, возникшая из семени, и все ее вегетативное потомство называется «генета», особь вегетативного происхождения – «рамета». Иногда раметой называют относительно самостоятельное структурное образование, входящее в физически целостную особь и потенциально способное к самостоятельной жизни (например, парциальный куст в системе парциальных кустов у черники или лещины).

Вегетативное размножение свойственно растениям разных жизненных форм. Это – естественное или искусственное отделение от материнского растения его частей, способных к самостоятельному существованию и развитию. По времени появления в онтогенезе и по глубине омоложения вегетативного потомства можно выделить три типа вегетативного размножения (Смирнова, 1987).

Размножение первого типа происходит в постгенеративном периоде и не сопровождается омоложением потомства, его называют старческой (сенильной) партикуляцией (Работнов, 1969). Отмеченное у некоторых видов значительное увеличение числа особей вследствие старческой партикуляции определяет правосторонний тип возрастного спектра популяции.

Второй тип вегетативного размножения (нормальная партикуляция по Т.А. Работнову, 1969) начинается в генеративном периоде и сопровождается неглубоким омоложением потомства. В пределах этого типа виды растений различаются по вегетативной подвижности: одни (например, копытень европейский) разрастаются со скоростью в несколько сантиметров в год; другие (например, будра плющевидная) – со скоростью несколько десятков сантиметров в год. Вегетативное размножение этого типа приводит к заметному увеличению числа взрослых особей в популяциях. Виды, для которых свойственен этот тип вегетативного размножения, обычно имеют одновершинные возрастные спектры с максимумом на взрослых (генеративных) особях. Второй тип играет весьма существенную роль в самоподдержании популяций: к нему относится много видов кустарников, кустарничков и трав, у которых семенное возобновление происходит эпизодически, а вегетативное – регулярно. При этом господство вегетативного типа размножения в популяциях не свидетельствует об их плохом состоянии.

Третий тип вегетативного размножения осуществляется глубоко омоложенными (ювенилоподобными или «ювенильными») особями (ювенильная партикуляция). Они могут образовываться как на взрослых, так и на молодых растениях. Одно из проявлений такого типа вегетативного размножения – образование в вегетативной или генеративной части побега свободно отделяющихся диаспор (например, вегетативных почек у чистяка весеннего) или придаточных почек на корнях (например, у иван-чая узколистного). Третий тип, как и второй, играет весьма существенную роль в самоподдержании популяций, часто он оказывается единственным способом. Этот тип вегетативного размножения наиболее часто отмечается у трав. Большое число глубоко омоложенных вегетативных зачатков определяет левосторонний характер возрастного спектра популяций.

3.1.5. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра

Счетные единицы. Расчеты возрастных (онтогенетических) спектров у растений основываются на выделении и использовании счетных единиц. Вопрос о выделении счетной единицы достаточно сложен в связи со способностью растений как модульных организмов формировать в пределах физически целостной особи вегетативные структуры (парциальные кусты и побеги, клубни, луковицы, придаточные почки на корнях и пр.), способные к самостоятельному существованию и развитию и выступающие как единицы воздействия на среду. В исследованиях популяций растений используются две счетные единицы. Первая единица – морфологическая, при выделении таких единиц основным признаком считается физическая целостность анализируемой структуры, т.е. особи. Такой подход вполне правомерен и целесообразен, если исследователь имеет дело с одноствольным деревом, компактным кустом, луковичным растением и т.п.

Когда объект исследования физически целостная система корневых отпрысков, например, осины, состоящая из взрослых, молодых деревьев и только начавших развиваться побегов, выделять морфологические единицы физически невозможно и нецелесообразно с точки зрения анализа возрас-

тной и пространственной структуры популяций. В связи с этим, сформировалось представление о второй – фитоценотической – счетной единице.

Счетные единицы существенно различаются у растений моноцентрических, явнополицентрических и неявнополицентрических биоморф, выделенных на основе особенностей пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней (Смирнова, 1987).

Взрослые особи *моноцентрических биоморф* характеризуются тем, что корни, побеги (побег) и почки возобновления сконцентрированы в единственном центре, который представляет собой центр разрастания особи и центр воздействия на среду. Взрослые особи *явнополицентрических биоморф* имеют несколько четко выраженных центров разрастания особи, представляющих собой относительно автономную часть особи. Такими центрами могут быть парциальные кусты, а при отсутствии ветвления (кущения) – парциальные побеги. Взрослые особи *неявнополицентрических биоморф*, как и в предыдущем типе, имеют несколько центров разрастания (Смирнова, 1987), однако в онтогенезе растения эти центры возникают так близко, что практически их трудно разграничить. В связи с этим, неявнополицентрическая особь условно рассматривается как единый центр воздействия на среду.

Типы онтогенетических (возрастных) спектров популяций. Наиболее просто определяемый признак устойчивого состояния популяции – это полночленный онтогенетический спектр, в котором численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний; 2) темпами развития особей в разных состояниях; 3) способом самоподдержания популяций: глубокоомоложенными диаспорами (семенами и вегетативными зачатками), неглубокоомоложенными вегетативными особями или разным сочетанием названных выше способов; 4) интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации особей, 5) способностью создавать почвенный запас семян, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним – площадь питания). Такие спектры названы базовыми (характерными); они характеризуют дефинитивное (динамически устойчивое) состояние популяций (Ценопопуляции..., 1988).

Типы базовых спектров выделяют по положению абсолютного максимума в спектре онтогенетических состояний. В пределах каждого типа в зависимости от способа самоподдержания популяции выделяют варианты.

Конкретные спектры популяций могут проявлять как большое сходство с базовыми спектрами, так и значительно отличаться от них. Разнообразие конкретных спектров можно объединить в несколько типов, соответствующих тому или иному состоянию (или этапу жизни) популяции:

- *инвазионное состояние* – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

- *нормальное состояние:*

- а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения); может быть левосторонним, одновершинным (с максимумом на генеративных растениях) и правосторонним;

- б) вегетативно-полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

в) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

- *регрессивное состояние* – популяция состоит лишь из постгенеративных растений;
- состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы – *фрагментарный спектр*.

Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы развития в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе. Популяции становятся регрессивными в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, или условия в сообществе препятствуют развитию подраста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагментами популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании вида при крайне низком уровне численности, и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно. Диагностика состояния популяций, основанная на указанных выше признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития ценопопуляций, а также позволяет подойти к оценке сукцессионного состояния сообщества. При этом для адекватной оценки перспектив популяции необходим учет биологических и экологических особенностей вида.

3.1.6. Представления о популяционных стратегиях видов

Типы популяционных стратегий. Популяционная стратегия или популяционное поведение – совокупность биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровне, – определяет способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в сообществах в целом или в его структурно-функциональных подразделениях: синузиях, ярусах, микрогруппировках (Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1983; Смирнова, 1987). Представления о популяционных стратегиях основываются на представлениях Л.Г. Раменского (1935) о фитоценотипах и о г-отборе и К-отборе (Пианка, 1981). Популяционная стратегия отражает фитоценотически-значимое поведение вида или его фитоценотические потенции. Она может быть охарактеризована большим набором частных признаков, различающихся у растений разных жизненных форм, и наиболее общими интегральными признаками, среди которых следующие:

- *конкурентноспособность* (большая конкурентная мощьность) – способность одних видов подавлять другие вследствие высокой энергии жизнедеятельности и полноты использования среды;
- *фитоценотическая толерантность* (выносливость, устойчивость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) – способность видов длительно существовать на территории, контролируемой конкурентноспо-

собными видами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности (задержки в росте и развитии);

- *реактивность* (динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов максимально быстро захватывать освобождающиеся территории в результате высоких темпов размножения и разрастания.

Виды, у которых в наибольшей степени выражена конкурентоспособность, относятся к конкурентным, фитоценотическая толерантность – к толерантным (или стресс-толерантным (по Grime, 1979)), реактивность – к реактивным или к пионерным. Разная степень выраженности перечисленных свойств у разных видов определяет наличие переходных типов популяционных стратегий (см. раздел 3.2).

Наиболее четко принадлежность вида к тому или иному типу популяционной стратегии удастся охарактеризовать, если сравнивать частные проявления популяционного поведения (например, темпы роста и развития, семенную и вегетативную продуктивность и др.) в условиях экологического оптимума и при отсутствии конкуренции за ресурсы, с одной стороны, и в условиях экологического пессимума и конкуренции за ресурсы, с другой стороны. Разработку классификаций популяционных стратегий целесообразно проводить отдельно для каждой синузии (или гильдии), рассматриваемой как совокупность видов, существующих в одном времени и пространстве и претендующих на один и тот же ресурс (Смирнова, 1987). Так, в широколиственных лесах можно выделить синузии деревьев, кустарников, летне-вегетирующих трав и эфемероидов. Конкретные признаки популяционных стратегий этих групп видов и классификации типов стратегий приведены в книге «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994).

Представления о ранне- и поздне-сукцессионных видах и соотношение этих представлений с представлениями о типах стратегий. Изучение процессов смен видов растений и животных в ходе восстановительных сукцессий (демутаций) показало, что на ранних этапах восстановления обычно господствуют реактивные виды (пионерной или рудеральной стратегии), а на поздних этапах – толерантные и конкурентные виды, которые были соответственно названы ранне- и поздне-сукцессионными (Forest succession..., 1981). Однако исследования видов деревьев и сукцессионных процессов в лесных сообществах выявили значительно более сложные соотношения между типом стратегии вида и его ролью в сукцессиях. Их причина – в отсутствии полного соответствия между типом стратегии и светолюбием (теневыносливостью) видов деревьев. Все светолюбивые виды могут господствовать только на ранних этапах сукцессий, когда осваиваются безлесные территории, все теневыносливые виды способны сменять светолюбивые на более поздних этапах сукцессий и доминировать в климаксовых сообществах. В зависимости от дальности заноса семян светолюбивые виды осваивают большие или меньшие территории. В связи с этим, среди раннесукцессионных видов (РСВ) восточноевропейских лесов выделены раннесукцессионные виды с большой дальностью разноса семян – виды реактивной (пионерной, рудеральной) стратегии (сосна обыкновенная, осина, березы, ивы), а также виды с небольшой дальностью разноса семян, так называемые, «опушечники» – виды конкурентной и толерантной стратегии (дуб черешчатый, яблоня лесная, груша обыкновенная и др.). Группа поздне-сукцессионных видов (ПСВ) включает теневыносливые широколиственные (ясень, клены, липа, вязы) и

хвойные (ель, пихту и кедр) виды. Соотношение видов в сообществах по типам стратегий позволяет составить прогнозы развития сообществ и получить дополнительную информацию о его структурном разнообразии. Обычно сукцессивные сообщества отличаются от климаксового неполным набором типов популяционных стратегий и их количественными соотношениями, не соответствующими особенностям биологии видов.

3.1.7. Оценка сукцессионного состояния лесных сообществ по демографической структуре популяций деревьев

Оценка сукцессионного состояния сообщества проводится путем сравнения возрастных онтогенетических спектров и численности популяций видов деревьев, входящих в его состав (Смирнова и др., 1990). Антропогенные нарушения, инициирующие сукцессии, можно условно разделить на три группы по степени уничтожения существовавшей древесной растительности: 1) сильные – сплошные рубки с уничтожением подроста и нарушением напочвенного покрова, верховые пожары, распашка; 2) средние – сплошные рубки без уничтожения подроста и нарушения напочвенного покрова; 3) слабые – выборочные рубки, выпас, рекреация, низовые пожары. Для определения стадии сукцессии и ее направления наиболее существенным является соотношение состояний ценопопуляций ранне- и позднесукцессионных видов (табл. 3.1.).

На ранних этапах сукцессий, после сильных и средних нарушений, чаще всего формируются сообщества с доминированием или значительным участием РСВ. Это, прежде всего, леса с доминированием берез и других видов реактивной стратегии – сосны, серой ольхи, осины. При возможности инвазии ПСВ с первых лет участвуют в составе сообщества, но по скорости роста отстают от РСВ, дольше находясь в ярусе кустарников или втором подъярусе древостоя. Распад поколения РСВ обычно происходит относительно синхронно и может носить катастрофический характер.

Следующая стадия сукцессии – формирование сомкнутого леса из ПСВ с выраженной ярусной структурой, иногда расцениваемое как завершение сукцессии. В этот период происходит уменьшение видового разнообразия даже лесных, относительно теневыносливых видов.

Современное состояние большинства лесных сообществ европейской России соответствует стадиям господства РСВ или формирования сомкнутого леса из ПСВ. При этом во многих лесах популяции ПСВ представляют собой первое поколение после сильных антропогенных нарушений. Примерами таких сообществ являются ельники, возникшие после интенсивной выборочной рубки соснового древостоя, широколиственные леса с деревьями порослевого происхождения, выросшими после сплошных рубок; лесные культуры. В зависимости от множества факторов (определяемых, в основном, характером предшествующих нарушений) распад первого поколения ПСВ может быть как асинхронным, так и массовым, катастрофическим. В первом случае начинает формироваться устойчивая мозаично-ярусная структура сообщества, во втором случае время ее формирования задерживается. В дальнейшем формируется абсолютно разновозрастный полидоминантный лес с выраженной гар-мозаикой. Для формирования спонтанно развивающегося лесного сообщества требуется время, сопоставимое с временем жизни, как минимум, двух–трех поколений ПСВ. Часто происходят

**Состояние лесных сообществ при различных состояниях популяций
раннесукцессионных (РСВ) и позднесукцессионных (ПСВ) видов деревьев**

Тип возрастных спектров популяций		Сукцессионный этап развития лесного сообщества
РСВ	ПСВ	
Нормальные	Нормальные	Разновозрастный лес – квазиклимакс, субклимакс, сформированный при отсутствии заноса зачатков части РСВ и/или ПСВ
Нормальные	–	Разновозрастный лес – субклимакс, сформированный при отсутствии заноса зачатков ПСВ или при периодически повторяющихся нарушениях
Инвазионные	–	Ранний этап сукцессии после сильного нарушения
Инвазионные	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
Регрессивные	Инвазионные	Средний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
Регрессивные	Нормальные	Поздний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
–	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или слабого нарушения
Регрессивные	–	Задержка сукцессии при постоянных нарушениях и/или регрессия к безлесной территории
–	Регрессивные	Задержка сукцессии при постоянных нарушениях и/или регрессия к безлесной территории

отклонения от описанной динамики, их основные причины – постоянные или частые экзогенные нарушения (например, пожары, выпас) и/или отсутствие возможности инвазии ПСВ. В этом случае может формироваться субклимаксное сообщество, основными эдификаторами которого являются РСВ. Так, многократно повторяющиеся пожары приводят к формированию разновозрастных сосновых лесов.

Возможность инвазии в сообщество как эдификаторов, так и подчиненных видов имеет определяющее значение для протекания сукцессии от ее начальных и до конечных стадий. В некоторых случаях длительные предшествующие преобразования растительности и экотопа приводят к невозможности возобновления ПСВ даже при их доминировании в сообществе. Тогда вследствие дигрессии происходит формирование пустошей или иных безлесных территорий.

Разделение различных вариантов разновозрастного леса, образованного ПСВ, на сукцессионные, субклимаксные и климаксные представляет наибольшую трудность и не может быть основано только на демографических исследованиях. Необходимо учитывать особенности видового и структурного разнообразия сообществ, а также признаки сукцессионного состояния сообщества, отраженные в почвенном покрове. Для оценки последних возможно использование метода «археология экосистем», разработанного Е.В. Пономаренко с соавторами (Смирнова и др., 1990; Сукцессионные процессы..., 1999). Пониманию причин современного состояния сообществ и более обоснованному суждению о сукцессионных процессах помогает также знание истории природопользования на исследуемой территории (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000).

3.2. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы

3.2.1. Формирование представлений об эколого-ценотических группах растений

В середине XX века в фитоценологии возникли представления о том, что средообразующее воздействие вида-эдификатора или особенности экотопы в тех случаях, когда эдификатор (по представлениям авторов) отсутствует, обуславливают существование в сообществе экологически близких видов. При появлении первых эколого-ценотических классификаций видов растений (Ниценко, 1969, 1971; Каразия, 1977; Сабуров, 1972, 1984) в качестве объектов исследований выбирали сообщества с относительно выровненной структурой. Основными признаками растительного сообщества при этом считали: (а) однородность условий существования подчиненных видов растений, созданных мощным воздействием древесного вида-эдификатора, и (б) жесткую связь между видом-эдификатором (или группой видов-эдификаторов) и остальными членами сообщества. Совокупность подчиненных видов рассматривалась как сопровождение, «свита» эдификатора. Название «эколого-ценотическая группа» отражало, с одной стороны, экологическую близость видов этой группы, а с другой стороны, совместное обитание видов в созданной эдификатором ценотической среде (Ниценко, 1969). Название «свита» по представлениям авторов отражало не только экологическую близость, но и сходный генезис в процессе эволюции растительных сообществ (Зозулин, 1955, 1973). Однако исследование изменений растительности в плейстоцене и голоцене (см. главу 2) заставляет с достаточной осторожностью относиться к существующим представлениям о генезисе тех или иных групп растений. В них не учтена антропогенная трансформация растительности в результате тысячелетней истории природопользования, в результате некоторые антропогенно сформированные совокупности видов рассматриваются как индикаторы былых климатических условий (см. раздел 2.3).

Во второй половине XX века представления об эколого-ценотических группах (или свитах) растений получили широкое распространение. Исследования растительных сообществ лесного пояса Восточной Европы с позиций выявления групп видов, приуроченных к определенным типам сообществ, привели к разработке региональных классификаций эколого-ценотических групп растений (Ильинская и др., 1982, 1985; Нешатаев, Доронина, 1995; Булохов, 1996; Василевич, 1998; Дегтева, 2002). Большинство этих классификаций разработано на основе экспертных представлений, однако в работах конца XX века и начала XXI века все чаще принадлежность вида к той или иной группе проверяется и уточняется статистическими методами путем определения коэффициентов совместной встречаемости и выявления групп сопряженных видов (Василевич, 1998; Булохов, 1973, 1996; Ермаков, 2001). Эти методы получили широкое распространение в синтаксономии (Миркин, Наумова, 1998).

Следует особо подчеркнуть, что вне зависимости от методов выделения эколого-ценотических групп видов лесных растений (экспертных или стати-

стических), исходный материал собирался и собирается в физиономически однородных участках леса с равномерно сомкнутым пологом и выровненным напочвенным покровом, поскольку именно такие участки рассматриваются как типичные. Мозаику окон, ВПК и зоогенных нарушений в лесах, как правило, не рассматривают, так как эти естественные проявления жизни лесного сообщества оценивают как нарушения и считают нетипичными. Особенностью сбора материала в лесных сообществах было стремление исследователей выявить наборы видов трав и кустарничков, наиболее часто и в наибольшем обилии встречающихся под сомкнутым пологом, образованным взрослыми деревьями широколиственных, темно- и светлохвойных, мелколиственных видов. Таким образом, в качестве эталонных лесных сообществ для выявления наборов эколого-ценотических групп видов рассматривали сообщества на стадии сукцессии, характеризующейся формированием первого зрелого поколения деревьев (состоящим из g_2 – g_3 особей). Здесь произрастал ограниченный набор видов трав и кустарничков. Для выявления этого набора закладывали площадки размером 10×10 м и менее, что позволяло получать относительно однородные выборки видов. Экологические требования этих групп видов в наибольшей степени соответствовали экологическим условиям жизни под пологом сомкнутого взрослого поколения тех или иных видов деревьев.

Развитие представлений о структуре и функционировании спонтанно развивающегося биогеоценотического покрова привело исследователей к пониманию гетерогенности как одного из главных свойств живого покрова. В главе 1 показано, что ключевые виды растений и животных создают экологически разнообразные микроместообитания, которые, в свою очередь, определяют возможность произрастания в одном сообществе видов, экологические потребности которых существенно различны. Большое разнообразие микроместообитаний в климаксовых лесах, связанное с существованием оконной мозаики, мозаики ветровально-почвенных комплексов, зоогенной и микогенной мозаики и наличием построек животных, зоогенных нарушений субстрата и растительного покрова, определяет возможность совместного произрастания трав и кустарничков разной экологии. Например, виды трав, постоянно встречающихся в пойменных лесах из черной ольхи, в водораздельных хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, обычно занимают западины, сформированные в результате вывалов деревьев и последующего использования их кабанями в качестве купален (Восточноевропейские..., 1994). В таких западинах может создаваться экологический режим, сходный с режимом мелководий с застойным увлажнением, типичный для черноольшаников. Современные исследования структуры и состава лесов с хорошо выраженной гар-мозаикой (см. разделы 6.2, 7.2, 8.2) показали, что эколого-ценотические группы видов, которые по А.А. Ниценко (1969) характеризуют сообщество в целом, в таких лесах приурочены к отдельным микроместообитаниям. Так, например, в хвойно-широколиственных лесах виды «неморальной теневой свиты», по А.А. Ниценко (1969), наиболее часто встречаются в подкroновых пространствах взрослых деревьев широколиственных видов, а виды «елово-кисличной свиты» – на валеже средних стадий разложения или в подкroновом пространстве взрослых особей пихты и ели. Некоторые примеры приуроченности видов разных эколого-ценотических групп к разным микроместообитаниям приведены в табл. 3.2.

Примеры приуроченности видов разных эколого-ценотических групп к микросайтам разных типов в высокоствольных водораздельных и долинных темнохвойных лесах Коми и Карелии

Типы микросайтов	Эколого-ценотические группы видов	Индикаторные виды
А: Окно в пологе леса		
1. Лежащий ствол крупного дерева; слабогумифицированный;	Бореальные лесные кустарнички; зеленые мхи	Кустарнички – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , мхи – <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Hylacomitrium splendens</i>
гумифицированный	Бореальные лесные травы	<i>Gymnosarptium dryopteris</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>
2. Холмик из почвы (бутор), возникший в результате вывала;	Бореальные деревья и кустарники; бореальные опушечные полукустарнички и травы	Входы деревьев – <i>Betula</i> , <i>Populus</i> , <i>Salix</i> и кустарников – <i>Sambucus racemosa</i> ; травы – <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Rubus idaeus</i>
3. Яма в почве, возникшая в результате вывала;	Прибрежно-водные травы	<i>Caltha palustris</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Equisetum palustre</i>
переувлажненная с глеевым горизонтом	Олиготрофно-болотные травы, кустарнички и полукустарнички, сфагновые мхи	Мхи – <i>Sphagnum</i> sp., кустарнички – <i>Vaccinium uliginosum</i> , травы – <i>Carex globularis</i> , <i>Rubus chamaemorus</i>
4. Ровное пространство; переувлажненное без глеевого горизонта	Нитрофильные опушечные травы	<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i>
дренированное	Бореальные опушечные виды	<i>Diplazium sibiricum</i> , <i>Dryopteris assimilis</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Senecio nemorensis</i> , <i>Delphinium elatum</i>
Б: Полог леса		
темнохвойных видов	Бореальные лесные виды	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> , <i>Melampyrum pratense</i>
мелколиственных видов	Нитрофильные, бореальные и неморальные опушечные травы	<i>Crepis paludosa</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Solidago virgaurea</i>
широколиственных видов	Неморальные лесные виды	<i>Dryopteris cartusiana</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Melica nutans</i>
светлохвойных видов	Боровые лесные виды	<i>Diphaziatrum complanatum</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Antennaria dioica</i>

Таким образом, эволюцию представлений об эколого-ценотической структуре лесных сообществ, инициированную пересмотром концепции климакса с позиций «gap mosaic concept», «mosaic cycle concept of ecosystem» и концепции популяционной организации сообществ, можно представить следующим образом: на начальном этапе в одном типе сообществ господствуют виды одной эколого-ценотической группы; на современном этапе в одном типе сообществ сосуществуют виды разных эколого-ценотических групп.

Исследования микроместообитаний, формирующихся в спонтанно функционирующем живом покрове, позволили расширить имеющиеся эколого-ценотические классификации за счет включения новых видов, а также пересмотреть наборы групп и их объемы. Так, описания природных (зоогенных и фитогенных) нарушений – пороев и выбросов грунта животными, отсыпок вывалов – показали биологическую нецелесообразность выделения группы «сорно-рудеральных видов», ибо в лесах, на лугах и в степях существуют специфические наборы видов этой группы, они маркируют природные нарушения и входят в состав природной флоры тех или иных сообществ как обитатели специфических микроместообитаний (Гиляров, 1951; Млекопитающие..., 1985; Смирнова, 1998).

С позиций современных представлений о популяционных стратегиях видов также нецелесообразно выделять «бетулярную» группу (по Г.М. Зозулину, 1973), поскольку в современном растительном покрове виды берез (*Betula pubescence*, *B. verrucosa*) – раннесукцессионные и не обладают эдификаторными свойствами. В зависимости от антропогенной истории формирования березняков, в них могут господствовать неморальные, бореальные, луговые или опушечные виды (Оценка..., 2000). Что касается представлений Г.М. Зозулина о генетических связях «бетулярной свиты» с растительностью плейстоценовых лесостепей, то (как упоминалось ранее) они дискуссионны и нуждаются в подробном дополнительном анализе с точки зрения оценки роли ключевых видов животных в формировании растительности травяных сообществ и экотонных в лесном поясе.

Исследование приуроченности видов к разным микроместообитаниям в лесах климаксового типа позволяет составить представление об эколого-ценотической структуре таких лесов и использовать эти представления для характеристики сукцессионного этапа развития сообществ и выяснения причин отсутствия или малого числа видов той или иной эколого-ценотической группы. Так, например, отсутствие «опушечной свиты видов» (по терминологии А.А. Ниценко, 1969) в лесных сообществах может свидетельствовать о несформированности гар-мозаики, что характерно для срединных этапов сукцессий в лесах, когда после сплошных рубок или пожаров развивается первое взрослое поколение поздне-сукцессионных видов (таких как ель, пихта, липа, клены), сквозь сомкнутый полог которого в нижние ярусы проникает очень мало света. Такая ценотическая обстановка не позволяет развиваться видам «опушечной группы», обычно доминирующим на первых этапах образования окон в пологе леса (см. раздел 1.2). Ситуации, когда в сообществе развита гар-мозаика, но отсутствуют виды опушечной группы, возникают после предшествующих нарушений, настолько великих, что за время восстановления устойчивого оборота поколений в популяциях видов деревьев-эдификаторов опушечные виды, в связи с медленными темпами их

Таблица 3.3

Примеры природных микросайтов в сообществах лесного пояса (собственно леса, опушки, лугово-степные сообщества, болота) и их антропогенных аналогов

Типы микросайтов	Микросайты природные			Микросайты антропогенные
	фитогенные	зоогенные	аблюгенные	
1. Микросайты, субстрат которых состоит из почв и грунтов: рыхлый субстрат	Бугры ветровально-почвенных комплексов	Выбросы из нор	Осыпающиеся берега водоемов, карстовых провалов	Отвалы противоположных полог; насыпи дорог; локальные распахки
уплотненный субстрат	–	Тропы, лежки, стоянки	–	Тропы, грунтовые дороги, скопотопогоны и сбои
переувлажненный или обводненный субстрат	Западины ветровально-почвенных комплексов, болотные мочажинны	Ванны копыльных, запруды бобров	Днища карстовых провалов прирусловые отмели, молодые прирусловые валы	Кюветы дорог, днища противопожарных рвов, меллоративные канавы
каменистый субстрат	–	–	Выходы горных пород	Карьеры
широленные участки	–	–	Локальные пожарища от молний	Кострища, фрагменты низовых пожаров
2. Микросайты, субстрат которых состоит из мертвых и живых растений: субстрат из мертвых растений	Валежины ветровально-почвенных комплексов	Растительный материал хаток и плотин бобров, муравейников	–	Порубочные остатки древесины
субстрат из живых растений	Ольховые кочки; осоково-пушицевые кочки; сплавины	–	Болотные гривы; болотные мочажинны	–
субстрат из опада живых растений	Подкороновые пространства деревьев	–	–	–

расселения или отсутствием агентов, не успели заселить сформировавшиеся окна. Более подробно возможности анализа эколого-ценотической структуры сообществ для оценки их сукцессионного состояния рассмотрены в главах 6–8.

Следует подчеркнуть, что разработка системы типов микроместообитаний для всех сообществ, встречающихся в границах лесного пояса, и последующее выявление групп видов, преимущественно связанных с тем или иным типом микроместообитания, – одна из насущных задач в развитии представлений об эколого-ценотической структуре растительного покрова.

Итак, средопреобразующее воздействие ключевых видов разных функциональных групп на растительный покров лесного пояса обуславливало его сложную эколого-ценотическую структуру. Антропогенные преобразования, хотя и разрушили значительную часть природных сообществ, изменили структуру ландшафтов, создали и создают некоторое подобие природных микросайтов (табл. 3.3), в результате чего в целом поддерживается эколого-ценотическое разнообразие современной растительности, хотя и в упрощенном виде.

3.2.2. Система эколого-ценотических групп растений

Для обозначения единиц эколого-ценотической классификации в литературе используют термины «свита» и «группа». Поскольку термин «свита» предполагает наличие представлений о флорогенетических связях, которые для многих видов флоры требуют специальных исследований, мы предлагаем для обозначения единиц эколого-ценотической классификации использовать нейтральный термин «группа». Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) будем понимать группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов, присущих биотопам того или иного типа; характеризующихся высокой степенью взаимной сопряженности и приуроченных к микроместообитаниям определенного типа.

Следует отметить, что создание классификации ЭЦГ видов растений лесного пояса Восточной Европы, основанной на оценке степени приуроченности видов к тем или иным микросайтам в растительном покрове лесного пояса в целом (включая лесные и нелесные сообщества) затруднительно по нескольким причинам:

- во-первых, в современном лесном поясе отсутствуют климаксовые биоценозы (см. главы 1, 2), и только в лесных и болотных сообществах отчасти сохранились природные микросайты, где можно определить свойственный для них набор видов;

- во-вторых, значительная часть видов растений лесного пояса эвритопны (см. раздел 3.6 этой главы), и растительный покров в целом континуален. В результате одни и те же виды могут встречаться в микроместообитаниях и в сообществах в целом не только одного, но и разных типов, и, следовательно, неизбежны расхождения мнений разных авторов по поводу отнесения видов к той или иной эколого-ценотической группе.

В связи с этим, мы используем некоторый компромиссный подход к разделению флоры лесного пояса Восточной Европы на ЭЦГ видов. Был предложен следующий алгоритм. Сначала экспертным путем определяли ядра каждой выделенной группы: их составляли виды, в отношении которых мне-

ния разных экспертов (включая литературные сведения) совпадали. Затем методами многомерной статистики проводили анализ экологических и ценологических свойств видов, по результатам которого состав групп уточняли. Анализ экологических свойств видов проводили по экологическим шкалам Эленберга (Ellenberg, 1974), Ландольта (Landolt, 1977) и Цыганова (Цыганов, 1983), а ценологические свойства видов оценивали по их встречаемости и обилию, зарегистрированным в геоботанических описаниях сообществ различных типов.

Таким образом, суть компромисса в том, что статистический анализ проводили для растительного покрова сообществ в целом, а не для микрогруппировок растений, приуроченных к микросайтам. Основой его было предположение, что связь между видом-эдификатором (группой сходных видов-эдификаторов) и группой подчиненных видов (ассектаторов) сохраняется и в антропогенно преобразованных сообществах. Это проявляется в присутствии максимально возможного числа видов-ассектаторов рассматриваемой группы в наибольшем числе сообществ с конкретным видом-эдификатором.

Кроме того, антропогенные воздействия могут приводить к формированию местообитаний, экологически сходных с местообитаниями в природных сообществах, но, как правило, имеющих иные пространственные и временные масштабы. Так, например, в климаксовых хвойно-широколиственных лесах группа бореальных лесных видов (и наиболее обычный в этой группе доминант – кислица, *Oxalis acetosella*) растут на валеже конечных стадий разложения. В ельниках-кисличниках, сформированных в результате неоднократных сплошных рубок или посадок по пашне, где отсутствует валеж, эти виды произрастают на почве, которая по своим экологическим свойствам оказывается сходной со старыми валежинами. В связи с этим, использование геоботанических описаний ельников-кисличников, например, позволяет выявить хотя бы часть бореальных видов трав и кустарничков, ценологически связанных с темнохвойными видами деревьев.

Для анализа взяты 1456 видов флоры сосудистых растений Центральной России. Общий список флоры сосудистых растений Московской и сопредельных с ней 11 областей, составленный М.М. Шовкуном по более чем 120 литературным источникам, на настоящее время насчитывает 2600 видов и доступен через Интернет ([http:// www.jcbi.ru/eco1/index.shtml](http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml)).

На основе экспертных сведений о приуроченности видов к сообществам определенных типов или к отдельным типам микроместообитаний в них все виды разделены на 18 групп. Номенклатура только разрабатывается, в используемой в книге классификации не выдержан единый принцип наименований групп. Для большинства групп даны традиционные названия, что определено преемственностью между наиболее широко распространенными классификациями А.А. Ниценко (1969) и Г.М. Зозулина (1973) и предлагаемой классификацией. Классификации этих авторов разработаны только для трав и кустарничков (то есть видов, испытывающих на себе влияние эдификаторов), наша классификация включает в себя виды деревьев, кустарников, кустарничков и трав. Для удобства пользования, помимо полных названий, приведены краткие условные обозначения (формулы) из букв латинского алфавита.

1. Бореальная лесная группа, образована видами сомкнутых темнохвойных лесов (*boreal forest plants* – BrF).

2. Бореальная опушечная группа, образована видами, растущими в окнах темнохвойных лесов и на опушках (*boreal forest edge plants* – BrEg).

3. Неморальная лесная группа, образована видами сомкнутых широколиственных лесов (*nemoral forest plants* – NmF).

4. Неморальная опушечная группа, образована видами, растущими в окнах широколиственных лесов и на опушках (*nemoral forest edge plants* – NmEg).

5. Нитрофильная (ольшаниковая) лесная группа, образована видами сомкнутых черноольховых лесов (*nitrophillous forest plants* – NtF).

6. Нитрофильная (ольшаниковая) опушечная группа, образована видами разреженных черноольховых лесов (*nitrophillous forest edge plants* – NtEg).

7. Боровая лесная группа, образована видами сомкнутых сосновых лесов северной части лесного пояса (*pine forest plants* – PnF).

8. Боровая опушечная группа, образована видами разреженных (остепненных) сосновых лесов южной части лесного пояса (*pine forest edge plants* – PnEg).

9. Группа растений разреженных широколиственных лесов лесостепи (байрачных дубрав) (*xerophytic oak-forest plants* – Ox).

10. Группа растений луговых и настоящих степей (*steppe plants* – St).

11. Группа растений сухих лугов (суходольно-луговая) (*dry meadow plants* – MDr).

12. Группа растений влажных лугов (влажно-луговая) (*fresh meadow plants* – MFr).

13. Группа растений верховых (олиготрофных) болот (*oligotrophic bog plants* – Olg).

14. Группа растений низинных (мезотрофных) болот (*mesotrophic swamp plants* – Sw).

15. Группа прибрежно-водных растений (*water plants, amphiphytes* – WrA).

16. Группа растений свежего аллювия (*alluvial plants* – Al).

17. Группа внутриводных растений (*intrawater plants* – InW).

18. Группа адвентивных растений (*adventitious plants* – Ad).

В зависимости от задач исследования, выделенные ЭЦГ можно объединять разными способами для получения более информативного результата. Так, например, при анализе лесных территорий целесообразно использовать следующий набор ЭЦГ:

- группы лесных видов растений: BrF, NmF, NtF, PnF, каждая из которых учитывается отдельно;

- обобщенная группа видов растений опушек разных лесов, включая разреженные байрачные леса $Eg = BrEg + NmEg + NtEg + PnEg + Qx$, виды всех перечисленных групп учитываются вместе;

- обобщенная группа видов растений разных лугов и степей $Md = St + MDr + MFr$, виды всех перечисленных групп учитываются вместе;

- группа видов растений олиготрофных болот – Olg;

- обобщенная группа видов растений низинных болот, прибрежно-водных видов, внутриводных видов и видов свежего аллювия: $Wt = Sw + WrA + InW + Al$; виды всех перечисленных групп учитываются вместе;

- группа адвентивных видов растений – Ad.

При таком объединении получается 9 ЭЦГ растений. В книге используются несколько способов объединения 18 групп в более крупные совокупно-

**Средние значения экологических факторов, рассчитанные
для эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ)**

ЭЦГ	L	F	R	N	T	K
Br	5,31	6,00	4,00	3,51	4,21	4,74
Nm	4,80	5,38	6,73	5,73	5,37	3,85
Nt	6,04	7,34	6,79	6,17	5,58	4,56
Pn	7,00	3,65	5,09	2,12	5,86	5,12
Md	7,20	4,90	6,40	4,12	5,77	4,58
Wt	7,26	9,03	5,75	5,09	5,29	4,35
Среднее	6,27	6,05	5,79	4,46	5,35	4,54
<i>Примечание.</i> L – освещенность, F – влажность почвы, R – кислотность почвы, N – богатство почвы азотом, T – температурный режим, K – континентальность климата						

сти. В этой главе далее при анализе ЭЦГ бореальные (Br), неморальные (Nm), нитрофильные (Nt) и боровые (Pn) виды не делятся на лесные и опушечные, а рассматриваются как целостные группы, остальные виды соединены в две группы: лугово-степные (Md) и водно-болотные (Wt).

Для уточнения состава ЭЦГ по экологическим свойствам видов исследовались характеристики 900 видов (из 1456, разделенных на ЭЦГ), взятые из шкал Элленберга: увлажнения почвы F, обеспеченности почв азотом N, кислотности почвы R, освещенности L, температурного режима T и континентальности климата K (прочие виды в работе Элленберга отсутствуют).

Выявлено, что в пространстве шести указанных экологических факторов все ЭЦГ различаются статистически значимо. Средние значения и стандартные отклонения экологических факторов по ЭЦГ приведены в табл. 3.4 и 3.5, соответственно. При множественных попарных сравнениях средних выявлено, что, по критерию Дункана, ЭЦГ различаются практически по всем экологическим факторам, при этом более всего – по фактору увлажнения почвы (все группы значимо различны), менее всего – по фактору континентальности климата. Не имеют значимых различий по фактору обеспеченности почв азотом только группы Nm и Nt, по фактору освещенности – группы Pn, Md и Wt. По фактору кислотности почвы нет значимых различий между группами Pn и Wt; а также между группами Nt, Md и Nm. По фактору температурного режима не различаются значимо группы Nm и Wt, Nm и Nt, а также группы Nt, Md и Pn. По фактору континентальности климата практически все пары не имеют значимых различий, за исключением групп Wt и Pn; кроме того, группа Nm значимо отличается от всех других групп. Расчет стандартных отклонений показал, что наибольшей вариацией по группам обладает фактор обеспеченности почв азотом (среднее стандартное отклонение 1,87), тогда как наиболее однородны группы по фактору температурного режима (0,85) – около 90% видов попадают в интервал из трех классов.

Разделение видов на ЭЦГ в пространстве указанных экологических факторов было проверено с помощью многомерного дискриминантного анализа (McCune et al., 2002). В целом, для 56% видов наблюдалось одновременное соответствие между положением вида в системе ЭЦГ и оценкой дискриминантного анализа. Наибольший вклад в разделение видов по группам вно-

Стандартные отклонения экологических факторов, рассчитанные для эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ)

ЭЦГ	L	F	R	N	T	K
Br	1,88	1,62	1,94	1,99	0,98	1,58
Nm	1,66	1,17	1,14	1,85	0,68	1,18
Nt	1,44	1,46	1,07	1,58	0,82	1,44
Pn	1,20	1,35	2,23	1,42	0,79	1,70
Md	0,97	1,80	1,82	2,07	0,85	1,45
Wt	0,96	1,35	2,01	2,31	0,96	1,44
Среднее	1,35	1,46	1,70	1,87	0,85	1,47
<i>Примечание.</i> Буквенные обозначения факторов см. в табл. 3.4.						

сил фактор увлажнения, на втором месте – освещенность, далее с большим отрывом по уменьшению значимости следовали факторы богатства почвы азотом, температурного режима, континентальности и кислотности.

Для анализа состава ЭЦГ по приуроченности видов к сообществам определенных типов использовалась следующая процедура. Были обработаны массивы геоботанических описаний по нескольким модельным объектам (заповедникам «Калужские засеки», «Брянский Лес», «Приокско-Террасный», «Воронинский», леспаркхозу «Горки Ленинские»). Для каждого объекта проводилась классификация геоботанических описаний (см. раздел 4.2) и рассчитывались индикаторные значения видов по методу IndVal (см. раздел 4.3). Далее выбирались сообщества с наиболее четким доминированием видов одной ЭЦГ, и «ценотическая мера» принадлежности вида к ЭЦГ задавалась максимальным индикаторным значением вида в ряду выделенных сообществ.

Для примера приведены данные обработки 755 описаний растительности заповедника «Калужские засеки», включающих информацию по 588 видам сосудистых растений. На основе классификации было выделено 13 типов сообществ (Ханина и др., 2002) (см. Приложение, рис. 8). Была проведена ординация видов, и для каждой ЭЦГ были построены 70%-ные доверительные эллипсы (см. Приложение, рис. 9). Положение видов различных ЭЦГ в определенных частях ординационной диаграммы хорошо иллюстрирует приуроченность видов разных групп к соответствующим сообществам. Для 453 видов травянистых растений были рассчитаны индикаторные значения, из них у 384 видов значения оказались статистически значимыми (они приведены в Интернете по адресу <http://www.issp.serpukhov.su/lab/lem/index.html>). Все шесть анализируемых ЭЦГ в ценопространстве, сформированном 755 описаниями заповедника, оказались статистически значимо различны по индикаторным значениям видов. В целом для 64% видов отмечено соответствие между их ценотическими свойствами и принадлежностью к ЭЦГ: для 82% видов лугово-опушечной группы, для 72% видов нитрофильной группы, для 65% неморальных видов, для 29% бореальных и 10% боровых видов. Для видов водно-болотной группы не было получено оценок, так как в исследуемом массиве отсутствовали описания водно-болотных сообществ.

Информация о принадлежности видов к ЭЦГ доступна через Интернет по адресу <http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml>.

**Число и доля видов разных эколого-ценотических групп в составе автохтонной флоры
Центральной России**

Названия ЭЦГ	Буквенные обозначения	Число видов	Доля видов разных ЭЦГ, %
Бореальная лесная	BrF	74	5,1
Неморальная лесная	NmF	100	6,9
Ольшаниковая (нитрофильная) лесная	NtF	44	3
Боровая лесная	PnF	18	1,2
Бореальная опушечная	BrEg	29	2
Неморальная опушечная	NmEg	98	6,9
Ольшаниковая (нитрофильная) опушечная	NtEg	37	2,5
Боровая опушечная	PnEg	79	5,4
Байрачных широколиственных лесов	Qx	93	6,4
Степная	St	227	15,6
Сухих лугов	MDr	60	4,1
Влажных лугов	MFr	265	18,2
Олиготрофных болот	Olg	36	2,5
Мезотрофных болот	Sw	44	3
Прибрежно-водная	Wt	120	8,2
Аллювиальная	Al	51	3,5
Внутриводная	InW	81	5,6
Сумма видов		1456	100

* * *

В результате анализа 1456 видов флоры Центральной России были разделены на ЭЦГ (табл. 3.6). Особенность анализируемой флоры лесного пояса в том, что собственно лесная флора, состоящая из собственно лесных и из опушечных видов, составляет 39,4% региональной флоры, т.е. немногим больше 1/3. Из них теневые и полутеневые виды составляют только 16,2%, а опушечные виды и виды байрачных (светлых) лесов – 23,2%.

Представляет значительный интерес то обстоятельство, что большая доля (37,9%) приходится на луговые и степные виды. Такая особенность региональной флоры лесного пояса Восточной Европы косвенно свидетельствует о значительной роли ключевых видов животных-фитофагов, поддерживавших в доагрикультурных ландшафтах лугово-опушечные и лугово-степные сообщества в пределах лесного пояса.

Созданную классификацию эколого-ценотических групп видов мы рассматриваем как предварительную. Она будет совершенствоваться, как по мере получения новых фактов об особенностях мозаичной организации основных типов природных сообществ лесного пояса, так и по мере пополнения базы данных геоботанических описаний сообществ, находящихся на разных стадиях сукцессий, и использования разных количественных методов для корректировки видового состава выделенных эколого-ценотических групп видов.

3.3. Популяционные стратегии видов деревьев

3.3.1. Интегральные свойства стратегий

На территории Восточной Европы отсутствуют леса климаксового типа (см. главу 1), поэтому остро встает вопрос о создании моделей климаксовых сообществ. Составной частью построения таких моделей может быть выявление популяционных стратегий, или типов поведения у видов, слагающих ценоз. Популяционная стратегия – это способность вида господствовать или занимать подчиненное положение, которая выработалась в результате длительной эволюции в доагрикультурных климаксовых сообществах (Смирнова, Чистякова, 1980; Работнов, 1983). Популяционная стратегия представляет собой характеристику фитоценотических потенций вида. Реальное положение вида в каждом конкретном ценозе – это его фитоценотические позиции. Наиболее полного совпадения фитоценотических потенций и позиций следует ожидать в климаксовых сообществах. Реальное положение вида в современных лесах существенно отличается от его роли в климаксовых ценозах, поскольку структура сообществ коренным образом преобразована деятельностью человека.

Для выявления популяционных стратегий у видов деревьев использованы перечисленные ниже приемы (Grime, 1979; Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова, 1987; Онипченко и др., 1991; Onipchenko et al., 1998; Миркин и др., 1999).

1. В качестве интегральных, фитоценотически значимых свойств популяционных стратегий видов рассматриваются конкурентоспособность, толерантность и реактивность.

Конкурентоспособность (виолентность, конкурентная мощность) – способность видов создавать и контролировать среду в сообществе, а также подавлять другие организмы вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды.

Толерантность (пациентность, устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) – способность видов длительно существовать на территории, занятой другими организмами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности.

Реактивность (эксплерентность, динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов к максимально быстрому освоению освободившихся ресурсов в сообществе за счет быстрого роста и значительного репродуктивного усилия.

2. Эти интегральные свойства присущи каждому виду, но выражены они в разной степени. Виды, у которых преобладает конкурентоспособность, относятся к конкурентным, толерантность – к толерантным, а реактивность – к реактивным. Кроме групп видов, характеризующихся этими тремя типами стратегий, исследователи, вслед за Дж. Граймом (Grime, 1979), выделяют группы видов, занимающих переходное положение.

3. В каждой анализируемой группе видов интегральные свойства реализуются в виде специфичного набора комплекса дифференциальных свойств. Эти наборы дифференциальных (частных) свойств могут быть выявлены только в результате подробного исследования популяционной биологии видов, составляющих исследуемую группу видов.

4. Изучение стратегий основывается на исследовании биологических свойств видов. Это положение предполагает дифференцированный подход к изучению биологических (поведенческих) и экологических свойств видов (Смирнова, 1987). Познание экологических свойств выявляет требования видов к ресурсам среды, а изучение биологических особенностей – способ и характер использования этих ресурсов. Другими словами, экологические свойства растений определяют видовой состав сообщества, а биологические – главенствующую или подчиненную роль видов в сообществе.

Этот подход к выявлению типов поведения у растений отличается от способов изучения ценотивов, предложенных Л.Г. Раменским (1935), и типов стратегий, разработанных Дж. Граймом (Grime, 1979). Так, пациенты Раменского (или стресс-толеранты Грайма) выделяются на основе экологических свойств видов, в то время как виоленты (конкурентные виды) и эксплеренты (рудеральные виды) – на основе биологических.

Популяционная стратегия видов деревьев исследована в разных частях ареала восточноевропейских лесов (Восточноевропейские..., 1994). К настоящему времени популяционные стратегии описаны у 18 видов деревьев: береза бородавчатая (*Betula pendula*) и пушистая (*B. pubescens*), бук лесной (*Fagus sylvaticus*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), граб обыкновенный (*Carpinus betulus*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), ель обыкновенная (*Picea abies*), ива козья (*Salix caprea*), клен остролистный (*Acer platanoides*), полевой (*A. campestre*) и татарский (*A. tataricum*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), ольха черная (*Alnus glutinosa*), осина (*Populus tremula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), яблоня лесная (*Malus sylvestris*) и ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*).

3.3.2. Конкурентоспособность

Признаки конкурентоспособности деревьев

Конкурентоспособность – это характерное свойство всех организмов (Работнов, 1993). Особь и популяция любого вида преобразуют условия произрастания и поглощают ресурсы, уменьшая их доступность для других организмов. При этом одни виды существенно изменяют ценотическую среду и сильнее подавляют соседей, а влияние других видов на сообщество – незначительно; у первых конкурентоспособность выражена ярче, а у вторых – слабее. Степень конкурентоспособности видов зависит от мощности взрослых особей, интенсивности их продукционных процессов, эффективности поглотительной деятельности корней, уровня насыщенности надземной и подземной среды активно работающими частями растения и др. (Смирнова, 1987).

Конкурентоспособность в популяциях древесных растений наиболее ярко выражена у взрослого поколения. Это связано с тем, что у древесных растений интенсивность продукционных процессов увеличивается до средневозрастного генеративного состояния (Лир и др., 1974), а значения некоторых морфологических параметров (высоты растения, диаметра кроны и др.) возрастают до старого генеративного состояния (Диагнозы..., 1989).

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Восточноевропейские..., 1994, Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) и собственные исследования позволили выбрать следующие частные (дифференциальные) признаки взрослых деревьев, которыми можно охарактеризовать конкурентоспособность видов:

- 1) максимальная высота g_2 – g_3 особей (Вмакс.), м;
- 2) максимальный диаметр ствола g_2 – g_3 особей на уровне груди (Дмакс.), см;
- 3) максимальный возраст g_3 особей (ВОмакс.), годы;
- 4) максимальная площадь горизонтальной проекции кроны g_2 – g_3 особей (Пмакс.), м²;
- 5) максимальный объем пространства, занимаемого надземной частью g_2 – g_3 особей (Омакс. = Вмакс. × Пмакс.), м³;
- 6) максимальный текущий прирост древесины в чистых посадках g_2 особей (ТПмакс.), м³ · га⁻¹ · год⁻¹;
- 7) максимальный запас древесины в чистых посадках g_2 особей (Змакс.), в м³ · га⁻¹;
- 8) плотность древесины g_2 особей (ПД), кг · м⁻³;
- 9) максимальная удельная плотность листа (УПЛ) у g_2 особей (УПЛмакс.), мг · дм⁻²;
- 10) доля неурожайных лет в генеративном периоде дерева (ДНЛ), %;
- 11) возраст начала плодоношения особей в лесу (ВНПмакс.), годы;
- 12) максимальная масса 1000 семян g_2 особей (МСмакс.), г.

Подавляющее большинство количественных показателей по частным признакам конкурентоспособности получено из литературных данных. Для выявления потенциальных возможностей вида в проявлении черт конкурентоспособности из множества имеющихся в литературе данных выбирались их максимальные значения. Сведения по УПЛ получены автором этого раздела. Для определения УПЛ подбирались средневозрастные генеративные особи, которые сформировались в условиях свободного роста на опушках, полянах и вырубках. В этих местообитаниях значения УПЛ близки к максимальным (Каплуновский, 1956). В связи с тем, что УПЛ меняется в онтогенезе дерева и в пределах его кроны (Фролов, Горышина, 1982; Восточноевропейские..., 1994), для получения сравнимых данных листья у всех видов брали с лидерного и хорошо освещенного побега в верхней части средневозрастного генеративного дерева. Значения УПЛ для сосны и ели рассчитывали по методике, предложенной Ю.Л. Цельникер (1982). Этот параметр конкурентоспособности определялся в 20-кратной повторности в разных точках ареала.

Для расчета суммарного балла конкурентоспособности вместо исходных значений частных признаков брались их нормированные значения. Это необходимо для приведения всех признаков к единой шкале – от 0 до 1. Для нормирования признаков использовалась формула:

$$N = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}),$$

где N – нормированная величина частного признака, X_i – среднее для конкретного вида значение частного признака, X_{\min} и X_{\max} – минимальное и максимальное значения частного признака среди всех видов.

1. Максимальная высота g_2 - g_3 особей (Вмакс.). Этот признак отражает вертикальные размеры фитогенного поля у деревьев, а также их способность в использовании света в верхних слоях сообщества. Известно, что в лесу световое довольствие у высоких растений выше, чем у низкорослых (Вальтер, 1982). Это позволяет крупным особям использовать дополнительную освещенность для формирования вегетативных органов, которые усиливают их конкурентную мощь.

Среди деревьев значительная высота характерна для ясеня и ели – их особи могут достигать 60 м (Погребняк, 1968; Чумакова, Васильев, 1984). За ними в порядке убывания этого показателя конкурентоспособности следуют дуб, бук и сосна, осина, вяз, клен остролистный и липа, береза бородавчатая и ольха, граб, клен полевой и береза пушистая, яблоня, ива и рябина, клен татарский (табл. 3.7). Таким образом, ясень и ель, способные размещать листья и хвою в более высоких слоях сообщества, могут получать дополнительные преимущества в использовании света для формирования вегетативных органов.

2. Максимальный диаметр ствола g_2 - g_3 особей на уровне груди (Дмакс.). Считается, что накопление биомассы в вегетативных органах растений усиливает их конкурентную мощь (Grime, 1979; Миркин и др., 1999). В связи с этим для оценки конкурентоспособности можно использовать такой показатель, как диаметр ствола на уровне груди.

Литературные данные (Погребняк, 1968; Шиманюк, 1974) свидетельствуют, что максимальные значения диаметра ствола на уровне груди свойственны дубу, буку, ели, липе, вязу, ясеню, сосне и клену остролистному, средние – осине, грабу, березе бородавчатой и ольхе, минимальные – березе пушистой, иве, клену полемому, яблоне, рябине и клену татарскому (см. табл. 3.7). Таким образом, по этому частному признаку поведения у деревьев первой группы сильнее выражена конкурентная мощь, чем у видов второй и третьей группы.

3. Максимальный возраст g_3 особей (ВОмакс.). Этот показатель характеризует способность вида удерживать за собой территорию в сообществе. Литературные данные (Лир и др., 1974 и др.) показывают, что среди видов деревьев наибольшая длительность жизни характерна для дуба. Возраст его отдельных особей может достигать 2000 лет. У остальных видов предельный возраст существенно ниже и по уменьшению значений этого показателя они располагаются следующим образом: ель, бук, липа, сосна и ясень, клен остролистный, граб, вяз и ольха, береза бородавчатая и осина, яблоня и клен полевой, рябина, береза пушистая, клен татарский, ива козья (см. табл. 3.7). Виды, расположенные в начале этого ряда, отличаются наибольшей длительностью удержания территории и, следовательно, способны осуществлять кумулятивное средообразование в течение большего времени.

4. Максимальная площадь горизонтальной проекции кроны g_2 - g_3 особей (Пмакс.). Ко времени достижения деревом средневозрастного генеративного состояния окончательно оформляется его фитогенное поле. В его пределах выделяются три зоны: первая (внутренняя) область очерчивается контуром кроны и характеризуется максимальным накоплением фитомассы и, стало быть, наибольшим воздействием на среду; вторая зона ограничена те-

Таблица 3.7

**Частные признаки конкурентоспособности деревьев и их нормированные значения
(в скобках)**

Виды	Вмакс., м	Дмакс., см	ВОмакс., годы	Пмакс., м ²	Омакс., м ³	ТПмакс., м ³ · га ⁻¹ · год ⁻¹	Змакс., м ³ · га ⁻¹
<i>Дуб черешчатый</i>	50 (0,78)	440 (1,00)	2000 (1,00)	450 (1,00)	22500 (1,00)	1,71 (0,33)	1532 (0,73)
<i>Ель европейская</i>	60 (1,00)	240 (0,51)	1200 (0,59)	133 (0,25)	7980 (0,34)	4,90 (1,00)	2100 (1,00)
<i>Бук лесной</i>	50 (0,78)	250 (0,54)	930 (0,45)	315 (0,68)	15750 (0,69)	1,67 (0,32)	1767 (0,84)
<i>Ясень обыкновенный</i>	60 (1,00)	170 (0,34)	600 (0,29)	155 (0,30)	9300 (0,40)	1,22 (0,23)	1196 (0,57)
<i>Сосна обыкновенная</i>	50 (0,78)	170 (0,34)	600 (0,29)	155 (0,30)	7750 (0,33)	1,97 (0,39)	1705 (0,81)
<i>Граб обыкновенный</i>	30 (0,33)	100 (0,17)	400 (0,18)	155 (0,30)	4650 (0,19)	0,85 (0,15)	485 (0,23)
<i>Клен обыкновенный</i>	40 (0,56)	150 (0,29)	450 (0,21)	155 (0,30)	6200 (0,26)	0,64 (0,11)	183 (0,08)
<i>Вяз голый</i>	40 (0,56)	200 (0,42)	300 (0,13)	115 (0,20)	4600 (0,19)	0,74 (0,13)	220 (0,10)
<i>Липа сердцевидная</i>	40 (0,56)	200 (0,42)	815 (0,40)	115 (0,20)	4600 (0,19)	0,93 (0,17)	810 (0,38)
<i>Ольха черная</i>	35 (0,44)	90 (0,15)	300 (0,13)	155 (0,30)	5425 (0,23)	3,16 (0,64)	707 (0,33)
<i>Береза бородавчатая</i>	35 (0,44)	90 (0,15)	250 (0,11)	65 (0,08)	2275 (0,08)	2,20 (0,44)	750 (0,35)
<i>Осина</i>	42 (0,60)	110 (0,20)	250 (0,11)	80 (0,12)	3360 (0,13)	1,51 (0,29)	905 (0,43)
<i>Яблоня лесная</i>	20 (0,11)	40 (0,02)	200 (0,08)	65 (0,08)	1300 (0,04)	0,25 (0,03)	25 (0,01)
<i>Рябина обыкновенная</i>	20 (0,11)	40 (0,02)	170 (0,07)	30 (0,00)	600 (0,01)	0,12 (0,00)	25 (0,01)
<i>Клен полевой</i>	25 (0,22)	70 (0,10)	200 (0,08)	65 (0,08)	1625 (0,05)	0,50 (0,08)	125 (0,05)
<i>Береза пушистая</i>	25 (0,22)	60 (0,07)	140 (0,05)	65 (0,08)	1625 (0,05)	0,90 (0,16)	180 (0,08)
<i>Ива козья</i>	20 (0,11)	75 (0,11)	40 (0,00)	30 (0,00)	600 (0,01)	0,80 (0,14)	50 (0,02)
<i>Клен татарский</i>	15 (0,00)	30 (0,00)	60 (0,01)	30 (0,00)	450 (0,00)	0,12 (0,00)	14 (0,00)

Примечание. Виды расположены в порядке уменьшения суммарного балла конкурентоспособности.

нию, которая создается кроной дерева, мощным опадом и довольно высокой насыщенностью корнями; третья зона расположена за пределами непосредственного воздействия надземных частей, преобразования среды связаны с деятельностью корневой системы (Заугольнова и др., 1988). Площадь проекции кроны дерева позволяет оценить размеры внутренней области его фитогенного поля.

ПД, кг · м ⁻³	УПЛ _{макс.} , мг · дм ⁻²	ДНЛ, %	ВНП _{макс.} , годы	МС _{макс.} , г	Суммарный балл конкурентоспособности
650 (0,61)	1022 (0,66)	68 (0,94)	60 (1,00)	4570,0 (1,00)	10,05
430 (0,00)	1201 (1,00)	72 (1,00)	50 (0,78)	7,4 (0,00)	7,47
680 (0,69)	875 (0,38)	65 (0,90)	60 (1,00)	300,0 (0,07)	7,34
650 (0,61)	951 (0,53)	47 (0,65)	45 (0,67)	104,0 (0,02)	5,61
490 (0,17)	1031 (0,68)	43 (0,60)	40 (0,56)	8,9 (0,00)	5,25
790 (1,00)	850 (0,34)	40 (0,56)	30 (0,33)	66,0 (0,01)	3,70
610 (0,50)	714 (0,08)	35 (0,49)	40 (0,56)	180,0 (0,04)	3,48
640 (0,58)	1017 (0,65)	11 (0,15)	30 (0,33)	13,9 (0,00)	3,44
490 (0,17)	765 (0,18)	0 (0,00)	40 (0,56)	43,0 (0,01)	3,24
510 (0,22)	886 (0,41)	0 (0,00)	30 (0,33)	1,40 (0,00)	3,18
610 (0,50)	947 (0,52)	0 (0,00)	25 (0,22)	0,25 (0,00)	2,89
450 (0,06)	950 (0,53)	0 (0,00)	25 (0,22)	0,15 (0,00)	2,69
670 (0,67)	958 (0,54)	50 (0,69)	20 (0,11)	31,0 (0,01)	2,39
730 (0,83)	1133 (0,87)	26 (0,36)	20 (0,11)	4,0 (0,00)	2,39
610 (0,50)	763 (0,17)	20 (0,28)	40 (0,56)	85,0 (0,02)	2,19
610 (0,50)	792 (0,23)	0 (0,00)	25 (0,22)	0,28 (0,00)	1,66
460 (0,08)	1078 (0,77)	0 (0,00)	15 (0,00)	0,11 (0,00)	1,24
610 (0,50)	671 (0,00)	13 (0,18)	30 (0,33)	48,0 (0,01)	1,03

Самая большая площадь кроны развивается у дуба: у отдельных растений она может достигать 450 м². У остальных видов этот показатель конкурентоспособности меньше в 1,5–15 раз (см. табл. 3.7). Таким образом, дуб, обладая значительными горизонтальными размерами фитогенного поля, способен изменять среду в сообществе на большей площади, чем другие виды деревьев.

5. Максимальный объем пространства, занимаемого надземной частью g_2 – g_3 особей (Омакс.). Среди изученных деревьев максимальный объем пространства может занимать дуб. За ним в порядке уменьшения этого показателя следуют бук, ясень, ель, сосна, клен остролистный, ольха, граб, липа, вяз, осина, березы бородавчатая и пушистая, клен полевой, яблоня, ива, рябина и клен татарский (см. табл. 3.7).

6. Максимальный текущий прирост древесины в чистых посадках g_2 – g_3 особей (ТПмакс.). Анализ литературных данных (Мирошников и др., 1980; Загреев и др., 1992 и др.) свидетельствует о том, что у видов деревьев текущий прирост древесины различен (см. табл. 3.7). Так, в группе средневозрастных генеративных деревьев максимальный прирост характерен для ели, ольхи, березы бородавчатой, сосны, дуба, бука, осины и ясени, средний – для липы, березы пушистой, граба, ивы, вяза, кленов остролистного и полевого, минимальный – для яблони, рябины и клена татарского.

7. Максимальный запас древесины в чистых посадках g_2 особей (Змакс.). Этот признак конкурентоспособности можно рассматривать как косвенную характеристику экологической плотности популяции (термин Ю. Одума, 1975) – наибольшее число (или биомасса) особей данного вида, которые могут существовать на единице площади. Экологическая плотность характеризует интенсивность использования среды популяцией (Смирнова, 1987). Косвенной мерой максимальной экологической плотности вида может служить количество древесины, которое формируется на 1 га в одновидовых сомкнутых сообществах. В лесной таксации этот показатель называется запасом насаждения.

Рассматриваемые деревья существенно различаются по запасу (см. табл. 3.7), который они создают в сообществах, и делятся на 4 группы. К первой группе относятся деревья, которые способны сформировать одновидовые сомкнутые сообщества с наибольшим запасом древесины (от 1196 до 2100 м³ · га⁻¹): ясень, дуб, сосна, бук и ель. Ко второй группе принадлежат виды, которые могут создавать сомкнутые сообщества с запасом древесины от 485 до 905 м³ · га⁻¹: граб, ольха, береза бородавчатая, липа и осина. Третья группа представлена вязом, кленом остролистным, березой пушистой и кленом полевым. Их сообщества характеризуются сравнительно небольшим запасом древесины – от 125 до 220 м³ · га⁻¹. В четвертую группу входят яблоня, рябина, ива козья и клен татарский. Эти виды формируют чрезвычайно низкий запас древесины в сообществе (около 10–50 м³ · га⁻¹) и не способны создавать чистых насаждений.

8. Плотность древесины g_2 особей (ПД). Важным фактором долгожительства деревьев является их устойчивость против внедрения и распространения дереворазрушающих грибов и насекомых (Лир и др., 1974). Склонность паразитов к заселению деревьев зависит от содержания воздуха в древесине: чем больше воздуха, тем лучшие условия создаются для развития грибов и насекомых. Известно, что в легкой древесине объем воздуха больше, чем в тяжелой (Рипачек, 1967).

По литературным данным (Brzezieski, Kienast, 1994) максимальная плотность древесины свойственна грабу, рябине, буку, яблоне, ясеню, дубу и вязу, средняя – кленам и березам, минимальная – ольхе, сосне, липе, иве, осине и ели (табл. 3.7). У некоторых деревьев дополнительной защитой от по-

ражения паразитами служат смолы (сосна, ель) и дубильные вещества (дуб) в древесине (Лир и др., 1974; Рожков, Массель, 1982).

9. Максимальная удельная плотность листа g_2 особей (УПЛ_{макс.}). Физиологи растений показали, что между УПЛ и фотосинтезом существует прямая зависимость: листья с высокими значениями УПЛ отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза (Цельникер, 1978). Считается, что значения УПЛ отражают степень выраженности у растений интенсивного способа в использовании света и углекислого газа для нужд фотосинтеза (Горышина, 1969). В силу этого определение УПЛ у деревьев, выросших в условиях свободного роста при полной освещенности, позволяет косвенно оценить потенциальную интенсивность фотосинтеза на уровне единицы площади листа.

Особь деревьев, относящиеся к средневозрастному генеративному состоянию, образуют ряд, в котором значения их УПЛ постепенно уменьшаются: ель, рябина, ива, сосна, дуб, вяз, яблоня, ясень, осина, береза бородавчатая, ольха, бук, граб, береза пушистая, липа, клены полевой, остролистный и татарский (см. табл. 3.7). В этом ряду от вида к виду снижается поглощение света и углекислого газа листом и, соответственно, ослабевает интенсивность использования среды деревьями.

10. Доля неурожайных лет в генеративном периоде дерева (ДНЛ). Масовое цветение и плодоношение отражается на развитии вегетативной сферы древесного растения: в год обильного плодоношения и после него приросты стволов в толщину обычно снижаются в 1,5–2 раза (Лир и др., 1974). Поэтому большинство деревьев щедро плодоносят только периодически. Редкое и слабое плодоношение позволяет растению направить основной поток пластических веществ на развитие вегетативных органов, усиливающих их конкурентоспособность. Склонность дерева к поддержанию индивидуального существования можно охарактеризовать долей неурожайных лет в его онтогенезе. Вслед за В.И. Долгошовым (1964) неурожайными годами у деревьев считались те, в которых плодоношение растений оценивалось 0–2 баллами по шкале В.Г. Каппера (1930).

Анализ литературы (Бульгин, 1964; Долгошов, 1964; Кулясова, 1964; Никончук, 1977 и др.) показал, что в течение генеративного периода на долю неурожайных лет дуба, ели и бука приходится от 65 до 72% времени, у ясеня, сосны, граба и клена остролистного – от 35 до 50%, а у рябины, кленов полевого и татарского – от 13 до 26%. У липы, берез, осины, ивы и ольхи годы со слабым урожаем отмечаются чрезвычайно редко (см. табл. 3.7). Следовательно, среди видов синузии деревьев взрослые особи ели, дуба и бука наименьшую часть времени «отводят» на формирование и поддержание вегетативных органов.

11. Возраст начала плодоношения особей в лесу (ВНП_{макс.}). У деревьев большая часть семян попадает в условия леса и молодые растения развиваются под влиянием взрослых особей. Одно из приспособлений подрастающего поколения к существованию в напряженных ценотических условиях – отсрочка размножения, при которой организмы откладывают плодоношение на некоторое время и все пластические вещества направляют на формирование вегетативных органов. При этом существенно увеличиваются размеры особей и повышается их конкурентная мощь.

Подавляющая часть видов лиственных деревьев на опушках и полянах приступает к плодоношению в возрасте от 4 до 10 лет (Евстигнеев, Корот-

ков, 1992). В условиях леса начало семенного размножения дуба и бука может задержаться до 60 лет, ели – до 50 лет, ясеня – до 45 лет, сосны, липы, кленов остролистного и полевого – до 40 лет, граба, вяза, ольхи и клена татарского – до 30 лет, осины и берез – до 25 лет, яблони и рябины – до 20 лет, а ивы козьей – до 15 лет (Диагнозы..., 1989; Brzeziecki, Kienast, 1994). Такая отсрочка семенного размножения необходима молодому растению для существенного увеличения высоты, которая позволяет ему использовать дополнительную освещенность верхних ярусов леса для развития генеративных органов. Например, в разреженных посадках Неруссо-Деснянского полесья ель начинает плодоносить с 13 лет, достигнув высоты 2–3 м, а в условиях леса – с 50–70 лет при высоте особей от 18 до 22 м (Романовский, 2001).

12. Максимальная масса 1000 семян средневозрастных генеративных особей (МСмакс.) Формирование крупного семени – один из возможных путей повышения конкурентной мощности молодых растений и снижения их гибели при прорастании (Harper, 1977; Марков, 1990). Проростки, развивающиеся из семени с большим «капиталом», конкурентоспособнее, поскольку они формируют более развитую корневую систему, лучше усваивают питательные вещества и активнее противостоят фитоценотическим воздействиям (Бигон и др., 1989).

Среди деревьев наибольший «вклад» в отдельного потомка вносит дуб (Минин, 1949). «Инвестиции» других видов в одно семя на 1–3 порядка меньше (см. табл. 3.7), что существенно ослабляет конкурентоспособность проростков и значительно уменьшает их выживаемость в напряженных ценологических условиях.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу конкурентоспособности

Для интегральной оценки конкурентоспособности видов деревьев использовалась сумма нормированных величин частных признаков – суммарный балл конкурентоспособности (см. табл. 3.7). Виды деревьев восточноевропейских лесов в порядке ослабления их конкурентоспособности выстроились следующим образом: дуб, ель, бук, ясень, сосна, граб, клен остролистный, вяз, липа, ольха, береза бородавчатая, осина, яблоня, рябина, клен полевой, береза пушистая, ива козья и клен татарский.

Среди видов древесной синузии большая конкурентоспособность характерна для дуба, ели, бука, ясеня и сосны. По суммарному баллу этого свойства они значительно превосходят остальные виды (см. табл. 3.7). Во взрослом состоянии им свойственны максимальные размеры, наибольшая длительность удержания территории и большой текущий прирост биомассы. Этот комплекс биологических черт определяется тем, что у дуба, ели, бука, ясеня и сосны значительная доля биомассы в течение онтогенеза направляется на построение вегетативных органов. У этих видов существенная отсрочка начала семенного размножения в условиях леса и длительные периоды со слабой семенной продуктивностью сочетаются с максимальными ежегодными приростами биомассы, что позволяет «инвестировать» большее количество пластических веществ в отдельное семя и получать потомков с высокой выживаемостью и конкурентоспособностью.

Перечисленные особенности позволяют дубу, ели, буку, ясеню и сосне доминировать в сообществах, создавая большой запас биомассы, существенно трансформировать ценотическую среду и длительное время играть роль эдификаторов.

Суммарные баллы конкурентоспособности у граба, клена остролистного, вяза, липы, ольхи черной, березы бородавчатой и осины характеризуется средними значениями (см. табл. 3.7). По степени выраженности частных признаков конкурентной мощности эта группа неоднородна. Так например, у ольхи черной, березы бородавчатой и осины максимальные значения текущего прироста биомассы сочетаются с минимальной длительностью удержания территории; у клена остролистного и липы сравнительно небольшой текущий прирост биомассы совмещается с относительно крупными размерами взрослых особей; у граба высокая плотность древесины и существенная отсрочка размножения в условиях леса согласуются с относительно небольшой длительностью жизни. Видимо, такое проявление черт конкурентоспособности у этих видов позволяло им в климаксовых сообществах заполнять пространство, которое свободно от популяций эдификаторов, и выполнять функцию субдоминантов.

Суммарные баллы конкурентоспособности яблони, рябины, клена полевого, березы пушистой, ивы и клена татарского имеют минимальные значения (см. табл. 3.7). Виды этой группы, отличаясь небольшими размерами особей во взрослом состоянии, не способны создавать мощного фитогенного поля и существенно изменять среду в сообществе. Этот комплекс биологических свойств ограничивал их возможности в климаксовых сообществах ролью ассектаторов.

3.3.3. Толерантность

Признаки толерантности деревьев

При расселении лесных деревьев часть семян попадает в неблагоприятные ценотические условия. Как следствие, у всех видов деревьев при длительном совместном существовании выработался комплекс биологических черт толерантного типа, направленный на освоение ресурсов, которые не удалось освоить конкурентно мощным растениям. Фитоценотическая толерантность видов реализуется через снижение энергии жизнедеятельности, которое проявляется в сокращении интенсивности ростовых и продукционных процессов. Толерантные черты присущи каждому виду, но выражены они по-разному.

Фитоценотическая толерантность в популяциях древесных растений наиболее ярко выражена у молодого поколения. В связи с этим при оценке фитоценотической толерантности деревьев использованы характеристики подроста, который сформировался в условиях угнетения под пологом взрослых деревьев и у которого все проявления жизнедеятельности минимальны.

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова и др., 1984; Истомина, Богомолова, 1991; Восточноевропейские..., 1994) позволил выбрать из комплекса биологических свойств растений частные (дифференциальные) признаки поведения, по которым можно оценить сте-

пень выраженности фитоценотической толерантности у деревьев. К этим признакам относятся:

1) длительность жизни особей иматурного онтогенетического состояния первой подгруппы (im_1) при фитоценотическом угнетении (ДЖмин.), годы;

2) минимальная продукция im_1 особей (ПРмин.), г · год⁻¹;

3) минимальная удельная плотность листьев im_1 особей (УПЛмин.), мг · дм⁻²;

4) минимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа im_1 особей (НАмин.), мг · см⁻² · год⁻¹;

5) минимальный среднегодовой прирост по высоте im_1 особей (ПВмин.), см · год⁻¹;

6) способность im особей переходить в квазисенильное состояние (КВ), балл: 0 – не способны переходить в квазисенильное (qs) состояние, 1 – qs особи формируется преимущественно под пологом светлых лесов (березняков, сосняков); 2 – qs особи формируется в основном под пологом полутеневых лесов (дубравы, ясеневники и т.п.); 3 – qs особи способны формироваться под пологом наиболее темных лесов (бучины, грабняки и т.п.);

7) число вариантов жизненной формы у видов деревьев в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы (ЖФ), шт.

Первые шесть признаков фитоценотической толерантности определены у крайне угнетенных im_1 особей семенного происхождения, выросших под пологом леса. В этих условиях все количественные параметры особей близки к минимальным. Возраст подроста определен по морфологическим признакам (подсчетом годичных приростов по почечным кольцам на месте опавших чешуй) и по анатомическим признакам (подсчетом числа годичных колец на срезах древесины в основании стволика). Минимальную продукцию (ПРмин.), или среднегодовой прирост биомассы, вычисляли по формуле:

$$\text{ПРмин.} = \text{Мм}/\text{В} + \text{Мл},$$

где Мм – масса многолетних частей, Мл – масса листьев, В – возраст растения в годах. Интенсивность НА – это скорость накопления органического вещества в растительных тканях на единицу площади листьев, за вычетом того органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период (Лир и др., 1976). В качестве такого периода можно выбрать 1 день, неделю или сезон. У древесных растений при массовых экологических исследованиях интенсивность НА удобнее рассчитывать за весь вегетационный сезон (Карманова, 1976), поэтому в настоящей работе интенсивность НА вычисляли по формуле:

$$\text{НА} = \text{ПРмин.}/\text{Пл},$$

где ПРмин. – продукция, Пл – площадь листьев. УПЛ – масса листа с поверхностью 1 дм². Площадь листьев определялась весовым методом: масса листьев особи делилась на массу 1 дм² листа. Последняя величина – среднее из 1000 высечек из листьев с разных частей кроны размером 1 дм². Все весовые параметры определялись в воздушно-сухом состоянии. Способность деревьев переходить в квазисенильное состояние оценивалось по доле квазисе-

нильных особей в скоплениях имматурных особей, обитающих в условиях крайнего ценотического угнетения. Количественные показатели фитоценотической толерантности определяли в 20–30-кратной повторности в разных точках ареала изучаемых видов; в табл. 3.8 представлены средние значения показателей с 95%-ным доверительным интервалом.

Расчет суммарного балла фитоценотической толерантности проводился тем же способом, что и расчет суммарного балла конкурентоспособности.

Частные признаки толерантности видов деревьев

1. Длительность жизни im_1 особей при фитоценотическом угнетении (ДЖмин.). Один из способов переживания популяциями деревьев неблагоприятных ценотических условий – формирование «запаса» из молодых особей, которые подолгу задерживаются на начальных этапах развития, дожидаясь изменения светового режима. Такие особи имеют низкую жизнеспособность. Они отличаются минимальными потребностями в ресурсах, способны накапливаться под пологом леса и выполняют функцию популяционного буфера, который реализуется при улучшении ценотических условий. Склонность деревьев к созданию буферной части популяции можно оценить по длительности жизни подроста в условиях сильного затенения.

По увеличению средней продолжительности жизни im_1 особей в условиях сильного затенения виды деревьев выстраиваются в следующий ряд: ольха, осина, береза бородавчатая, ива, береза пушистая, сосна, дуб, вяз, бук, клен полевой, яблоня, ясень, клены татарский и остролистный, липа, рябина, ель и граб (см. табл. 3.8). Продолжительность жизни молодого поколения при световом голоде зависит от его способности экономить пластические вещества, которые образуются при фотосинтезе. Подрост деревьев с высокой интенсивностью дыхания относительно быстро погибает при световом голоде, а подрост с низкой интенсивностью дыхания выдерживает угнетение в течение значительного времени (Малкина и др., 1970; Лир и др., 1974; Цельникер, 1978). Большая длительность существования подроста позволяет деревьям сформировать популяции с высокой плотностью молодых растений. Исследования в грабовых лесах Каневского заповедника показали, что среди теневыносливых видов наибольшая плотность подроста характерна для популяций клена остролистного, меньшая – для популяций вяза (Смирнова и др., 1991; Евстигнеев и др., 1992). У первого вида средняя продолжительность существования im_1 подроста в условиях угнетения составляет 14 лет, а у второго – только 9 лет.

2. Минимальная продукция im_1 особей (ПРмин.). Значение этого показателя, определенное у особей низкой жизнеспособности, видимо, близко к точке компенсации на световой кривой продуктивности (Цельникер, 1978). Виды с малой продукцией отличаются невысоким темновым дыханием и способны в условиях фитоценотического стресса поддерживать положительный баланс пластических веществ при низкой интенсивности света (Цельникер, 1978; Wallace, 1988). Напротив, виды с относительно высокой продукцией, как правило, характеризуются повышенным уровнем дыхания. Положительный баланс вещества у такого подроста может сохраняться только при относительно высокой освещенности, например, в крупных окнах леса. Следовательно,

минимальные значения среднегодовых приростов биомассы молодых особей отражают нижний предел продукционных и световых возможностей вида, а также характеризуют способность его подроста к ограничению потребностей в пластических веществах при фитоценотическом угнетении.

Среди изученных видов деревьев выделены три группы, которые отличаются значениями продукции im_1 особей низкой жизненности, выросших под пологом леса (см. табл. 3.8). Наименьшую продукцию имеют клены остролистный и полевой, ясень, ель, липа, яблоня и рябина. Подрост этих видов способен сохраняться в наиболее затененных участках лесного сообщества. Повышенную продукцию имеют березы, осина, ива козья, дуб и сосна. Подрост этих видов выживает только в относительно светлых участках лесного сообщества. Остальные виды занимают промежуточное положение в ряду по увеличению рассматриваемого показателя.

3. Минимальная удельная плотность листьев (УПЛ) im_1 особей (УПЛ_{мин}). Значения этого параметра, определенного у особей низкой жизненности под пологом леса, характеризуют нижний предел фотосинтетической активности листа. По данным физиологов УПЛ тесно связана с интенсивностью фотосинтеза единицы площади листа: чем меньше значения УПЛ, тем ниже интенсивность фотосинтеза (Цельникер, 1978). Одновременно эти значения УПЛ являются косвенным показателем освещенности в точке компенсации на световой кривой фотосинтеза листа (Каллис и др., 1974). Небольшие значения УПЛ свидетельствуют о том, что растение способно удовлетворять свои потребности невысоким фотосинтезом и занимать наиболее затененные участки сообщества.

По уменьшению значений УПЛ виды деревьев выстраиваются в следующий ряд: осина, береза бородавчатая, дуб, береза пушистая, рябина, яблоня, ива, клен татарский, граб, бук, ольха, клен полевой, вяз, клен остролистный, ясень, липа, сосна и ель (см. табл. 3.8). Видоспецифичность УПЛ определяет неравномерность размещения деревьев в горизонтальной мозаике сообщества: виды, расположенные в начале приведенного ряда, как правило, возобновляются в светлых участках леса, а остальные – в темных.

4. Минимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа im_1 особей (НА_{мин}). Нетто-ассимиляция (НА) – это скорость накопления органического вещества в растительных тканях, рассчитанная на единицу площади листьев за сезон. Относительно низкие значения нетто-ассимиляции у подроста, выросшего при фитоценотическом угнетении, свидетельствует о том, что он в этих условиях может довольствоваться небольшим уровнем накопления органического вещества.

По уменьшению значений этого параметра исследованные виды расположены в следующий ряд: осина, дуб, ива козья, березы бородавчатая и пушистая, яблоня, рябина, ясень, граб, клен татарский, бук, ольха, клены остролистный и полевой, вяз, липа, сосна и ель (см. табл. 3.8). Относительно низкие значения интенсивности НА у подроста деревьев, расположенных в конце этого ряда, свидетельствуют об их предрасположенности к значительному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях сильного конкурентного давления.

5. Минимальный среднегодовой прирост по высоте im_1 особей (ПВ_{мин}). Один из механизмов противостояния подроста ценоценотическому угнетению – сокращение интенсивности ростовых процессов. Полагают,

Частные признаки фитоценотической толерантности деревьев и их нормированные величины (в скобках)

Виды	ДЖмин., год	ПРмин., г · год ⁻¹	УПЛмин., мг · дм ⁻²	НАмин, мг · см ⁻² · год ⁻¹	ПВмин, см · год ⁻¹	КВ, балл	ЖФ, шт	Балл
<i>Ель европейская</i>	14,8 (0,96)	1,18 (0,77)	70 (1,00)	0,73 (1,00)	1,5 (1,00)	0 (0,00)	1 (0,00)	4,73
<i>Ясень обыкновенный</i>	13,5 (0,83)	0,96 (1,00)	201 (0,23)	4,50 (0,06)	2,8 (0,49)	2 (0,67)	4 (0,75)	4,03
<i>Клен полевой</i>	12,0 (0,68)	1,61 (0,50)	225 (0,19)	3,45 (0,12)	3,3 (0,40)	3 (1,00)	5 (1,00)	3,89
<i>Липа сердцевидная</i>	14,2 (0,90)	1,63 (0,49)	171 (0,30)	3,01 (0,15)	3,9 (0,32)	2 (0,67)	5 (1,00)	3,83
<i>Клен остролистный</i>	13,5 (0,83)	1,26 (0,70)	203 (0,23)	3,61 (0,11)	3,0 (0,45)	3 (1,00)	3 (0,50)	3,82
<i>Рябина обыкновенная</i>	14,8 (0,96)	1,50 (0,55)	326 (0,07)	4,83 (0,05)	3,6 (0,35)	2 (0,67)	5 (1,00)	3,65
<i>Граб обыкновенный</i>	15,2 (1,00)	1,89 (0,39)	269 (0,13)	4,45 (0,07)	3,6 (0,35)	2 (0,67)	4 (0,75)	3,36
<i>Яблоня лесная</i>	12,3 (0,71)	1,51 (0,54)	301 (0,09)	4,87 (0,05)	4,3 (0,28)	1 (0,33)	5 (1,00)	3,00
<i>Клен татарский</i>	13,5 (0,83)	2,03 (0,34)	280 (0,11)	4,38 (0,07)	4,1 (0,30)	1 (0,33)	5 (1,00)	2,98
<i>Вяз голый</i>	8,6 (0,34)	1,71 (0,45)	204 (0,22)	3,45 (0,12)	5,9 (0,17)	2 (0,67)	5 (1,00)	2,97
<i>Бук лесной</i>	11,0 (0,58)	2,39 (0,25)	267 (0,13)	3,89 (0,09)	5,3 (0,21)	3 (1,00)	1 (0,00)	2,26
<i>Ольха черная</i>	5,2 (0,00)	1,78 (0,42)	237 (0,17)	3,68 (0,10)	8,0 (0,10)	1 (0,00)	5 (1,00)	2,12
<i>Ива козья</i>	6,0 (0,08)	3,50 (0,09)	290 (0,10)	6,01 (0,02)	11,3 (0,04)	1 (0,33)	3 (0,50)	1,16
<i>Сосна обыкновенная</i>	6,3 (0,11)	2,44 (0,24)	158 (0,34)	2,28 (0,24)	5,7 (0,18)	0 (0,00)	1 (0,00)	1,11
<i>Дуб черешчатый</i>	6,8 (0,16)	2,61 (0,21)	378 (0,04)	6,87 (0,00)	5,4 (0,20)	1 (0,33)	1 (0,00)	0,94
<i>Береза пушистая</i>	6,2 (0,10)	3,20 (0,13)	331 (0,07)	5,10 (0,04)	11,0 (0,04)	1 (0,33)	1 (0,00)	0,71
<i>Осина</i>	5,3 (0,01)	3,90 (0,06)	454 (0,00)	6,99 (0,00)	15,4 (0,00)	1 (0,33)	2 (0,25)	0,65
<i>Береза бородавчатая</i>	5,5 (0,03)	4,80 (0,00)	385 (0,03)	5,71 (0,03)	12,0 (0,03)	1 (0,33)	1 (0,00)	0,45

что этот механизм позволяет растению переориентировать поток пластических веществ с дыхания роста на поддерживающее дыхание (Цельникер, 1978). О способности древесных растений к сокращению расхода пластических веществ на дыхание роста можно судить по величине приростов у подроста, который сформировался при световом голоде. В этих условиях особи формируют минимально возможные приросты по высоте, поскольку продукция их органического вещества близка к нулю (Малкина и др., 1970).

Среди im_1 особей исследованных видов минимальные значения приростов по высоте в условиях низкой освещенности характерны для ели, ясеня, кленов остролистного и полевого, граба, рябины и липы. Средние значения этого показателя определены у клена татарского, яблони, бука, дуба, вяза и сосны, максимальные – у ольхи, берез, ивы и осины (см. табл. 3.8).

6. Способность im особей переходить в квазисенильное состояние (КВ).

Длительность жизни подроста в неблагоприятных фитоценологических условиях может быть существенно увеличена с переходом части особей в qs состояние (Смирнова и др., 1984). При этом у молодого деревца отмирают почти все надземные побеги и сохраняются только их базальные части. Они представлены системой многочисленных «пеньков» с придаточными корнями. Пеньки содержат запас спящих почек, из которых периодически формируются недолговечные побеги ювенильного или имматурного облика. Они сменяют друг друга, и в таком состоянии растение «ожидает» появления подходящих условий для дальнейшего развития. Биологический смысл перехода в qs состояние – отторжение значительной части многолетних (дышащих) органов, в результате чего у растения появляются дополнительные резервы пластических веществ, необходимые для существования при длительном фитоценологическом стрессе.

Анализ литературы (Смирнова и др., 1984, 1989) и собственные исследования показали, что в синузии деревьев выделяют 4 группы видов по особенностям формирования qs особей (см. табл. 3.8). К первой группе относят бук, клены полевой и остролистный.

Их qs особи способны формироваться в наиболее темных сообществах, которые, например, создаются буком и грабом. Ко второй группе принадлежат ясень, вяз, липа, рябина и граб. У этих видов qs особи чаще встречаются в местообитаниях с большим световым довольствием – например, под пологом дубрав. Третья группа представлена дубом, яблоней, кленом татарским, березами, ивой и осинкой. Их qs особи встречаются только в подросте светлых сообществ – березняков и сосняков, а также в приопушечной полосе широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Четвертая группа образована елью и сосной. Подрост этих видов, из-за отсутствия спящих почек в основании стволиков, не способен переходить в qs состояние.

Демографические исследования популяций деревьев, проведенные в теневых лесах, показали, что в скоплениях имматурных особей бука и клена полевого на долю qs растений может приходиться от 60 до 70%, а в скоплениях липы, граба, ясеня и вяза – от 5 до 20%. Это обстоятельство обеспечивает выживание существенной части подроста до момента гибели старых деревьев и образования «окна» в пологе леса.

7. Число вариантов жизненной формы у видов деревьев в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы (ЖФ).

Морфологическая поливариантность, или разнообразие жизненных форм у одного вида в разных условиях, отражает степень фитоценологической пластичности видов и возможности растений использовать разнообразные местообитания внутри сообщества (Чистякова, 1988). У исследованных видов деревьев выделяются шесть вариантов жизненной формы: одноствольное дерево, многоствольное компактное аэроксильное дерево, многоствольное компактное геоксильное дерево, многоствольное диффузное геоксильное ксилоризомное дерево, многоствольное диффузное геоксильное корне-

Таблица 3.9

Варианты жизненных форм видов деревьев восточноевропейских лесов

№ группы	Виды	Одноствольная	Многоствольная				Стланник
			компактная		диффузная		
			аэроксилная	геоксилная	геоксилная	геоксилная	
	Береза бородавчатая	+					
	Береза пушистая	+					
1	Бук лесной	+					
	Ель европейская	+					
	Соена обыкновенная	+					
	Дуб черешчатый	+					
	Осина	+					
2	Клен остролистный	+	+				
	Ива козья	+	+				
3	Грав обыкновенный	+	+		+		
	Ясень обыкновенный	+	+		+		
4	Ольха черная	+	+		+		
	Вяз голый	+	+		+		
	Клен полевой	+	+		+		+
	Клен татарский	+	+		+		+
5	Яблоня лесная	+	+		+		+
	Рябина обыкновенная	+	+		+		+
	Липа сердцевидная	+	+		+		+

нижняя часть побегов возобновления без придаточных корней

нижняя часть побегов возобновления с придаточными корнями

побеги возобновления ксилоризомного происхождения

побеги возобновления ксилоризомного происхождения

отпрысковое дерево и дерево в виде стланика (Smirnova et al., 1999). Виды с большим разнообразием жизненных форм, характеризуются лучшим выживанием в неблагоприятных ценологических условиях и отличаются более широкими возможностями в обеспечении непрерывного оборота поколений. По числу жизненных форм, свойственных деревьям в экологически оптимальных условиях, виды делят на пять групп.

К первой группе относят сосну, ель, березу, бук и дуб. Эти виды образуют только одну жизненную форму – одноствольное дерево (табл. 3.8, 3.9). Вторая группа включает виды, которые имеют 2–3 жизненные формы. Для ивы и клена остролистного характерны одноствольное дерево и два варианта компактного многоствольного дерева; осина может расти как одноствольное дерево и как многоствольное диффузное корнеотпрысковое дерево. Третья, четвертая и пятая группы включают виды, которым свойственны 4–5 вариантов жизненной формы. Виды третьей группы (рябина, ясень, граб) имеют все варианты компактной жизненной формы и только один вариант диффузной жизненной формы – ксилоризомное дерево. Виды четвертой группы (ольха, вяз) близки к третьей группе. Однако они представлены всеми вариантами компактной и диффузной жизненной формы. Пятая группа (липа, яблоня, клены полевой и татарский) отличается от третьей дополнительным вариантом жизненной формы – стлаником. В восточноевропейских лесах образование стланика – это реакция особей на глубокое затенение, создаваемое верхними ярусами леса. Онтогенез постоянно формирующихся вегетативных особей стланиковой жизненной формы ограничен *j* и *im* онтогенетическими состояниями. Такая форма роста позволяет: 1) существенно сократить траты пластических веществ на образование механических тканей; 2) поддерживать положительный баланс пластических веществ за счет постепенного отторжения многолетних (дышащих) органов. При улучшении освещения *j* и *im* особи стланика могут сформировать древовидные жизненные формы и завершить онтогенез.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу толерантности

Все рассмотренные выше частные (дифференциальные) признаки поведения видов представляют собой конкретное проявление фитоценологической толерантности. Для интегральной оценки этого свойства деревьев использовалась сумма нормированных величин частных признаков – суммарный балл фитоценологической толерантности (см. табл. 3.8). Этот расчет позволяет выстроить виды деревьев в порядке ослабления их фитоценологической толерантности: ель, ясень, клен полевой, липа, клен остролистный, рябина, граб, яблоня, клен татарский, вяз, бук, ольха, ива, сосна, дуб, береза пушистая, осина и береза бородавчатая. В этом ряду снижается способность видов к длительному существованию на занятой территории за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности.

Среди видов синузии деревьев наименьшая фитоценологическая толерантность характерна для берез, осины, ивы, дуба, сосны и ольхи: по величине суммарного балла они значительно уступают другим видам. Подрост этих видов не способен к существенному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях ценологического стресса: под пологом леса его приросты по

высоте и показатели продукции остаются на высоком уровне. При такой активности ростовых процессов невозможно длительное существование растений в сомкнутом сообществе.

Остальным видам (ель, ясень, виды рода клен, липа, рябина, граб, яблоня, вяз и бук) свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по суммарному баллу фитоценотической толерантности они образуют относительно компактную группу (см. табл. 3.8). Подрост этих видов в условиях угнетения способен существенно сокращать интенсивность процессов, ответственных за рост и продукцию. Физиологи отмечают, что в аналогичных обстоятельствах у подростка древесных растений пластические вещества тратятся, в основном, на поддержание существующих структур (Малкина и др., 1970). Фитоценотическая толерантность видов может усиливаться также высокой лабильностью жизненной формы (например, у вяза, кленов полевого и татарского, липы, рябины и яблони) и способностью подростка переходить в *qs* состояние (бук, клены полевой и остролистный). Совокупность этих черт позволяет подросту деревьев длительно существовать и накапливаться под пологом леса в ожидании благоприятных ценотических условий.

3.3.4. Реактивность

Признаки реактивности деревьев

Одно из приспособлений растений к существованию в лесном сообществе – это использование локальных «нарушений», которые периодически возникают на месте гибели особей в популяциях эдификаторов (Работнов, 1985). У всех лесных растений при длительной эволюции в климаксовых сообществах выработался комплекс биологических свойств реактивного типа, направленный на освоение внезапно освободившихся ресурсов. Реактивность видов проявляется через особенности их плодоношения и вегетативного разрастания, запаса семян в почве и распространения диаспор, темпов роста и развития в молодости и др. (Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988). Реактивность свойственна любому виду, но выражена она в разной степени.

Одна из функций молодого поколения в популяциях древесных растений – быстрое освоение ресурсов, которые освобождаются при формировании «окон» в лесном пологе; а взрослых – обеспечение популяции семенами, которые необходимы для сохранения вида в ценозе и для его расселения. В связи с этим для оценки темпов освоения свободных ресурсов деревьями использовались имматурные (*im*) и виргинильные (*v*) особи, а для оценки семенной продукции – средневозрастные генеративные (g_2) особи.

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Пианка, 1981; Онпченко и др., 1991; Восточноевропейские..., 1994), Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) позволил выбрать частные (дифференциальные) признаки, которыми можно охарактеризовать реактивность у деревьев:

- 1) средняя масса 1000 семян g_2 особей (МСр.), г;
- 2) максимальная длительность покоя семян у вида (ПСмакс.), годы;
- 3) средний возраст перехода особей из *j* в *im* состояние (ВРср.), годы;
- 4) средняя продукция *v* особей (ПРср.), кг · год⁻¹;

Таблица 3.10

Частные признаки реактивности деревьев и их нормированные величины (в скобках)

Виды	ВСр., г	ПСмакс., годы	ВРср., годы	ПРср., кг · год ⁻¹	ДЛср., %	ПЛср., м ²	УПЛср., мг · дм ⁻²	НАср., мг · см ⁻² · год ⁻¹
Осина	0,12 (0,92)	0 (0,00)	2,6 (0,90)	4,38 (0,75)	60 (0,93)	24,26 (0,26)	976 (0,75)	18,2 (0,80)
Ива козья	0,11 (1,00)	0 (0,00)	2,8 (0,81)	5,82 (1,00)	63 (1,00)	49,87 (0,54)	917 (0,67)	11,7 (0,40)
Береза бородавчатая	0,17 (0,65)	0–5 (1,00)	3,1 (0,69)	2,73 (0,46)	52 (0,74)	18,77 (0,20)	833 (0,54)	13,6 (0,52)
Ольха черная	1,28 (0,09)	0–5 (1,00)	2,4 (1,00)	2,90 (0,49)	43 (0,53)	19,08 (0,20)	828 (0,54)	15,2 (0,61)
Береза пушистая	0,19 (0,58)	0–5 (1,00)	3,3 (0,63)	2,60 (0,44)	47 (0,63)	19,55 (0,21)	764 (0,44)	13,3 (0,50)
Вяз голый	9,10 (0,01)	0–1 (0,33)	4,2 (0,42)	4,57 (0,78)	38 (0,42)	33,57 (0,36)	888 (0,62)	14,6 (0,58)
Сосна обыкновенная	5,60 (0,02)	0–5 (1,00)	3,5 (0,57)	4,95 (0,85)	51 (0,72)	40,53 (0,44)	987 (0,77)	12,2 (0,43)
Рябина обыкновенная	3,50 (0,03)	1–5 (0,83)	5,0 (0,29)	0,12 (0,00)	31 (0,26)	0,59 (0,00)	1055 (0,87)	19,9 (0,90)
Ель европейская	5,10 (0,02)	0–5 (1,00)	7,6 (0,07)	4,81 (0,82)	53 (0,77)	91,55 (1,00)	458 (0,00)	5,2 (0,00)
Гراب обыкновенный	45,00 (0,00)	1–6 (1,00)	3,6 (0,55)	0,85 (0,13)	39 (0,44)	6,61 (0,07)	749 (0,42)	13,2 (0,49)
Ясень обыкновенный	72,00 (0,00)	1–6 (1,00)	4,3 (0,40)	1,38 (0,22)	28 (0,19)	7,93 (0,08)	793 (0,49)	16,9 (0,72)
Липа сердцевидная	31,00 (0,00)	1–6 (1,00)	4,1 (0,44)	1,32 (0,21)	32 (0,28)	11,50 (0,12)	620 (0,23)	12,9 (0,47)
Дуб черешчатый	3080 (0,00)	0–3 (0,67)	4,8 (0,32)	2,03 (0,34)	20 (0,00)	10,18 (0,11)	1148 (1,00)	21,5 (1,00)
Яблоня лесная	23,00 (0,01)	1 (0,17)	9,0 (0,00)	0,67 (0,10)	25 (0,12)	5,32 (0,05)	795 (0,49)	12,9 (0,47)
Клен остролистный	125,0 (0,00)	0–1 (0,33)	6,0 (0,18)	1,78 (0,29)	33 (0,30)	14,33 (0,15)	747 (0,42)	13,7 (0,52)
Клен полевой	57,00 (0,00)	1 (0,17)	6,3 (0,16)	0,53 (0,07)	36 (0,37)	3,74 (0,03)	671 (0,31)	14,7 (0,58)
Бук лесной	275,00 (0,00)	0–2 (0,50)	5,5 (0,23)	1,03 (0,16)	25 (0,12)	5,47 (0,05)	813 (0,51)	18,9 (0,84)
Клен татарский	40,00 (0,00)	1 (0,17)	6,5 (0,14)	0,11 (0,00)	27 (0,16)	1,17 (0,01)	616 (0,23)	9,1 (0,24)

Примечание. Виды расположены в порядке уменьшения суммарного балла реактивности.

5) средняя доля биомассы листьев от общей биомассы *it* особей (ДЛср.), %;

6) средняя площадь листьев *v* особей (ПЛср.), м²;

7) средняя удельная плотность листьев *v* особей (УПЛср.), мг · дм⁻²;

8) средняя интенсивность нетто-ассимиляции *v* особей (НАср.), мг · см⁻² · год⁻¹;

ПВмакс., см · год ⁻¹	ВПмин., годы	СПмакс., тыс. семян на 1 дерево	ДУЛ, %	ДР, м	СВР, балл	Суммарный балл реактив- ности
137 (0,93)	4 (1,00)	23500 (0,26)	57 (0,57)	2000 (1,00)	1 (0,50)	9,57
100 (0,49)	4 (1,00)	38700 (0,43)	100 (1,00)	2000 (1,00)	0 (0,00)	9,34
117 (0,69)	6 (0,58)	90000 (1,00)	16 (0,16)	2000 (1,00)	0 (0,00)	8,23
143 (1,00)	8 (0,38)	4617 (0,05)	10 (0,10)	1500 (0,72)	2 (1,00)	7,71
92 (0,40)	9 (0,31)	10000 (0,11)	16 (0,16)	2000 (1,00)	0 (0,00)	6,41
131 (0,86)	6 (0,58)	4965 (0,05)	33 (0,33)	300 (0,06)	2 (1,00)	6,40
78 (0,24)	5 (0,75)	1346 (0,01)	4 (0,04)	1000 (0,44)	0 (0,00)	6,28
62 (0,05)	5 (0,75)	460 (0,00)	39 (0,39)	1000 (0,44)	1 (0,50)	5,31
90 (0,38)	12 (0,17)	1537 (0,02)	19 (0,19)	1000 (0,44)	0 (0,00)	4,88
98 (0,47)	15 (0,08)	500 (0,01)	50 (0,50)	200 (0,00)	1 (0,50)	4,66
61 (0,04)	7 (0,46)	170 (0,00)	21 (0,21)	400 (0,11)	1 (0,50)	4,42
62 (0,05)	8 (0,38)	583 (0,01)	33 (0,33)	300 (0,06)	1 (0,50)	4,08
58 (0,00)	7 (0,46)	112 (0,00)	4 (0,04)	450 (0,14)	0 (0,00)	4,08
90 (0,38)	6 (0,58)	971 (0,01)	25 (0,25)	1000 (0,44)	1 (0,50)	3,57
92 (0,40)	5 (0,75)	466 (0,00)	5 (0,05)	250 (0,03)	0 (0,00)	3,42
88 (0,35)	10 (0,25)	832 (0,01)	0 (0,00)	250 (0,03)	1 (0,50)	2,83
60 (0,02)	20 (0,00)	80 (0,00)	14 (0,14)	450 (0,14)	0 (0,00)	2,71
61 (0,04)	5 (0,75)	4566 (0,05)	20 (0,20)	250 (0,03)	1 (0,50)	2,52

9) максимальная длина годичного прироста по высоте у v особей (ПВмакс.), см · год⁻¹;

10) минимальный возраст семеношения особей (ВПмин.), годы;

11) максимальная семенная продуктивность g_2 особей (СПмакс.), тыс. семян на 1 дерево;

12) доля урожайных лет в генеративном периоде дерева (ДУЛ), %;

13) дальность разноса семян у вида (ДР), м;

14) разнообразие способов вегетативного размножения (СВР), балл: 0 – вегетативное размножение не выражено, 1 – размножается либо ксилоризомами, либо корневыми отпрысками, 2 – размножается и ксилоризомами, и корневыми отпрысками.

Перечисленные признаки определены у особей, растущих в крупных прогалинах леса, на полянах и опушках. Считается, что в этих условиях значения признаков реактивности близки к максимальным (Восточноевропейские ..., 1994).

Методы определения продукции, площади листьев, плотности листьев (УПЛ), интенсивности нетто-ассимиляции (НА) и возраста изложены ранее. Семенная продуктивность (СП_{макс.}) рассчитана по формуле

$$\text{СП}_{\text{макс.}} = N_c \cdot N_{\text{ц}} \cdot N_{\text{с.з.}},$$

где N_c – общее число соцветий, формируемых особью, $N_{\text{ц}}$ – среднее число цветков в соцветии, $N_{\text{с.з.}}$ – среднее число семян, образуемых в завязи. Семенная продуктивность, определенная таким образом, близка к максимально возможной. У каждого вида проанализировано по 10–20 особей в 2–3 точках ареала в пределах зон широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. В таблице 3.10 приведены средние данные по всем измерениям. Расчет суммарного балла реактивности проведен тем же способом, что конкурентоспособности и толерантности.

Частные признаки реактивности видов деревьев

1. Средняя масса 1000 семян g_2 (МС_{ср.}) – одна из характеристик популяционной стратегии видов. У видов с легкими семенами обычно больше радиус разноса (Левина, 1957) и выше генеративная продуктивность особи (Пианка, 1981). Мелкосемянные растения, как правило, «избегают» напряженных ценологических ситуаций, они «предпочитают» приживаться в условиях «конкурентного вакуума», где достаточно ресурсов для развития сеянцев, а крупnoseмянные растения способны прорасти в сомкнутых сообществах (Марков, 1990).

Наиболее легкие семена образуют ива козья, осина, березы бородавчатая и пушистая, ольха (Минин, 1949). Масса семян других исследованных видов деревьев на 1–3 порядка больше, чем у перечисленных выше (см. табл. 3.10) и по увеличению значений этого показателя они образуют следующий ряд: рябина, ель, сосна, вяз, яблоня, липа, клен татарский, граб, клены полевой и остролистный, ясень, бук и дуб.

Исследования в разновозрастных многовидовых лесах (см. главу 1) показали, что семена ивы, осины, ольхи, березы бородавчатой и пушистой прорастают преимущественно на перегнивающих колодах, лишенных развитого травяного покрова. Большая часть проростков рябины и ели также приурочена к колодам, однако их проростки можно встретить и среди напочвенных зеленых мхов. Семена сосны «предпочитают» прорасти на оголенном песчаном субстрате, который образуется на буграх вывалов и на пороях животных. Большая часть проростков вяза приурочена к валежу или к вывальным ямам с небольшим покрытием травяного покрова. Активное семенное возобновление липы и граба отмечалось на пороях мышевидных грызунов среди травяного покрова. Значительная доля проростков ясеня наблюдалась в западинах вывалов, а также по ненарушенным участкам травяного покро-

ва. Сеянцы кленов, бука и дуба способны приживаться в лесу среди сомкнутого травяного покрова. Эти наблюдения показывают, что успешное приживание деревьев с более мелкими семенами приурочено, как правило, к начальным этапам зарастания оголенного субстрата, который формируется в результате нарушений разного типа.

2. Максимальная длительность покоя семян у вида (ПСмакс.). В лесных сообществах особи древесных растений могут активно плодоносить только при образовании «окон», освещенность которых соответствует световому довольствию генеративных особей (Восточноевропейские..., 1994). По мере зарастания «окон» и формирования подстилки часть популяции переходит в скрытую фазу и существует в виде жизнеспособных семян. Латентное состояние позволяет семенам «ожидать» благоприятной ситуации для прорастания. Формирование популяциями запаса жизнеспособных диаспор в почве – одна из черт реактивной стратегии вида (Работнов, 1983). О способности деревьев к созданию семенного банка можно судить по длительности покоя семян.

Покой семян у деревьев бывает двух типов: вынужденный и врожденный. Вынужденный покой характерен для семян, которые готовы к прорастанию, но их рост тормозится неблагоприятными экологическими и ценологическими обстоятельствами. Этот тип покоя отмечен у ивы козьей, осины, берез, вяза, бука, дуба, ели, клена остролистного, ольхи черной и сосны. Их семена могут прорасти в сезон плодоношения. Однако, если отсутствуют условия, необходимые для развития проростков, семена ивы и осины теряют всхожесть в течение 1–3 месяцев. У вяза, ели и клена остролистного жизнеспособные семена в почве обычно сохраняются только до первой весны после плодоношения, у бука – до второй весны, у дуба – до третьей, а у сосны, ели, ольхи и берез семена могут пролежать в почве 5 лет и более (Филимонова, 1958; Нестерович и др., 1967; Thompson et al., 1996). Врожденный покой семян обусловлен внутренними причинами – их созреванием. У деревьев с врожденным покоем семян первые проростки появляются только на следующий год после плодоношения. При этом, у ясеня, граба и липы семена могут созревать в почве в течение от 1 года до 6 лет, у рябины – от 1 до 5 лет, а у яблони, кленов полевого и татарского все семена прорастают в ближайшую весну (Заборовский, 1962).

Таким образом, приведенные данные показывают, что среди видов древесной синузии высокая склонность к формированию банка семян характерна для березы, ольхи, ясеня, граба, липы, сосны и ели, средняя – для дуба, бука, низкая – для вяза, яблони и видов рода клен. У ивы козьей и осины эта предрасположенность практически полностью отсутствует.

3. Средний возраст перехода особей из *j* в *im* состояние (ВРср.). Прорастание семени еще не обеспечивает захват растением освободившихся мест в сообществе. Первый критический период в жизни деревьев – от момента прорастания семени до выхода из травяного покрова.

Как правило, все деревья выходят из травяного покрова в *im* онтогенетическом состоянии. На опушках у ольхи, ивы и осины это происходит обычно на 2–3 год, у берез, сосны и граба – на 3–4 год, у липы, вяза, ясеня, дуба и рябины – на 4–5 год, у бука и клена остролистного – на 5–6 год, у кленов татарского и полевого – на 6–7 год, у ели – на 7–8 год, а у яблони – на 9 год (см. табл. 3.10).

4. Средняя продукция ν особей (ПРср.). Для растений при захвате освободившихся мест в сообществе важно стремительное освоение свободных ресурсов и быстрое накопление «стартового капитала» для осуществления репродуктивных функций. Одновременно большая скорость увеличения биомассы молодых особей позволяет видам занять лидирующие позиции на первых этапах сукцессии. Показателем темпов освоения свободных ресурсов может служить продукция (среднегодовой прирост биомассы), определенная у молодых растений, выросших в крупных лесных окнах или на полянах.

По убыванию этого показателя виды деревьев выстраиваются в следующий ряд: ива, сосна, ель, вяз, осина, ольха, березы бородавчатая и пушистая, дуб, клен остролистный, ясень, липа, бук, граб, яблоня, клен полевой, рябина и клен татарский. Виды, расположенные в начале этого ряда, обычно обгоняют в развитии другие виды деревьев и занимают главенствующее положение на первых этапах зарастания открытых пространств и крупных прогалин в лесу (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000).

5. Средняя доля биомассы листьев от общей биомассы im особей (ДЛср.). Этот показатель используется для характеристики темпов накопления биомассы и усвоения свободных ресурсов: если у молодых растений преобладает использование ассимилятов на формирование листьев, то биомасса особи нарастает экспоненциально (Мокроносов, 1981).

Среди деревьев наибольшая доля массы листьев от общей массы im растений формируется у ивы, осины, ели, березы бородавчатой и сосны. У них на воспроизведение фотосинтетического аппарата тратится более 50% ассимилятов (см. табл. 3.10). За ними в порядке уменьшения значений этого показателя следуют береза пушистая, ольха, граб, вяз, клены полевой и остролистный, липа, рябина, ясень, клен татарский, яблоня, бук и дуб. Эти аллокационные различия (Марков, 1990) у подростка разных видов отражаются на темпах увеличения их биомассы. Например, у ивы, осины и березы бородавчатой масса годовичного сеянца превосходит массу семени в 3000–8000 раз, у ольхи черной и вяза – в 1000–2000 раз, у кленов, липы и ясеня – в 100–300 раз, у граба – в 30 раз, а у дуба – всего в 5 раз.

6. Средняя площадь листьев ν особей (ПЛср.). Продукция особи также зависит от площади ее листьев: чем больше размеры ассимилирующей поверхности, тем выше скорость роста биомассы (Мокроносов, 1981) и, соответственно, использования свободных ресурсов.

В группе ν особей у ели и сосны формируется значительная фотосинтезирующая поверхность. Она на 1–2 порядка больше, чем у других видов (см. табл. 3.10). Это связано с тем, что хвоя у молодых елей сохраняется обычно в течение 6–8 лет, а у сосны – до 2 лет. Остальные виды древесной синузии выстраиваются в следующий ряд по уменьшению значений площади листьев: ива, вяз, осина, береза пушистая, ольха, береза бородавчатая, клен остролистный, липа, дуб, ясень, граб, бук, яблоня, клены полевой и татарский, рябина.

7. Средняя удельная плотность листьев ν особей (УПЛср.). Быстрое освоение молодыми растениями свободных ресурсов зависит также от интенсивности их фотосинтеза. Существует прямая зависимость между УПЛ и интенсивностью фотосинтеза: листья с высокими значениями УПЛ отличаются

ся более высокой интенсивностью фотосинтеза (Цельникер, 1978). В связи с этим определение УПЛ у молодых деревьев, выросших в условиях свободного роста при полной освещенности, позволяет косвенно оценить потенциальную интенсивность фотосинтеза на уровне единицы площади листа.

Среди v особей деревьев наибольшие значения УПЛ характерны для дуба, рябины, сосны, осины, ивы, вяза, березы бородавчатой и ольхи, средние – для яблони, ясеня, березы пушистой, граба, клена остролистного и бука, минимальные – для кленов полевого и татарского, липы и ели (см. табл. 3.10).

8. Средняя интенсивность нетто-ассимиляции v особей (НАср.). Напряженность работы фотосинтетических органов молодых растений можно оценить также по интенсивности нетто-ассимиляции, НА (Карманова, 1976): чем больше значения этого показателя, тем выше скорость чистой ассимиляции, рассчитанной на единицу поверхности листьев.

В группе v особей максимальные значения НА характерны для дуба, ольхи, рябины, бука и осины, минимальные – для ели и клена татарского. Остальные виды имеют промежуточные значения этого показателя реактивности (см. табл. 3.10).

Рассмотрение продукционных параметров у молодых деревьев показало, что среднегодовой прирост биомассы и, соответственно, темпы освоения свободных ресурсов зависят от соотношения интенсивного и экстенсивного способов в использования света. Первый способ реализуется за счет увеличения напряженности работы фотосинтетического аппарата (высоких значений фотосинтеза, УПЛ и НА), а второй – благодаря расширению рабочей (листовой) поверхности особи. Сходные темпы освоения свободных ресурсов у видов древесной синузии достигаются разными способами: например, высокий среднегодовой прирост биомассы молодых особей дуба формируется, в основном, за счет высоких значений НА, у ели – благодаря большой площади листьев, а у ивы, вяза, сосны, берез и ольхи – вследствие высоких показателей НА и значительной площади листьев. Большая продуктивность в молодом возрасте позволяет деревьям быстро накапливать вегетативную массу и развивать мощные приросты по высоте, а затем в генеративном периоде направлять основное усилие на производство семян.

9. Максимальная длина годичного прироста по высоте у v особей (ПВмакс.) отражает темпы освоения древесными растениями свободного пространства по вертикальной толще сообщества. Длина годичных приростов определялась по лидерной оси. Это связано с тем, что побеги на лидерной оси, отличаясь усиленным ростом и крупными размерами, позволяют растениям завоевывать пространство в верхних слоях сообщества.

Среди деревьев в v состоянии максимальная длина годичных приростов лидерной оси характерна для ольхи, осины, вяза, березы бородавчатой, ивы и граба, средняя – для клена остролистного, березы пушистой, яблони, ели, клена полевого и сосны, минимальная – для липы, рябины, ясеня, клена татарского, бука и дуба (см. табл. 3.10). Образование деревьями лидерных побегов значительной протяженности позволяет им вынести листья в верхние ярусы леса, где больше освещенность, а также закрепить позиции на первоначальных стадиях зарастания «окон».

10. Минимальный возраст семеношения особей (ВПмин.). В лесном сообществе всегда существует определенная вероятность гибели подроста при

смыкании над ним полога взрослых деревьев. В этом случае для растения выгодно раннее семенное размножение, которое повышает шансы оставить потомство.

Среди деревьев наиболее раннее семеношение в условиях свободного роста отмечается у осины, ивы козьей, березы бородавчатой, вяза, яблони, рябины, сосны, кленов татарского и остролистного. Они способны дать первые семена на 4–6 году жизни (см. табл. 3.10). У дуба, ясеня, ольхи, липы, березы пушистой и клена полевого плодоношение начинается в 7–10 лет, а у ели, граба и бука – после 10 лет. Таким образом, у видов первой группы меньше интервал времени от прорастания до первого плодоношения и, следовательно, выше вероятность оставить семенное потомство, прежде чем над ним сомкнется ярус древостоя.

11. Максимальная семенная продуктивность g_2 особей (СПмакс.). Максимальная семенная продуктивность отмечена у березы бородавчатой и пушистой, ивы и осины. У остальных видов число семян, образуемых одним деревом, на 1–2 порядка ниже (см. табл. 3.10). Высокий уровень семенной продуктивности видов берез, ивы и осины, видимо, свидетельствует о том, что в сомкнутом растительном покрове подходящие местообитания для приживания их потомства появляются чрезвычайно редко и занимают относительно небольшую площадь. Эти ниши возобновления представлены перегнивающими колодами, которые размещены в крупных окнах (Евстигнеев, Коротков, 1992).

12. Доля урожайных лет в генеративном периоде дерева (ДУЛ). Этот показатель отражает распределение пластических веществ по годам между репродуктивными и вегетативными органами растения. Частое плодоношение указывает на высокое репродуктивное усилие вида: при прочих равных условиях плодовитость будет больше, чем больше актов размножения. Вслед за В.И. Долгошовым (1964) урожайными годами у деревьев считались те, в которых плодоношение растений оценивалось 4–5 баллами по шкале В.Г. Каппера (1930).

Анализ литературы (Булыгин, 1964; Долгошов, 1964; Никончук, 1977) показывает, что по особенностям плодоношения изученные деревья делятся на три группы. К первой группе относятся виды, у которых на долю урожайных лет приходится от 50 до 100% длительности генеративного периода: ива козья, осина и граб. Вторую группу образуют виды, у которых этот показатель меняется от 10 до 50%: ольха, березы, липа, вяз, рябина, яблоня, клен татарский, ясень, ель и бук. Третья группа включает виды, у которых число урожайных лет меняется от 0 до 10%: клены полевой и остролистный, дуб и сосна.

13. Дальность разноса семян у вида (ДР). Расселение – неотъемлемое свойство популяции, поскольку в сообществе население всех видов сменяет друг друга во времени и пространстве (Бигон и др., 1989). Расселение позволяет популяциям занимать освободившиеся участки и расширять площадь обитания, равномерно распределять особи по территории и снижать внутривидовую конкуренцию, «уходить» от изменившихся ценотических условий и возобновлять участие в сукцессионных циклах растительности. Способность вида к расселению можно оценить по дальности разноса семян.

Рассматриваемые виды деревьев по преобладающим формам диссеминации делятся на две группы: анемохорные и зоохорные.

Анемохорные виды имеют два варианта диаспор: парящие и планирующие. Парящие диаспоры свойственны иве козьей и осине. В.Г. Нестеров (1950) считает, что семена этих видов могут обильно налетать на лесосеки с расстояния в 2000 м. Планирующие диаспоры характерны для березы, ольхи, вяза, ели, сосны, ясеня, липы и всех видов рода клен. Радиус рассеивания у березы может достигать 2000 м, у ольхи – 1500 м, а у вяза – 300 м, у ели и сосны – 1000 м, у ясеня – 400 м, у липы – 300 м, у кленов – 250 м, у граба – 200 м (Левина, 1957; Погребняк, 1968; Удра, 1988).

Различия в дальности разноса семян анемохорных видов обусловлено также двумя обстоятельствами: 1) «парусностью» диаспор и 2) сроками обсеменения деревьев. Количественно «парусность» диаспор выражается коэффициентом $K = S/M$, где S – площадь наибольшего сечения зачатка, см², M – масса его в граммах (Левина, 1957). Совершенно очевидно, что коэффициент парусности будет тем выше, чем больше площадь сечения зачатка и чем меньше его масса. Вяз, ива и осина обсеменяются в начале лета, клены, липа и граб – осенью, береза и ясень – в конце листопада и в течение всей зимы, ольха – зимой, ель и сосна – в конце зимы и весной. В зимний период, как правило, эффективность рассеивания семян у лиственных видов деревьев больше, поскольку отсутствует листва и увеличивается сила ветра в сообществе, а также создаются условия для распространения зачатков по снежному насту.

Зоохорные виды по преобладающим формам диссеминации делятся на две группы: эндозоохорные и синзоохорные. Семена эндозоохорных видов (рябина и яблоня) проходят через пищеварительный тракт животного, а затем выбрасываются с погадкой или пометом. Таксономический состав потребителей плодов крайне разнообразен: рептилии, птицы и млекопитающие. Наблюдения за возобновлением эндозоохорных видов показывают, что расстояние их подроста от семенников может составлять 1000 м (Левина, 1957). Плоды синзоохорных видов (бук, дуб) активно растаскиваются животными в гнезда или в «кладовые». При этом часть семян теряется, а некоторые запасы остаются неиспользованными. Основными распространителями семян бука и дуба являются птицы из семейства врановых (сойка, кедровка), млекопитающие из семейств мышиные (желтогорлая и лесная мыши, рыжая полевка) и белчьи (обыкновенная белка). Среди этих животных наибольший радиус разноса семян характерен для врановых: прямые наблюдения показали, что они переносят желуди и орехи на 100–450 метров (Левина, 1957; Образцов, 1961; Формозов, 1976). Таким образом, у эндозоохорных деревьев шире площадь «отслеживания» подходящих условий для приживания потомства, чем у синзоохорных.

14. Разнообразие способов вегетативного размножения (СВР). Этот тип размножения играет существенную роль в захвате территории некоторыми видами и нередко выступает в качестве антагониста семенному размножению и расселению: в некоторых ценологических условиях растение переходит на вегетативное размножение, поскольку образование и прорастание семян почему-либо затруднено или подавлено.

У рассматриваемых видов деревьев выражено два способа вегетативного размножения: ксилоризомами и корневыми отпрысками (Чистякова, 1988; Smirnova et al., 1999). По сочетанию способов вегетативного размножения виды делятся на четыре группы. К первой группе относятся вяз и ольха

черная; они способны осваивать новую территорию и ксилоризомами, и корневыми отпрысками. Вторая группа формируется деревьями, вегетативное размножение которых осуществляется только ксилоризомами: граб, липа, рябина, яблоня, ясень, клены полевой и татарский. Третья группа представлена осинкой, для нее свойственно только корнеотпрысковое размножение. У деревьев 4-й группы (березы, бук, ель, ива, клен остролистный и сона) вегетативное размножение не выражено.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу реактивности

Выше рассмотрены частные (дифференциальные) признаки реактивности у деревьев. Для интегральной оценки этого свойства у видов использовалась сумма нормированных значений частных признаков – суммарный балл реактивности (см. табл. 3.10). Этот расчет позволил выстроить деревья в порядке ослабления их реактивности: осина, ива, береза бородавчатая, ольха, береза пушистая, вяз, сосна, рябина, ель, граб, ясень, липа, дуб, яблоня, клен остролистный и полевой, бук и клен татарский.

Наибольшая реактивность характерна для осины, ивы козьей, березы, ольхи и вяза: по суммарному баллу этого свойства они – лидеры (см. табл. 3.10). Молодые растения этих видов отличаются максимальными темпами накопления биомассы и прироста по высоте. Это позволяет им быстро использовать временно освободившиеся ресурсы для стремительного наращивания вегетативной массы, необходимой для раннего, обильного и регулярного плодоношения. Высокий темп развития особей, проявляющийся в быстром переходе из одного онтогенетического состояния в другое, базируется на способности молодых растений направлять основной поток пластических веществ в ассимилирующие органы, формировать относительно большую поверхность листьев с высоким уровнем фотосинтетической активности. В g_2 состоянии бурный вегетативный рост этих видов сменяется значительным репродуктивным усилием. Оно позволяет видам производить большое количество мелких анемохорных семян, которое необходимо в поисках подходящих условий для прорастания.

Суммарный балл реактивности у сосны, рябины, ели, граба и ясеня имеет средние значения. Сходная реактивность этих видов достигается разными способами: у сосны и ели – высокими значениями продукции v особей и большим радиусом разнесения семян, у рябины – высокими показателями УПЛ, НА, большим радиусом диссеминации и значительной вегетативной подвижностью, у ясеня и граба – относительно высокой вегетативной подвижностью и существенной склонностью к формированию почвенного запаса семян.

Остальные виды (липа, дуб, яблоня, бук, виды рода клен) характеризуются минимальными значениями суммарного балла реактивности. Лишь отдельные частные признаки реактивности этих видов отличаются высокими значениями: так, у липы жизнеспособность семян в почве может сохраняться относительно длительное время, для эндозоохорной яблони характерен большой радиус разнесения семян, для кленов остролистного и татарского свойственно раннее плодоношение на опушках и полянах; молодые особи дуба и бука отличаются высокой напряженностью работы фотосинтетического аппарата молодых растений, которая проявляется в больших значениях НА и УПЛ.

3.3.5. Классификация видов деревьев по типам популяционной стратегии

Проведенный анализ биологических черт позволяет распределить виды деревьев в поведенческом пространстве по градиентам интегральных свойств – конкурентоспособности, фитоценотической толерантности и реактивности (рис. 3.1), а также выявить их фитоценотические потенции. Ординация показала, что виды деревьев восточноевропейских лесов неоднородны по конкурентоспособности и в порядке убывания этого свойства расположены следующим образом: дуб, ель, бук, ясень, сосна, граб, клен остролистный, вяз, липа, ольха, береза бородавчатая, осина, яблоня, рябина, клен полевой, береза пушистая, ива козья и клен татарский. Лидерами по этому интегральному свойству являются дуб, ель, бук, ясень и сосна – по величине суммарного балла конкурентоспособности они значительно превосходят другие виды деревьев. Ряд видов, выстроенный по ослаблению фитоценотической толерантности, выглядит следующим образом: ель, ясень, клен полевой, липа, клен остролистный, рябина, граб, яблоня, клен татарский, вяз, бук, ольха, ива, сосна, дуб, береза пушистая, осина и береза бородавчатая. Среди деревьев наименьшая фитоценотическая толерантность характерна для берез, осины, дуба, сосны, ивы и ольхи. Остальным видам свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по суммарному баллу фитоценотической толерантности они образуют относительно компактную группу (см. рис. 3.1). Последовательность деревьев, расположенная по уменьшению степени реактивности, смотрится в таком виде: осина, ива, береза бородавчатая, ольха, береза пушистая, вяз, сосна, рябина, ель, граб, ясень, липа, дуб, яблоня, клен остролистный и полевой, бук и клен татарский. По этому интегральному свойству безусловное первенство принадлежит осине, иве, березам, ольхе и вязу. По значению обобщенного балла реактивности они существенно превалируют над прочими видами древесной синузии.

Таким образом, у дуба, ели, бука, ясени и сосны преобладающим интегральным свойством является конкурентоспособность. Эти виды значительную долю ресурсов направляют на вегетативный рост и на продолжительное поддержание индивидуального существования, а воспроизводство у них реализуется «мелкими партиями» и растянуто на длительный срок. Вместе с тем ординация показала, что у ели, бука и ясени существенно выражены также черты фитоценотической толерантности, а у сосны – реактивности.

У осины, ивы, березы, ольхи и вяза доминирующим интегральным свойством является реактивность. Эти виды в большей мере расходуют ресурсы на сжатое во времени продуцирование многочисленного потомства при кратковременном индивидуальном существовании. Одновременно ординация выявила, что у вяза существенно выражена также фитоценотическая толерантность.

У кленов, липы, рябины, граба и яблони преобладающим интегральным свойством является фитоценотическая толерантность. У этих видов выработалась способность к экономии ограниченных ресурсов, которые используются, в основном, на поддержание многолетних дышащих структур. Это позволяет им длительное время существовать в условиях фитоценотического стресса и ожидать подходящих условий для энергичного вегетативного роста и активной репродукции. Вместе с тем сравнение по типам популяцион-

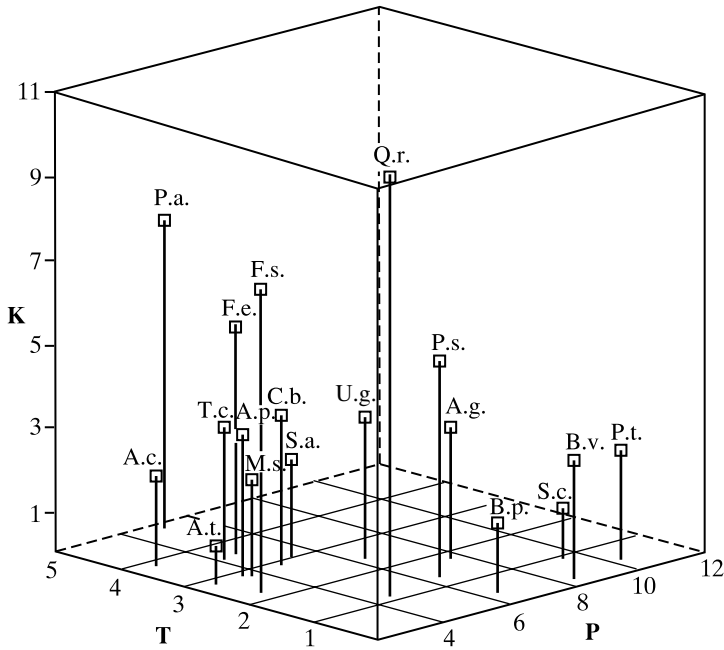


Рис. 3.1. Расположение различных видов деревьев в поведенческом пространстве; ось К – конкурентоспособность; ось Т – фитоценоотическая толерантность; ось Р – реактивность; на осях отложены суммарные баллы

Виды деревьев: В.в. – береза бородавчатая, В.р. – береза пушистая, Ф.с. – бук лесной, У.г. – вяз шершавый, С.б. – граб обыкновенный, Q.г. – дуб черешчатый, Р.а. – ель обыкновенная, С.с. – ива козья, А.р. – клен остролистный, А.с. – клен полевой, А.т. – клен татарский, Т.с. – липа сердцелистная, А.г. – ольха черная, Р.т. – осина, С.а. – рябина обыкновенная, Р.с. – сосна обыкновенная, М.с. – яблоня лесная, Ф.е. – ясень обыкновенный

ных стратегий показало, что у клена остролистного и липы существенно выражены также черты конкурентоспособности, а у граба – и конкурентоспособности, и фитоценоотической толерантности.

Результатом ординации интегральных свойств у видов древесной синустии является их классификация по типам поведения:

I тип. Конкурентные виды

- 1-й подтип – собственно конкурентные: дуб обыкновенный;
- 2-й подтип – толерантно-конкурентные: ель обыкновенная, бук обыкновенный, ясень обыкновенный;
- 3-й подтип – реактивно-конкурентные: сосна обыкновенная.

II тип. Толерантные виды

- 1-й подтип – собственно толерантные: клен полевой, клен татарский, рябина обыкновенная, яблоня обыкновенная;
- 2-й подтип – конкурентно-толерантные: липа сердцевидная, клен остролистный;
- 3-й подтип – конкурентно-реактивно-толерантные: граб обыкновенный.

III тип. Реактивные виды

- 1-й подтип – собственно реактивные: осина, ива козья, береза бородавчатая, береза пушистая, ольха черная;
- 2-й подтип – толерантно-реактивные: вяз шершавый.

Выяснение фитоценологических потенций у деревьев позволяет понять некоторые особенности в организации ценозов климаксового типа: стабильную основу синузии деревьев составляют конкурентные виды, они господствуют по численности и биомассе, вовлекают наибольшую порцию вещества и энергии в сообщество, существенно изменяют ценологическую среду и играют роль эдификаторов; толерантные виды, существуя на предельно низком уровне жизненности, используют ресурсы, которые не удалось освоить конкурентно мощным растениям; реактивные виды «кочуют» от одного нарушения к другому и «штопают» дырки, периодически возникающие в сообществе на месте гибели особей в популяциях эдификаторов. Анализ взаимоотношения видов с разными типами поведения в синузии деревьев показывает, что в сообществе они выступают как комплементарные образования, которые наиболее полно используют экологическую емкость местообитания.

3.4. Популяционные стратегии видов кустарников

Общие подходы к анализу популяционных стратегий у растений изложены в разделе 3.3, который посвящен видам деревьев восточноевропейских лесов. В этом разделе описана популяционная стратегия широко распространенных кустарников: бересклетов бородавчатого (*Euonymus verrucosa*) и европейского (*E. europaea*), бузины красной (*Sambucus racemosa*), жимолости лесной (*Lonicera xylosteum*), калины обыкновенной (*Viburnum opulus*), крушины ломкой (*Frangula alnus*), лещины обыкновенной (*Corylus avellana*) и свидины кроваво-красной (*Swida sanguinea*).

Основной материал по популяционной биологии кустарников был одновременно собран в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Неруссо-Деснянского Полесья – Брянская область России (Евстигнеев и др., 1999). Это позволило получить сравнительные количественные характеристики для всех изученных видов. Дополнительные характеристики приведены из литературы.

3.4.1. Конкуренентоспособность

Признаки конкурентоспособности кустарников

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Восточноевропейские..., 1994; Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) позволил выбрать частные (дифференциальные) признаки, которыми можно охарактеризовать конкурентоспособность кустарников:

- 1) максимальная высота g_2 – g_3 особей, м;
- 2) максимальный диаметр надземной части куста g_2 – g_3 особей, м;
- 3) максимальный диаметр основания наиболее крупной скелетной оси g_2 – g_3 особей, см;
- 4) максимальный возраст g_3 особей, годы;
- 5) максимальный объем надземной части g_2 – g_3 особей, м³;
- 6) максимальная биомасса g_2 особей, приходящаяся на единицу площади горизонтальной проекции кроны, кг · м⁻²;

- 7) максимальный среднегодовой прирост биомассы, или максимальная продукция, $\text{кг} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 8) максимальная площадь листьев g_2 особей, м^2 ;
- 9) максимальная масса листьев g_2 особей, кг ;
- 10) максимальная удельная плотность листа (УПЛ) у g_2 особей, $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2}$;
- 11) максимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа у g_2 особей, $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 12) доля неурожайных лет в генеративном периоде кустарника, %;
- 13) максимальная масса 1000 семян у g_2 особей, г.

Большая часть перечисленных параметров видов кустарников, выбранных для характеристики их конкурентоспособности, совпадает с таковыми у видов деревьев (см. раздел 3.3). Способы расчетов одинаковых параметров изложены в разделе 3.3. Объяснение биологического смысла показателей дифференциальных свойств популяционной стратегии, общих для деревьев и кустарников, приведено в разделе 3.3.

Диаметры надземной части куста и оснований его скелетных осей измеряли в двух взаимно перпендикулярных направлениях, а затем получали среднее значение этих параметров. Возраст куста определяли морфологически – подсчетом у самой старой скелетной оси годовых приростов по почечным кольцам на месте опавших почечных чешуй, и анатомически – по числу годовых колец на срезе в основании стволика. У каждого вида проанализировано по 10–20 особей, затем из этого множества выбирались максимальные значения признаков для оценки конкурентоспособности (табл. 3.11).

Конкурентоспособность особей наиболее полно проявляется у взрослых особей в условиях достаточного обеспечения их ресурсами. В связи с этим для оценки конкурентоспособности кустарников подбирались g_2 и g_3 особи, которые сформировались в условиях свободного роста: на опушках, полянах и вырубках.

Расчет суммарного балла конкурентоспособности видов кустарников был проведен тем же способом, что и видов деревьев.

Частные признаки конкурентоспособности видов кустарников

1. Максимальная высота g_2 – g_3 особей. Этот признак отражает вертикальные размеры фитогенного поля у кустарников, а также их способность в использовании света в верхних слоях сообщества.

Среди лесных кустарников значительная высота характерна для лещины: ее особи могут достигать 13,3 м. Предельная высота остальных растений в 1,5–3 раза меньше (см. табл. 3.11). Таким образом, лещина, размещая листья в более высоких слоях сообщества, получает дополнительные преимущества в использовании света для формирования вегетативных органов.

2. Максимальный диаметр надземной части куста у g_2 – g_3 особей. Самый большой диаметр куста отмечен для особей лещины: у отдельных растений он может достигать 10,8 м. У остальных видов этот показатель конкурентоспособности меньше в 2–3 раза (см. табл. 3.11). Стало быть, лещина, обладая значительными размерами фитогенного поля в горизонтальной плоскости, способна изменять среду в сообществе на большей площади, чем другие виды кустарников.

Таблица 3.11

Частные признаки конкурентоспособности кустарников и их нормированные величины (в скобках)

Признаки	Лесина обычно- венная	Бузина красная	Калина обычно- венная	Свидина красная	Бересклет бородавча- тый	Жимо- лость лесная	Бересклет европей- ский	Крушина ломкая
Максимальная высота g_2-g_3 особей, м	13,3 (1,00)	5,6 (0,14)	5,0 (0,07)	7,5 (0,35)	5,5 (0,12)	4,4 (0,00)	8,1 (0,42)	4,9 (0,06)
Максимальный диаметр надземной части куста g_2-g_3 особей, м	10,8 (1,00)	5,5 (0,33)	4,9 (0,25)	5,0 (0,26)	4,5 (0,20)	2,9 (0,00)	5,1 (0,28)	3,0 (0,01)
Максимальный диаметр основания наиболее крупной скелетной оси у g_2-g_3 особей, см	14 (1,00)	8 (0,40)	5 (0,10)	8 (0,40)	8 (0,40)	4 (0,00)	8 (0,40)	4 (0,00)
Максимальный возраст скелетной оси у g_3 особей, годы	50 (1,00)	16 (0,00)	16 (0,00)	32 (0,47)	44 (0,82)	19 (0,09)	28 (0,35)	24 (0,24)
Максимальный объем надземной части g_2-g_3 особей, м ³	1220 (1,00)	130 (0,08)	95 (0,05)	145 (0,10)	85 (0,05)	30 (0,00)	165 (0,11)	35 (0,00)
Максимальная биомасса g_2-g_3 особей, приходящаяся на единицу площади горизонтальной проекции кроны, кг · м ⁻²	6,3 (1,00)	5,5 (0,85)	3,9 (0,55)	2,7 (0,32)	2,6 (0,30)	2,7 (0,32)	1,0 (0,00)	2,8 (0,34)
Максимальный среднегодовой прирост биомассы, или максимальная продукция, g_2 особей, кг · год ⁻¹	2,1 (1,00)	1,6 (0,72)	1,2 (0,50)	1,0 (0,39)	0,3 (0,00)	0,5 (0,11)	0,4 (0,06)	0,4 (0,06)
Максимальная площадь листьев g_2 особей, м ²	28 (1,00)	13 (0,40)	11 (0,32)	10 (0,28)	5 (0,08)	4 (0,04)	3 (0,00)	7 (0,16)
Максимальная масса листьев g_2 особей, кг	1,3 (1,00)	0,7 (0,50)	0,7 (0,50)	0,4 (0,25)	0,1 (0,00)	0,2 (0,08)	0,2 (0,08)	0,2 (0,08)
Максимальная УПЛ у g_2 особей, мг · дм ⁻²	461 (0,44)	571 (0,78)	640 (1,00)	365 (0,14)	427 (0,34)	524 (0,64)	359 (0,12)	320 (0,00)
Максимальная интенсивность НА у g_2 особей, мг · см ⁻² · год ⁻¹	7,6 (0,25)	12,8 (1,00)	11,1 (0,75)	9,6 (0,54)	5,9 (0,00)	11,7 (0,84)	6,7 (0,12)	6,1 (0,03)
Доля неурожайных лет в генеративном периоде кустарника, %	70 (1,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	7 (0,10)	15 (0,21)	25 (0,36)	0 (0,00)	0 (0,00)
Максимальная масса 1000 семян у g_2 особей (Минин, 1949), г	1300,0 (1,00)	3,9 (0,00)	50,0 (0,04)	68,0 (0,05)	28,0 (0,02)	4,2 (0,00)	54,0 (0,04)	31,0 (0,02)
Суммарный балл конкурентоспособности вида (сумма нормированных величин)	11,69	5,20	4,13	3,65	2,54	2,48	1,98	1,00

3. Максимальный диаметр основания наиболее крупной скелетной оси у g_2 – g_3 особей. Максимальные значения диаметра оснований составных скелетных осей отмечены у лещины, средние – у бересклетов, бузины и свидины, минимальные – у калины, крушины и жимолости (см. табл. 3.11). Следовательно, по этому частному признаку поведения у лещины сильнее выражена конкурентная мощьность, чем у других видов.

4. Максимальный возраст g_3 особей. Этот параметр характеризует способность организма удерживать за собой территорию в сообществе. Продолжительный онтогенез позволяет растению в течение большего времени изменять среду его обитания. У кустарников надземные оси постоянно обновляются, поэтому длительность жизни кустарников оценивалась по возрасту наиболее старой скелетной оси.

Среди видов кустарниковой синузии наибольшая длительность жизни характерна для лещины и бересклета бородавчатого, средняя – для свидины, бересклета европейского и крушины, минимальная – для жимолости, калины и бузины (см. табл. 3.11).

5. Максимальный объем надземной части g_2 – g_3 особей. Этот признак характеризует способность видов изменять и контролировать среду сообщества одновременно в горизонтальном и вертикальном направлениях. В синузии кустарников максимальный объем пространства занимает лещина. За ней в порядке убывания значений этого параметра следуют бересклет европейский, свидина, бузина, калина, бересклет бородавчатый, крушина и жимолость (см. табл. 3.11).

6. Максимальная биомасса g_2 – g_3 особей, приходящаяся на единицу площади горизонтальной проекции кроны. Среди видов синузии кустарников в g_2 состоянии максимальную биомассу на единицу площади проекции кроны формирует лещина. За ней в порядке убывания по этому параметру конкурентной мощьности следуют бузина, калина, крушина, свидина, жимолость и бересклеты (см. табл. 3.11). Вероятно, максимальное проявление этого признака у лещины позволяет ее популяциям значительно снижать доступность ресурсов для других видов и выступать в качестве эдификатора.

7. Максимальный среднегодовой прирост биомассы, или максимальная продукция, g_2 особей. Используя часть ресурсов сообщества, растение уменьшает их количество, доступное другим организмам. Анализ литературных данных позволяет оценить интенсивность использования ресурсов древесными растениями по продукции (среднегодовому приросту биомассы) g_2 особей в условиях свободного роста (Смирнова, Чистякова, 1980). Этот показатель отражает верхний предел продукционных возможностей вида и характеризует потенциальную способность растений в использовании ресурсов среды – света, минеральных веществ и т.п.

Кустарники имеют разную продукцию в g_2 состоянии (см. табл. 3.11). Максимальная выраженность этого параметра характерна для лещины. За ней в порядке уменьшения значений формируемой продукции следуют бузина, калина, свидина, жимолость, бересклет европейский, крушина и бересклет бородавчатый.

8. Максимальная площадь листьев g_2 особей. Размерами листовой поверхности можно оценить напряженность фитогенного поля растений (Заугольнова и др., 1988) и составить представления о способности видов к затенению и угнетению соперников. Этот показатель также характеризует

выраженность у вида экстенсивного способа в улавливании солнечной энергии для нужд фотосинтеза за счет увеличения рабочей поверхности всей особи (Горышина, 1969).

Максимальная площадь листьев в g_2 состоянии характерна для особей лещины; средняя – для особей бузины, калины и свидины; минимальная – для крушины, бересклета бородавчатого, жимолости и бересклета европейского (см. табл. 3.11). Таким образом, среди видов синузии кустарников лещина, обладающая значительной площадью фотосинтезирующей поверхности, видимо, отличается большей напряженностью фитогенного поля и более существенным влиянием на соседей.

9. Максимальная масса листьев g_2 особей. По этому показателю можно судить о способности кустарников к средопреобразованию, одним из проявлений которого можно рассматривать формирование подстилки. Среди кустарников по массе листьев лидируют g_2 особи лещины. За ней в порядке убывания следуют g_2 особи бузины, калины, свидины, жимолости, крушины и бересклетов (см. табл. 3.11).

10. Максимальная УПЛ у g_2 особей. Среди g_2 особей кустарников наибольшие значения УПЛ характерны для калины, бузины и жимолости (см. табл. 3.11). За ними в порядке убывания этого показателя конкурентоспособности следуют лещина, бересклет бородавчатый, свидина, бересклет европейский и крушина. Этот ряд свидетельствует, что единица площади листьев у калины, бузины и жимолости способна более интенсивно поглощать свет и углекислый газ.

11. Максимальная интенсивность НА у g_2 особей. Сопоставление величин НА (см. табл. 3.11) показывает, что по этому признаку максимальная конкурентоспособность выражена у g_2 особей бузины, жимолости и калины; средняя – у свидины и лещины; минимальная – у крушины и бересклетов.

12. Доля неурожайных лет в генеративном периоде кустарника. Анализ литературы (Булыгин, 1964; Долгошов, 1964 и др.) показал, что в течение генеративного периода на долю неурожайных лет лещины приходится 70% времени, а у свидины, бересклета бородавчатого и жимолости – от 7 до 25% (см. табл. 3.11). У бузины, калины, крушины и бересклета европейского годы со слабым урожаем отмечаются чрезвычайно редко.

13. Максимальная масса 1000 семян у g_2 особей. Некоторые исследователи считают, что характерной чертой конкурентоспособности вида является значительный вклад энергии в отдельного потомка (Пианка, 1981). Среди кустарников значительный «вклад» в отдельного потомка вносит лещина. «Инвестиции» других видов в одно семя на 1–3 порядка меньше (см. табл. 3.11). Это существенно снижает конкурентоспособность проростков и значительно уменьшает их выживаемость в напряженных ценотических условиях.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу конкурентоспособности

Для интегральной оценки конкурентоспособности видов кустарников использовалась сумма нормированных величин частных признаков – суммарный балл конкурентоспособности (см. табл. 3.11). Виды кустарников в порядке ослабления их конкурентоспособности выстроились в такой ряд:

лещина, бузина, калина, свидина, бересклет бородавчатый, жимолость, бересклет европейский и крушина.

Среди видов кустарниковой синузии наибольшая конкурентоспособность характерна для лещины: по суммарному баллу этого свойства она абсолютный лидер (см. табл. 3.11). Для лещины свойственны наибольшая длительность удержания территории взрослыми особями, максимальные размеры генеративных кустов и значительная продукция биомассы в зрелом возрасте. Этот комплекс биологических черт определяется тем, что у лещины значительная доля энергии и времени направлена на продолжительное поддержание индивидуального существования. В ее онтогенезе основная часть биомассы используется на формирование и поддержание вегетативных органов. Длительные периоды со слабой семенной продуктивностью сочетаются с максимальными ежегодными приростами биомассы. Это дает лещине возможность периодически формировать крупные семена. Перечисленные особенности позволяют лещине длительное время играть роль эдификатора в ярусе кустарников, существенно трансформировать среду в сообществе, а также вовлекать наибольшую порцию вещества и энергии в биоценотические циклы.

Конкурентоспособность остальных видов в несколько раз слабее, чем у лещины. По суммарному баллу конкурентоспособности они образуют компактную группу и далеко отстоят от лещины (см. табл. 3.11). Все виды этой группы, отличаясь небольшими размерами особей во взрослом состоянии, не способны создавать мощное фитогенное поле и существенно изменять среду в сообществе. По степени выраженности остальных признаков конкурентной мощности эта группа неоднородна: например, у бузины и калины максимальные значения продукции, интенсивности НА и УПЛ сочетаются с минимальной длительностью удержания территории; у бересклета бородавчатого большая длительность удержания территории совмещается с малыми значениями продукции и НА; у жимолости высокие значения УПЛ и НА согласуются с относительно маленькими размерами взрослых особей. Видимо, такое проявление черт конкурентоспособности позволяет этим видам выступать в роли временных доминантов в особых ценотических условиях – например, при формировании крупных окон в пологе леса и на опушках. У бересклета европейского и крушины все частные признаки конкурентной мощности характеризуются относительно небольшими значениями. Это сокращает возможности господства их в ярусе кустарников климаксового леса.

3.4.2. Толерантность

Признаки толерантности кустарников

Фитоценотическая толерантность в популяциях видов кустарников наиболее ярко выражена у молодого поколения. В связи с этим при оценке фитоценотической толерантности кустарников целесообразно использовать признаки подроста, который вырос в условиях фитоценотического угнетения и у которого все проявления жизнедеятельности характеризуются минимальными значениями.

Оценка степени выраженности фитоценотической толерантности у кустарников дана по следующим признакам:

- 1) длительность жизни особей имматурного онтогенетического состояния (*im*) при фитоценоотическом угнетении, годы;
- 2) минимальный среднегодовой прирост биомассы, или минимальная продукция, *im* особей, г · год⁻¹;
- 3) минимальная удельная плотность листа (УПЛ) *im* особей, мг · дм⁻²;
- 4) минимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа *im* особей, мг · см⁻² · год⁻¹;
- 5) минимальный среднегодовой прирост по высоте *im* особей, см · год⁻¹;
- 6) способность *im* особей переходить в квазисенильное состояние (*qs*), %;
- 7) предрасположенность ювенильных (*j*) и *im* особей к формированию стланиковой формы, %;
- 8) число вариантов жизненной формы у исследованных видов, шт.

В этом перечне часть признаков (2, 3, 4) характеризуют нижний предел продукционных возможностей вида, при котором еще реальна жизнедеятельность особей в условиях фитоценоотического стресса, другая часть (5, 6, 7, 8) – морфологические приспособления вида к удержанию территории, занятой растениями с высокой конкурентной мощностью.

Способы расчета перечисленных показателей приведены при описании проявлений толерантности у видов деревьев (см. раздел 3.3). Для получения средних значений перечисленных показателей у каждого вида промерено по 20–30 особей. Способность кустарников переходить в квазисенильное состояние и формировать стланиковую форму оценивалось по доле этих особей в *j* и *im* биогруппах, обитающих в условиях ценоотического угнетения.

Расчет суммарного балла фитоценоотической толерантности видов кустарников проводился так же, как и видов деревьев.

Частные признаки толерантности видов кустарников

1. Длительность жизни *im* особей при фитоценоотическом угнетении.

Один из способов переживания популяциями растений неблагоприятных ценоотических условий – формирование «резерва» из *im* особей, которые по долгу не переходят в следующее онтогенетическое состояние и задерживаются на начальных этапах развития, дожидаясь образования «окна». По средней продолжительности жизни *im* особей в обстоятельствах фитоценоотического угнетения (табл. 3.12) виды кустарников выстраиваются в следующий ряд: бересклеты и крушина (по 9 лет), лещина (8 лет), калина и жимолость (по 7 лет), свидина (6 лет) и бузина (4 года). В этом ряду увеличивается скорость оборота особей в *im* биогруппах, и, видимо, сокращаются возможности видов в формировании популяционного буфера.

2. Минимальный среднегодовой прирост биомассы, или минимальная продукция, *im* особей. Значение этого показателя, определенное у особей низкой жизнестойкости, близко к точке компенсации на световой кривой продуктивности организма (Цельникер, 1978). Виды с малой продукцией имеют невысокое темновое дыхание, поэтому положительный баланс пластических веществ может поддерживаться при низкой интенсивности света (Цельникер, 1978; Wallace, 1988) в условиях фитоценоотического стресса. Таким образом, минимальные значения среднегодовых приростов биомассы

Таблица 3.12

Частные признаки фитогенотической толерантности кустарников и их нормированные величины (в скобках)

Признаки	Береклет бородавчатый	Крушина ломкая	Береклет европейский	Калина обыкновенная	Жимолость лесная	Лещина обыкновенная	Свидина кроваво-красная	Бузина красная
Длительность жизни <i>im</i> особей при фитогенотическом угнетении, годы	8,7 (0,89)	9,3 (1,00)	9,0 (0,95)	7,4 (0,66)	7,2 (0,62)	8,0 (0,76)	5,6 (0,33)	3,8 (0,00)
Минимальная продукция <i>im</i> особей, г · год ⁻¹	0,2 (0,48)	0,5 (0,18)	0,5 (0,18)	0,4 (0,23)	0,1 (1,00)	1,3 (0,05)	1,0 (0,07)	3,3 (0,00)
Минимальная УПП <i>im</i> особей, мг · дм ⁻²	217 (0,81)	211 (0,90)	245 (0,47)	204 (1,00)	299 (0,00)	206 (0,97)	221 (0,76)	278 (0,16)
Минимальная интенсивность НА <i>im</i> особей, мг · см ⁻² · год ⁻¹	3,1 (1,00)	3,3 (0,89)	3,1 (1,00)	4,9 (0,36)	5,3 (0,28)	3,1 (1,00)	3,5 (0,80)	7,3 (0,00)
Минимальный прирост по высоте <i>im</i> особей, см · год ⁻¹	2,9 (0,92)	4,1 (0,60)	3,7 (0,68)	3,5 (0,73)	2,7 (1,00)	6,4 (0,32)	5,2 (0,43)	17,9 (0,00)
Доля <i>qs</i> особей в <i>j-im</i> биогруппах, %	63 (1,00)	22 (0,35)	11 (0,17)	4 (0,06)	0 (0,00)	53 (0,84)	8 (0,13)	6 (0,10)
Доля особей стланниковой жизненной формы в <i>j-im</i> биогруппах, %	33 (0,37)	58 (0,64)	76 (0,84)	90 (1,00)	84 (0,93)	0 (0,00)	56 (0,62)	0 (0,00)
Число вариантов жизненных форм	5 (1,00)	5 (1,00)	4 (0,67)	4 (0,67)	4 (0,67)	2 (0,00)	4 (0,67)	2 (0,00)
Суммарный балл фитогенотической толерантности вида (сумма нормированных величин)	6,47	5,56	4,96	4,71	4,50	3,94	3,81	0,26

отражают нижний предел продукционных возможностей вида и характеризуют его способность ограничивать потребности в пластических веществах при фитоценотическом угнетении.

Среди кустарников выделяются три группы видов, которые отличаются значениями продукции *im* особей низкой жизненности, выросших под пологом леса (см. табл. 3.12). Самые низкие значения этого показателя определены у жимолости, бересклетов, калины и крушины; самые высокие – у бузины. Свидина и лещина отличаются промежуточными значениями минимальной продукции.

3. Минимальная УПЛ *im* особей. Наименьшие значения этого параметра, определенного у особей низкой жизненности под пологом леса, свойственны калине, лещине, крушине, бересклетам и свидине; наибольшие – жимолости и бузине (см. табл. 3.12). Видоспецифичность УПЛ определяет неравномерность размещения кустарников в горизонтальной мозаике сообщества: виды первой группы могут активно приживаться под пологом деревьев и кустарников, а второй – в прогалинах леса.

4. Минимальная интенсивность НА листа *im* особей. Относительно низкие значения нетто-ассимиляции у подростка, выросшего при фитоценотическом угнетении, свидетельствуют о том, что он в этих условиях может довольствоваться небольшим уровнем накопления органического вещества.

Сопоставление значений минимальной интенсивности НА у *im* особей кустарников выявило, что за период вегетации 1 см² листьев бересклетов и лещины создает меньше нового органического вещества, чем листьев крушины, свидины, калины, жимолости и бузины (см. табл. 3.12). Относительно низкие значения интенсивности НА у подростка лещины и бересклетов свидетельствует об их предрасположенности к значительному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях сильного конкурентного давления.

5. Минимальный среднегодовой прирост по высоте *im* особей. Среди *im* особей минимальные приросты по высоте в неблагоприятной обстановке характерны для жимолости, бересклетов, калины и крушины; среднее – для свидины и лещины, максимальные – для бузины (см. табл. 3.12). Известно, что для древесных растений с большими приростами, подобными бузине, отмечается значительная интенсивность дыхания (Лир и др., 1974). При таком уровне «расходов» они не способны оказывать длительное сопротивление ценотическому угнетению.

6. Способность *im* особей переходить в квазисенильное состояние (*qs*). Длительность жизни подростка в неблагоприятных фитоценотических условиях может быть существенно увеличена с переходом части особей в *qs* состояние (Смирнова и др., 1984).

Формирование *qs* особей отмечено у большинства изучаемых видов кустарников. Однако их участие в популяции видоспецифично (см. табл. 3.12). Так, в крайних условиях угнетения на долю *qs* растений в *j-im* био группах бересклета бородавчатого приходится 63% особей, лещины – 53%, крушины – 22%, бересклета европейского – 11%, свидины – 8%, бузины – 6% и калины – 4%. В изученных популяциях жимолости *qs* особи не обнаружены. Таким образом, образование *qs* растений является непременным условием для самоподдержания популяций бересклета бородавчатого, лещины и крушины. В популяциях бересклета европейского, свидины, калины и бузины

эти особи, появляясь от случая к случаю, играют незначительную роль в жизни популяций.

7. Предрасположенность *j* и *im* особей к формированию стланиковой формы. Стланик – жизненная форма кустарников, у которых период ортотропного роста побегов относительно невелик, поскольку из-за слабого развития механических тканей стебли полегают, а затем укореняются. В лесах умеренного пояса образование стланика является реакцией особей на глубокое затенение, создаваемое верхним пологом деревьев и взрослых кустарников. В этих условиях формирование стланика ограничено *j* и *im* онтогенетическими состояниями (Истомина, Богомолова, 1991). Такая форма роста позволяет: 1) существенно сократить траты пластических веществ на образование механических тканей; 2) поддерживать положительный баланс пластических веществ за счет постоянного отторжения многолетних (дышащих) органов. При улучшении освещенности *j* и *im* парциальные образования стланика могут сформировать жизненную форму, характерную для взрослых особей, и завершить онтогенез. В лесах умеренного пояса стелющиеся особи изучаемых видов кустарников можно уподобить квазисенильным особям, так как они тоже длительное время существуют на низком (сублетальном) уровне жизненности в условиях угнетения. Но вегетативная подвижность и пластичность побеговой системы позволяет стланику не накапливать стареющие и отмирающие структуры, а «уползать» от них, сохраняя все время лишь ювенило- и имматуроподобные побеги. Это явление можно оценить как альтернативу квазисенильности (квазиювенильности).

В лесах Неруссо-Деснянского Полесья предрасположенность к образованию стланика отмечена у шести видов. В крайних условиях затенения в *j-im* биогруппах калины, жимолости и бересклета европейского на долю особей, формирующих стланик, приходится от 80 до 90%, в группировках свидины и крушины – около 60%, а в группировках бересклета бородавчатого – около 30% (см. табл. 3.12). Особи лещины и бузины не способны приобретать стланиковый вид.

8. Число вариантов жизненной формы. Морфологическая поливариантность, или разнообразие жизненных форм, отражает степень фитоценотической пластичности видов и возможности растений в использовании разнообразных местообитаний внутри сообщества (Истомина, Богомолова, 1994). По способности видов иметь тот или иной набор жизненных форм можно выделить следующие группы кустарников.

Первую группу образуют такие виды, как жимолость, бересклеты, крушина и свидина. Они отличаются широким набором жизненных форм (табл. 3.12, 3.13). Эти виды в благоприятной обстановке (большие окна и опушки) существуют в виде аэроксильного вегетативно-неподвижного кустарника или в древовидной форме. Под пологом леса они образуют «рыхлые» формы – эпигеогенно-геоксильный кустарник (жимолость, бересклеты, крушина) или аэроксильный вегетативно подвижный кустарник (крушина, свидина, бересклет бородавчатый), реже встречаются «деревца» вегетативного происхождения. При сильном затенении эти жизненные формы заменяются стлаником. Ко второй группе принадлежит эдификатор кустарникового яруса – лещина, которая во взрослом состоянии как в благоприятных, так и в неблагоприятных условиях не выходит за пределы гипогеогенной жизненной формы. На первых этапах онтоге-

**Варианты жизненных форм лесных кустарников в Неруссо-Деснянском Полесье
(отмечены значком «+»)**

Вид	Древовидная форма (деревце)	Стланник	Кустовидные формы			
			аэроксильные кустарники		геоксильные кустарники	
			вегетативно-неподвижный	вегетативно-подвижный	эпигеогенно-геоксильный	гипогеогенно-геоксильный
Бересклет бородавчатый	+	+	+	+	+	–
Бересклет европейский	+	+	+	–	+	–
Бузина красная	+	–	+	–	–	–
Жимолость лесная	+	+	+	–	+	–
Лещина обыкновенная	+	–	–	–	–	+
Калина обыкновенная	+	+	+	–	+	–
Крушина ломкая	+	+	+	+	+	–
Свидина кроваво-красная	+	+	–	+	+	–

неза особи лещины семенного происхождения, как правило, представлены жизненной формой «деревце». К третьей группе относится бузина, особи которой в разных ценотических условиях формируют ограниченный набор жизненных форм – аэроксильный вегетативно-неподвижный кустарник и деревце.

*Интегральная оценка исследованных видов
по суммарному баллу толерантности*

Расчет суммарного балла фитоценотической толерантности (см. табл. 3.12) позволяет выстроить кустарники в порядке уменьшения значения этого показателя в следующий ряд: бересклет бородавчатый, крушина, бересклет европейский, калина, жимолость, лещина, свидина и бузина.

Среди видов кустарников наименьшая фитоценотическая толерантность характерна для бузины: по суммарному баллу она значительно уступает другим кустарникам. Подрост бузины не способен к существенному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях ценотического стресса: под пологом леса его приросты по высоте и показатели продукции остаются на высоком уровне. При такой активности ростовых процессов невозможно длительное существование растений в сомкнутом сообществе.

Остальным видам (бересклетам бородавчатому и европейскому, крушине, калине, жимолости, лещине и свидине) свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по значениям суммарного балла фитоценотической толерантности они проявляют большое сходство (см.

табл. 3.12). Подрост этих видов в условиях угнетения способен существенно сокращать интенсивность процессов, ответственных за рост и продукцию. Фитоценотическая толерантность видов может усиливаться также высокой лабильностью жизненной формы (например, у видов рода бересклет) и способностью подроста переходить в *qs* состояние (бересклет бородавчатый, лещина и крушина). Совокупность этих черт позволяет подросту кустарников длительно существовать и накапливаться под пологом леса в ожидании благоприятных ценологических условий.

3.4.3. Реактивность

Признаки реактивности кустарников

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Пианка, 1981; Онпченко и др., 1991; Восточноевропейские..., 1994; Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) позволил выбрать частные (дифференциальные) признаки, которыми можно охарактеризовать реактивность у кустарников:

- 1) среднюю массу 1000 семян g_2 особей, г;
- 2) максимальная длительность покоя семян у вида, годы;
- 3) средний возраст перехода особей из j в im состояние, годы;
- 4) среднегодовой прирост биомассы, или среднегодовую продукцию, v особей, $кг \cdot год^{-1}$;
- 5) среднюю долю биомассы листьев от общей биомассы im особей, %;
- 6) среднюю площадь листьев v особи, $м^2$;
- 7) среднюю удельную плотность листьев (УПЛ) v особей, $мг \cdot дм^{-2}$.
- 8) среднюю интенсивность нетто-ассимиляции (НА) v особей, $мг \cdot см^{-2} \cdot год^{-1}$;
- 9) максимальную длину годичного прироста по высоте v особей, $см \cdot год^{-1}$;
- 10) реакцию im особей на улучшение освещенности;
- 11) минимальный возраст плодоношения особей, годы;
- 12) максимальную семенную продуктивность g_2 особи, тыс. шт.;
- 13) долю урожайных лет в генеративном периоде растения, %;
- 14) дальность разноса семян у вида, м;
- 15) разнообразие способов вегетативного размножения, балл: 0 – вегетативное размножение не выражено, 1 – размножается либо ксилоризомами, либо корневыми отпрысками, 2 – размножается и ксилоризомами, и корневыми отпрысками.

Перечисленные признаки определяли у свободно растущих особей, которые сформировались в крупных прогалинах леса, на полянах и опушках. Методы расчета перечисленных частных признаков и суммарного балла реактивности приведены при описании реактивности у деревьев в разделе 3.3.

Частные признаки реактивности видов кустарников

1. Средняя масса 1000 семян g_2 особи. Исследователи (Бигон и др., 1989) неоднократно отмечали, что размеры семени – один из признаков реактивного поведения. У видов с мелкими семенами обычно больше радиус разноса их диаспор (Левина, 1957) и выше семенная продуктивность особи (Пианка, 1981).

Наиболее мелкие семена формируют бузина и жимолость. У других кустарников масса семян на 1–3 порядка больше (табл. 3.14). Семена бузины прорастают исключительно на субстрате, который полностью лишен растительного покрова: на месте вывалов деревьев и на породах животных. Семена жимолости, крушины, бересклетов, калины и свидины способны прорастать на субстрате, который покрыт мхом и мелкотравьем. Сеянцы лещины могут появляться среди сомкнутого высокотравья.

2. Максимальная длительность покоя семян у вида. В лесных сообществах популяции древесных растений могут активно плодоносить только при образовании «окон», освещенность которых соответствует световому доминированию генеративных особей (Восточноевропейские..., 1994). По мере зарастания окон часть популяции переходит в скрытую фазу и существует в виде жизнеспособных семян. Латентное состояние позволяет семенам ожидать благоприятной ситуации для прорастания. Формирование популяциями запаса жизнеспособных диаспор в почве – одна из черт реактивной стратегии вида (Работнов, 1983). О способности кустарников к созданию семенного банка можно судить по длительности покоя семян.

Покой семян у кустарников бывает двух типов: вынужденный и врожденный. Вынужденный покой характерен для семян, которые готовы к прорастанию, но их рост тормозится неблагоприятными экологическими и ценологическими обстоятельствами. Этот тип покоя отмечен у жимолости и бузины. Их семена могут прорасти в сезон плодоношения (Рябова, 1980). Однако если отсутствуют условия, необходимые для развития проростков, то латентный период жимолости может затянуться на три года (Нестерович и др., 1967), а бузины – на десять лет и более (Thompson et al., 1996). Врожденный покой семян обусловлен внутренними причинами – их созреванием. У кустарников с врожденным покоем семян первые проростки появляются только на следующий год после плодоношения. При этом часть семян крушины может прорасти на второй, третий и даже на четвертый год после плодоношения (Аксенова, 1978), у калины и бересклетов – на второй год (Сапанкевич, 1960), а у свидины и лещины все семена прорастают в ближайшую весну (Заборовский, 1962). Приведенные данные позволяют выстроить кустарники в ряд по уменьшению их способности к формированию семенного банка: бузина, жимолость и крушина, калина и бересклеты, свидина и лещина. Одновременно в этом ряду сокращаются возможности видов к «расселению во времени».

3. Средний возраст перехода особи из *j* в *im* состояние. Прорастание семени еще не обеспечивает захват растением освободившихся мест в сообществе. Первый критический период в жизни кустарников – от момента прорастания семени до выхода из травяного покрова.

Как правило, все кустарники выходят из травяного покрова в *im* онтогенетическом состоянии. На опушках у бузины это происходит обычно на первый–второй год, у калины и свидины – на второй–третий год, у лещины, бересклета европейского, жимолости и крушины – на третий–четвертый год, а у бересклета бородавчатого – на четвертый–пятый год (см. табл. 3.14).

4. Среднегодовой прирост биомассы, или среднегодовая продукция, *v* особей. Для растений при захвате освободившихся мест в сообществе важно стремительное освоение свободных ресурсов и быстрое накопление «стартового капитала» для осуществления репродуктивных функций. Однове-

Таблица 3.14

Частные признаки реактивности кустарников и их нормированные величины (в скобках)

Признаки	Бузина красная	Калина обыкновенная	Свидина кроваво-красная	Крушина ломкая	Жимолость лесная	Бересклет европейский	Бересклет бородавчатый	Лещина обыкновенная
1. Средняя масса 1000 семян g_2 особей (Минин, 1949), г	2,3 (1,00)	43,0 (0,05)	49,0 (0,04)	27,0 (0,08)	3,0 (0,77)	43,7 (0,05)	22,3 (0,10)	960,0 (0,00)
2. Длительность покоя семян у вида, годы	0-10 (1,00)	1-2 (0,10)	1 (0,00)	1-4 (0,30)	0-4 (0,40)	1-2 (0,10)	1-2 (0,10)	1 (0,00)
3. Средний возраст перехода особей из j в it -стояние, годы	1,9 (1,00)	2,4 (0,66)	2,9 (0,44)	3,8 (0,18)	3,6 (0,23)	3,6 (0,23)	4,9 (0,00)	3,0 (0,40)
4. Среднегодовая продукция v особей, г · год ⁻¹	293 (1,00)	20 (0,06)	56 (0,18)	8 (0,01)	7 (0,01)	25 (0,07)	4 (0,00)	17 (0,05)
5. Средняя доля биомассы листьев от общей биомассы it особей, %	41 (1,00)	21 (0,00)	35 (0,70)	24 (0,16)	21 (0,00)	27 (0,30)	28 (0,35)	28 (0,35)
6. Средняя площадь листьев v особей, м ²	1,84 (1,00)	0,18 (0,06)	0,77 (0,40)	0,13 (0,03)	0,12 (0,03)	0,43 (0,20)	0,07 (0,00)	0,26 (0,11)
7. Средняя удельная плотность листьев v особей, мг · дм ⁻²	874 (1,00)	448 (0,06)	718 (0,65)	565 (0,32)	422 (0,00)	717 (0,65)	645 (0,49)	526 (0,23)
8. Средняя НА v особей, мг · см ⁻² · год ⁻¹	12,9 (1,00)	7,0 (0,44)	5,5 (0,30)	3,5 (0,11)	5,8 (0,33)	3,5 (0,11)	2,3 (0,00)	2,7 (0,04)
9. Максимальная длина прироста побега формирования v особей, см · год ⁻¹	140 (1,00)	60 (0,38)	40 (0,23)	60 (0,38)	10 (0,00)	40 (0,23)	20 (0,08)	30 (0,15)
10. Кратность увеличения продукции it особей при улучшении освещенности	8 (0,50)	14 (1,00)	3 (0,08)	9 (0,58)	3 (0,08)	10 (0,67)	3 (0,08)	2 (0,00)
11. Минимальный возраст плодоношения особей, годы	3 (1,00)	3 (1,00)	5 (0,00)	3 (1,00)	3 (1,00)	4 (0,37)	4 (0,37)	4 (0,38)
12. Максимальная семенная продуктивность g_2 особей, тыс. шт.	1613 (1,00)	192 (0,12)	36 (0,02)	6 (0,00)	10 (0,00)	22 (0,01)	111 (0,06)	8 (0,00)
13. Доля урожайных лет в генеративном периоде кустарника, %	100 (1,00)	30 (0,26)	50 (0,47)	45 (0,42)	35 (0,32)	20 (0,16)	15 (0,11)	5 (0,00)
14. Дальность разноса семян у вида, м	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	100-450 (0,00)
15. Разнообразие способов вегетативного размножения, балл	0 (0,00)	1 (0,50)	2 (1,00)	1 (0,50)	1 (0,50)	1 (0,50)	1 (0,50)	1 (0,50)
Суммарный балл реактивности вида (сумма нормированных величин)	13,50	5,69	5,51	5,07	4,67	4,65	3,24	2,21

менно большая скорость увеличения биомассы молодых особей позволяет видам занять лидирующие позиции на первых этапах сукцессии. Показателем темпов освоения свободных ресурсов может служить продукция (среднегодовой прирост биомассы), определенная у молодых растений, выросших в крупных лесных окнах или на полянах.

Судя по продукции v особей максимальные темпы освоения свободных ресурсов характерны для бузины (см. табл. 3.14). Продукция ее молодых растений на 1–2 порядка выше, чем у других видов. Минимальной скоростью усвоения ресурсов отличаются бересклет бородавчатый, жимолость и крушина. Остальные виды характеризуются промежуточными показателями продукции. Значительная продукция молодых особей бузины позволяет им обогнать в развитии другие виды кустарников и занять главенствующее положение на начальных стадиях зарастания лесных прогалин. Одновременно этот кустарник успевает к g_1 состоянию накопить значительную биомассу. Так, пороговое значение вегетативной массы, при которой бузина начинает цвести и плодоносить, составляет 250 г. У большинства кустарников эта величина существенно меньше: например, у крушины – 80 г, у жимолости и бересклета – 60 г, а у свидины – 40 г. Видимо, значительный «стартовый капитал» позволяет бузине регулярно и обильно плодоносить, начиная с первых годов генеративного периода.

5. Средняя доля биомассы листьев от общей биомассы im особи. Среди кустарников наибольшая доля массы листьев от общей массы im растения формируется у бузины (см. табл. 3.14). У нее на воспроизведение фотосинтетического аппарата тратится 41% ассимилятов. За бузиной следуют свидина, бересклеты и лещина, а затем – крушина, калина и жимолость.

6. Средняя площадь листьев v особи. Продукция особи также зависит от площади ее листьев: чем больше размеры ассимилирующей поверхности, тем выше скорость роста биомассы (Мокроносов, 1981) и, соответственно, использования свободных ресурсов.

У v растений бузины площадь листьев составляет 1,84 м² (см. табл. 3.14). Это примерно в 2 раза больше ассимиляционного аппарата свидины, в 4 раза – бересклета европейского, в 7 раз – лещины обыкновенной и в 10–15 раз – калины, жимолости, крушины и бересклета бородавчатого.

7. Средняя УПЛ v особей. Среди v особей кустарников максимальные значения УПЛ характерны для бузины, свидины и бересклета европейского; средние – для бересклета бородавчатого, крушины и лещины; минимальные – для калины и жимолости (см. табл. 3.14). Таким образом, среди видов кустарниковой синузии молодые растения бузины, свидины и бересклета бородавчатого характеризуется наибольшей интенсивностью фотосинтеза единицы площади листа. Это позволяет им быстро осваивать свободные ресурсы, которые периодически появляются в сообществе.

8. Средняя интенсивность НА v особи. Величина продукции особей определяется также напряженностью работы фотосинтезирующих органов. Эту напряженность можно оценить по интенсивности нетто-ассимиляции, НА (Карманова, 1976). Чем больше значения этого показателя, тем выше скорость чистой ассимиляции, рассчитанной на единицу поверхности листьев.

Среди v кустарников максимальными значениями интенсивности НА отличаются особи бузины, средними – калины, жимолости и свидины, минимальными – крушины, лещины и виды бересклетов (см. табл. 3.14).

Анализ продукционных процессов у кустарников показал, что среди молодых растений единственным лидером по скорости освоения свободных ресурсов является бузина. Это связано с особенностями ее роста: в *ит* состоянии она сравнительно большую часть ассимилятов направляет на формирование листьев; в *v* состоянии относительно высокая скорость утилизации ресурсов обеспечивается большой площадью листьев и высокой интенсивностью НА. Иначе говоря, для этого вида свойственно одновременное сочетание экстенсивного (расширение рабочей поверхности) и интенсивного способов в использовании света и углекислого газа. Эти особенности позволяют бузине в молодом возрасте быстро накапливать вегетативную массу и развивать мощные приросты по высоте, а затем в генеративном периоде направить основное усилие на производство семян.

9. Максимальная длина годичного прироста по высоте *v* особей. Этот показатель отражает темпы освоения древесными растениями свободного пространства по вертикальной толще сообщества. Такую особенность кустарников можно оценить по длине побегов формирования. Побег формирования, отличаясь усиленным ростом и крупными размерами, позволяют растениям завоевывать пространство в верхних слоях сообщества.

Среди кустарников в *v* состоянии максимальная длина побегов формирования отмечена у бузины, средняя – у калины, крушины, свидины и бересклета европейского, минимальная – у лещины, бересклета бородавчатого и жимолости (см. табл. 3.14). Образование бузиной побегов формирования значительной протяженности позволяет ей первой поднять листья в верхние ярусы леса, где освещенность больше, а также закрепить позиции на первоначальных стадиях зарастания крупных окон.

10. Реакция *ит* подроста на улучшение освещенности. Под пологом леса в популяциях всех древесных растений накапливаются молодые особи низкой жизнеспособности, которые из-за слабой освещенности останавливаются в своем развитии. Этот подрост способен продолжить развитие только при формировании окон в верхнем ярусе. Виды кустарников по-разному реагируют на освобождение ресурсов при образовании прогалин. Эту реакцию можно оценить по кратности увеличения продукции особей при усилении освещенности под пологом леса.

При формировании крупных окон наибольшее увеличение продукции в группе *ит* особей характерно для калины. За ней в порядке уменьшения этого показателя следуют бересклет европейский, крушина, бузина, свидина, жимолость, бересклет бородавчатый и лещина. В этом ряду видов сокращается эффективность использования подростом временно освободившихся ресурсов на формирование вегетативной массы.

11. Минимальный возраст плодоношения особей. В лесном сообществе всегда существует определенная вероятность гибели кустарников при смыкании над ними полога из деревьев. В этом случае для растения выгодно раннее семенное размножение, которое повышает шансы оставить потомство.

Среди кустарников наиболее раннее плодоношение отмечается у бузины, жимолости, калины и крушины. Они способны дать первые семена на третьем году жизни. У бересклетов и лещины начало плодоношения отмечено в четыре года, а у свидины – в пять лет.

12. Максимальная семенная продуктивность g_2 особей. Максимальная семенная продуктивность отмечена у бузины: на одном g_2 растении насчиты-

вается 1,6 млн семян. У остальных видов семенная продуктивность на 1–2 порядка ниже (см. табл. 3.14). Высокий уровень семенной продуктивности бузины, видимо, свидетельствует о том, что в сомкнутом растительном покрове подходящие микросайты для приживания ее потомства появляются чрезвычайно редко.

13. Доля урожайных лет в генеративном периоде растения. Анализ литературы (Булыгин, 1964; Гоббе, Скрыбин, 1964; Долгошов, 1964; Дерюга, Напалков, 1972) показывает, что в пределах ареала изучаемых кустарников частая повторяемость урожайных лет характерна для бузины. Она ежегодно значительную часть пластических веществ направляет на формирование репродуктивных органов. У остальных видов на долю урожайных лет отводится меньшее количество времени (см. табл. 3.14). Следовательно, в их жизненном цикле реже случаются акты с эффективным размножением.

14. Дальность разноса семян. Оценить способность вида к расселению позволяет дальность разноса семян. У рассматриваемых кустарников основными агентами распространения семян являются животные. Виды кустарников по преобладающим формам диссеминации делятся на две группы.

1. Эндозоохорные: бузина, жимолость, крушина, виды бересклетов, свидина и калина. Их семена проходят через пищеварительный тракт животного, а затем выбрасываются с погадкой или пометом. Таксономический состав потребителей плодов крайне разнообразен: рептилии, птицы и млекопитающие. Среди этих животных дальше всех семена кустарников разносят зубр и медведь. Так, в пределах суточного хода расстояние между очередными дефекациями этих видов составляет от 200 до 800 метров (Казьмин, Смирнов, 1992; Медведи, 1993).

2. Синзоохорные: лещина. Ее орехи активно растаскиваются животными в гнезда или в «кладовые». При этом часть семян теряется, а некоторые запасы остаются неиспользованными. Основными распространителями семян лещины являются птицы из семейства врановых (сойка, кедровка), млекопитающие из семейств мышинные (желтогорлая и лесная мыши, рыжая полевка) и беличьи (обыкновенная белка). Среди этих животных наибольший радиус разноса семян характерен для врановых: прямые наблюдения показали, что они переносят орехи на 100–450 метров (Левина, 1957; Образцов, 1961; Формозов, 1976). Таким образом, у эндозоохорных кустарников шире площадь «отслеживания» подходящих условий для приживания потомства, чем у синзоохорных.

15. Разнообразие способов вегетативного размножения. У рассматриваемых видов кустарников выражено два способа вегетативного размножения: ксилоризомами и корневыми отпрысками (Истомина, Богомолова, 1991; Восточноевропейские..., 1994). По сочетанию способов вегетативного размножения виды делятся на три группы. К первой группе относится свидина; она способна осваивать новую территорию и ксилоризомами, и корневыми отпрысками. Вторая группа формируется кустарниками, вегетативное размножение которых осуществляется только ксилоризомами: бересклеты, жимолость, калина, крушина и лещина. Третья группа представлена бузиной, у которой вегетативное размножение не выражено.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу реактивности

Расчет суммарного балла реактивности (см. табл. 3.14) позволил выстроить кустарники в порядке ослабления этого интегрального свойства в следующий ряд: бузина, калина, свидина, крушина, жимолость, бересклет европейский, бересклет бородавчатый и лещина.

Наибольшая реактивность характерна для бузины: по суммарному баллу этого свойства она – абсолютный лидер (см. табл. 3.14). Для бузины свойственны мелкие семена с длительным покоем, который может прерваться в любой момент, благоприятный для роста. Молодые растения бузины отличаются максимальными темпами накопления биомассы и прироста по высоте. Это позволяет быстро использовать временно освободившиеся ресурсы для стремительного наращивания вегетативной массы, необходимой для раннего, обильного и регулярного плодоношения. Высокий темп развития особей бузины, проявляющийся в быстром переходе из одного онтогенетического состояния в другое, базируется на способности молодых растений направлять основной поток пластических веществ в ассимилирующие органы, формировать большую поверхность листьев с высоким уровнем фотосинтетической активности. В g_2 состоянии бурный вегетативный рост бузины сменяется значительным репродуктивным усилием, которое позволяет виду производить большое количество потомков, необходимое в поисках подходящих условий для прорастания.

Реактивность остальных видов в несколько раз слабее, чем у бузины. По суммарному баллу реактивности они образуют компактную группу и далеко отстают от бузины (см. табл. 3.14). Все виды этой группы характеризуются минимальными темпами накопления биомассы, небольшими значениями приростов по высоте, слабой семенной продуктивностью и значительными интервалами между урожайными годами. По степени выраженности остальных признаков реактивности эта группа неоднородна: например, у эндохзоохорных кустарников радиус распространения семян значительно превосходит таковой у синзоохорной лещины; у жимолости раннее плодоношение сочетается с мелкими размерами семян, которые способны сразу прорасти при возникновении благоприятных условий; у калины и крушины высокая реакция подростка на образование окон в верхнем ярусе согласуется с ранним плодоношением. Видимо, такое проявление видовой разнообразия реактивности позволяет синузии кустарников использовать любую возможность в освоении свободных ресурсов, которые периодически возникают в сообществе.

3.4.4. Классификация видов кустарников по типам популяционной стратегии

Проведенный анализ биологических черт позволяет распределить лесные кустарники в поведенческом пространстве по градиентам интегральных свойств – конкурентоспособности, фитоценотической толерантности и реактивности (см. рис. 3.2), а также выявить их фитоценотические потенции. Ординация видов показала, что лесные кустарники неоднородны по конкурентоспособности и в порядке убывания этого свойства расположены следу-

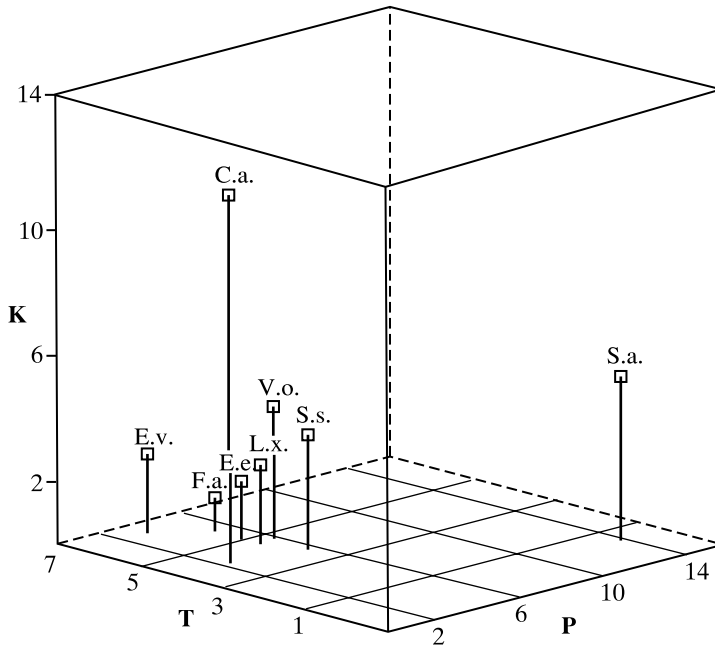


Рис. 3.2. Расположение видов лесных кустарников в поведенческом пространстве
 оси: К – конкурентоспособность, Т – фитоценотическая толерантность, Р – реактивность. На осях отложены суммарные баллы. Виды: С.а. – лещина обыкновенная, Е.в. – бересклет бородавчатый, Е.е. – бересклет европейский, F.a. – крушина ломкая, V.o. – калина обыкновенная, L.x. – жимолость лесная, S.s. – свидина кроваво-красная, S.a. – бузина красная

ющим образом: лещина, бузина, калина, свидина, бересклет бородавчатый, жимолость, бересклет европейский и крушина. Абсолютным лидером по этому интегральному свойству является лещина: по суммарному баллу конкурентоспособности она значительно превосходит другие кустарники. Ряд видов, выстроенный по ослаблению фитоценотической толерантности, выглядит следующим образом: бересклет бородавчатый, крушина, бересклет европейский, калина, жимолость, лещина, свидина и бузина. Среди кустарников наименьшая фитоценотическая толерантность характерна для бузины. Остальным видам свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по суммарному баллу фитоценотической толерантности они образуют относительно компактную группу. Последовательность кустарников, расположенная по уменьшению степени реактивности, выглядит следующим образом: бузина, калина, свидина, крушина, жимолость, бересклет европейский, бересклет бородавчатый и лещина. По этому интегральному свойству безусловное первенство принадлежит бузине. По обобщенному баллу реактивности она существенно превалирует над иными видами кустарниковой синузии (см. рис. 3.2).

Таким образом, у лещины преобладающим интегральным свойством является конкурентоспособность, у бузины – реактивность, а у остальных кустарников – фитоценотическая толерантность. Лещина значительную долю ресурсов направляет на вегетативный рост и на продолжительное поддержание индивидуального существования, а воспроизводство у нее реализуется «мелкими партиями» и растянуто на длительный срок. Вместе с тем ордина-

ция показала, что у этого вида выражены также черты фитоценотической толерантности (см. рис. 3.2). Бузина в большей мере расходует ресурсы на сжатое во времени продуцирование многочисленного потомства при кратковременном индивидуальном существовании. У бересклетов, крушины, калины, жимолости и свидины выработалась способность к экономии ограниченных ресурсов, которые используются, в основном, на поддержание многолетних «дышащих» структур. Это позволяет им длительное время существовать в условиях фитоценотического стресса и ожидать подходящих условий для энергичного вегетативного роста и активной репродукции.

Результатом ординации интегральных свойств у видов кустарниковой синузии является их классификация по типам поведения:

I тип. Конкурентные виды

Подтип – толерантно-конкурентные: лещина обыкновенная.

II тип. Толерантные виды

Подтип – собственно толерантные: бересклет бородавчатый, бересклет европейский, крушина ломкая, калина обыкновенная, жимолость лесная, свидина кроваво-красная.

III тип. Реактивные виды

Подтип – собственно реактивные: бузина красная.

Изучение типов поведения у видов кустарниковой синузии дает возможность выяснить некоторые черты в организации сообществ доагрикультурного облика: устойчивую основу синузии кустарников составляли конкурентные виды, они преобладали по численности и биомассе, вовлекали наибольшую порцию вещества и энергии в сообщество, существенно изменяли ценотическую среду и играли роль эдификаторов; толерантные виды существовали на предельно низком уровне жизнестойкости и использовали ресурсы, которые не удалось освоить конкурентно-мощным растениям; реактивные виды «кочевали» от одного нарушения к другому и «штопали» дырки, периодически возникавшие в сообществе на месте гибели особей в популяциях эдификаторов. Анализ видов с разными типами поведения в синузии кустарников показывает, что в сообществе они выступали как взаимно дополняющие образования, которые наиболее полно используют экологическую емкость местообитания.

3.5. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова

В разделе 3.2 описана эколого-ценотическая структура растительности лесного пояса Восточной Европы. Травяной покров этих лесов сложен небольшим числом господствующих групп видов: неморальной, бореальной, нитрофильной (ольшаниковой) и боровой. Каждая из этих групп состоит из собственно лесных и опушечных видов.

В пределах каждой из этих групп есть виды, приуроченные к разным типам микросайтов в квазиклиматических лесах: в первую очередь, к окнам в пологом лесу, к разным элементам ВПК и к подкроновым пространствам. В лесах с хорошо выраженной *gap mosaic* (см. главу 2) в разных микросайтах господствуют виды одной из трех перечисленных выше ЭЦГ или их разные сочетания. Наиболее сложная эколого-ценотическая структура описана в

квазиклимаксовых хвойно-широколиственных лесах (см. главу 6, книга 2), поскольку именно эти леса сохранили наибольшее число признаков смешанных лесов среднего голоцена. Однако и в наименее нарушенных сообществах широколиственных и хвойных лесов в той или иной мере присутствуют виды переносимых эколого-ценотических групп, что свидетельствует об их флорогенетических связях с хвойно-широколиственными лесами среднего голоцена.

В этом разделе приведено краткое описание популяционной биологии некоторых доминантов или константных видов основных эколого-ценотических групп. Рассмотрены отдельно неморальные и бореальные лесные виды, а неморальные, бореальные, нитрофильные опушечные виды объединены в группу высокотравья. Группа боровых видов рассмотрена в целом.

3.5.1. Неморальные лесные виды

Подробное описание популяционной биологии более 50 неморальных лесных видов проведено ранее (Смирнова, 1987). Здесь выбрано несколько модельных видов – доминантов и константных видов этой эколого-ценотической группы и описаны их характерные черты и особенности, определяющие их положение в спонтанно развивающихся квазиклимаксовых лесах и в часто встречающихся вариантах производных лесов.

Эфемероиды

Медвежий лук (*Allium ursinum*) – поликарпическая луковичная трава с ежегодно сменяющимися симподиальными двусными луковичками. Вегетативный одно – малолетник. Геофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Длительность онтогенеза не менее 50 лет (табл. 3.15). Вегетативное размножение медвежьего лука начинается в средневозрастном генеративном состоянии, при этом образуются неглубоко омоложенные дочерние особи. Разрастание клонов менее 1 см/год. Элемент популяции до начала вегетативного размножения – особь (моноцентрическая биоморфа), имеющая в своем составе одну луковичку, после перехода к вегетативному размножению – компактный клон. Особи медвежьего лука в таких клонах способны переходить в состояние вторичного покоя и квазисенильное состояние. Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков на одну луковичку достигает 5 (Ernst, 1979), однако, обычно равняется 1. Медвежий лук характеризуется максимальным среди эфемероидов числом семязачатков на элемент популяции. Реальная семенная продуктивность также велика: в сплошных зарослях медвежьего лука число семян может достигать 9–10 тыс. штук на 1 м² (Schmucker, Drude, 1934; Tutin, 1957). Растение относится к группе мирмекохоров, но распространение его муравьями по данным некоторых авторов (Schmucker, Drude, 1934; Ernst, 1979) осуществляется редко.

В возрастных спектрах медвежьего лука обычно выделяются два максимума: первый – основной – на p и j растениях, второй – дополнительный, на v или g_1 растениях. Первый максимум объясняется обильным плодоношением и высокой всхожестью семян, второй – вегетативным размножением. Ассимилирующая поверхность особей и клонов медвежьего лука – максимальная для эфемероидов; в подземной части смыкаются корневые системы, создавая сплошное фитогенное поле популяции. Медвежий лук отличается от

Таблица 3.15

Основные признаки популяционной биологии неморальных лесных видов (эфемероидов)

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Allium ursinum</i>	25–30	Моноцентрический	> 40–50	Клон	Неопределенно долго
<i>Ficaria verna</i>	10–15		5–8 (10)		5–8 (10)
<i>Corydalis cava</i>	20–25		10–15	Особь	10–15
<i>Corydalis marschalliana</i>	20–25		10–15		10–15
<i>Corydalis solida</i>	10–15		10–15		10–15
<i>Corydalis intermedia</i>	8–12		8–12		8–12
<i>Scilla sibirica</i>	12–16		15–20		15–20
<i>Scilla bifolia</i>	10–15		15–20		15–20
<i>Anemone ranunculoides</i>	10–15	Неявнополицентрический	> 30–40		5–7
<i>Dentaria quinquefolia</i>	15–20		> 30–40		2–3
<i>Dentaria bulbifera</i>	15–25		> 30–40		2–3
<i>Gagea lutea</i>	15–20	Моноцентрический	6–8 (12)	Клон	6–8 (12)
<i>Gagea minima</i>	10–15		6–8		6–8
<i>Tulipa Biebersteiniana</i>	20–25		6–10 (12)	Особь	6–10 (12)

остальных эфемероидов самым длительным периодом вегетации. Рассмотренные особенности популяционной биологии этого вида определяют его роль потенциального доминанта синузии эфемероидов (Смирнова, 1987).

В разновозрастных широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК способность медвежьего лука доминировать реализуется в микросайтах с выровненной поверхностью и небольшим затенением (в средних и крупных окнах). В таких лесах он не растет в переувлажненных западинах, на буграх отсыпки, а появляется только на валеже последней стадии разложения. В одновозрастных широколиственных лесах с выровненной поверхностью напочвенного покрова на богатых, хорошо увлажненных и дренированных почвах он ведет себя как абсолютный доминант, вытесняя из своих зарослей другие виды эфемероидов и отчасти широколистная (Ernst, 1979; Смирнова, 1987).

Чистяк весенний (*Ficaria verna*) – олигокарпическая трава с запасующими корнями, нарастает симподиально. Вегетативный малолетник. Биоморфа моноцентрическая (табл. 3.15): до начала вегетативного размножения эле-

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семезачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	0,7	10–15	200–400	2,5–10,0	1500–3000
Ювенильная	0	20–30	150–300	1,0–3,5	1000–2500
Факультативная сенильная	0	4–8 партикул 1–2 раза в течение онтогенеза	130–250	2,0–5,0	100–200
	0		150–250	2,0–4,5	150–200
Сенильная	0		80–150	0,8–1,5	200–400
Факультативная сенильная	0		60–100	0,6–1,1	100–300
Сенильная	0		70–130	1,0–2,0	250–400
Факультативная сенильная	0		80–120	0,8–1,5	150–300
Взрослая	1–3	2–3	60–100	0,6–2,4	60–110
	3–5	4–6	60–80	1,5–2,0	60–100
Ювенильная и взрослая	2–5 (7)	4–5	40–60	0,8–2,0	60–100
Ювенильная	0	10–20	150–240	0,4–1,5	300–500
	0	8–10	120–200	0,2–0,8	300–600
	8–10 (20)	2–6 (10)	200–250	0,8–2,0	120–200

мент популяции – особь, затем компактный клон. Онтогенез простой без смены поколений, длительность его невелика. Вегетативное размножение (начинается в *im* состоянии) играет громадную роль в самоподдержании популяции и бывает двух типов: 1) опадающими пазушными почками, которые формируются в пазухах ассимилирующих листьев на удлиненной части монокарпического побега, 2) с помощью придаточных почек, развивающихся на запасяющих корнях (Горышина, 1969). В обоих случаях дочерние особи оказываются глубоко омоложенными (до *j* состояния). Отсутствие вегетативного разрастания приводит к появлению компактных клонов. В сплошных зарослях иногда встречаются *qs* особи, возникшие из придаточных почек на запасяющих корнях. У них хорошо развиты столоны «убегания», которые достигают 1,5–2,0 см, что в некоторых случаях помогает им «выбраться» за пределы клона и стать родоначальниками новых клонов. Семенное возобновление играет дополнительную роль в самоподдержании популяции.

В большинстве популяций преобладают молодые и взрослые клоны (с $g_1 - v$ особями). Способность к постоянному омоложению заставляет предпо-

ложить, что клоны этого вида способны удерживать территорию неопределенно долго. Значения максимальной плотности, рассчитанной по числу элементов на единицу площади, близки в популяциях чистяка и медвежьего лука; в то же время значения максимальной плотности, рассчитанной по массе элементов на единицу площади, у чистяка на порядок меньше, чем у медвежьего лука.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК чистяк предпочитает переувлажненные участки, обычно это старые заплывшие западины. В разновозрастных лесах с выровненной поверхностью почвы чистяк доминирует в нижних частях пологих склонов, около ручьев или на днищах весенних водотоков, по которым обычно распространяются их вегетативные зачатки (оппадающие пазушные почки). В черноольшаниках часто он растет в нижних переувлажненных частях оснований стволов ольх (кобл).

Хохлатка плотная (*Corydalis solida*) – олигокарпическая клубневая трава с симподиальным нарастанием и ежегодной сменой клубня. Биоморфа моноцентрическая, элемент популяции – особь. В благоприятных условиях онтогенез сложный со сменой поколений, а в неблагоприятных – простой онтогенез, который заканчивается в фазе первичного побега или главного симподия. Длительность полного онтогенеза 10–15 (20) лет. Особенность онтогенеза – большая длительность прегенеративного состояния и олигокарпичность. Особи вегетативно неподвижны и имеют небольшую вегетативную продуктивность: в течение всего онтогенеза у них образуется от 4 до 16 партикул (табл. 3.15). Партикуляция старческая, происходит крайне редко и не играет значимой роли в жизни популяций. Потенциальная семенная продуктивность – 100 семян на особь в среднем. Фактическая семенная продуктивность тоже велика и составляет 60–80% потенциальной. Семена распространяются муравьями. Эти особенности приводят к относительно равномерному распределению особей на выровненных участках и наличию в ценозе большого числа диффузно размещенной молодежи, «готовой использовать» места, освобождающиеся после отмирания старых особей. Характерный спектр – левосторонний с максимумом на прегенеративных особях. Молодая часть спектра динамична, что определяется погодными условиями лета. Если лето влажное, зародыши в опавших семенах формируются успешно и следующей весной развивается множество проростков; если лето сухое, популяция не пополняется и максимум в спектре «перемещается» на *j* или *im* состояние.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК хохлатка плотная встречается совместно с медвежьим луком и другими видами эфемероидов в микросайтах с выровненной поверхностью, выполняя в таких условиях роль содоминанта или ассектатора. В разновозрастных лесах, где доминирует медвежий лук, она выполняет ту же роль, а в лесах, где медвежий лук и другие крупные эфемероиды отсутствуют в связи с бедностью и сухостью экотопов или другими экотопическими особенностями, хохлатка плотная может быть доминантом.

Ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides*) – короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Корневище нарастает симподиально, ветвится с *im* состояния. Скорость вегетативного разрастания небольшая. Онтогенез сложный, с двумя вариантами циклов воспроизведения: семенами и неглубоко омоложенными особями, возникшими из-за перегнивания старых участков корневища и разобочения

его ветвей. Биоморфа неявнополицентрическая (табл. 3.15), элемент популяции – особь. Биомасса и длительность удержания территории у ветреницы заметно ниже, чем у остальных видов эфемероидов. Вегетативное размножение и разрастание приводит к образованию диффузных клонов. Внутри таких клонов могут поселяться особи других видов и конкурировать за ресурсы. Особи ветрениц медленно «переползают» с одного участка на другой, длительность жизни каждой особи невелика – 4–8 лет, но вследствие многократно повторяющегося в серии поколений неглубокого омоложения дочерних особей, клоны могут существовать в течение десятилетий. Потенциальная продуктивность вегетативных особей невелика: 1–3 ветви корневища в год. Потенциальная семенная продуктивность значительно ниже, чем у хохлатки плотной и медвежьего лука. Реальная семенная продуктивность в разных условиях произрастания изменяется от 7,7 до 24,8 семян на побег (Рысина, 1968). Семенное возобновление осуществляется регулярно, но в небольшом количестве (Старостенкова, 1976), основной способ поддержания популяции – вегетативный. На богатых, хорошо увлажненных почвах при отсутствии конкуренции (например, на зоогенных нарушениях травянистого покрова) основной максимум в возрастном спектре приходится на g_2 растения, а дополнительный – на p или j растения. При наличии конкуренции максимум в возрастном спектре смещается на ss и qs особи.

Как и хохлатка плотная, ветреница предпочитает микросайты с выровненной поверхностью и при наличии конкурентных видов выполняет роль содоминанта или ассектатора. В наиболее бедных и сухих широколиственных и хвойно-широколиственных лесах ветреница (совместно с хохлаткой плотной) может быть доминантом весенней синузии.

Гусиный лук жёлтый (*Gagea lutea*) – многолетняя олигокарпическая луковичная трава. Основные черты – малая биомасса, малая длительность онтогенеза отдельной особи, интенсивное вегетативное размножение, которое рано начинается в онтогенезе, наличие вторичного покоя и способность выходить из него при малейшем нарушении субстрата. Биоморфа моноцентрическая (см. табл. 3.15), а элемент популяции – клон. Вегетативное размножение происходит только в прегенеративном периоде, при этом число дочерних лукович, образующихся в год на одном растении жёлтого лука 10–20. Интенсивное вегетативное размножение в сочетании с полной вегетативной неподвижностью особей приводит к образованию компактных клонов; в составе одного клона может быть до 400–500 покоящихся луковичек. Самые незначительные нарушения субстрата (порои кабанов, мышевидных грызунов и других более мелких животных) приводят к «пробуждению» большого числа дочерних луковичек и массовому появлению диффузно размещенных j растений. Циклов воспроизведения два – семенами и глубоко омоложенными вегетативными зачатками (дочерними луковицами). Потенциальная семенная продуктивность сходна с таковой у хохлатки плотной. Однако семенного возобновления в популяциях гусиного лука практически не происходит. Распространение дочерних луковичек на новые территории осуществляется роющими животными, образование клонов начинается уже на второй год после инвазии. Характерный возрастной спектр левосторонний с максимумом на j - v особях.

Как и все предыдущие виды, гусиный лук желтый в разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах предпочитает микросайты с выровненной поверхностью, однако, в отличие от всех рассмот-

ренных ранее эфемероидов, он устойчиво возобновляется только на пороях копытных, главным образом кабанов. Обычно он выполняет функцию ассектатора, особенности его пространственного распределения – наличие компактных клонов или равномерное распределение по площади – маркирует отсутствие или наличие нарушений роющими животными.

Тюльпан Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana*) – многолетняя, оликарпическая луковичная трава. Биоморфа моноцентрическая. Элемент популяции – особь (см. табл. 3.15). Онтогенез простой, без смены поколений. Длительность жизни элемента популяции составляет в среднем около 10 лет. Размножается семенами и глубоко омоложенными вегетативными зачатками (дочерними луковицами). Потенциальная семенная продуктивность довольно велика, но проростки даже при обильном плодоношении образуются крайне редко. Это единственный из эфемероидов, который не цветет под пологом леса, небольшое число цветущих особей встречается в больших окнах, а массовое цветение – на опушках и полянах. Единственный способ самоподдержания популяций тюльпана под пологом леса – вегетативный. Потенциальная вегетативная продуктивность несколько больше, чем у ветреницы (см. табл. 3.15), скорость разрастания – наибольшая в синузии эфемероидов. Вновь возникающие дочерние и материнская луковицы могут длительно существовать в почве в состоянии покоя и пробуждаться в больших окнах и на вырубках с сильно нарушенным покровом. Характерный возрастной спектр – левосторонний с максимум на *im*, реже *j* особях.

В разновозрастных широколиственных лесах обитает в больших окнах на выровненной поверхности, наибольшего обилия достигает в сообществах опушек и луговых степей. В окнах лесных сообществ обычно выполняет роль ассектатора, на опушках и полянах может доминировать в синузии эфемероидов.

*Длительно вегетирующие виды
(неморальное лесное широкотравье)*

Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) – длиннокорневищная поликарпическая трава с полициклическими монокарпическими побегам. Геофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Элемент популяции – парциальный побег, онтогенез его длится 8–12 (15) лет (табл. 3.16). Взрослое растение сныти – это система парциальных побегов, связанных гипогеегенными корневищами. Биоморфа явнополицентрическая; клоны диффузные. Сныть размножается вегетативно и семенами; она образует зрелые семена только в больших окнах и на опушках; потенциальная и реальная семенная продуктивность весьма велики. Семенное размножение практически не играет роли в самоподдержании популяций под пологом леса и очень редко служит для инвазии в нарушенные местообитания (Смирнова, 1987). Под пологом трав проростки сныти не выдерживают конкуренции за свет. Парциальный побег может продуцировать от 3 до 8 корневищ следующего порядка в год, причем потенциальная продуктивность побегов резко возрастает с улучшением освещенности, влажности почвы и почвенного богатства (Смирнова, 1977). Вегетативное размножение связано с перегниванием дочерних корневищ, происходит неглубоко омоложенными особями и начинается в *v* или *g*₁ состояниях. Устойчивость популяций сныти в неоптимальных условиях объясняется способно-

стью побегов переходить в состояние вторичного покоя и квазисенильное состояние. Причинами могут быть недостаток света, влаги и элементов минерального питания (Карпов, 1969; Смирнова, 1987). Эта способность сохраняться в неоптимальных условиях за счет замедления процессов роста и развития позволяет сныти устойчиво существовать в хвойно-широколиственных лесах, выживая даже под пологом темнохвойных видов. Характерный возрастной спектр неполночленный (отсутствуют p , j , im особи), одновершинный с максимумом на g_2 парциальных побегах. Плотность популяций в чистых зарослях сныти несколько меньше, чем у остальных конкурентных видов (см. ниже).

Осока волосистая (*Carex pilosa*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Гемикриптофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Элемент популяции – парциальный куст, онтогенез его длится 8–12 лет. Взрослая особь представляет собой систему связанных гипогенными корневищами парциальных кустов. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. По значениям основных популяционных параметров этот вид чрезвычайно сходен со снытью (см. табл. 3.16). В отличие от сныти, у осоки волосистой нет состояний вторичного покоя и квазисенильного, что связано с отсутствием спящих почек в кустах и на корневищах. Она увеличивает число «отбегов» и молодых парциальных кустов после засушливых лет. Эта особенность позволяет осоке устойчиво существовать в наиболее сухих местообитаниях в пределах широколиственных лесов. Осока волосистая – единственный вечнозеленый вид в группе конкурентных видов (куда, кроме сныти, входят ландыш майский и пролесник многолетний), это позволяет ей увеличить длительность периода вегетации и, вероятно, компенсирует небольшую площадь листьев элемента популяции (Смирнова, 1987).

Ландыш майский (*Convallaria majalis*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Геофит. Элемент популяции – парциальный побег. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. Ландыш отличается от остальных длиннокорневищных видов максимальной длительностью онтогенеза парциального побега (до 30 лет) и наименьшей потенциальной продуктивностью вегетативных зачатков, образуемых за год элементом популяции (2–3). Так же, как и сныть, ландыш способен переходить в состояния вторичного покоя и квазисенильное, но длительность пребывания в этих состояниях у ландыша намного больше, чем у сныти.

Пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Геофит. Элемент популяции – парциальный куст, длительность его онтогенеза 6–10 лет. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. В оптимальных экологических условиях создает наиболее плотные, среди конкурентных видов, заросли. Сходство значений популяционных параметров сныти, осоки волосистой, пролесника и ландыша дают возможность выступать им в качестве коллективного доминанта в оптимальных экологических условиях.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК все конкурентные виды доминируют на выровненных участках под кронами лиственных деревьев. Они избегают валежин, западин и бугров ВПК, а на ровных участках в средних и

Таблица 3.16

**Основные признаки популяционной биологии неморальных лесных видов
(летневегетирующие виды)**

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы		
<i>Aegopodium podagraria</i>	60–70	Явнополи- центрический	Неопределенно большая	Парциальный побег	8–12 (15)		
<i>Convallaria majalis</i>	20–30				10–20 (30)		
<i>Carex pilosa</i>	30–40			Парциальный куст	8–12		
<i>Mercurialis perennis</i>	25–35				6–10		
<i>Asarum europaeum</i>	8–12	Неявнополи- центрический	40–50	Особь	6–10		
<i>Carex digitata</i>	12–15		30–40		10–12		
<i>Carex rhizina</i>	10–20		40–50		8–10		
<i>Paris quadrifolia</i>	20–30		30–40		6–12		
<i>Polygonatum multiflorum</i>	50–70		30–40		10–15		
<i>Pulmonaria obscura</i>	25–30		30–40		5–8		
<i>Viola mirabilis</i>	20–25		30–40		5–8		
<i>Festuca gigantea</i>	40–60		Моноцентри- ческий		10–15	10–15	
<i>Geum urbanum</i>	35–40				10–15	10–15	
<i>Melica nutans</i>	25–30				15–20	10–15	
<i>Carex sylvatica</i>	30–35	Моноцентри- ческий	15–20	Неопределенно большая	15–20		
<i>Lathyrus vernus</i>	30–40		15–20		15–20		
<i>Poa nemoralis</i>	30–35		15–20		15–20		
<i>Ranunculus cassubicus</i>	20–30		15–20		15–20		
<i>Scutellaria altissima</i>	30–50		10–15		10–15		
<i>Ajuga genevensis</i>	18–25		10–15		3–5		
<i>Ajuga reptans</i>	15–20		Явнополи- центрический		Неопределенно большая	Парциальный побег	2–3
<i>Galeobdolon luteum</i>	15–25						Парциальный куст
<i>Milium effusum</i>	40–60	3–5					
<i>Viola odorata</i>	20–25	Моноцентри- ческий	Особь	Особь	3–5		
<i>Lamium maculatum</i>	20–25				3–6	3–5	

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	25–30	3–8	2000–3500	3,5–6,0	40–65
	30–40	2–3	50–70	1,5–2,5	125–175
	25–30	2–5	50–100	2,0–4,0	65–85
	20–30	4–6	20–50	2,0–4,0	50–70
	2,0–3,0	1–2	50–100	2,0–4,0	15–35
	0,8–1,5	0,5–1,0	100–150	2,0–4,5	12–30
	2,0–2,5	0,5–1,0	30–50	3,0–5,0	10–20
	4,0–5,0	0,5–1,0	20–40	2,0–3,0	15–32
	2,0–3,0	1–2	100–200	5,0–10,0	8–20
	2,5–3,5	1–3	50–100	3,0–6,0	10–18
Ювенильная	1,5–2,5	1–2	100–250	3,0–5,0	10–20
Взрослая факультативная	0	0	250–400	5,0–10,0	5–15
			250–300	3,0–6,0	8–20
			50–100	2,0–5,0	10–25
Взрослая факультативная или сенильная	0	0	300–400	4,0–5,0	10–20
			50–200	2,0–5,0	5–20
			1000–2000	3,0–7,5	10–30
			50–150	3,0–5,0	5–15
			100–200	3,5–5,0	5–15
Ювенильная	20–40	5–20	200–300	3,5–4,0	5–10
Взрослая	30–50	3–7	100–250	3,0–3,5	6–12
Взрослая	60–120	10–20	50–100	1,0–2,0	15–25
	10–20	3–5	150–300	2,0–3,5	7–20
Ювенильная	30–40	10–15	50–150	2,0–3,5	7–15
Факультативная сенильная	0	0	100–200	2,5–3,5	7–13

Таблица 3.16 (окончание)

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Galium odoratum</i>	20–25	Явнополи- центрический	Неопределенно- большая	Парциальный побег	1–2
<i>Glechoma hirsuta</i>	30–35				
<i>Stachys sylvatica</i>	45–60				
<i>Stellaria holostea</i>	20–25				
<i>Alliaria petiolata</i>	40–100	Моноцентри- ческий	1	Особь	1
<i>Geranium robertianum</i>	15–30				
<i>Torilis japonica</i>	30–60				

крупных окнах существуют как содоминанты или ассектаторы второго подъяруса в травяном покрове.

Среди рассмотренных видов наибольшие диапазоны по температуре, влажности, кислотности, богатству почв и пр. имеют сныть и ландыш. Это определяет их более широкое, по сравнению с остальными конкурентными видами, распространение в пределах лесного пояса: от средней тайги до байрачных лесов степи. Однако способность образовывать максимальную (среди конкурентных видов) биомассу и листовую поверхность и большая интенсивность вегетативного размножения приводят к тому, что сныть в мезотрофных условиях вытесняет ландыш. В мегатрофных условиях конкурентно наиболее сильным видом оказывается пролесник, которой создает под пологом лиственных видов деревьев наиболее плотные заросли. На бедных и сухих почвах в широколиственных лесах преимущества имеет осока волосистая вследствие ее некоторой ксероморфности (Смирнова, 1987).

Копытень европейский (*Asarum europaeum*) – многолетняя короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Многолетние побеговые части взрослых особей представлены короткими, слабо ветвящимися эпигеогенными корневищами, неспециализированными в отношении разрастания. Биоморфа неявнополицентрическая, элемент популяции – особь. Длительность удержания территории – до 10 лет; биомасса элемента популяции близка к таковой у конкурентных видов (см. табл. 3.16). Поддержание популяции осуществляется как семенным, так и вегетативным путем. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность несколько выше, чем у ландыша, пролесника и осоки волосистой, что дает возможность быстрее занимать освободившиеся местообитания семенным путем (при наличии агентов распространения – муравьев или мышевидных грызунов), однако семена копытня приживаются только на зоогенных нарушениях травяного покрова. В этих условиях образуются слабо диффузные

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Зрелая	80–100	20–40	50–100	0,3–0,4	30–60
	50–120	15–30	50–100	0,6–1,0	12–25
	50–70	10–20	200–350	2,5–3,5	7–10
	50–100	20–40	50–100	0,2–0,4	35–70
Нет	0	0	200–500	1,0–5,5	4–8
			50–100	0,5–1,5	10–20
			100–300	1,0–2,0	6–15

клоны. Особенность ветвления копытня проявляется в том, что боковые ветви направлены не только к периферии клона, но и внутрь него. Это приводит к высокой экологической плотности клонов копытня. Небольшая вегетативная подвижность и слабое ветвление определяют медленное разрастание клонов и длительное существование на занятой территории. Характерный возрастной спектр популяций копытня вне конкуренции с другими видами – двухвершинный: основной максимум на g_2 , дополнительный на $p-it$; а в сомкнутом травяном покрове с господством конкурентных видов спектр одновершинный с максимумом на g_3-ss .

В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК копытень обитает в микросайтах под кронами лиственных деревьев, избегая вывальных бугров, западин и валежа, а на ровных участках в средних и крупных окнах – в третьем подъярусе травяного покрова, играя роль ассектатора. В одновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с выровненным напочвенным покровом и доминированием конкурентных неморальных видов копытень также выступает ассектатором, а при наличии зоогенных нарушений он может доминировать. В ранне-сукцессионных сообществах, сформированных после сплошных нарушений (распашки, пожаров), и при наличии животных-распространителей семян копытень может быть доминантом.

Медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) – многолетняя короткокорневищная поликарпическая трава с дициклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Корневище укороченное. Биоморфа неявнополицентрическая, элемент популяции – особь. Длительность удержания территории 5–8 лет. Биоморфа, вегетативная подвижность, биомасса, семенная продуктивность тип и структура клона сходны с таковыми у копытня (см. табл. 3.16). Отличительными чертами медуницы являются большая, чем у копытня высота побегов и их биомасса и меньшая длительность занятия территории элементом популяции. Кроме того, особенности ветвления медуницы приводит к формированию более рыхлых клонов, чем у копытня.

В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК и в разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с выровненным напочвенным покровом и доминированием конкурентных неморальных видов медуница занимает те же местообитания и играет ту же ценотическую роль, что и копытень. Различия в экологии: большая теневыносливость копытня и большая ксероморфность медуницы определяют приуроченность копытня к более влажным и затененным местообитаниям в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах и приуроченность медуницы к более светлым и сухим местообитаниям. Как и копытень, медуница может доминировать в сообществах с недавними крупными зоогенными нарушениями напочвенного покрова (после массовых пороев кабанов).

Сочевичник весенний (*Lathyrus vernus*) – короткокорневищное поликарпическое растение с моноциклическими монокарпическими побегами. Геофит. Нарастание эпигеогенного корневища происходит симподиально и не сопровождается вегетативным разрастанием: прирост составляет менее 1 см/год. Биоморфа моноцентрическая, элемент популяции – особь, длительность онтогенеза 15–20 лет. Потенциальная семенная продуктивность близка к таковой у копытня и медуницы, семена распространяются, главным образом, мышевидными грызунами на расстояние нескольких десятков и сотен метров. Поддержание популяции происходит почти исключительно семенным путем, прорастание семян и развитие молодых особей возможно лишь на нарушенных местах, где отсутствуют плотные заросли конкурентных видов. Характерный спектр популяций – одновершинный с основным максимумом на g_2 или g_3 растениях, и дополнительным – на p и j . В условиях пониженной конкуренции g_2 особь партикулирует и образуются компактные клоны, имеющие диаметр наземной части до 0,5 м. Такие клоны длительно удерживают занятую территорию.

Копытень, медуница и сочевичник весенний занимают одни и те же микросайты в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Большая, чем у копытня и медуницы, эвритопность сочевичника весеннего определяет его распространение от среднетаежных лесов до байрачных лесов степи.

Зеленчук жёлтый (*Galeobdolon luteum*) – поликарпическая трава с наземноползучими полициклическими поликарпическими побегами. Хамефит. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный куст, который существует 3–5 лет (табл. 3.16). Биомасса несколько меньше, чем у видов, описанных ранее. Ветвление происходит за счет боковых почек в основании побегов текущего года. Эти же почки способны реализовываться в побеги разрастания – наземные столоны (плети), которые могут достигать длины 100 и более сантиметров. Зеленчук отличается наиболее длительными среди неморальных трав процессами роста и побегообразования, которые в средней полосе продолжают еще в сентябре. Вегетативное размножение, связанное с зимним перегниванием плетей, осуществляется неглубоко омоложенными зачатками. Тип клона диффузный. Самоподдержание популяции происходит, в основном, вегетативным путем, семенное возобновление эпизодическое, проростки приживаются на зоогенных нарушениях. Новые парциальные побеги могут возникать практически из каждой боковой почки плети, таким образом, потенциальная продуктивность вегетативных зачатков очень велика

(см. табл. 3.16). Эти особенности определяют характерный возрастной спектр: в нем полностью отсутствуют *p*, *j*, *im* растения, а максимум приходится на *v* и *g*₂ растения. Большая вегетативная подвижность и высокая продуктивность вегетативных зачатков, а также способность образовывать новые ортотропные побеги и плети в течение всего вегетационного периода позволяют зеленчуку моментально осваивать обнаженные субстраты. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК зеленчук вместе с будрой (*Glechoma hirsuta*) может доминировать на вновь возникших буграх ВПК, на зоогенных нарушениях (однодвулетних пороях кабанов), одновременно, он в ранге ассектатора может расти на ровных местах в окнах, занимая третий подъярус травостоя. В связи с большой теневыносливостью зеленчук может быть содоминантом в производных разновозрастных сомкнутых лесах без окон. Всплески численности популяций этого вида отмечены в годы массового размножения мышевидных грызунов; они вызваны незначительными, но повсеместными нарушениями субстрата.

Подмаренник душистый (*Galium odoratum*) – поликарпическая, столонообразующая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Геофит. Элемент популяции – парциальный побег, длительность удержания территории 1–2 года. Биомасса элемента популяции очень мала, вегетативная подвижность близка к таковой у зеленчука, а продуктивность вегетативных зачатков самая высокая среди рассматриваемых видов (см. табл. 3.16). Практически полный биологический аналог этого вида – звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea*). Оба эти вида в большинстве типов сообществ ведут себя как ассектаторы; на выровненных участках в окнах они растут в третьем подъярусе. В разновозрастных широколиственных лесах эти виды, как и зеленчук, разрастаются в годы массового размножения мышевидных грызунов. Подмаренник душистый, в связи с большей теневыносливостью, может быть содоминантом в теневых широколиственных, в том числе в буковых лесах. Звездчатка ланцетолистная, в связи с большей ксероморфностью, способна быстро осваивать свежие бугры ВПК с пересыхающим субстратом. Она доминирует на ранних этапах постпастквальных сукцессий в молодых мелколиственных лесах на сухих и бедных субстратах, сформировавшихся на внутрилесных пастбищах. Способность этого вида быстро увеличивать обилие определяется не только интенсивным ветвлением столонов (как и у подмаренника душистого), но и формированием новых ортотропных побегов практически из каждой почки прошлогоднего ортотропного побега.

3.5.2. Бореальные лесные виды

Черника (*Vaccinium myrtillus*) – длиннокорневищный поликарпический, симподиально нарастающий, листопадный кустарничек с одревесневающими корневищами – ксилоризомами, расположенными в поверхностных слоях почвы и подстилки, корневая система поверхностного типа (Баландина, Вахрамеева, 1980; Ritchi, 1956). Облигатный микотроф. Хамефит. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный куст, живущий до 15–30 лет (Серебряков, Чернышева, 1955). Биомасса элемента популяции максимальная среди изученных бореальных лесных видов. В сплош-

Основные признаки популяционной биологии бореальных лесных видов

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Trientalis europaea</i>	5–15	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	1–2
<i>Circaea alpina</i>	6–15				1
<i>Maianthemum bifolium</i>	14–20				9
<i>Oxalis acetosella</i>	5–12	Ацентрическая	7–12	Особь	7–12
<i>Vaccinium myrtillus</i>	20–45	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный куст	15–30
<i>Luzula pilosa</i>	30–50	Неявнополицентрическая	10–30	Особь, парциальный побег	10–30
<i>Solidago virgaurea</i>	40–60		10–30		10–30
<i>Pyrola rotundifolia</i>	5–15	Ацентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	5–10
<i>Orthilia secunda</i>	5–10				5–10
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	15–30		Более 100	Вайя	1
<i>Phegopteris connectilis</i>	20–30		Более 80		

ных зарослях черники самоподдержание популяций осуществляется вегетативным путем (Злобин, 1961). Потенциальная вегетативная продуктивность небольшая (табл. 3.17), но из-за большой длительности жизни парциальных кустов в заросли всегда есть кусты, которые продуцируют новые гипогенные корневища. Потенциальная или реальная семенная продуктивность черники очень велика, но семена прорастают редко, а проростки нуждаются в достаточном увлажнении и затенении, появляясь в микроместообитаниях с нарушенным моховым покровом (кострища, старые лесные дороги, порои), а также на гниющей древесине (колодах ветровалов и старых пнях) (Авдошенко, 1949).

В квазиклиматических хвойно-широколиственных и хвойных лесах с окнами и ВПК черника чаще всего встречается на валеже средних стадий разложения, а также в подкroновом пространстве хвойных деревьев. В разновозрастных производных хвойных лесах, сформировавшихся после пожаров или распахек, с выровненным напочвенным покровом и бедными подзолистыми почвами, на средних стадиях сукцессии, черника выступает абсолютным доминантом.

Майник двулистный (*Maianthemum bifolium*) длиннокорневищная поликарпическая трава с полициклическими поликарпическими побегами. Геофит. Биоморфа явнополицентрическая, клоны диффузные. Взрослое расте-

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семя-зачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции элемент/м ²
Ювенильная	4–50	2–10	1–17	0,08–0,56	8–50
	1–30	5–21	5–10	0,05–0,2	400–2000
Взрослая	10–40	2–9	13–120	0,06–0,17	90–500
	5–40	2–9	2–10	0,08–0,25	20–200
	5–20	1–2	40–800	2,55–9,52	30–100
	0,5–1,5	1–3	30–100	0,62–2,91	5–30
	1–6	4–20	1000–2000	2,1–5,63	10–30
	5–40	1–2	1000–20000	1,16–2,12	20–80
	5–50	1–4	400–10000	0,24–9,75	5–20
	2–5	1–2	Множество спор	0,4–0,7	10–40
	3–7	1–2		0,8–1,1	15–50

ние представляет собой систему парциальных побегов, соединенных длинными плагиотропными корневищами. Первое плагиотропное корневище формируется на 3–4 год после прорастания семени, а первое цветение происходит на пятый год (Вахрамеева, Малева, 1990). Парциальные побеги зацветают на второй–шестой год жизни, максимальный возраст парциального побега 9 лет, максимальное число цветений 4. После цветения побег нарастает симподиально, продолжая формировать укороченную вертикальную часть корневища. Здесь в пазухах зеленых и чешуевидных листьев закладываются почки. Если побег в этом году не цветет, то эти почки (до 3 на побег) остаются спящими. Как правило, один парциальный побег формирует одно (иногда два) удлиненное корневище следующего порядка. Потенциально корневище может ветвиться в каждом узле, но это происходит в очень редких случаях. В таежных лесах заповедника «Басеги» найдены системы парциальных побегов, пребывающие в состоянии вторичного покоя (Агафонова А.А., устное сообщение).

Майник двулистный размножается как вегетативным, так и семенным путем. Семенная продуктивность очень сильно варьирует (см. табл. 3.17). Семена майника распространяются дроздами и рябчиками, которые охотно поедают его ягоды (Левина, 1957), при этом 80–88% семян сохраняют всхожесть (Зажурило, 1931). Характерные возрастные спектры одновер-

шинные с максимумом на виргинильных или генеративных парциальных побегах.

В квазиклимаксовых хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК майник выступает как содоминант (вместе с другими видами бореального мелкотравья) в микросайтах на валежинах средних стадий разложения или в подкрановом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В производных хвойных, реже лиственных, лесах с выровненным напочвенным покровом он может быть содоминантом или ассектатором. Вероятно, в этих лесах экологические особенности напочвенного покрова сходны с таковыми валежин средних стадий разложения.

Кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*) – столоновидно-короткочорневищная поликарпическая трава с поликарпическими полициклическими побегами. Гемикриптофит. Побеги плагиотропные, ветвящиеся с первого года жизни, нарастают моноподиально и несут листья двух формаций: чешуевидные и срединные фотосинтезирующие. На побеге чередуются столоновидные участки с длинными междоузлиями и розеточные с короткими междоузлиями. Прегенеративный период очень короткий: растение зацветает на второй (реже первый) год жизни. Вегетативное размножение начинается с четвертого года жизни. Партикулы продолжают ветвиться, усиленно цветут и плодоносят. В это время цветки образуются в пазухах почти всех листьев – как срединных, так и чешуевидных. С возрастом порядка ветвления побегов большая часть их междоузлий становится удлиненной, партикуляция усиливается, и в результате возникают старые генеративные и сенильные растения. Длительность полного онтогенеза 7–12 лет (Черненкоова, Шорина, 1990). Кислица размножается как семенами (Верещагина, 1965), так и вегетативно. Плоды имеют мясистый придаток и распространяются муравьями. Кроме того, особое строение семенной кожуры способствует разлечтанию семян при вскрывании коробочки на расстояние до 1,5 м (Черненкоова, Шорина, 1990). Для Финляндии максимальное число семян на 1 м² – 5184, а всходов – 800 (Perttula, 1941). Вегетативное разрастание осуществляется посредством столоновидных побегов, длина которых достигает 20–40 см. Число спящих почечк у кислицы невелико, образуются они преимущественно на молодых растениях. Кислица быстро заселяет новые для нее участки сообщества. За 2–3 года она способна сформировать сплошной ковер в местах, прежде свободных от нее (Черненкоова, Шорина, 1990). Из-за быстрых темпов развития онтогенетический спектр изменяется по сезонам: в мае–июне абсолютный максимум в спектре приходится на p и j , к началу осени – на g_2 и g_3 , а также s растения (Шорина, 1982).

В квазиклимаксовых хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК кислица, как и майник, доминирует на валежинах средних стадий разложения или в подкрановом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В производных хвойных, реже лиственных, лесах, особенно сформировавшихся на пашнях, кислица на начальных стадиях сукцессий под сомкнутым древесным ярусом может быть абсолютным доминантом. Вероятно, в этих лесах экологические особенности напочвенного покрова сходны с таковыми валежин средних стадий разложения.

Голокучник обыкновенный, или голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*) – длиннокорневищная безрозеточная летнезеленая трава, геофит. Корневища до 4–6 м длиной, тонкие (0,2–0,3 см в диаметре), горизонтальные, поверхностные, залегают на глубине 3–4 см (обычно на границе лесной подстилки и почвы). Ежегодно корневище вырастает в длину на 2–5 см (до 8 см) и формирует по 2–3 улитки (заточные вайи). Они располагаются поодиночке на расстоянии 0,5–1,0 см друг от друга. Часть улиток (обычно 1–2) развертываются в зеленые вайи через 2–3 года после своего заложения.

Голокучник относится к вегетативно подвижным ацентрическим биоморфам (Шорина, 1981), у которых отсутствуют ярко выраженные и длительно существующие центры фитоценотической активности. Элемент популяции – отдельная вайя.

Ветвятся корневища вильчато. Ветви появляются вблизи верхушек корневищ обычно независимо от заложения вай с интервалом в 1–4 года. Размеры ветвей чаще одинаковые, а угол их расхождения 30–60° (редко до 120°). Длина участков корневищ между последующими «вилками» в среднем 7–8 см. Спороносящая средневозрастная особь *G. dryopteris* представлена системой корневищ, разветвленных до 6–8 порядков, имеющих суммарную длину 4–6 м и максимальный условный возраст (т.е. возраст сохранившейся части) 8–10 лет. У таких особей *G. dryopteris* по 7–8 зеленых вай, 30–40 улиток и 35–45 живых апексов корневищ. Подобные экземпляры занимают площадь 2–4 м², а их фотосинтезирующие вайи находятся на расстоянии 10–40 см друг от друга. Голокучник часто растет в виде пятен-латок диаметром 8–12 м, четко изолированных друг от друга. Эти пятна возникают в результате вегетативного разрастания и вегетативного размножения и, по-видимому, во многих случаях представляют собой клоны. Если считать, что ежегодный прирост корневищ в длину 5 см, то продолжительность жизни таких зарослей-клонов достигает 80–120 лет.

Куртины-латки голокучника разрастаются центробежно по принципу ведьминых колец и имеют зональную структуру. По периферии располагается узкая зона шириной не более 1,0–1,5 м, где вайи голокучника относительно разрежены, стерильны или слабо спороносятся. Затем следует наибольшая по площади зона, занимающая до 80% всей латки, где плотность вай и спороношение максимальны. Наконец, в центре латки находятся участки, где вайи снова редуют, уменьшаются в размерах и прекращают спороношение. Периферическую зону, в которой сосредоточены растущие верхушки корневищ, активно осваивающие еще не занятые латкой площади, называют зоной освоения; участки латок с максимальной плотностью крупных спороносящих вай – зоной насыщения, центральные их части, в которых мало живых вай и улиток и много отмерших полуразложившихся корневищ – зоной дряхления (Шорина, 1991).

Голокучник размножается, главным образом, вегетативно в результате перегнивания старых участков корневищ. Размножение спорами происходит эпизодически, заростки появляются на гниющей древесине (валеже, поваленных стволах, пнях), реже – на оголенной почве (на вырубках, пожарищах и в других местах экзогенного нарушения лесных сообществ).

В квазиклиматических хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК голокучник (как и два предыдущих ви-

да) встречается на валежинах средних стадий разложения или в подкороновом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В таких условиях он выступает как содоминант или ассектатор. В производных темнохвойных лесах, под пологом взрослых или старых деревьев темнохвойных видов он может быть содоминантом и очень редко – доминантом.

Фегоптерис, или букovníк связывающий (*Phegopteris connectilis*) – длиннокорневищная безрозеточная летнезеленая трава, геофит. Как и у голокучника, корневища тонкие (0,1–0,2 см в диаметре) горизонтальные, поверхностные (глубина 2–4 см), ежегодные приросты корневищ в длину достигают 6–8 см. Вайи длиной 30–40 см располагаются на корневищах по одной. Биоморфа ацентрическая. Элемент популяции – отдельная вайя. Средневозрастные спорофиты *Phegopteris* обладают обширными системами корневищ, суммарная длина которых достигает 6–7 м, а предельный порядок ветвления 5–6. Такие экземпляры занимают площадь в несколько квадратных метров, число живых зеленых вай колеблется от 10 до 16, максимальный условный возраст 8–10 лет.

Важные различия голокучника и букovníка касаются характера ветвления. Ветви корневища букovníка, как правило, расходятся под углом 120°. Ветвление повторяется через 1–2 года (реже 3). Участки корневищ между следующими друг за другом «вилками» достигают длины 9–11 см и обычно несут по 5–8 «пеньков» (до 14) от опавших и неразвернувшихся вай. Относительная регулярность ветвления, постоянство глубины залегания и углов расхождения ветвей приводят к тому, что система корневищ фегоптериса образует характерную плоскую сеть из более или менее правильных шестигранных ячеек. В природе букovníк энергично разрастается и формирует заросли-латки, где размножается вегетативно путем партикуляции корневищ. Размножение спорами и появление заростков отмечено преимущественно на обнаженной почве корневых вывалов, где отсутствует конкуренция с другими растениями и, прежде всего, со мхами. В Подмосковье спорофиты, появляющиеся из заростков, достигают *im* состояния уже на первом году жизни и имеют короткие лежащие ветвящиеся корневища. Судя по быстрым темпам начальных этапов онтогенеза, уже 3–4-летние спорофиты способны к спороношению. Площадь латок-куртин фегоптериса от 1 до 18–20 м². Разрастаются латки, как и у голокучника, центробежно и обладают зональной структурой. В зоне насыщения, где плотность вай максимальна, более 50% этих вай формируют сорусы. Латки-куртины букovníка, растущие в одном сообществе, представляют разные этапы развития популяционных локусов вида. Можно выделить молодые инвазионные латки (представлены одним молодым клоном), сформировавшиеся средневозрастные (состоят из одного или нескольких средневозрастных клонов) и стареющие (в латке несколько стареющих клонов). Все это свидетельствует о волнообразном характере самоподдержания ценопопуляций букovníка. Возраст латок насчитывает 100 лет и более, что сопоставимо с длительностью онтогенеза деревьев.

Приуроченность к микросайтам практически не изучена. Вероятно, характер размещения в сообществах близок к предыдущему виду.

Седмичник европейский (*Trientalis europaea*) – столоно-клубнеобразующая поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Вегетативный одно-малолетник. Геофит. Биоморфа явнополицентриче-

ская, элемент популяции – парциальный побег (вегетативный или генеративный). Весной из пазушных почек на утолщенной подземной части материнского побега формируются подземные столоны, на концах которых осенью образуются клубни, а затем и новые парциальные побеги. Столоны ветвятся редко. В пазухах чешуевидных листьев у основания материнского побега обычно находится 6–10 зачатков столонов, но развивается всего 3–4. За год парциальный побег может сформировать до 4–8 клубней (10). Длина и число столонов сильно зависят от условий обитания. Так, средняя длина столона на территории Национального парка «Марий Чодра» 2,2 см, а среднее их число на элемент популяции 0,8, в то время, как в заповеднике «Басеги» на Южном Урале эти параметры составляют 19,2 см и 2,8, соответственно. К началу вегетационного периода столоны и материнский побег полностью отмирают.

Растение, возникшее из семени, зацветает на второй–третий год жизни. Размножается как семенами, так и вегетативным путем. Цветение нередко бывает достаточно интенсивным: до 300 генеративных побегов на 100 м² (Грызлова, Вахрамеева, 1990), однако завязывание плодов происходит не всегда, и основным способом поддержания ценопопуляции является вегетативный. Характерный спектр – неполночленный с максимумом на *v* или *g* парциальных побегов.

Седмичник, как майник и кислица, приурочен к микросайтам валежин в квазиклиматических лесах, в производных лесах он может успешно расти как на валеже, так и на почве, если нет сильно затеняющих высоких трав или мощного мохового покрова.

Двулепестник альпийский (*Circaea alpina*) – столоно-клубнеобразующая поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Вегетативный однолетник. Геофит. Жизненная форма и биоморфа такие же, как у седмичника. Элемент популяции – парциальный побег. Биомасса – наименьшая для видов бореального мелкотравья. Основной способ поддержания популяции – вегетативный. Различия с седмичником касаются ветвления столона и числа клубней, образываемых парциальным побегом. В пазухе каждого из супротивно расположенных чешуевидных листьев столона двулепестника закладывается почка. В большинстве случаев эти почки развиваются в столоны следующего порядка, на конце которых также закладывается клубень. Столон ветвится до третьего порядка. Максимальное число клубней 20 (против 10 у седмичника). В благоприятных микросайтах – разлагающихся замшевших валежин, микропонижениях, затянутых мхом, – двулепестник способен гораздо быстрее захватывать территорию и формировать заросль, чем седмичник. Однако этот вид очень требователен к влажности воздуха и поэтому почти не встречается в производных хвойных лесах, где отсутствие *gap mosaic* принципиально меняет режим увлажнения.

3.5.3. Боровые лесные и опушечные виды

Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*) – многолетняя длиннокорневищная летнезеленая трава, геофит. Корневища дифференцированы на горизонтальные, длинные, безлистные и вертикальные (или косовосходящие) короткие, несущие вайи. Верхушка длинного корневища ежегодно образует одну боковую ветвь, развивающуюся в короткое корневище. Эти короткие боковые корневища располагаются на длинном корневище попере-

Основные признаки популяционной биологии боровых лесных и опушечных видов

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	12–25	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный куст	10–15
<i>Pteridium aquilinum</i>	30–180	Ацентрическая	650 и более	Вайя	1–2
<i>Chelidonium majus</i>	20–60	Моноцентрическая	20–25	Особь	1–2
<i>Calluna vulgaris</i>	30–50	Неявнополицентрическая	10–30	Особь, партикула	20–30

менно то вправо, то влево. Участок длинного корневища между двумя боковыми ответвлениями соответствует годовому приросту. В среднем он составляет 5–30 см (Европейская Россия), 15–70 см (Средняя Сибирь), 30–90 см (до 112 см) в Англии (Watt, 1940, 1976; Ершова, 1977; Шорина, 1981). Условный возраст особей в условиях России составляет 55–65 лет (Ершова, 1977; Шорина, 1981), в Англии – 72 года (Watt, 1940). Рост боковых коротких корневищ ограничен, их максимальный возраст не превышает 12–17 лет (Шорина, 1981). Морфогенез вайи происходит медленно – лишь на третий год после своего заложения улитка вайи появляется на поверхности почвы. Биоморфа ацентрическая. Элемент популяции – вайя, характеризующаяся самыми большими среди видов этой группы размерами и биомассой. Молодые фазы онтогенеза особи непродолжительны. В лабораторных условиях шестимесячные спорофиты имели до 22 вай, корневища длиной до 140 см и образовывали куртины диаметром 35–65 см. На втором году жизни у таких растений было отмечено спороношение (Conway, 1949, 1957). Поддержание популяций происходит как посредством спор, так и вегетативно. Продукция спор достаточно велика, разносятся они воздушными потоками на расстояние до 1,6 км (Page, 1976). С помощью спор орляк легко осваивает первичные, не занятые растительностью субстраты, а также пожарища, вырубки. В сомкнутых фитоценозах, в том числе и в группировках самого орляка, споры не прорастают, хотя здесь поверхность почвы может быть золотисто-коричневой от множества осыпавшихся спор. Здесь орляк размножается исключительно вегетативным путем. Он отличается большой вегетативной подвижностью: средняя скорость разрастания зарослей – 10–20 см · год⁻¹ в условиях Средней России (Шорина, 1981) и от 40 до 50 см · год⁻¹ в Западной Европе (Watt, 1976). В северной части ареала, где спороношение происходит нерегулярно, вегетативное размножение становится основным способом самоподдержания популяций орляка (Oinonen, 1967, 1968; Ершова, 1977). Клоны орляка могут занимать площади в десятки квадратных километров и достигать возраста 650 лет и более (Oinonen, 1967, 1968). В зарослях орляка стирается грань между организменным и популяционным уровнями существования вида. Популяции орляка поддерживают себя путем неопределенно долгого существования немногих особей

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачтков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	9–40	1–4	60–600	1,7–7,6	20–150
	5–100	1	3×10 ⁸ спор	5,0–30,0	3–10
Нет	0	0	200–2000	4,9–24,7	5–30
Взрослая факультативная	2–5, факультативно	1–2, факультативно	2600–90000	3,3–14,1	5–20

часто одного клона, обладающих способностью к гипертрофированному вегетативному разрастанию.

В современных лесах орляк присутствует или доминирует на ранних, реже средних стадиях сукцессий, обычно на легких субстратах (пески, супеси). В квазиклиматических широколиственных и темнохвойных лесах он отсутствует, поэтому выявить его приуроченность к микроместообитаниям в первичных лесах очень сложно. Вероятно, это были участки обнаженного субстрата с легкими почвами, формировавшиеся в результате как вывалов, так и деятельности животных.

Брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) – длиннокорневищный поликарпический вечнозеленый кустарничек с полициклическими, поликарпическими побегами. Облигатный микотроф. Хаефит. Биоморфа явнополицентрическая. Корневище гипогеегенное, расположено в поверхностных слоях почвы на глубине 2–10 см, корневая система состоит из тонких придаточных корней (Баландина, Вахрамеева, 1978). Парциальные побеги формируются как из почек регулярного роста, так и из спящих почек на приростах корневища прошлых лет. Массовое пробуждение почек происходит после низовых пожаров (Корчагин, 1954). Элемент популяции – парциальный куст, живущий до 10–15 лет (Серебряков, Чернышева, 1955). Суммарная длина гипогеегенных корневищ одной системы парциальных кустов может достигать сотни метров, а число парциальных кустов – нескольких сотен. По типу биоморфы брусника наиболее сходна с черникой; сравнение значений основных параметров показывает, что брусника отличается от черники меньшей длительностью жизни и меньшими размерами парциальных кустов, но несколько большей вегетативной продуктивностью. Как и черника, брусника имеет высокую потенциальную и реальную семенную продуктивность (Юдина, Белогова, Колупаева, 1986) (табл. 3.18), но семена ее приживаются в хорошо освещенных местах на обнаженном субстрате. Так массовое семенное возобновление брусники было отмечено в окрестностях Костомукшского заповедника на свежей вырубке с полностью уничтоженным напочвенным покровом (В.Н. Коротков, устное сообщение). Характерный спектр – моноцентрический, максимум приходится на средневозрастные генеративные парциальные кусты.

В квазиклиматических хвойных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК брусника обитает на комлевой части валежин начальных этапов разложения и у оснований стволов хвойных видов деревьев, в освещенной области. В производных лесах брусника доминирует на начальных стадиях пирогенных сукцессий и затем вытесняется конкурентно более мощным видом – черникой. Периодические палы (через 10–15 лет), которые осуществлялись для поддержания высокой продуктивности этого вида («брусничные промыслы») определяли широкое распространение сосняков брусничников на территории Европейской России и Западной Сибири (Корчагин, 1954).

Вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) – вечнозеленый, симподиально нарастающий, аэроксильный или эпигеогенно геоксильный (с лежащими и укореняющимися ветвями) кустарничек. В первом случае биоморфа моноцентрическая, во втором – неявнополицентрическая (Ротов, 1960; Полянская, Жукова, 2002), в последнем случае размеры особи могут достигать одного и более метров в диаметре. Растение, возникшее из семени до конца жизни обычно существует как единая особь, стержневая корневая система сохраняется до конца жизни, изредка связь между полегшей ветвью и материнским растением нарушается (Серебряков, 1962). Длительность полного онтогенеза 10–30 лет.

Семенная продуктивность особей вереска очень велика и достигает десятков – сотен тысяч семян (Ротов, 1960; Злобин, Храмченко, 1964). Семена хорошо прорастают на обнаженном песчаном субстрате, который появляется на сплошных рубках с нарушениями почвенного покрова или на пожарищах.

В климатических лесных ландшафтах вереск был связан с начальными этапами зарастания песчаных субстратов (от севера до юга лесного пояса), лишенных растительного покрова в результате выпаса диких копытных или природных пожаров. Вереск осваивал эти субстраты вместе с сосной и другими видами боровой группы. В квазиклиматических теневых лесах он не находит подходящих микросайтов. В производных хвойных лесах на песчаных субстратах доминирует на начальных этапах пирогенных сукцессий.

3.5.4. Неморальные, бореальные и нитрофильные опушечные виды (высокотравье)

Общая характеристика группы

В восточноевропейских лесах в эту группу входят крупные мезофитные, мезогигрофитные и мезоксерофитные относительно светолюбивые травы, которые в лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК господствуют по покрытию и биомассе, создавая верхний ярус травяного покрова. Они встречаются в микросайтах разных типов (на выровненных участках, в западинах и на буграх), но объединенных общим признаком – отсутствием древесного полога или его низкой (0,3–0,1) сомкнутостью. В таких лесах они образуют мощный лиственный опад и способствуют муллевому гумусообразованию. Эти же виды, видимо, выступали как доминанты или содоминанты в экотонах, на границах между лесными и травяными сообществами в доагрикультурных лесных ландшафтах, где ключевыми видами были крупные фи-

тофаги (зубры, туры, тарпаны). В современных ландшафтах они занимают редко встречающиеся экотонные сообщества между созданными человеком лесными лугами и окружающими их участками лесов.

Основные особенности популяционной биологии исследованы у немногих опушечных видов из ненормальной (*Campanula latifolia*, *Scrophularia nodosa*), бореальной (*Rubus idaeus*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis*, *Dryopteris expansa*, *Paeonia anomala*, *Chamaenerion angustifolium*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*) и нитрофильных (*Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*) эколого-ценотических групп.

По отношению к свету и влажности почвы и воздуха эти виды расположились следующим образом:

- небольшие окна и умеренное увлажнение: *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Paeonia anomalia*, *Dryopteris expansa*;

- небольшие окна и сильное увлажнение: *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix femina*, *Delphinium elatum*, *Veratrum lobelianum*, *Matteuccia struthiopteris*;

- большие окна и возможное обогащение почвы органикой: *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Chamerion angustifolium*;

- большие окна и переувлажнение (проточная вода): *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleracium*, *Cirsium heterophyllum*.

Наиболее четко приуроченность разных видов высокотравья к разным экологическим условиям проявляется в лесах с хорошо выраженной *gap mosaic*; наблюдения в таких лесах позволяют выделить экологически адекватные местообитания в физиономически и флористически различных сообществах. В лесах, где структура микросайтов сильно преобразована рубками или другими воздействиями, возможно сохранение каких-либо представителей из группы высокотравья в местообитаниях, которые, видимо, представляют экологические аналоги природных микросайтов. Например, при описании зарастания западин ВПК в еловых и елово-пихтово-буковых лесах Карпат (Скворцова и др., 1983) на ранних этапах микросукцессии описана группировка *Athyrium filix-femina* + *Senecio nemorensis*. Ее образуют виды, обычные для приручьевых парцелл и растительности окон, но не встречающиеся под пологом леса.

Виды, растущие в небольших окнах с умеренным увлажнением

Недоспелка копьевидная (*Cacalia hastata*) – гипогегенно-короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами, нарастает симподиально. Геофит. Вегетативной одно-малолетник. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный побег. Полицентричность начинает проявляться к концу вегетационного периода, когда из пазушных почек корневища материнского растения вырастают укороченные и утолщенные плагиотропные побеги (1–3), весной из верхушечных почек этих корневищ формируются надземные побеги. К этому времени материнское корневище разрушается и дочерние парциальные побеги становятся самостоятельными.

**Основные признаки популяционной биологии нитрофильных
и бореальных опушечных видов**

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Scrophularia nodosa</i>	74–117	Неявнополицентрическая	Более 20	Особь, парциальный побег	Более 20
<i>Aconitum septentrionale</i>	56,0–126,0		Более 30		Особь
<i>Athyrium filix femina</i>	95,0–142,0		Моноцентрическая	Более 70	
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	100,0–120,0	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	40–50
<i>Rubus idaeus</i>	56,0–166,0			Парциальный куст	До 12* ¹
<i>Veratrum lobelianum</i>	104,0–141,0	Моноцентрическая	60–100	Парциальный побег	4–8* ²
<i>Cicerbita uralensis</i>	75,0–170,0	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая		Не более 6
<i>Filipendula ulmaria</i>	200,0–230,0	Неявнополицентрическая	25		2–3
<i>Urtica dioica</i>	60,0–70,0* ³	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая		1–2 (3)
<i>Cacalia hastata</i>	177,0–233,0				1
<i>Senecio nemorensis</i>	148,0–198,0				1
<i>Chamerion angustifolium</i>	92,0–154,0				10–27* ⁴

Примечание. Литературные данные: ^{1*}Давлетшина, Уланова, 1996; ^{2*}Бахматова, 1974; ^{3*}Смирнова, 1987; ^{4*}Забелкин, Уланова, 1996.

В благоприятных условиях растения, развившиеся из семян, зацветают в на четвертый–шестой год. Среди исследованных видов высокотравья недоспелка, вместе с борцом высоким, имеет наибольшие размеры и биомассу элементов популяций; семенная продуктивность недоспелки не максимальная, а вегетативная подвижность небольшая (табл. 3.19). Особенности жизненной формы и вегетативной подвижности недоспелки определяют формирование компактных клонов площадью 0,4–0,8 м². Молодые растения семенного происхождения встречаются редко и преимущественно на зоогенных нарушениях почвы.

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая или сенильная	2,3–4,5	8–24	Нет данных	Нет данных	15–20
Взрослая	Не превышает 2–5	До 4	Нет данных	21,1–81,0	5–10
Сенильная	0	Нет данных	1 млрд спор	Нет данных	3–5
Взрослая	50,0–100,0	2–3	Размножается только вегетативно	Нет данных	1–3
	5,5–93,5	До 263 придаточных почек на 1 м корня	520–1230* ¹	23,5–50,5	13–35
	Вегетативно подвижна только в год цветения: до 1,5 см/год	До 5	Нет данных	52,9–131,6	8–50
	9,0–105,0	1–6	Нет данных	12,8–24,6	Нет данных
	1,8–4,5	5–11	1080–121520* ¹	38,4–69,5	60–80 (122)
	50,0–150,0* ³	15–40* ³	1000–2000	4,0–7,0* ³	20–40
Ювенильная	3,0–11,5	1–3	Нет данных	21,1–76,6	40–70 (150)
	3,2–7,0	5–27	Нет данных	17,8–38,0	50–80 (160)
Взрослая	20–150	Несколько десятков–сотни придаточных почек на корнях	112135–1784974* ⁴	3,47–22,48	30–50

Характерный онтогенетический спектр с основным максимумом на виргинильных или генеративных парциальных образованиях и с дополнительным максимумом на проростках, ювенильных или имматурных особях.

В квазиклиматических хвойно-широколиственных и хвойных лесах недоселка выступает как содоминант в окнах средних размеров на выровненной поверхности, здесь она достигает максимальных размеров и плодоносит, а под кронами хвойных и лиственных деревьев развивает только небольшие вегетативные побеги. В производных теневых лесах (широколиственных и темнохвойных) она практически полностью отсутствует, а встречается в ан-

тропогенно созданных экотонах между лесом и луговыми полянами. В производных мелколиственных лесах (березняках и осинниках) на богатых свежих почвах недоселка занимает наиболее светлые местообитания.

Крестовник дубравный (*Senecio nemorensis*) имеет ту же жизненную форму и биоморфу, что и *Cacalia hastata*. Это короткорневищное поликарпическое растение, вегетативный одно-малолетник. Размеры парциальных побегов немного меньше, чем у недоселки (см. табл. 3.19), а число вегетативных диаспор (корневищ), образуемых парциальным побегом, больше, в среднем составляет 14,3 против 2,1, причем каждое такое корневище ветвится (до 4 боковых почек). Запас питательных веществ в корневище меньше, чем у недоселки. Высота вегетативных побегов и число корневищ – самые яркие отличия этих двух видов. Обладая сходной с недоселкой вегетативной подвижностью, семенной продуктивностью и приживаемостью проростков, крестовник образует компактные клоны сходных размеров. По приуроченности к микросайтам в квазиклиматических и производных лесах крестовник принципиально не отличается от недоселки.

Цицербита уральская (*Cicerbita uralensis*) – длиннокорневищный вид, входит в группу видов, тяготеющих к небольшим окнам. Гемикриптофит. Взрослое генеративное растение представляет собой систему парциальных побегов. Биоморфа явнополицентрическая.

Из почки возобновления на корневище предыдущего порядка возникает удлиненное гипогоегенное плагиотропное корневище. Длина таких корневищ может быть от 9 до 105 см, а их число на элемент популяции от 1 до 6 (обычно 2–3). Через некоторое время рост молодого корневища меняется на ортотропный и образуется укороченная часть со сближенными узлами. На следующий сезон верхушечная почка образует розеточный побег. Парциальный побег зацветает на 3–5 год (7). После цветения побег отмирает. Как правило, корневища не ветвятся. Среди видов высокотравья цицербита выделяется самой небольшой биомассой. Кроме того, в исследованных хвойно-широколиственных и хвойных лесах не найдено ни одной особи семенного происхождения, что говорит об эпизодичности семенного размножения. По особенностям биоморфы цицербита очень похожа на сныть. Различия в длине гипогоегенных корневищ: небольшой диапазон варьирования значений этого признака у сныти определяет относительно равномерное размещение парциальных побегов и создание плотных зарослей этого вида, в то время как очень большой диапазон значений этого признака у цицербиты приводит к формированию разреженных зарослей.

Виды, растущие в больших окнах с сильным увлажнением

Борец, кочедыжник женский и чемерица – виды второй группы, для них характерны большая длительность жизни особи, явно- или неявнополицентрическая биоморфа. Три вида из них – короткорневищные поликарпики (кочедыжник – многократнеспороносящий) с большой длительностью полного онтогенеза. Причем во всех случаях вегетативное размножение не играет ведущей роли в поддержании популяции.

Борец высокий (*Aconitum septentrionale*) – многолетняя поликарпическая короткорневищная трава с моно-полициклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Элемент популяции – особь. Длительность онтогенеза можно оценить в 30–40 лет. Почки возобновления закладываются в

пазухах почечных чешуй, начиная с первого года жизни особи. Как правило, в прегенеративном периоде эти почки остаются спящими, хотя иногда встречаются прегенеративные особи с ветвящимся корневищем. На корневище g_1 особи можно насчитать до 22 таких спящих почек. Борец зацветает не ранее, чем через 10 лет. После первого цветения верхушечная почка отмирает, и далее корневища нарастают симподиально.

Уже на третьем–четвертом году жизни начинаются некрозы корневища (Серебрякова, Польшцева, 1974). В результате к середине–концу генеративного периода особь борца состоит из нескольких парциальных побегов, имеющих общие участки корневища и часть общих придаточных корней. Максимальное число парциальных побегов у одной особи 18, диаметр проекции ее ассимилирующей поверхности 2 м. Борец высокий имеет наибольшую среди исследованных видов семенную продуктивность (см. табл. 3.19) и наиболее успешно размножается семенами. Большая длительность удержания территории элементом популяции, большая биомасса, высокая семенная продуктивность, наряду с высокой успешностью семенного возобновления, большая ассимилирующая поверхность листьев, наличие большого числа спящих почек позволяют объяснить самую высокую встречаемость борца среди видов высокотравья и почти постоянное его присутствие в квазиклиматических сообществах большей части лесного пояса. В разных частях лесного пояса борец занимает разные микросайты в квазиклиматических лесах. Так, в широколиственных лесах он растет в переувлажненных микросайтах старых западин ВПК, в хвойно-широколиственных и хвойных лесах он может занимать и ровные участки. В производных лесах борец часто доминирует на выровненной поверхности под пологом осины, в разреженных широколиственных и хвойных лесах в нижних частях склонов.

Кочедыжник женский (*Athyrium filix femina*) – короткокорневищная вертикально розеточная трава, хамефит. Взрослые спорофиты имеют многократновильчатое ветвящееся корневище длиной до 20–40 см. Оно образует плотную кочку диаметром 30–50 см, выступающую на 10–20 см над поверхностью почвы. Число ветвей в кочке варьирует от 2–3 до 10–15 (даже до 40, по данным И.И. Науялиса, В.Ф. Филина, 1983). Каждая ветвь-глава завершается розеткой из 3–7 вай и верхушечной почкой. Общее число вай на одном экземпляре может достигать 30–60, а число почек 10–15. Емкость верхушечной почки достигает 20–30 улиток и зачатков вай, т.е. 3–4 их годовых набора.

Биоморфа моноцентрическая. Размножается спорами, к вегетативному размножению не способен, хотя у старых спорофитов возможна неспециализированная партикуляция с отделением отдельных ветвей-партикул, совокупность которых образует компактный клон. В условиях сильного вытаптывания в местах с высокой рекреационной нагрузкой партикуляция может начаться и у сравнительно молодых растений, однако отделяющиеся партикулы не омоложены.

Общая длительность онтогенеза спорофитов в условиях Средней России более 70 лет (Науялис, Филин, 1983). Некоторые спорофиты способны сформировать сорусы уже в возрасте 11 лет (Науялис, Филин, 1983), хотя регулярное и полноценное спороношение начинается позже – с 17–20-летнего возраста. Споры сохраняют всхожесть в течение 1,5–3,0, что способствует формированию их почвенного банка. Гаметофиты и молодые спорофиты

кочедыжника растут обычно на корневых вывалах, в неглубоких трещинах почвы, на выбросах кротов, около нор мышевидных грызунов, на кострищах, полузаброшенных лесных дорогах, тропинках, кучках песка, реже на пнях и комлях деревьев – там, где отсутствует конкуренция с другими растениями, в особенности со мхами (Науялис, 1979).

Онтогенетические спектры и плотность ценопопуляций спорофитов кочедыжника очень разнообразны и варьируют от лево- и правосторонних до центрированных, могут быть как полночленными, так и неполночленными, их плотность тоже сильно колеблется. Это многообразие форм популяционной организации определяется эколого-фитоценотическими условиями и стадиями сукцессионных смен.

Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*) – короткочерешчатая поликарпическая трава с монокарпическими ди-полициклическими полурозеточными побегами. Гемикриптофит. Биоморфа моноцентрическая. Элемент популяции до цветения – особь, затем – парциальный побег. В прегенеративном периоде растение нарастает моноподиально, давая каждый год розеточный побег, после первого цветения нарастание меняется на симподиальное, впервые зацветает в 12–15 лет (Бахматова, 1974). Через два года после первого цветения корневище молодого генеративного растения перегнивает и парциальные побеги оказываются самостоятельными. Почки возобновления (не более двух) возникают в пазухах нижних розеточных листьев только на цветущих побегах, вегетирующие парциальные побеги лишены пазушных почек. Это одна из особенностей развития парциальных побегов чемерицы. Парциальные побеги зацветают на второй, чаще четвертый–шестой годы жизни. Длительность полного онтогенеза чемерицы 80 лет (Бахматова, 1974). Среди других видов высокотравья чемерица выделяется самой большой биомассой элемента популяции. В хвойно-широколиственных лесах чемерица формирует заросли площадью до 0,75 м². Плотность такой заросли 16,4 побегов (до 24) на 0,5 м². Семенная продуктивность – одна из самых высоких для исследованных видов. Семена довольно тяжелые, не имеют мясистых придатков и не разносятся далеко от материнской особи.

В квазиклиматических широколиственных лесах чемерица занимает те же микросайты, что и борец высокий. В производных лесах она встречается реже, видимо, в связи с небольшой дальностью распространения семян.

Страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*) – длиннокорневищный вертикально розеточный хамефит с диморфными вайями: фотосинтезирующими стерильными дважды перистыми и однажды перистыми спороносами. Хорошо развитые спороносящие растения страусника обладают мощным, длиной до 30–40 см и толщиной 8–12 см коротким корневищем, верхушка которого несет крупную терминальную почку и на 10–15 см приподнимается над поверхностью почвы, образуя своеобразную кочку. Условный возраст такого корневища может быть 40–50 лет. Емкость верхушечной почки достигает 24–30 зачатков и улиток вай. Почка плотно закрыта основаниями недоразвившихся вай и содержит будущие приросты корневища на два года вперед. Детерминация вайи (определение того, будет это спороносящая или фотосинтезирующая вайя) происходит на втором году жизни, т.е. на заключительных этапах морфогенеза, и сильно зависит от действия внешних факторов – весенних заморозков, механических повреждений, иссушения почвы и т.д.

Вегетативно разрастается страусник за счёт длинных столоновидных гипогенных корневищ. Эти корневища растут под землей 2–3 года (редко 4) и достигают длины 1,0–1,5 м (редко до 3 м – Prange, Aderkas, 1985, цит. по М.В. Нехлюдовой и В.В. Филину, 1993). К осени второго–третьего года верхушка корневища меняет направление роста и формирует молодой, подземный розеточный побег страусника. В его основании этой же осенью начинают расти 2–3 новых молодых столона, продолжающих захват жизненного пространства. Когда весной следующего года на розеточном побеге развернутся пластинки первых вай, молодые горизонтальные отбеги уже достигнут длины 30–60 см, а старое столоновидное корневище превратится в коммуникационное. На 12–13-й год своей жизни коммуникационное корневище разрушается и происходит вегетативное размножение страусника. Способность именно молодых розеток формировать отбеги и тем закладывать основу будущего вегетативного размножения гарантирует страуснику максимальное омоложение вегетативного потомства. У взрослых розеток столоновидные корневища развиваются только в условиях пойм: при регулярном отложении наилка их длина достигает 30–80 см.

Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – короткокорневищный розеточный спорофит. Тип клона диффузный. В целом популяции страусника представляют собой сеть переплетенных плагиотропных длинных корневищ, в «узлах» которых размещаются вертикальные «стволики». Поддержание популяции происходит исключительно вегетативно. Онтогенетические спектры рамет в ценопопуляциях страусника, как правило, левосторонние (т.е. в них преобладают молодые раметы) и часто неполночленные (т.е. в них отсутствуют сенильные раметы).

Виды, растущие в больших окнах на богатой почве

В третью группу входят вегетативно подвижные виды, которые быстро реагируют на появление больших окон и могут довольно долго удерживать это пространство. Это малина, иван-чай и крапива двудомная.

Малина (*Rubus idaeus*) – многолетнее корнеотпрысковое поликарпическое растение с дициклическими побегами. Взрослое растение представляет собой систему кустов разного возраста, связанных горизонтальными корнями. Одни скелетные корни нарастают, другие, старые – отмирают, в результате чего длительность полного онтогенеза малины установить невозможно (Давлетшина, Уланова, 1996). В благоприятных условиях растение семенного происхождения достигает генеративного состояния за четыре года, причём первые корневые отпрыски появляются уже на втором году жизни (Барыкина, 1964).

Элемент популяции – «парциальный куст» – возникает как корневой отпрыск. Взрослый куст состоит из базальных частей побегов прошлых лет и нескольких побегов первого и второго года. Хорошо развитый куст четырех–семи лет состоит в среднем из четырех–десяти одно- и двулетних побегов. Побеги следующего порядка образуются из придаточных почек, которые закладываются на стеблевой подземной части вегетирующего однолетнего побега. Таких почек возникает больше у молодых кустов первого–третьего года хорошей жизнеспособности до 4 штук на один побег. Некоторые из этих почек, не реализуясь в следующем сезоне, остаются спящими. Максимальная длительность жизни элемента популяции 12 лет, причём всё это

время связь с корнем, на котором возник корневой отпрыск, не теряется, хотя куст имеет собственную придаточную корневую систему. Расстояние между двумя соседними кустами, возникшими из почек на одном корне, может варьировать от 1,5 до 93,5 см (в среднем 38,1 см). Изучение малины в культуре показало, что у некоторых сортов число придаточных корневых почек весьма велико и достигает 263 штук на 1 м корня (Гришина, 1952). Однако, в условиях ценоза реализуется лишь небольшая часть. Реальная семенная продуктивность не очень велика (семена вызревают в небольшом количестве и только в условиях хорошего освещения). Однако всхожесть сохраняется десятками лет (Петров, 1989). В естественных условиях всходы малины можно обнаружить на нарушенных участках, где по каким-либо причинам удалена подстилка: на буграх ветровалов, в окнах, на кучах валежа (Давлетшина, Уланова, 1996). Семена малины распространяются птицами, и именно в желудке птиц проходит необходимая скарификация семян. Повышенные участки с большим количеством сучьев привлекательны для лесных птиц в качестве присады.

По всем показателям (см. табл. 3.19) малина занимает промежуточное положение. Для малины характерны средняя биомасса, невысокая семенная продуктивность, большая, но не максимальная, вегетативная подвижность. Самый яркий отличительный признак – огромная потенциальная вегетативная продуктивность, которая реализуется в больших световых окнах. Здесь плотность популяции может достигать 22 кустов (42 элементарных побега) на 1 м².

Общими для видов этой группы – малины, крапивы и иван-чая – являются большая вегетативная подвижность, дальность заноса семян, а также свойства, характеризующие стратегию этих видов как реактивную. Малина и иван-чай вегетативно разрастаются и захватывают территорию посредством корневых отпрысков, крапива разрастается благодаря образованию удлиненных корневищ. Все эти виды образуют колонии и наилучшим образом развиваются в больших окнах. Скорость вегетативной подвижности колонии иван-чая 1 м/год (Забелкин, Уланова, 1996), элемента популяции крапивы – до 1,5 м/год (Смирнова, 1987). Особь малины семенного происхождения способна уже к третьему году жизни образовывать корневые отпрыски на расстоянии до 1,6–1,7 м от материнского куста (Гришина, 1956). Кроме того, реактивность стратегии малины и иван-чая обусловлена дальностью заноса семян (семена малины распространяются птицами, иван-чая – ветром), которая может измеряться километрами, например, более 10 км для иван-чая (Забелкин, Уланова, 1996). У этих трёх видов значительно варьирует время удержания территории элементом популяции: от одного года у побегов иван-чая и одного–двух лет у кустов крапивы, до 12 лет у кустов малины.

Виды, растущие в больших окнах с проточным увлажнением

Таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*). В отличие от рассмотренных ранее видов высокотравья, высокие, хорошо развитые заросли таволги образуются вдоль ручьёв и по долинам небольших речек в условиях постоянного и хорошего увлажнения. Здесь побеги таволги достигают высоты 270 см, а их плотность – до 100 штук на 1 м². На водоразделах она встречается значительно реже, лишь по окраинам западин ВПК, в переувлажнённых условиях. Таволга вегетативно малоподвижна – это короткорневищ-

ное растение, гемикриптофит. Корневище нарастает симподиально. У взрослых генеративных особей элемент популяции – парциальный побег. Из почек на базальной части побега предыдущего порядка возникают укороченные корневища, развивающиеся в дальнейшем по схеме «почка–розеточный побег–удлинённый ортотропный генеративный побег». Приросты корневища сохраняются 5–7 лет. В основании цветущего парциального побега может закладываться до 11 почек возобновления. Особи хорошей жизнеспособности образуют до четырех парциальных побегов. Морфологически целостная особь обычно состоит из 8 парциальных побегов (от 2 до 14), физически связанных до среднего генеративного состояния. После перегнивания старых частей корневища, в среднем и старом генеративном состоянии происходит вегетативное размножение, без омоложения особей. Общая длительность онтогенеза особи составляет 25 лет, из них 15 приходится на генеративное состояние (Григорьева, 1996), при этом всхожесть семян очень низкая – 8% при специальной обработке.

Ещё одна особенность *Filipendula ulmaria* – образование придаточных почек на утолщённой части корней. В случае повреждения растения подземными роющими животными из этих почек появляются ювенильные корневые отпрыски, которые располагаются не далее, чем в 15 см от материнской особи. Однако, в современных южно-таёжных лесах роющие животные встречаются редко, и эта особенность не вносит ощутимого вклада в самоподдержание популяции таволги вязолистной.

Захват новых территорий происходит преимущественно семенным путём. В поймах ручьёв и небольших речек таволга обнаруживает исключительные конкурентные свойства: здесь образуются столь плотные и высокие заросли, что другие виды высокотравья, для которых эти местообитания также могли бы быть подходящими, не встречаются. При этом невысокая всхожесть семян при длительности полного онтогенеза в 25 лет оказывается достаточной для устойчивого поддержания потока поколений.

* * *

Краткий анализ популяционной биологии некоторых константных видов травяного покрова восточноевропейских лесов выявил большое разнообразие сочетаний биологических свойств видов, обитающих совместно в одних и тех же сообществах лесного пояса Восточной Европы. Несомненно, это разнообразие будет возрастать по мере роста числа подробно изученных видов.

Такое большое разнообразие способов существования совместно обитающих видов могло сформироваться только в условиях значительной гетерогенности среды их обитания. Современные концепции теоретической экологии (“gap mosaic concept” и “mosaic cycle concept of ecosystems”), изложенные в первой главе, показывают, что внутренне обусловленная гетерогенность климаксовых сообществ есть следствие популяционной жизни ключевых видов.

Детальное описание популяционной биологии большинства видов, обитающих в современных квазиклимаксовых сообществах лесного пояса (см. главы 6–8, книга 2), можно рассматривать как актуальную задачу. Ее решение позволит более полно понять механизмы сосуществования экологически близких видов и реконструировать все разнообразие природных микро-

сайтов, некогда стабильно поддерживавшихся в результате популяционной жизни всего набора ключевых видов лесного пояса. Одновременно, используя те или иные виды как индикаторы среды обитания, можно подойти к выявлению экологических аналогов природных микроместообитаний в антропогенно преобразованных лесах. Отсутствие таких аналогов для многих видов может рассматриваться как одна из основных причин бедности видового состава и моно- или олигодоминантной структуры травяно-кустарничкового яруса в антропогенно преобразованных лесных сообществах.

3.6. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп

3.6.1. Подходы и методы

В основе методологии выделения экологических шкал лежат возможности фитоиндикации условий среды с использованием сообществ или их компонентов в качестве фитометров, способных более интегрально, чем инструментальные методы, оценивать изменение экологической обстановки. В частности, надежными фитометрами могут служить эколого-ценотические группы.

Выделение эколого-ценотических групп вызвано необходимостью уточнения экологических свойств видов в сочетании с их фитоценотической приуроченностью. Это своеобразная экспертная интегральная оценка приспособленности конкретных видов (популяций) к комплексному воздействию экологических факторов, определяющих специфику экотопа, и биотических факторов, создающих при воздействии на экотоп своеобразный биотоп. Рассматривая биоценозы как совокупность популяций или фрагментов популяций разных видов, мы в настоящее время реально не можем учесть все возникающие взаимодействия со средой обитания на популяционном и организменном уровнях. Поэтому столь существенной оказывается индикаторная роль различных наборов элементов в биосистемах надорганизменного уровня: группы биоморф, феноритмогрупп, экологических и эколого-ценотических групп (ЭЦГ).

В разделе 3.2 представлено разделение видов лесного пояса Восточной Европы на ЭЦГ. В разделе 3.5 описаны особенности биологии некоторых константных видов из разных ЭЦГ: бореальной, неморальной и др. В раздел 3.6 продолжается обсуждение ЭЦГ для того, чтобы решить, насколько экологически сходны виды, обитающие в одном сообществе или в пределах его структурного элемента (микроценозы, микроместообитания).

Цель проведенного анализа – выявление специфики экологического предпочтения отдельных видов и разных эколого-ценотических групп в целом, разработка методики определения экологических валентностей, степени выраженности стено-эврибионтности (толерантности) константных видов лесных и опушечных фитоценозов Восточной Европы.

Задачи исследования:

- уточнение понятий: экологическая позиция, экологическая валентность, стено-эврибионтность и толерантность видов, разработка методов их

количественной оценки с использованием диапазонных шкал Н.Д. Цыганова (1983);

- применение новых количественных методов оценки экологической валентности видов для одной или разных эколого-ценотических групп по отношению к разным экологическим факторам;
- исследование эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса Восточной Европы для выявления их сходства или различия по отношению к климатическим и почвенным факторам с помощью диапазонных экологических шкал;
- оценка степени стено-эврибионтности доминирующих видов разных экологоценотических групп.

Для выполнения поставленных задач потребовалась конкретизация ряда общепринятых понятий, таких как экологическая позиция вида, экологическая валентность, стено-эврибионтность, толерантность и других.

Кроме того, для этих характеристик до сих пор не предложены принципы количественной оценки. Вслед за рядом авторов (Гребенщиков, 1965; Реймерс, 1991; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Степановских, 2000), мы рассматриваем экологическую валентность вида (ЭВ) как меру приспособленности популяций конкретного вида к изменению одного экологического фактора.

Тогда экологическую позицию вида можно оценивать диапазоном значений конкретного экологического фактора, в пределах которого популяции вида могут существовать. Для градации шкалы каждого фактора используются не его конкретные значения, а ступени (или баллы). Тогда экологическая валентность рассчитывается как отношение числа ступеней конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах (ступенях). Таким образом, мы получаем относительное значение ЭВ вида, равное доле диапазона ступеней конкретного вида от всей шкалы, принимаемой за единицу (или 100%).

Термины «стеновалентность» и «эвривалентность» используются в англоязычной литературе. Их можно считать синонимами принятым в отечественной экологии и фитоценологии терминам «стенобионтность» и «эврибионтность», причем и те и другие используются для обозначения отношения вида как к одному, так и к группе факторов (Гребенщиков, 1965).

Мы считаем целесообразным использовать термины «стеновалентность» и «эвривалентность» как характеристику экологической позиции вида по отношению к конкретному фактору.

Популяции видов с низкой ЭВ (стеновалентные виды) могут выносить лишь ограниченные изменения конкретного фактора; популяции видов с высокой ЭВ (эвривалентные виды) способны занимать различные местообитания (экотопы) с чрезвычайно изменчивыми условиями.

Мы предлагаем стеновалентными считать виды, занимающие менее 1/3 шкалы, а эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентными.

Итак, для каждого вида может быть составлена короткая запись, характеризующая набор ЭВ по отношению к набору факторов. Заглавными буквами обозначена эври- (Э), мезо- (М) и стеновалентность (С) вида, справа от каждой буквы – коды, обозначающие факторы, а для доминирующей фракции – общее число факторов, по отношению к которым вид отнесен к той

или иной группе. Например, запись «*Vaccinium myrtillus* Э_{KN,LC}С_{Om}.М₇» означает, что черника характеризуется высокой валентностью по отношению к континентальности климата и освещенности, низкой – по отношению к омброклиматическому и средней – по отношению к остальным семи факторам.

Однако простой перечень ЭВ каждого вида по отношению к каждому фактору представляет собой трудно усваиваемую информацию в связи с ее громоздкостью. В дальнейшем целесообразно давать и более интегрированную характеристику вида, вводя для спектра валентностей количественные значения таких характеристик как преимущественно стеновалентные по отношению ко всем или большинству факторов (стенобионтные виды), преимущественно эвривалентные по большинству факторов (эврибионтные виды) и занимающие промежуточное положение (мезобионтные виды). Это определяет экологическую толерантность вида.

Следовательно, каждый вид обладает набором величин относительной ЭВ, число которых соответствует числу рассматриваемых факторов. При этом следует принять, что ЭВ любого вида будет составлять лишь часть шкалы, их сумма может быть больше единицы и представляет фрагмент экологической ниши (ФЭН) вида. Суммирование показателей относительной ЭВ вида возможно, так как сумма шкал может быть рассмотрена как гиперпространство экологических ниш всех видов, границы которого определяются границами шкал.

Если соотнести сумму ЭВ с суммой шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен единице, мы получим меру стено-эврибионтности или индекс толерантности вида (I_t). Его можно представить в виде формулы:

$$I_t = \Sigma \text{ЭВ} / \Sigma \text{ шкал (долей или \%)}.$$

Таким образом, количественную оценку толерантности можно выразить по-разному:

- последовательным рядом диапазонов, определенных по отношению к каждому фактору для каждого вида (экологические позиции видов);
- последовательным рядом цифр, отражающих ЭВ;
- последовательным рядом оценок, определяющих принадлежность вида к стено- (С), эври- (Э) или мезовалентной (М) фракциям;
- видовым спектром, отражающим вклад каждой фракции (%);
- формулой, включающей кодировку фракций, с указанием шкал, в которых эти фракции отмечены;
- индексом толерантности вида.

Далее по отношению к совокупности рассмотренных факторов было выявлено 5 групп толерантности: стенобионтные (С), гемистенобионтные (ГС), мезобионтные (М), гемиэврибионтные (ГЭ), эврибионтные (Э) виды. Распределение видов по группам толерантности можно производить, используя тот же принцип, что и для распределения видов по фракциям экологической валентности. К стенобионтным отнесены виды, у которых диапазон значений индекса толерантности составляет до 0,34 доли максимальной суммы шкал; гемистенобионтные – от 0,34 до 0,45; мезобионтные – от 0,45 до 0,56; гемиэврибионтные – от 0,56 до 0,67; эврибионтные – от 0,67 до 1,00. Чем больше I_t , тем, теоретически, выше возможность использования конкретного местообитания популяцией конкретного вида.

Общий объем материала – 411 видов из восьми экологотенотических групп: бореальной, боровой, неморальной, ольшанниковой – лесных и эко-

тонных опушечных сообществ бореальных и неморальных лесов европейской части России. Эти группы были проанализированы по отношению к 10 факторам по шкалам Д.Н. Цыганова (1983), что составляет 4110 экологических позиций, причем в 429 в случаях информация отсутствует, т.е. реально анализируемая выборка составляет 3681 позицию.

Каждый из 411 видов по положению в каждом из 10 перечисленных далее экологических факторов был отнесен к эвривалентным, стеновалентным или мезовалентным. Для всех восьми ЭЦГ построены спектры, выявляющие долю участия каждой фракции по каждой из 10 шкал. Далее шкалы были объединены в два типа: климатические, включающие четыре шкалы (ТМ – термоклиматическую, КН – континентальности климата, ОМ – омброклиматическую аридности–гумидности, СР – криоклиматическую) и почвенные, включающие пять шкал (НД – увлажнения почв, ТР – солевого режима почв, NT – богатства почв азотом, РС – кислотности почв, FH – переменности увлажнения почв). Особняком стоит шкала освещенности–затенения, LC.

3.6.2. Анализ ЭЦГ по соотношению стено-, мезо-, эвривалентных фракций (по отношению к каждому экологическому фактору)

1 тип – экологические шкалы, характеризующие климатические условия

Сопоставление спектров восьми ЭЦГ по **термоклиматической шкале (ТМ)**, насчитывающей 17 ступеней (Цыганов, 1983) (рис. 3.3), четко показывает преобладание фракций мезовалентных видов во всех случаях (от 64,7 до 93,8%), кроме бореальной опушечной группы, где доля участия составляет 39,2%. Фракция эвривалентных видов, как правило, минимальна (от 0,0 до 7,0) во всех ЭЦГ. Отсутствует эта фракция в нитрофильной опушечной группе. Только в нитрофильной лесной группе эвривалентная фракция составляет 19,5%. Стеновалентные позиции встречаются чаще: эта фракция доминирует в бореальной опушечной ЭЦГ, включая более половины относящихся к этой группе видов, в других ЭЦГ их доля колеблется в пределах от 6,3 до 31,7%.

Таким образом, к рассматриваемым ЭЦГ лесных и экотонных сообществ принадлежат константные виды, способные обитать в достаточно широких диапазонах термоклиматической шкалы по Д.Н. Цыганову (1983): от арктического до тропического климата (2–16 ступени шкалы). Однако, наиболее часто встречаются следующие диапазоны климатических условий: от бореального до средиземноморского (3–13 ступени шкалы). Такие высокие адаптационные возможности видов рассматриваемых ЭЦГ определяют их способность произрастать в сообществах разных растительных зон.

По омброклиматической шкале (ОМ), показывающей соотношение осадков и испарения в семи ЭЦГ, видна аналогичная картина доминирования мезовалентной (М) фракции, составляющей от 47,8 до 70,0%. Только в бореальной лесной ЭЦГ обнаружено незначительное преобладание стеновалентной (С) фракции (51,9%), см. рис. 3.3. Широта диапазонов видов семи ЭЦГ сопоставима с полной шкалой, включающей 15 ступеней; наиболее часто встречается диапазон мезоаридного-гумидного климата (6–11 ступени шкалы), при котором разница количества выпадаемых осадков за год и количества испаряемой воды составляет от –400 до +400 мм/год.

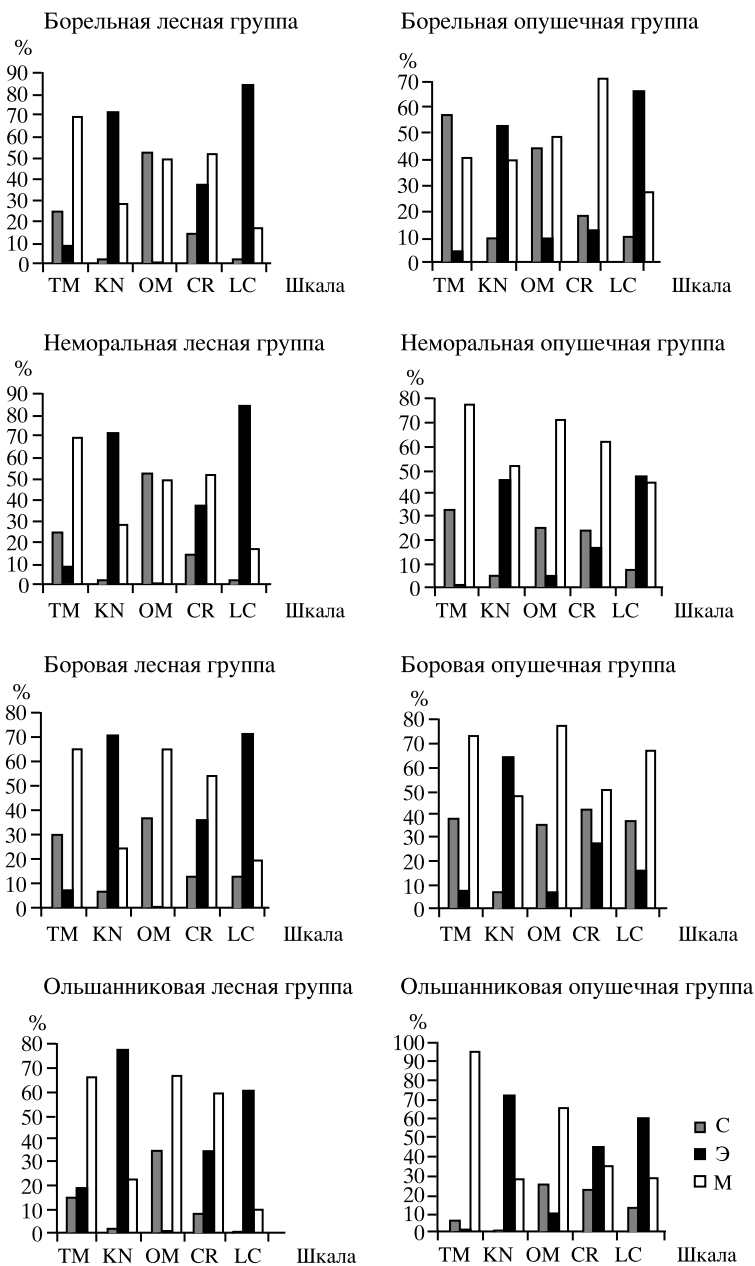


Рис. 3.3. Доли участия стено- (С), эври- (Э) и мезовалентных (М) видов разных ЭЦГ по отношению к климатическим экологическим факторам и к фактору освещенности-затенения: термоклиматический (ТМ), континентальности климата (KN), омброклиматический аридности-гумидности климата (OM), криоклиматический (CR), освещенности-затененности (LC)

По криоклиматической шкале (CR) в большинстве ЭЦГ преобладает фракция мезовалентных видов: от 34,4 до 69,5% (см. рис. 3.3). Это подтверждает и максимальный диапазон, составляющий от 1-й до 14-й ступени, минимальный – от 8-й до 10-й ступени шкалы. Минимальное участие в ЭЦГ занимают либо стеновалентные виды (в бореальной, боровой и ольшанниковых лесных), либо эвривалентные – в трёх остальных (в бореальной, неморальной, боровой опушечных) ЭЦГ.

Совершенно иную картину представляет **шкала континентальности (KN)**: большинство видов эвривалентны (от 40,0 до 72,7%), крайне мало стеновалентных (от 0,0 до 6,7%). При этом у всех групп максимально возможный диапазон составляет от 93,0 до 100% (см. рис. 3.3). Это свидетельствует о достаточной приспособленности видов всех изученных ЭЦГ к континентальному климату Европейской России.

Таким образом, сравнительный анализ четырех шкал, характеризующих климатические факторы местообитаний популяций видов рассматриваемых восьми ЭЦГ однозначно выявил доминирование мезо- и реже – эвривалентных видов. Минимальный процент стеновалентных видов или их отсутствие – косвенное доказательство достаточно широких адаптационных возможностей рассматриваемых ЭЦГ к различным вариациям климатопы в экосистемах умеренного климата.

II тип – экологические шкалы, характеризующие почвенные условия

В рассматриваемых восьми ЭЦГ распределение видов по стено-, мезо-, эвривалентным фракциям неодинаково (рис. 3.4).

Полное доминирование мезовалентных фракций во всех ЭЦГ выявлено **по шкалам кислотности почвы (RC)** и **богатства почв азотом (NT)**. В последнем случае в бореальной опушечной ЭЦГ отмечен единственный вариант спектра, когда все виды принадлежат М-фракции.

По солевому режиму (TR) в пяти ЭЦГ также преобладают мезовалентные виды, а в трех ЭЦГ (бореальной и неморальной опушечных и лесной неморальной) – стеновалентные (см. рис. 3.4).

Несколько иначе выглядят спектры фракций ЭЦГ **по шкале увлажнения почв (HD)**: в пяти ЭЦГ доминируют стенобионтные виды (от 52,9% до 75,4%), только трех преобладают мезовалентные: их участие максимально в бореальных и неморальных лесных и опушечных ЭЦГ. Эврибионтных видов практически нет. Таким образом, по фактору увлажнения почвы более половины видов исследованных ЭЦГ имеют достаточно узкие диапазоны, что подтверждает их меньшую лабильность при резких колебаниях увлажнения почв.

По шкале переменности увлажнения (FH) в ЭЦГ преобладают мезовалентные виды, а стеновалентные доминируют в ольшаниковых (лесных и опушечных) и борových опушечных группах, составляя около 30% общего числа видов в группе. Следовательно, факторы увлажнения и отчасти переменности увлажнения почвы могут выступать в роли лимитирующих для стеновалентных видов анализируемых ЭЦГ.

В то же время, по фактору почвенного богатства азотом (NT) стеновалентные виды в лесных и опушечных ЭЦГ практически отсутствуют, что

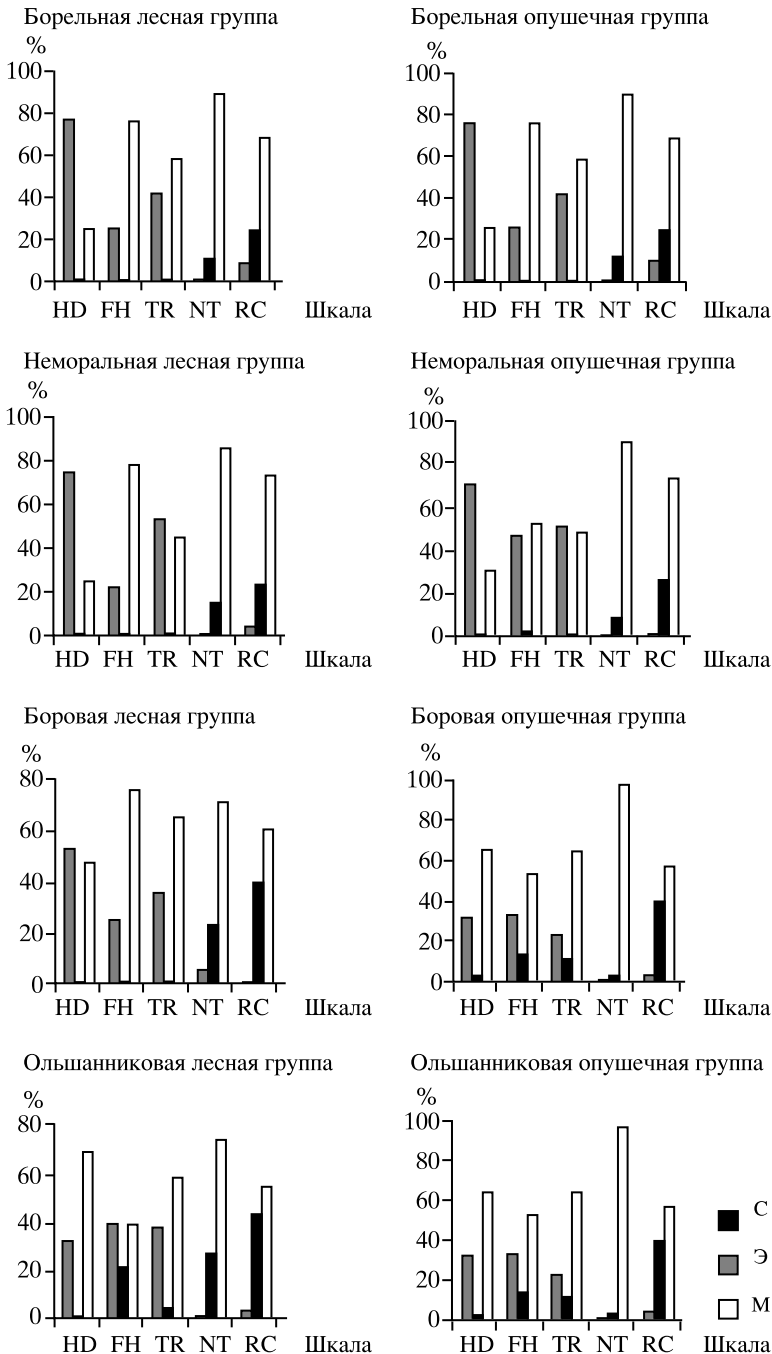


Рис. 3.4. Доли участия стено- (С), эври- (Э) и мезовалентных (М) видов разных ЭЦГ по отношению к почвенным экологическим факторам: увлажнения почв (HD), переменности увлажнения почв (FH), солевого режима (TR), богатства почв азотом (NT), кислотности почв (RC)

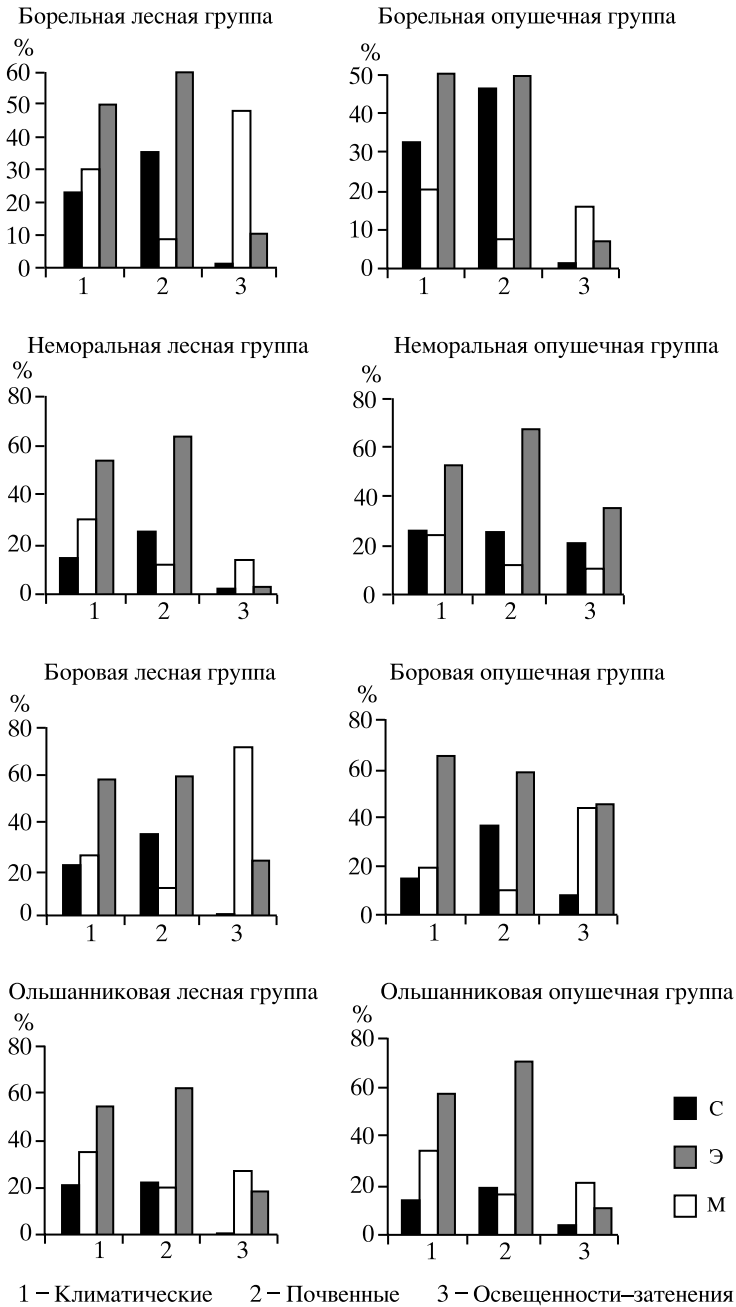


Рис. 3.5. Доли участия стено- (С), эври- (Э) и мезовалентных (М) видов разных ЭЦГ по отношению к группам климатических (1), почвенных (2) факторов в целом и к фактору освещенности–затенения (3)

позволяет предположить широкий диапазон адаптаций рассматриваемых видов, как к бедным, так и к богатым азотом почвам.

Особое место занимает **шкала освещенности–затенения (LC)**, по которой в пяти ЭЦГ преобладают эвривалентные виды, а в трех ЭЦГ (неморальные и боровые опушечные, ольшанниковые лесные) – мезовалентные (см. рис. 3.3). При этом во всех ЭЦГ сравнительно мал и резко различен процент участия стеновалентных видов: от 0 до 30,5%. Следовательно, результаты анализа подтверждают, что лесные и опушечные виды практически всех ЭЦГ приспособлены к обитанию в широких диапазонах освещенности–затенения, так как занимают различные микросайты как под пологом деревьев первого яруса, так и на лесных полянах и в экотонных опушечных ценозах.

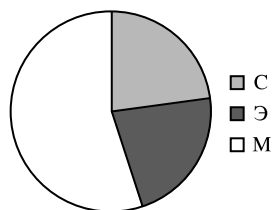


Рис. 3.6. Доли стеновалентных, мезовалентных и эвривалентных видов в анализируемой выборке из 411 видов

В обобщенном спектре почвенных шкал, как и в обобщенном спектре климатических шкал на первом месте стоит мезовалентная фракция (рис. 3.5), на втором – стеновалентная (от 17,5 до 45,2%) с максимумом в бореальной опушечной ЭЦГ. Участие эвривалентных видов в почвенных шкалах в 2,5 раза меньше (10,5%) по сравнению с таковым в климатических шкалах. В конкретных почвенных шкалах (HD, FH, TR, NT, RC) показатели этой фракции варьируют от 6,8 до 18,5%, причем максимальное участие – в опушечной ольшанниковой ЭЦГ, минимальное – в боровой опушечной ЭЦГ.

Сравнительный анализ наборов спектров разных фракций восьми ЭЦГ суммарно по обобщенному климатическому типу (см. рис. 3.5) показал доминирование мезовалентных видов, за исключением шкалы континентальности климата KN, где господствуют эвривалентные виды. Минимальный процент стеновалентных видов или их отсутствие – косвенное доказательство достаточно высокой толерантности представителей всех ЭЦГ к вариациям умеренно континентального климата Восточной Европы.

Если объединить все климатические и почвенные шкалы и шкалу освещенности и построить обобщенный спектр по фракциям для всех ЭЦГ (см. рис. 3.5), то мезовалентная фракция сохранит господствующее положение, доля стеновалентных видов несколько увеличится по сравнению со спектром климатических шкал, а доля эвривалентных видов сократится (до 21,9%). В целом соотношение фракций можно определить как 2 : 1 : 1, что свидетельствует о доминировании видов, способных освоить около 40–60% диапазона каждого экологического фактора (рис. 3.6).

3.6.3. Анализ видовых наборов экологических валентностей по десяти факторам для оценки толерантности видов разных ЭЦГ

Еще один аспект исследований – выявление специфики экологических потенций константных видов разных ЭЦГ при совокупном воздействии десяти экологических факторов.

Анализ модельных видов доказывает необходимость представить вариативность экологической валентности не только по отношению к каждому фактору, но и интегрально.

Число стено-, мезо-, эвривалентных позиций изученных видов варьирует в значительных пределах (табл. 3.20–3.22).

Константные виды всех ЭЦГ, как правило, проявляют эври-, стено- и мезовалентность по отношению к разным факторам. У большинства константных видов доминирует М-фракция, одновременно проявляется эвривалентность, хотя бы по 1–3 шкалам. Стенобионтность у многих отмечена в 1–2 шкалах, хотя в ряде случаев выражена более часто: например, по трем шкалам – у *Carex pilosa*, *Galium odoratum*, *Luzula pilosa*; по четырем – у *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*; по пяти – у *Aristolochia clematitis*, *Gymnophylla altissima*, *Mercurialis perennis*; по шести – у *Anthyllis vulneraria*, *Potentilla goldbachii*. Относительное участие видов (%) с разной степенью проявления стеновалентных и гемистеновалентных позиций представлено в табл. 3.23.

В анализируемой выборке обнаружены более редкие варианты: полное отсутствие стеновалентности или гемистеновалентности (см. табл. 3.23).

Предложенный нами индекс толерантности позволяет распределить виды рассмотренных выше ЭЦГ по 5 группам стено-эврибионтности (табл. 3.24). Среди них преобладает группа мезобионтных видов, второе место занимают гемиэврибионтные виды.

Расчеты индексов толерантности для видов рассмотренных восьми ЭЦГ выявило интересную закономерность. Все доминирующие и содоминирующие виды по величине I_t являются эври-, гемиэври- или мезобионтными с редкими проявлениями стеновалентности.

В лесных фитоценозах из неморальной ЭЦГ среди деревьев первого яруса к ним относятся *Quercus robur* – 0,63 (ГЭ, Co), *Ulmus glabra* – 0,65 (ГЭ, C₁), *Tilia cordata* – 0,62 (ГЭ, Co);

из бореальной – *Picea abies* – 0,43 (ГС, C₂), *P. obovata* – 0,54 (М, C₃), *Betula pendula* – 0,62 (ГЭ, Co), *Sorbus aucuparia* – 0,72 (Э, C₁);

из боровой – *Pinus sylvestris* – 0,63 (ГЭ, C₁);

из нитрофильной – *Alnus incana* – 0,49 (М, C₁), *A. glutinosa* – 0,52 (М, C₁).

Среди деревьев – доминантов и содоминантов второго яруса и кустарников третьего яруса такие же высокие индексы толерантности отмечены у неморальных видов *Acer platanoides* – 0,61 (ГЭ, C₁), *A. campestre* – 0,61 (ГЭ, C₁), *Sambucus nigra* – 0,67 (Э, Co); из боровой ЭЦГ – *Juniperus communis* – 0,63 (ГЭ, C₁), *Genista tinctoria* – 0,48 (М, C₂); из бореальной ЭЦГ *Frangula alnus* – 0,54 (М, Co), из нитрофильной ЭЦГ *Ribes nigrum* – 0,50 (М, C₁).

Доминанты травяно-кустарничкового яруса также могут быть отнесены к эври- и мезобионтным группам с высоким I_t :

в неморальной ЭЦГ *Pulmonaria obscura* – 0,6 (ГЭ, C₂), *Mercurialis perennis* – 0,54 (М, C₃), *Convallaria majalis* – 0,53 (М, Co), *Carex pilosa* – 0,5 (М, C₃);

Таблица 3.20

**Распределение эвривалентных позиций видов разных ЭЦГ
по отношению к экологическим факторам**

ЭЦГ (число видов)	Число эвривалентных позиций по отношению к различным факторам			
	климатические факторы			
	ТМ	KN	OM	CR
Бореальные опушечные (23)	1	12	2	3
Неморальные опушечные (91)	2	41	4	15
Боровые опушечные (60)	4	33	3	14
Ольшанниковые опушечные (32)	0	23	3	14
Бореальные лесные (57)	4	40	0	21
Неморальные лесные (90)	5	56	7	16
Боровые лесные (17)	1	12	0	6
Ольшанниковые лесные (41)	8	32	0	14
<u>Число позиций</u>	<u>25</u>	<u>249</u>	<u>19</u>	<u>103</u>
(%)	(3,1)	(30,8)	(2,4)	(12,7)

Таблица 3.21

**Распределение стеновалентных позиций видов разных ЭЦГ
по отношению к экологическим факторам**

ЭЦГ (число видов)	Число стеновалентных позиций по отношению к различным факторам			
	климатические факторы			
	ТМ	KN	OM	CR
Бореальные опушечные (23)	13	2	10	4
Неморальные опушечные (91)	20	4	20	21
Боровые опушечные (60)	19	3	16	21
Ольшанниковые опушечные (32)	2	0	7	7
Бореальные лесные (57)	14	1	27	7
Неморальные лесные (90)	20	2	22	27
Боровые лесные (17)	5	1	5	2
Ольшанниковые лесные (41)	6	0	12	3
<u>Число позиций</u>	<u>99</u>	<u>13</u>	<u>119</u>	<u>92</u>
(%)	(11,6)	(1,5)	(14,0)	(10,8)

Таблица 3.22

**Распределение мезовалентных позиций видов разных ЭЦГ
по отношению к экологическим факторам**

ЭЦГ (число видов)	Число мезовалентных позиций по отношению к различным факторам			
	климатические факторы			
	ТМ	KN	OM	CR
Бореальные опушечные (23)	9	9	11	16
Неморальные опушечные (91)	69	46	56	54
Боровые опушечные (60)	37	24	35	25
Ольшанниковые опушечные (32)	30	9	18	11
Бореальные лесные (57)	39	16	25	29
Неморальные лесные (90)	65	32	53	47
Боровые лесные (17)	11	4	9	9
Ольшанниковые лесные (41)	27	9	23	24
<u>Число позиций</u>	<u>287</u>	<u>149</u>	<u>230</u>	<u>215</u>
(%)	(14,2)	(7,4)	(11,4)	(10,6)

Число эвивалентных позиций по отношению к различным факторам						Сумма (%)
почвенные факторы					LC	
HD	FH	TR	NT	RC		
1	0	0	0	4	15	38(4,7)
1	1	1	7	20	42	134(16,6)
3	0	4	4	14	8	87(10,8)
1	3	4	1	12	19	80(9,9)
0	0	0	5	11	47	128(15,8)
1	0	2	13	20	69	189(23,4)
0	0	0	4	6	12	41(5,1)
0	4	2	10	16	25	111(13,7)
7	8	13	44	103	237	808
(0,9)	(1,0)	(1,6)	(5,4)	(12,7)	(29,3)	

Число стеновалентных позиций по отношению к различным факторам						Сумма (%)
почвенные факторы					LC	
HD	FH	TR	NT	RC		
15	2	13	0	3	2	64(7,5)
63	18	43	1	1	6	197(23,1)
20	15	21	1	4	18	138(16,2)
10	7	7	0	1	4	45(5,3)
43	4	24	0	4	1	125(14,7)
67	4	47	0	4	0	193(22,7)
9	2	6	1	0	2	33(3,8)
13	7	15	0	1	0	57(6,7)
240	59	176	3	18	33	852
(28,2)	(6,8)	(20,7)	(0,4)	(2,1)	(3,9)	

Число мезовалентных позиций по отношению к различным факторам						Сумма (%)
почвенные факторы					LC	
HD	FH	TR	NT	RC		
7	3	10	11	4	6	86(4,3)
27	20	41	67	54	43	477(23,6)
37	14	34	46	34	33	319(15,7)
20	11	20	29	17	9	174(8,6)
14	12	33	38	31	9	246(12,2)
22	14	40	74	65	21	433(21,4)
8	6	11	12	9	3	82(4,1)
28	7	23	27	20	16	204(10,1)
163	87	212	304	234	140	2021
(8,1)	(4,3)	(10,5)	(15,0)	(11,6)	(6,9)	

Таблица 3.23

Распределение изученных видов растений ЭЦГ по степени стенобионтности и гемистенобионтности

ЭЦГ	Стеновалентные позиции										Гемистенобионтные позиции				
	С ₀ , %	С ₁ , %	С ₂ , %	С ₃ , %	С ₄ , %	С ₅ , %	С ₆ , %	ГС ₀ , %	ГС ₁ , %	ГС ₂ , %	ГС ₃ , %	ГС ₄ , %	ГС ₅ , %		
Бореальные лесные (57)	8,8	28,1	28,1	26,3	5,3	3,4	0	28,1	31,6	24,6	12,3	3,4	0		
Бореальные опушечные (23)	8,7	21,7	21,7	4,3	30	13,2	0	26,2	17,4	34,8	13	4,3	4,3		
Неморальные лесные (90)	10	33,3	36,7	16,7	3,3	0	0	14,4	40	27,8	10	5,6	2,2		
Неморальные опушечные (91)	15,4	24,3	26,4	19,8	9,9	2,1	2,1	9,9	38,5	30,8	14,3	5,5	1		
Боровые лесные (17)	17,8	35,3	35,3	4,3	4,3	0	0	17,6	23,5	41,2	5,9	11,8	0		
Боровые опушечные (60)	10,5	28,1	26,3	14	7	12,3	1,8	7	24,6	22,8	31,6	10,5	3,5		
Ольшаниковые лесные (41)	31,7	26,8	21,9	12,2	7,4	0	0	19,5	43,9	24,4	7,3	4,9	0		
Ольшаниковые опушечные (32)	31,3	34,4	15,6	12,5	3,1	3,1	0	25	25	28,1	12,5	9,4	0		
Число позиций (%)	$\frac{66}{(16,1)}$	$\frac{116}{(28,2)}$	$\frac{115}{(28)}$	$\frac{65}{(15,8)}$	$\frac{34}{(8,3)}$	$\frac{12}{(2,9)}$	$\frac{3}{(0,7)}$	$\frac{70}{(17)}$	$\frac{139}{(33,9)}$	$\frac{115}{(28)}$	$\frac{54}{(13,1)}$	$\frac{26}{(6,3)}$	$\frac{7}{(1,7)}$		

Примечание. С₀ – отсутствие стеновалентных позиций по всем факторам; стеновалентные позиции по одному (С₁), по двум (С₂), по трем (С₃), по четырем (С₄), по пяти (С₅), по шести (С₆) из десяти рассмотренных экологических факторов; ГС₀ – отсутствие гемистеновалентных позиций по всем факторам; гемистеновалентные позиции по одному (ГС₁), по двум (ГС₂), по трем (ГС₃), по четырем (ГС₄), по пяти (ГС₅) из 10 рассмотренных экологических факторов

Соотношение видов с различной степенью экологической толерантности в ЭЦГ

ЭЦГ (число видов)	С, %	ГС, %	М, %	ГЭ, %	Э, %
Бореальные лесные (57)	0	5,3	36,8	56,1	1,8
Бореальные опушечные (23)	39,2	21,7	26,1	8,7	4,3
Неморальные лесные (90)	0	1,1	52,3	44,4	2,2
Неморальные опушечные (91)	1,1	20,9	51,6	25,3	1,1
Боровые лесные (17)	0	16,7	50	33,3	0
Боровые опушечные (60)	5	38,3	46,7	8,3	1,7
Ольшанниковые лесные (41)	2,4	17,1	43,9	26,8	9,8
Ольшанниковые опушечные (32)	0	34,4	40,6	25	0
Общее число исследованных видов (411)	14	71	189	127	10
<i>Примечание.</i> Виды: С – стенобионтные, ГС – гемистенобионтные; М – мезобионты; ГЭ – гемизэврибионты; Э – эврибионты.					

в бореальной – *Pyrola rotundifolia* – 0,63 (ГЭ, С₃), *Oxalis acetosella* – 0,62 (ГЭ, С₁), *Vaccinium myrtillus* – 0,61 (ГЭ, С₁), *Trientalis europaea* – 0,54 (М, С₁), *Majanthemum bifolium* – 0,52 (М, С₂), *Daphne mezereum* – 0,49 (М, С₁);

в боровой – *Arctostaphylos uva-ursi* – 0,63 (ГЭ, С₂), *Veronica officinalis* – 0,63 (ГЭ, С₁), *Antennaria dioica* – 0,56 (ГЭ, С₂), *Calluna vulgaris* – 0,53 (М, С₁), *Vaccinium vitis-idaea* – 0,48 (М, С₁);

в нитрофильной ЭЦГ *Mentha arvensis* – 0,83 (Э, С₀), *Deschampsia cespitosa* – 0,71 (Э, С₀), *Epilobium palustre* – 0,69 (Э, С₀), *Stellaria media* – 0,69 (Э, С₃), *Ranunculus repens* – 0,68 (Э, С₁), *Aegopodium podagraria* – 0,61 (ГЭ, С₁), *Lysimachia nummularia* – 0,60 (ГЭ, С₁).

Это позволяет предположить, что основными ценозообразователями и доминантами травяно-кустарничкового яруса могут быть только виды, проявляющие высокую толерантность к большинству рассмотренных экологических факторов. Стеновалентные позиции у них отсутствуют или встречаются по одному–двум факторам как редкое исключение. Вероятно, экологическая толерантность дает значительные преимущества в межвидовой конкуренции, способствует активному распространению в разных местообитаниях (фитоценозах), расширению ареала вида, определяет устойчивость при антропогенных и экологических стрессах.

Высокий индекс толерантности более часто встречается в опушечных неморальных, боровых, лесных бореальных и ольшанниковых ЭЦГ, в остальных ЭЦГ они единичны. Особенно интересно, что подобные случаи нередко сочетаются с высокими показателями эвривалентности по ряду факторов и широким ареалом видов (Флора Европейской части России. Т. 1–10, 1976–1995). Но только в двух ЭЦГ – ольшанниковой лесной и боровой опушечной – есть виды и с крайне низким индексом толерантности: *Viola uliginosa* – 0,19 (AlnF) и *Gypsophyla altissima* – 0,29 (BrEg). Однако многие стенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, как правило, выступают в роли ассектаторов, становятся редкими и исчезающими видами, так как сочетание необходимых узких диапазонов многих факторов встречается значительно реже и менее устойчиво. В известной степени это относится и к гемистенобионтам.

Мезо- и гемиеврибионты, составляя большинство в рассмотренных ЭЦГ, объединяют признаки стено- и эврибионтности, причем сочетания их экологических позиций, а, следовательно, и значения ЭВ, могут быть различными. Их роль – заполнение свободных фрагментов экотопов, способность мирно жить с другими видами.

Дальнейшая работа с диапазонными шкалами должна включать пополнение отсутствующей информации об экологических характеристиках видов, расширение перечня анализируемых экологических факторов и составление новых шкал: стандартизация шкал, оценки эколого-ценотических, экологических групп видов, группы биоморф, феноритмогрупп, синузий, наборов «верных видов», используемых для флористической классификации и более широкое их использование при описании растительного покрова. Создаваемые банки геоботанических описаний могут быть использованы для решения этих задач. Одновременно развитие предложенного экологического анализа будет способствовать выявлению экологических факторов, определяющих как оптимальное, так и критическое состояние популяций, уточнение состава ЭЦГ, выявление путей сохранения и восстановления фитоценозов и экосистем.

3.7. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса

3.7.1. Классификация ареалов современной флоры

Географический анализ флоры региона базируется на классификации ареалов конкретных видов. Ареал – характеристика вида, которая несет информацию об его распространении и позволяет исследовать генезис вида и его отношения со средой. Сравнение ареалов разных видов дает возможность выявить группы, близкие по истории появления и развития на данной территории (Толмачев, 1952, 1962). Предпринятая в данном разделе попытка построения классификации ареалов части видов лесного пояса Восточной Европы позволяет сделать предположения о закономерностях формирования флоры бореальных, неморально-бореальных и неморальных лесов и определить соотношение исторических и экологических факторов в распространении видов данной флоры.

Прежде чем приступить к классификации ареалов видов растений, надо отметить основные факторы, определяющие характер формирования современной флоры лесного пояса Европейской России. Для большинства видов трав и кустарников характерно преобладание обширных по площади ареалов, далеко выходящих за пределы Восточной Европы. Для того, чтобы выявить основные различия ареалов и сгруппировать их, подробно проанализированы границы. Это дало возможность сформировать группы по принципу биогеографических координат; принцип анализа предложен А.И. Толмачевым (1952) и более подробно разработан Б.А. Юрцевым (1968). При определении биогеографических координат виды объединяются на основе совпадения широтных и меридиональных границ ареалов.

Проанализировано 470 видов сосудистых растений лесного пояса Восточной Европы из лесных описаний. Границы ареалов определены по сводке «Флора СССР» в соответствии с флористическими районами СССР и занесены в компьютерную базу данных (БД).

На первом этапе обработки БД были выделены *группы* ареалов по *широтному принципу* – на основе расположения их северных границ. Ареалы всех видов разделены на три группы:

1 – гипарктическая (тундровая) – северные границы ареалов заходят в тундры;

2 – бореальная (таежная) – границы заходят в лесотундры;

3 – неморальная (широколиственная) – границы заходят в южную тайгу.

Затем были выделены группы ареалов по *меридиональному принципу* – на основе расположения западных и восточных границ их ареалов:

А – европейская – восточные границы ареалов проходят по Уралу;

Б – европейско-западносибирская – восточные границы ареалов проходят по Енисею;

С – евразийская – восточные границы ареалов проходят по Дальнему Востоку;

Д – евразийско-американская – ареалы охватывают Евразию и Северную Америку.

Сравнение ареалов «широтных» и «меридиональных» групп видов позволило объединить их в четыре класса (табл. 3.25):

I – *Европейский бореально-неморальный класс* (70–80% видов обитает в бореальной полосе и 20–30% видов заходит в неморально-бореальную и неморальную полосы);

II – *Европейско-западносибирский бореальный класс* (более 80% видов растет в бореальной полосе и 10–15% видов захватывают и лесотундру);

III – *Евразийский гипарктическо-бореальный класс* (40–50% видов растет в бореальной полосе, 50–60% видов выходят и в лесотундру);

IV – *Евразийско-американский гипарктическо-бореальный класс* (20% видов обитает в бореальной полосе, 80% видов заходит и в лесотундру).

Регионы, перечисленные в табл. 3.25, характеризуют области сплошного распространения видов каждого класса. Однако многие рассматриваемые виды распространены, кроме того, и в горных районах (Кавказ, горы Средней Азии, Алтай, горы Южной Сибири и Дальнего Востока), что необходимо учитывать при анализе их флорогенетических связей. Кроме того, следует отметить, что область распространения изученных видов не ограничивается территорией Восточной Европы и бывшего СССР.

Проанализировав распространение каждого вида исследуемой флоры за пределами территории бывшего СССР, мы выделили *четыре основных типа флористических связей* со смежными и отдаленными территориями:

1) западноевропейский; 2) средиземноморско-малоазиатский (связь со Средиземноморьем, Балканами, Малой Азией); 3) дальневосточный (связь с российским Дальним Востоком, Монголией, Китаем, Японией); 4) североамериканский.

Таким образом, кроме обозначенных в табл. 3.25 территорий бывшего СССР, ареалы видов первого типа включают районы северной, средней и атлантической Европы, ареалы видов второго типа – горы Балкан-

Основные классы ареалов флоры лесного пояса

№ п/п	Классы ареалов	Регионы
1	Европейский бореально-неморальный	Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский
2	Европейско-западносибирский бореальный	Арктический Европейский, Арктический Сибирский, Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский, Обский, Верхне-Тобольский, Иртышский
3	Евразийский гипарктическо-бореальный	Арктический Европейский, Арктический Сибирский, Чукотский, Анадырский Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский, Обский, Верхне-Тобольский, Иртышский, Енисейский, Лено-Колымский, Аяно-Саянский, Алтайский, Даурский, Охотский, Удский, Зее-Буреинский, Уссурийский
4	Евразийско-американский гипарктическо-бореальный	Арктический Европейский, Арктический Сибирский, Чукотский, Анадырский Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский, Обский, Верхне-Тобольский, Иртышский, Енисейский, Лено-Колымский, Аяно-Саянский, Алтайский, Даурский, Охотский, Удский, Зее-Буреинский, Уссурийский
<i>Примечание:</i> Регионы приведены по сводке: «Флора СССР, т. 1, 1935 г.»		

Таблица 3.26

Доля видов, ареалы которых относятся к разным классам и подклассам, в составе анализируемой совокупности видов лесного пояса Восточной Европы, %

Подклассы	Классы			
	I	II	III	IV
Западноевропейский	9	7	7	–
Средиземноморско-малоазиатский	13	13	11	–
Дальневосточный	–	–	17	–
Североамериканский	–	–	–	13
В целом по классу	22	20	35	23
<i>Примечание.</i> Классы ареалов: I – европейский бореально-неморальный, II – европейско-западносибирский бореальный, III – евразийский гипарктическо-бореальный, IV – евразийско-американский гипарктическо-бореальный.				

ского полуострова и Малой Азии, ареалы видов третьего типа – Монголию, Китай, Японию, а четвертого – связывают Евразию и Северную Америку.

На основании установленных типов флористических связей в пределах каждого класса ареалов выделены подклассы (табл. 3.26). Как видно из таблицы, большая доля видов принадлежит евразийскому классу, остальные классы представлены примерно в равных долях. Помимо наибольшей доли видов в анализируемой совокупности, евразийский класс характеризуется

Таблица 3.27

Доля видов разных эколого-ценотических групп в пределах анализируемой совокупности видов лесного пояса Восточной Европы, ареалы которых относятся к разным классам и подклассам (%)

Класс ареалов	I			II		III			IV			
	1	2	Сумма	1	2	Сумма	1	2		3	Сумма	В целом по классу
ЭЦГ:												
Br	4,5	9	5	3	6	5	7,5	7,7	7,5	8	19,5	
Nm	29	47	38	26	33	30	37,5	33,4	16	26	14,5	
Nt	4,5	6,5	7	10	8	9	5	7,7	17	12	13,5	
Pn	10	-	5	16	4	9	5	2,5	5	7,5	8	
Ox	2	4	3	3	2	2	-	-	-	-	-	
Md	41,5	27	34	29	32	31	37,5	38,5	37	37	20,5	
Wt	8,5	6,5	8	13	12	13	10	7,7	15	12	24	
Ad	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	
Всего	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
В том числе:												
F	17	53	33	22	35	27,5	20	38	22	27	45	
Eg	33	13	25	39	18	27,5	32,5	18	25	26	10,5	

Примечание. Классы ареалов: I – европейский бореально-неморальный, II – европейско-западносибирский бореальный, III – евразийский типологически-бореальный, IV – евразийско-американский гипоарктически-бореальный.

Подклассы ареалов: 1 – западноевропейский, 2 – средиземноморско-малоазиатский, 3 – дальневосточный ЭЦГ; Br – бореальная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Pn – боровая (в каждой из первых четырех групп объединены лесные и опушечные виды); Ox – байрачных лесов, Md – разных лугов и степей, Wt – низинных болот, земноводных (прибрежно-водных) видов, внутриводных видов и видов свежего аллювия; Ad – адвентивные виды, F – все лесные виды; Eg – все опушечные виды

еще и наличием видов почти во всех подклассах. Хотя выборка (470 видов) явно мала для того, чтобы сделать заключение об ареалогической структуре флоры лесного пояса Восточной Европы в целом, все же следует обратить внимание на то, что евразийские и евразийско-американские виды, характеризующие ядро древней (тургайской, по А.И. Толмачеву, 1954) флоры умеренного пояса северного полушария, вместе составляют более половины (58%) исследованных видов. Это косвенно подтверждает правомерность представлений о наличии на территории Восточной Европы плейстоценовых рефугиумов (Морозова, Кожаринов, 2001).

Ареалогический анализ флоры лесного пояса Европейской России проведен совместно с анализом ее эколого-ценотической структуры (см. раздел 3.2). В результате, в пределах анализируемой совокупности видов лесного пояса Восточной Европы, выявлены следующие закономерности распределения эколого-ценотических групп видов, ареалы которых относятся к разным классам и подклассам (табл. 3.27).

Во всех классах доля лесных (F) и опушечных (Eg) видов составляет немногим более половины от 470 видов. При этом надо подчеркнуть, что анализировались виды из геоботанических описаний только лесных сообществ. Это свидетельствует о гетерогенном характере эколого-ценотической структуры флоры лесного пояса. Как было показано в главе 1, гетерогенность среды сообществ – следствие средообразующей деятельности ключевых видов растений и животных. Хотя современные леса и представлены сообществами, находящимися в основном на ранних стадиях демутиаций и не обладающими, в полной мере, природной гетерогенностью, она в некоторой степени имитируется антропогенными преобразованиями.

В первых трех классах доли лесных и опушечных видов примерно равны. В четвертом классе (евразийско-американском) доля лесных (F) видов значительно больше, чем опушечных (Eg). Причины этого соотношения пока не ясны, для их выяснения требуются дополнительные исследования, в первую очередь, расширения БД по ареалам.

Анализ соотношений видов семи основных ЭЦГ (от Vg до Wt) показывает (см. табл. 3.27), что в первых трех классах самые большие доли у неморальной (Nm в целом, включая лесные и опушечные виды) и обобщенной луговой (Md в целом, включая луговые и степные виды) групп. Доля последней сходна с такой, рассчитанной на основе определения принадлежности к конкретной ЭЦГ у 1456 видов из геоботанических описаний лесных сообществ Восточной Европы (см. табл. 3.27). Доля неморальных видов в нашей выборке значительно выше, что может быть объяснено недостатком данных. Однако и при значительно более полной выборке (1456 видов), доля неморальных видов в 2,0–2,5 раза выше, чем доли остальных лесных групп (см. табл. 3.27).

В последнем классе доли бореальных, неморальных, нитрофильных и обобщенной луговой групп близки по значениям, причем доля бореальных видов выше, чем неморальных. Вопрос о том, представляет ли это соотношение специфику класса или особенность выборки, пока остается открытым.

Некоторые соотношения видов разных ЭЦГ в подклассах одного класса весьма интересны для формирования представлений о генезисе ареалов ви-

дов разных ЭЦГ. Так, доля неморальных видов максимальна в средиземно-морско-малоазиатском подклассе европейского бореально-неморального класса (см. табл. 3.27) и минимальна в дальневосточном подклассе евразийского гипарктическо-бореального класса. Можно предположить, что происхождение неморальных элементов в большой степени связано с горными территориями Средиземноморья и Малой Азии.

Значения долей обобщенной луговой группы близки в пределах выделенных классов и подклассов. Вероятно, виды светлых местообитаний, связанные в своем генезисе с крупными дикими стадными фитофагами, господствовавшими на равнинных территориях Евразии с конца плейстоцена и в плейстоцене, сохранились на тех участках их древнего ареала, где ландшафтная структура территории и способ хозяйствования в голоцене способствовали этому.

Сходная эколого-ценотическая структура совокупностей видов, существенно различающихся по типам ареалов, может быть свидетельством сходной функциональной организации лесных ландшафтов, обусловленной однотипными средообразующими воздействиями ключевых видов разных таксонов.

Все многообразие ареалов видов растений восточноевропейских лесов можно разделить на две большие группы: *сплошные (целостные)* и *прерывистые (дизъюнктивные)*. Исходя из гипотезы целостности первичного ареала, можно рассматривать прерывистые ареалы как результат нарушения когда-то непрерывного распространения видов вследствие изменений природной среды или антропогенных воздействий на протяжении третичного и особенно четвертичного периодов. Вместе с тем разнообразие типов ареалов может быть также функцией специфических реакций организмов на изменение условий существования. Согласно И.К. Пачоскому (1910) и А.И. Толмачеву (1958), расчленение некогда целостного ареала может произойти в результате развития самого вида, в результате его адаптации к местным природным условиям и приводящим к замещению его другим – производным от первого – видом на некоторой части его ареала.

Упомянутые сплошные ареалы можно так назвать лишь условно. Известно, что в пределах сплошного ареала вид распространен не непрерывно, а только в местообитаниях, отвечающим его экологическим потребностям («кружево ареала»). Подробное изучение распространения видов внутри ареала, исследование особенностей размещения и обилия видов в связи с особенностями среды (на разных элементах рельефа, разных почвах) и в разных растительных сообществах, привело к формированию представлений об эколого-фитоценотическом оптимуме вида (Носова, 1973, 1983).

При выяснении эколого-фитоценотического оптимума вида в современном растительном покрове необходимо четко разделять природные причины отсутствия видов в тех или иных местообитаниях, экотопические и антропогенные. Последние могут быть экотопическими (отсутствие ясеня обыкновенного в большинстве широколиственных лесов, почвы которых сильно обеднены в результате многочисленных рубок); ценотическими (отсутствие березы и осины в сомкнутых ельниках, где отсутствуют окна и ВПК); диаспорическими (отсутствие липы в лесах, сформировавшихся на месте больших пашен, в связи с очень медленными темпами расселения).

Сукцессионное состояние большинства современных лесных сообществ и сложная история их многовекового преобразования на территории Восточной Европы сильно затрудняют выяснение причин отсутствия видов в тех или иных местообитаниях и вербальную реконструкцию «кружева ареала». Так, изучение особенностей распространения *Anemone nemorosa* и эксперименты, проведенные в ельниках, березняках и осинниках, сформированных рубками, показало, что ведущим фактором, ограничивающим внедрение ветреницы в травяной покров этих лесов, является конкуренция за почвенную влагу с деревьями и травами (в первую очередь – с *Carex pilosa*), образующими плотную дернину и перехватывающими необходимую для развития ветреницы дубравной почвенную влагу (Носова, 1983). Вполне вероятно, что в квазиклиматических лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК, где конкурентные отношения менее напряженные, есть микро-местообитания, где этот вид будет устойчиво существовать в одном сообществе с теми деревьями и травами, которые в сукцессионных сообществах препятствуют этому.

Довольно часто в современных сукцессивных сообществах причина отсутствия вида – дальность источников зачатков (семян или вегетативных диаспор). Это показано на примере *Asperula odorata* (Дылис, Носова, 1982) – широко распространенного вида с высоким обилием в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах в Московской области. Этот вид полностью отсутствовал в травяном покрове сложных хвойно-широколиственных лесов с богатыми и свежими почвами, явно благоприятствующими его произрастанию, на опытном Малинском стационаре в Краснопахорском лесхозе. Искусственный посев семян в дубо-ельник зеленчуково-волосистоосоковый, в ельник лещиново-волосистоосоковый и дубо-липняк волосистоосоковый показал, что в модельных сообществах отсутствуют экотопические и ценоотические факторы, препятствующие росту, развитию и размножению ясенника. Можно предположить, что наиболее вероятные причины отсутствия вида в исследованных сообществах – диаспорические. Известно, что около 45% лесных территорий этого лесничества были распаханы в прошлом и, вероятно, не все потенциальные обитатели травяного покрова восстановили свои позиции. Однако для однозначного заключения о причинах отсутствия *Asperula odorata* надо более подробно исследовать биологию и экологию этого вида в лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК.

Развитие представлений о причинах современного и восстановленного узора ареала того или иного вида видится в нескольких направлениях: 1) детальное изучение биологии видов и популяционных стратегий, 2) количественная оценка параметров фундаментальной и реализованной экологических ниш вида, 3) формирование представлений о потенциальной лесной растительности на локальном, региональном и континентальном уровнях.

В настоящее время благодаря геоинформационным технологиям появилась реальная возможность выявить мозаичную структуру ареалов видов растений с учетом пространственной неоднородности экологических факторов, определяющих дифференциацию растительности. Для решения этой задачи в ЦЭПЛ РАН созданы три компьютерные базы данных: «Леса Европейской части России», «Ареалы видов сосудистых растений» и «База дан-

ных климатических характеристик». Первая содержит информацию о географическом положении, условиях произрастания вида (рельеф, почва, характеристики древесного и кустарникового ярусов), видовом разнообразии и обилии видов, вторая – о географических координатах находок вида, об эколого-фитоценологических условиях обитания и об обилии вида. Возникающая сложность совмещения разнородной и неклассифицированной информации о местонахождениях видов и лесных сообществ, содержащейся в базах данных, решена благодаря созданию классификаторов ранжирования информации. Сбор и формализация БД проводилась с использованием программы ArcView3.0 в формате d-base, что позволило использовать ГИС-технологии для получения разных тематических слоев информации, их совмещения, а также других программ, связанных со статистическими исследованиями. Для формирования карты географических местонахождений видов растений и лесных сообществ использована карта-основа на территорию России в масштабе 1 : 8.000.000 (в формате «шейп-файла» в программном обеспечении фирмы ESRI и программными продуктами AUTO CAD) и программы ArcView3.0.

Для анализа влияния гидротермических условий на распространение вида была использована база данных климатических характеристик для территории России. Построение карт гидротермических условий осуществлялось посредством программного продукта ArcView Spatial Analyst (на основе базы гидроклиматических данных). Среди 27 гидроклиматических характеристик наиболее репрезентативны: гидротермический коэффициент, сумма температур периода со средней суточной температурой выше 10 °С, количество осадков за вегетационный период.

Для оценки приуроченности исследуемых видов к типам ландшафтов для территории Восточной Европы создана цифровая ландшафтная карта, основой которой послужила ландшафтная карта СССР, масштаб 1 : 4000000, редактор А.Г. Исаченко (1988).

Среди комплекса видов растений, различающихся по особенностям географического распространения, экологии, фитоценологии и генезису, для детального анализа ареалов выделен ряд диагностических видов двух классов лесной растительности: Vaccinio-Piceetea (бореальные леса): *Linnaea borealis* (линнея северная), *Orthilia secunda* (ортилия однобокая), *Gymnocarpium dryopteris* (голокучник обыкновенный), *Oxalis acetosella* (кислица обыкновенная); и Querceto-Fagetea (неморальные леса): *Asarum europeum* (копытень европейский), *Viola mirabilis* (фиалка удивительная), *Galium odoratum* (подмаренник душистый).

Ареалы бореальных видов – *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda* и *Gymnocarpium dryopteris* – отличаются от ареалов неморальных видов – *Asarum europeum*, *Viola mirabilis*, *Galium odoratum* – по гидроклиматическим характеристикам и ландшафтной приуроченности. Климатические характеристики (диапазоны) в области распространения диагностических видов в Европейской России приведены в табл. 3.27.

Ареалы *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda* и *Gymnocarpium dryopteris* имеет одинаковые климатические характеристики; значения гидротермического коэффициента и сумм положительных температур свидетельствуют о более гумидных, чем у *Asarum europeum*, *Viola mirabilis*, *Galium odoratum* условиях обитания. Ареалы неморальных видов: *Galium odoratum*, *Asarum*

**Климатические характеристики (диапазоны) в области распространения
диагностических видов в европейской России**

Виды	Гидротермический коэффициент	Сумма температур выше + 10 °С	Количество осадков за вегетационный период, мм
<i>Linnaea borealis</i>	1,6–2,0	200–2500	50–400
<i>Orthilia secunda</i>	1,6–2,0	200–2500	50–400
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1,6–2,0	300–2500	50–400
<i>Oxalis acetosella</i>	1,6–2,0	800–2000	120–400
<i>Asarum europeum</i>	0,9–2,0	1400–3000	140–250
<i>Viola mirabilis</i>	0,6–2,0	1400–3000	130–250
<i>Galium odoratum</i>	1,0–2,0	1400–3000	160–250

europeum, *Viola mirabilis* – по сравнению с бореальными, существенно различаются по значениям гидротермического коэффициента и количеству осадков (табл. 3.28). Область их распространения характеризуется большей теплообеспеченностью и меньшей гумидностью климата. Ареал *Oxalis acetosella* по этим параметрам (табл. 3.27) занимает промежуточное положение между типично бореальными и типично неморальными лесными видами.

3.7.2. Ареалы некоторых диагностических бореальных видов

Ареал *Linnaea borealis* на территории России сплошной; он охватывает весь лесной пояс и частично лесотундру и тундру от Кольского полуострова и Балтийского моря на западе до Чукотки и Южного Приморья на востоке (евразийско-американский класс ареала). Изолированные местонахождения известны в Карпатах и на Кавказе. За пределами России *Linnaea borealis* встречается на севере Средней и Западной Европы, в северной Монголии, в горах Средней Азии, Китая, Кореи, на северных островах Японии, а также в северной Америке и на Аляске.

Анализ ареала *Linnaea borealis* и ее ландшафтной (см. Вклейку, рис. 1) и эколого-фитоценотической приуроченности на территории Восточной Европы выявляет, прежде всего, тесную связь с бореальными (темнохвойными) лесами из ели, кедра, пихты на Русской равнине, в горных лесах Урала и южной Сибири, а также с темнохвойно-лиственничными лесами Восточной Сибири. Менее характерен этот вид для светлохвойных лиственничных и сосновых лесов. Под их пологом *Linnaea borealis* встречается, главным образом, в сукцессивных сообществах центральных и южных частей ареала. В неморально-бореальных (хвойно-широколиственных) и неморальных лесах вид редок, хотя есть отдельные местонахождения в ландшафтах северных и типичных степей.

В эдафическом отношении необходимо отметить преимущественное тяготение *Linnaea borealis* к более богатым суглинистым, а на севере – к карбонатным грунтам, в южных областях вид встречается чаще на бедных песчаных и супесчаных грунтах. Областью экологического оптимума *Linnaea borealis* на анализируемой территории можно считать темнохвойные леса Русской равнины.

Ареал *Orthilia secunda* – дизъюнктивный. Основная часть представляет собой широтную полосу от Атлантического побережья Европы до Прибайкалья. Более четкое проведение восточной границы основной части ареала *Orthilia secunda* довольно сложно, так как в Средней и Восточной Сибири вид заменяется близким видом *Orthilia obtusata* (Turez.) Hara; между ними есть переходные формы. Крупная изолированная часть ареала *Orthilia secunda* есть на юге Дальнего Востока, и включает российское Приморье, Курильские острова и остров Сахалин, а также северную Японию. В Северной Америке *Orthilia secunda* растет от Аляски до Лабрадора, а на юге до Калифорнии и северного Мичигана. Кроме того, этот вид найден в горах Южной Европы, Кавказа, Восточного Китая, в Гималаях и на Камчатке.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 2) и эколого-фитоценотической приуроченности *Orthilia secunda* показывает, что вид встречается в тех же типах ландшафтов, что и *Linnaea borealis*. Более точно оценить количественное участие этих видов в одних и тех же типах ландшафтов пока невозможно в связи с недостатком информации.

В отличие от предыдущего вида, *Orthilia secunda* в бореальной и неморально-бореальной полосах широко распространена не только в темнохвойных, еловых и елово-пихтовых, но и в сосновых лесах. В первую очередь это связано с некоторыми особенностями биологии и экологии вида: огромной семенной продуктивностью и легкостью семян, которые распространяются воздушными течениями, способностью расти на обнаженных субстратах и пр. (раздел 3.5). Поэтому *Orthilia secunda* широко распространена не только в поздне-сукцессионных темнохвойных лесах, но и в ранне-сукцессионных сосновых лесах, где в отсутствие конкурентов она часто образует крупные скопления, часто вместе с видами рода *Pyrola*. В неморальной полосе (в зоне широколиственных лесов и в лесостепи) на песчаных и супесчаных почвах сосновые леса становятся основным типом местообитаний данного вида.

Ареал *Gymnocarpium dryopteris* протягивается в виде сплошной полосы от берегов Балтийского моря до побережья Тихого океана. В пределах европейской части России и Западной Сибири область распространения этого вида охватывает весь лесной пояс, а местами проникает в пределы лесотундры и лесостепи. В Средней Сибири *Gymnocarpium dryopteris* известен в Прибайкалье и Забайкалье. На Дальнем Востоке он распространен от полуострова Камчатка и северного побережья Охотского моря до южного Приморья. Кроме того, на севере Сибири отмечено два изолированных местонахождения этого вида: в долине реки Енисей севернее Туруханска и в долине реки Анадырь, которые Л.Н. Тюлина (1964) рассматривает как реликтовые. Большое число находок *Gymnocarpium dryopteris* вне основной части ареала, обнаружено в горах Кавказа, и две находки в горах Крыма. За пределами территории бывшего СССР вид распространен в Западной и Средней Европе, Скандинавии, в Восточной Азии, Гималаях и в Северной Америке.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 3) и эколого-фитоценотической приуроченности *Gymnocarpium dryopteris* показывает, что этот вид по рассматриваемым характеристикам проявляет большое сходство с двумя предыдущими видами. Это представляется вполне очевидным в связи со сходством ареалов, принадлежностью к одной ЭЦГ и длительной совместной историей развития (Толмачев, 1954). В современных лесных сообществах, представленных преимущественно ранне-сукцессионными этапами восстановле-

ния лесной растительности, *Gymnocarpium dryopteris* тяготеет к южнотаежным, хвойно-широколиственным (подтаежным) и широколиственнолесным типам ландшафтов (см. рис. 3.9). Однако на поздних стадиях сукцессий он становится обычен в средне- и северотаежных ландшафтах, а также в лесных рефугиумах за пределом сплошного распространения северотаежных лесов.

Ареал *Oxalis acetosella* на территории России, как и ареал *Gymnocarpium dryopteris*, протягивается в виде сплошной полосы от берегов Балтийского моря до побережья Тихого океана. В пределах европейской части России область распространения *Oxalis acetosella* охватывает большую часть лесного пояса, в Западной и в Средней Сибири – верховья и средние течения Оби, Енисея и их притоков. На Дальнем Востоке этот вид встречается на Камчатке, Сахалине, в Приморье. За пределами территории бывшего СССР вид распространен в Западной и Средней Европе, Скандинавии, в Восточной Азии, Гималаях.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 4) и эколого-фитоценотической приуроченности *Oxalis acetosella* (Носова и др., 2002) показывает, что этот вид отличается от трех предыдущих меньшим разнообразием типов ландшафтов, где он произрастает. Так, он отсутствует, с одной стороны, в северотаежных ландшафтах Карелии, а с другой – в лесостепи Русской равнины. В современных лесах область экологического оптимума *Oxalis acetosella* – южнотаежные, подтаежные и отчасти широколиственные леса. Здесь кислица обычно доминирует на средних стадиях сукцессий, в сообществах, сформированных первым поколением темнохвойных видов (подробнее см. главу 6.4). В средней и северной тайге этот вид в современных лесах встречается на наиболее плодородных почвах, подстилаемых карбонатными суглинками и песками; в лесостепи – в наиболее хорошо увлажненных тенистых лесах (Носова и др., 2002).

3.7.3. Ареалы некоторых диагностических неморальных видов

Ареал *Galium odoratum* дизъюнктивный. Основная область – европейская часть России. Редкие местонахождения обнаружены на Алтае, в Восточной Сибири – в Ангаро-Саянском районе и на Дальнем Востоке – в Усурии, Сахалине и Курильских островах. За пределами России *Galium odoratum* встречается в Средней и Атлантической части Европы, Скандинавии, Балкано-Малоазиатском регионе, северной части Ирана, западном и восточном Средиземноморье, Японии и Китае.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 5) и эколого-фитоценотической приуроченности *Galium odoratum* показывает, что вид связан с широколиственными и хвойно-широколиственными (подтаежными) или южнотаежными лесами. В хвойно-широколиственной и южнотаежной подзонах этот вид приурочен, главным образом, к старовозрастным или разновозрастным многовидовым лесам на богатых почвах, а также к производным широколиственным, реже мелколиственным лесам, возникшим после их рубок.

Ареал *Asarum europium* также дизъюнктивный. Основная область – европейская часть России. Изолированные местонахождения известны в Тюменской, Новосибирской, Кемеровской областях, на Алтае. За преде-

лами России *Asarum europium* встречается в Атлантической, Средней и Южной части Европы, в Балкано-Малоазиатском регионе, северном Казахстане.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 6) и эколого-фитоценотической приуроченности *Asarum europium* показывает, что по разнообразию типов ландшафтов этот вид сходен с одной стороны, с *Galium odoratum* и, с другой – с *Oxalis acetosella*. Так же, как и *Galium odoratum*, *Asarum europium* связан с ландшафтами широколиственных лесов и лесостепи, и как *Oxalis acetosella* – с ландшафтами хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов. В современных лесах область экологического оптимума *Asarum europium* простирается от южнотаежных до широколиственных лесов. Здесь копытень обычно присутствует на средних и поздних стадиях сукцессий, в сообществах, где заметна доля широколиственных видов деревьев.

Viola mirabilis широко распространена в Европе от Скандинавии до восточной части Франции, северной части Италии, Австрии и стран Балканского полуострова. В России вид обычен в европейской части, на Урале, но редок на Западно-Сибирской низменности, Алтае и еще реже – на юге Красноярского края, в окрестностях Иркутска и Балаганска. В широколиственных лесах Дальнего Востока *Viola mirabilis* заменяет близкий вид *V. Brachysepala Maxim* (Горчаковский, 1968).

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 7) и эколого-фитоценотической приуроченности *Viola mirabilis* показывает, что вид связан в основном с ландшафтами широколиственных, реже хвойно-широколиственных (подтаежных) лесов. В широколиственных лесах *Viola mirabilis* чаще встречается в старовозрастных лесах на богатых почвах, в хвойно-широколиственных лесах – в производных широколиственных сообществах, сформировавшихся после рубок.

Бореальные и неморальные виды, чьи ареалы подробно проанализированы, относятся к комплексу видов, который Т. Липпмаа (Lippmaa, 1938) назвал *Galeobdolon-Asarum-Asperula Union*. Этот союз представлен 17 бореальными и неморальными видами, в их число входят и рассмотренные ранее. Изучение распространения всех этих видов на территории Северной Евразии, проведенное Липпмаа, позволяет заключить, что основные части их ареалов совпадают. Ареалы одних видов совпадают только на территории Европы (виды европейского бореально-неморального класса): *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*; другие – на территории Европы и части Сибири (виды европейско-западносибирского бореального класса): *Actea spicata*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*; или – всей северной Евразии (виды евразийского гипарктическо-бореального класса): *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Viola mirabilis*.

Можно предположить, что представленная последовательность видов отражает этапы формирования голоценовой флоры лесного пояса северной Евразии в результате природных и антропогенных событий плейстоцена и голоцена. Однако содержательный анализ этого процесса – задача будущих исследований.

Анализ эколого-ценотической структуры групп видов, чьи ареалы относятся к разным классам, выявил интересную закономерность: во всех классах есть виды, относящиеся к разным эколого-ценотическим группам. Более того, эколого-ценотическая структура групп видов из разных классов ареалов проявляет значительное сходство: господство неморальных и луговых видов и присутствие видов всех выделенных в современной флоре лесного пояса эколого-ценотических групп.

Эта особенность эколого-ценотической структуры совокупностей видов, предположительно имеющих разный генезис и сформировавшихся в разные периоды плейстоцена и плейстоцена, свидетельствует о том, что во все эти времена растительный покров Северной Евразии был представлен лесными и травяными экосистемами, существующими благодаря средообразующей деятельности ключевых видов растений и животных. Подобное заключение сделано в разделе 2.1. на основе разностороннего анализа природных условий плейстоцена.

Анализ ареалов некоторых диагностических видов неморальной и бореальной эколого-ценотических групп позволяет предположить, что все они – дериваты единого неморально-бореального комплекса видов, ведущих свое происхождение от смешанных (хвойно-широколиственных) лесов тургайского типа.

3.8. Состав и синузильная структура мхов лесного пояса

Бриофлора, т.е. флора мохообразных, лесных равнинных территорий Европейской России довольно бедна и насчитывает в отдельных областях в среднем 250–300 видов (Абрамова, Абрамов, 1977; Абрамов, Вьюнова, 1983; Арискина, 1978; Воробьев, 1983; Игнатов, Игнатова, 1990; Игнатов, 1993; Попова, 1998а; 1998б; Попова, 1999; Попова, Золотов, 1998; Хмелев, Попова, 1988; Черепанова, 1971; Шубина, Железнова, 2002 и др.). Из этого числа видов в лесных сообществах в целом обитает 150–170 видов, но в каждом типе сообществ их еще меньше. Максимум видов (80–110) – в полидоминантных малонарушенных сообществах (в дубравах и в хвойно-широколиственных лесах); минимум (20 видов и меньше) – в ксерофитных или мезофитных монодоминантных сообществах (в сосняках лишайниковых, сосняках и ельниках черничниках).

Таксономический анализ бриофлор малонарушенных лесных сообществ показывает преобладание на дренированных территориях таких семейств как *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Hypnaceae*, *Polytrichaceae*, а на заболоченных территориях доминирующее положение во флоре занимает семейство *Sphagnaceae*. Преобладание этих семейств во флоре лесных сообществ вполне естественно, так как значительная их часть являются эпифитными и эпиксильными видами (Абрамова, Абрамов, 1977; Рыковский, 1980; Хмелев, Попова, 1988).

В зависимости от экологических условий в лесных сообществах выделяют три типа синузий (группировок) мхов, приуроченных к разным микроместообитаниям (микросайтам): 1) эпигейные мхи – мхи напочвенного покрова, 2) эпифитные мхи, обитающие на стволах живых деревьев, 3) эпиксильные мхи – мхи гниющей древесины (Савич, Савич, 1924; Лазаренко, 1936; Улычна, 1955; Мельничук, 1956). Некоторые авторы среди эпигейных мхов выделяют виды, развивающиеся на подстилке и на нарушенных участках почвы; группу эпифитных мхов разделяют на стволовые (собственно эпифиты) и комлевые, а среди эпиксильных мхов различают мхи, поселяющиеся на свежей и на хорошо разложившейся древесине (Абрамова, Курнаев 1977, Игнатов, Игнатова, 1990; Улычна, 1974).

3.8.1. Бриофлора неморально-бореальной полосы

Эпигейные мхи представляют наиболее гетерогенную группу, видовой состав, степень развития и характер размещения которой зависят от почвенного богатства, увлажнения, рН почвы, освещенности, развития травяно-кустарничкового яруса и подстилки (Аболинь, 1968; Ахминова, 1983; Бардунов, 1974; Рыковский, 1974, 1980; Слука, 1981).

В мезофитных хвойно-широколиственных лесах с хорошо развитым подлеском и травяно-кустарничковым ярусом моховой покров развит слабо, его общее проективное покрытие колеблется от 0,5 до 3%. На сформированной подстилке преимущественно развиваются представители семейств *Brachytheciaceae* (виды рода *Eurhynchium*, *Brachythecium*), *Mniaceae* (*Plagiomnium cuspidatum*, *P. medium*, *P. ellipticum*), *Hylocomiaceae* (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), а также *Climacium dendroides*, *Rhodobryum roseum*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis* и др.

На нарушенных участках (на осыпающихся склонах оврагов, по берегам рек, на элементах ВПК) растут как типичные напочвенные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), так и виды, характерные только для обнаженных субстратов: *Atrichum ssp.*, *Polytrichum ssp.*, *Pogonatum ssp.*, *Fissidens ssp.*, *Bryum ssp.*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella ssp.* и др. На супесчаных почвах встречается такой достаточно редкий вид как *Schistostega pennata*. В микропонижениях, в условиях повышенного увлажнения, обитают гигрофильные виды (*Plagiomnium ellipticum*, *P. medium*, *P. affine*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Rhizomnium punctatum*, *Drepanocladus aduncus*, *Calliergon cordifolium*, *Brachythecium mildeanum*, *B. rivulare*, *Hypnum lindbergii*, *Marchantia polymorpha* и др.).

По мере увеличения увлажнения мхи начинают доминировать в напочвенном покрове (общее проективное покрытие 80–90%, реже 100%). Наиболее активны при этом *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, которые по мере заболачивания и развития кочковатого микрорельефа смещаются на кочки, между которыми развиваются *Sphagnum ssp.*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*. В гигрофильных сообществах флора эпигейных видов более разнообразна. Кроме перечисленных ранее мхов, здесь имеются специфичные виды: *Calliergonella cuspidata*, *Aulacomnium palustre*, *Plagiochila major*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Warnstorfia ssp.* и др.

(Арискина, 1962; Рыковский, 1974; 1980; Дылис с соавт., 1973; Тархова, 1972, Игнатов с соавт. 1998).

Эпифитные мхи образуют относительно небольшую группу, в которую входят как облигатные, так и факультативные эпифиты. В мезофитных сообществах неморально-бореальной полосы на стволах лиственных деревьев в самой верхней части ствола формируются синузии, в которых наиболее обычны виды родов *Orthotrichum*, *Frullania*, а также *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Ptilidium pulcherrimum*. Несколько ниже по стволу (до 2,0–2,5 м над почвой) к ним добавляются *Platygium repens*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *N. complanata*, *Homalothecium sericeum*, *Metzgeria furcata*, *Lejeunea cavifolia*. Четыре последних вида встречаются преимущественно на западе неморально-бореальной полосы Европейской России (Рыковский, 1980).

В гигрофильных пойменных сообществах доминируют виды рода *Anomodon*, а также *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa*; на севере неморально-бореальной полосы довольно часто (особенно на осине) доминирует *Sanionia uncinata*. В основании стволов (до 0,5 м) наиболее обычны *Eurhynchium ssp.*, *Brachythecium ssp.*, *Amblystegium serpens*, *Platydictia subtilis*, *Calli cladium haldanianum*, *Hypnum pallescens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Mnium stellare*, *Hypnum cupressiforme* (на западе), *Sanionia uncinata* и др. На корнях часто растут напочвенные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*).

Бриофлора коры широколиственных деревьев и осины отличается большим разнообразием, по сравнению с хвойными деревьями (елью, сосной, пихтой, лиственницей), на коре последних поселяются преимущественно ацидофильные виды: *Plagiothecium laetum*, *Orthodicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Ptilidium pulcherrimum*, а на корнях развиваются *Eurhynchium pulchellum*, *Hypnum pallescens* (или *H. cupressiforme*), *Brachythecium salebrosum*, *B. reflexum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др.

В гигрофильных сообществах видовой состав эпифитных синузид бриофитов хвойных и лиственных деревьев сходен; здесь растут одни и те же виды: *Homalia trichomanoides*, *Pylaisiella polyantha*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Большим своеобразием характеризуются эпифитные синузиды березы. Мхи формируют куртины в самом основании стволов берез и только на трещиноватой коре. Здесь доминируют *Orthodicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Ptilidium pulcherrimum*, реже *Plagiothecium ssp.*, *Pohlia nutans* и др. На юге неморально-бореальной полосы, по мере увеличения сухости воздуха, на коре березы довольно часто появляется *Orthotrichum speciosum* (Арискина, 1963; Рыковский, 1980; Игнатов с соавт. 1998; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993, Баишева, 1995; 2000).

Собственно эпифитные виды довольно редко существуют в качестве эпиксильных, за исключением тех случаев, когда при падении дерева условия увлажнения и освещения меняются незначительно, однако факультативные эпифиты часто поселяются на гниющей древесине. В целом восточно-европейский комплекс эпифитов флористически более беден по сравнению с западноевропейским (Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993), что, в целом, объясняется большей континентальностью климата. По мере усиления кон-

тинентальности климата эпифитные виды переходят на каменистые субстраты (Бардунов, 1974; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993).

Эпиксильные мхи. На начальных этапах разложения упавшие стволы наиболее активно заселяют вегетативно подвижные виды: *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Hypnum pallescens* (*cupressiforme*), *Sanionia uncinata*. По мере дальнейшего разложения древесины к ним подселяются как преимущественно эпиксильные (*Plagiothecium laetum*, *Pohlia nutans*, *Orthodicranum* ssp., *Dicranum scoparium*, *Tetraphis pellucida*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Lophocolea heterophylla*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Calypogeia* spp. – большинство печеночников являются облигатными эпиксилами), так и типично напочвенные виды (Рыковский, 1980; Игнатова, Игнатов, 1992; Игнатов с соавт. 1998; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993; Баишева, 1995; 2000).

Антропогенные нарушения синузий бриофитов. Изменение гидрологического режима, освещенности, состава древесного яруса и др. вызывают коренные преобразования синузий бриофитов. Незначительные нарушения, не затрагивающие изменения состава древостоя и связанные лишь с угнетением травяно-кустарничкового яруса, положительно влияют на видовое разнообразие бриофитов в лесных сообществах (особенно эпигейных видов). Вырубки древостоя и сопутствующее увеличение увлажнения почвы также оказывают положительное влияние на развитие напочвенного мохового покрова в формирующихся монодоминантных сообществах (в сосняках – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, ельниках – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, несколько реже в березняках). Мхи принимают активное участие в развитии процесса заболачивания, который может стать необратимым.

Однако наряду с формированием моно- или олигодоминантных группировок мхов на почве, общее видовое разнообразие мхов сокращается в связи с отсутствием микроместообитаний, формирующихся при развитии ВПК, первыми исчезают виды обнаженных субстратов (Гордеева, Игнатова, Уланова, 1990; Абрамова, 1995).

Состав эпифитов видов также меняется. В первую очередь из сообществ выпадают нейтрофильные и слабоацидофильные виды, обитающие на коре старых деревьев (*Anomodon* ssp., *Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Homalothecium sericeum* и др.). В сообществах, где возраст деревьев невелик, синузии мхов часто представлены только 2–3 видами.

В молодых лесах, сформированных после рубок, в связи с отсутствием валежа или его малочисленностью и мелкими размерами очень беден видовой состав эпиксильных зеленых мхов и почти совсем нет печеночников.

3.8.2. Бриофлора неморальной полосы

Для таксономической структуры бриофлор в малонарушенных широколиственных лесах, в основном, характерно преобладание тех же семейств, что и в хвойно-широколиственных лесах: *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Hypnaceae*. Различие состоит практически в полном отсутствии семейства *Sphagnaceae*, свойственного для заболоченных территорий; меньшей роли семейств *Polytrichaceae*, *Mniaceae* (Хмелев, Попова, 1988), где преобладают бореальные виды, и большей роли се-

мейств *Fissidentaceae*, *Orthotrichaceae* с неморальными видами (Черепанова, 1971; Симонов, 1972). По мере остепнения широколиственных лесов в списках их бриофлор появляются виды аридного семейства *Pottiaceae* (Черепанова, 1975; Бойко, 1991).

Эпигейные мхи. В широколиственных мезофитных лесах с хорошо развитым подлеском и травяно-кустарничковым ярусом моховой покров развит слабо. Его общее проективное покрытие колеблется от 0,5 до 3%. Обычно он включает *Atrichum ssp.*, *Fissidens ssp.*, *Eurhynchium ssp.*, *Plagiomnium ssp.*, *Mnium stellare*, *Bryum ssp.*, *Ceratodon purpureus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Climacium dendroides* и др. (Игнатова, Игнатов, 1992; Абрамова, Курнаев, 1977).

В ксерофитных сообществах растут такие виды, как *Camptothecium lutescens*, *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum* и др. Здесь же часто формируется весенняя напочвенная синузия из видов эфемеров и эфемероидов – преимущественно представителей семейства *Pottiaceae* (Черепанова, 1975).

В гигрофильных сообществах широколиственных лесов растут те же виды, что и в хвойно-широколиственных лесах: *Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella cuspidata*, *Hypnum lindbergii*, *Amblystegium ssp.*, *Brachythecium mildeanum*, *Leptodictium riparium*, *Marchantia polymorpha* и др. (Хмелев, Попова, 1988).

Эпифитные мхи. Распространение эпифитных мхов в широколиственных лесах определяет, главным образом, влажность воздуха. В мезофитных плакорных дубравах мхи иногда поднимаются по стволам лиственных деревьев до 7–8 м, формируя, так же, как и в хвойно-широколиственных лесах, несколько группировок. На коре лиственных деревьев в самой верхней части ствола (до 2,5 м и выше) образуются комплексы, где наиболее характерны такие виды как *Orthotrichum ssp.*, *Frullania ssp.*, *Leucodon sciuroides*. Несколько ниже по стволу (от 0,2–0,3 до 1,5 м над почвой) к ним добавляются *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Leskea polycarpa*, *Platygyrium repens*, *Leskeella nervosa*, *Neckera pennata*, *Homalothecium sericeum*, *Anomodon ssp.*, *Homalia trichomanoides*. На корнях поселяются *Hypnum ssp.*, *Plagiomnium ssp.*, *Mnium ssp.*, *Amblystegium ssp.*, *Eurhynchium ssp.*, *Brachythecium ssp.*, *Dicranum viride*, *Bryum capillare*, *Lophocolea minor*. Кроме того, здесь присутствуют напочвенные виды *Atrichum undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Climacium dendroides*, *Polytrichum juniperinum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, а также *Dicranum scoparium*.

Эпифитные бриосинузии плакорных ксерофитных дубрав формируются только в прикомлевой части стволов деревьев и состоят из наиболее ксерофильных видов (*Orthotrichum ssp.*, *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Leskea polycarpa*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Homalothecium sericeum*, *Hypnum cupressiforme* и др.) (Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993; Баишева, 1995; 2000; Попова, 1998а; Попова, Золотов, 1998; Хмелев, Попова, 1988; Абрамова, Курнаев, 1977; Симонов, 1972).

Эпиксильные мхи. В целом, состав эпиксильных мхов сходен с таковым в хвойно-широколиственных лесах. Однако из-за более низкой влажности процессы гумификации в дубравах идут медленнее, в связи с чем на упавших стволах разрастаются эпифитные виды, успешно конкурируя с эпиксильными

ми, поэтому на начальных этапах разложения древесины обычны *Orthotrichum* spp., *Leucodon sciuroides*, *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Leskea polycarpa*, *Platygium repens*, *Leskeella nervosa*. По мере деструкции древесины и, соответственно, повышения ее влажности на упавших стволах поселяются *Brachythecium* spp., *Amblystegium* spp., *Hypnum pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Sanionia uncinata* и др., а позднее *Plagiothecium* spp., *Pohlia nutans*, *Orthodicranum* spp., *Dicranum scoparium*, *Tetraphis pellucida*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Напочвенные виды, как и в хвойно-широколиственных лесах, развиваются на последних стадиях деструкции упавших стволов (Абрамова, Курнаев, 1977; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993; Баишева, 1995; 2000; Попова, 1998а; Попова, Золотов, 1998; Хмелев, Попова, 1988).

Антропогенные нарушения синузий бриофитов в широколиственных сообществах приводят к ксерофитизации сообществ и, как следствие, к повышению роли эвритоных и исчезновению стенотопных, преимущественно более требовательных к увлажнению видов (Рыковский, Масловский, 2000). Нарушения травяно-кустарничкового яруса при антропогенных воздействиях, как и в хвойно-широколиственных лесах, оказывают здесь положительное влияние на развитие напочвенного мохового покрова. В то же время отмечается внедрение несвойственных лесной бриофлоре аридных и увеличение доли рудеральных видов, которые активно заселяют незадерненные участки (*Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum caespiticium*, *B. argenteum*, *Brachythecium albicans*) наряду с другими напочвенными видами (Попова, 1998б; Хмелев, Попова, 1988). При этом общее проективное покрытие может достигать на отдельных участках 100%. На переувлажненных участках массово развивается *Marchantia polymorpha*. Из напочвенного покрова исчезают бореальные виды: *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Состав эпифитных и эпиксильных видов также меняется.

В целом, ксерофитизация сообществ выражается в смещении эпифитных синузий на основания стволов (высота распространения мхов не более 1,0–1,5 м от уровня почвы), и в сокращении числа гигрофильных эпиксильных видов, характерных для сильно разложившейся древесины (Хмелев, Попова, 1988). Кроме того, среди напочвенных видов редкими становятся обычные в северной части неморальной полосы виды: *Tetraphis pellucida*, *Orthodicranum* spp., *Dicranum scoparium*, *Brachythecium reflexum* и др.

3.8.3. Бриофлора бореальной полосы

Хвойные леса, представленные преимущественно еловыми и сосново-еловыми сообществами, в бриологическом отношении довольно однообразны (Ваня, Игнатов, 1993; Игнатов, Игнатова, 1993; Максимов и др., 2000; Шубина, Железнова, 2002; Абрамов, Волкова, 1985; Абрамова, Абрамов, 1977а; Вьюнова, 1989).

Эпигейные мхи в напочвенном покрове ельников-зеленомошников успешно конкурируют с сосудистыми растениями, часто образуя сплошной покров, в котором доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum juniperinum*. В травяных ельниках и пихто-ельниках видовое разнообразие мхов значительно вы-

ше, чем в ельниках зеленомошниках: здесь регулярно встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatus*, *Plagiochila porelloides*, *Cirriphyllum piliferum*, *Brachythecium oedipodium*, реже *Rhodobryum roseum*, *Atrichum undulatum*, *Barbilophozia barbata*. Такие почвенные виды как *Sphagnum wilfianum*, *S. quinquifarium*, *Hylocomiastrum umbratum*, рассматриваются как индикаторы старовозрастных южнотаежных еловых лесов (Anderson, Hytteborn, 1991; Frisvoll, Presto, 1997; Gustafsson, Halingbäck, 1988).

В напочвенном покрове заболоченных осоково-травяных темнохвойных лесов присутствуют *Sphagnum squarrosum*, *S. centrale*, *S. girgensonii*, *S. wilfianum*, *S. russowii*, *S. angustifolium*, *Calliergon cordifolium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium ellipticum*, *Dicranum bonjeanii*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Brachythecium mildeanum* и др.

Почвенные обнажения (Бугры отсыпки ВПК, крутые склоны оврагов и рек) по видовому составу довольно однородны; вне зависимости от типа почв они заселяются преимущественно видами семейства *Polytrichaceae* (*Polytrichum*, *Pogonatum*, *Atrichum*), *Dicranaceae* (преимущественно виды рода *Dicranella*), *Ceratodon purpureus*, *Tetraphis pellucida*, *Schistostega pennata*, *Saelania glaucescens*, *Pohlia* ssp., *Calypogeja integristipula*, *C. muelleriana* и др.

Эпифитные мхи в таежных лесах представлены довольно бедно (Шубина, Железнова, 2002). Очень редко виды поднимаются по стволу выше двух метров, что, несомненно, связано с негативным влиянием экологических факторов. Лишь *Orthotrichum speciosum* отмечается на высоте 4 м и выше. Типичные эпифиты, встречающиеся выше 1 м, немногочисленны, преимущественно это *Pylaisiella polyantha*, *P. selwynii*, *Neckera pennata*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Radula complanata*, *Sanionia uncinata*. Они встречаются в основном на стволах осин и ив, причем именно осина, как дериват неморальной флоры, способствует проникновению неморальных эпифитов далеко на север (Слука, 1978, 1980; Игнатов и др., 1998). Наиболее разнообразны эпифиты лишь в самых основаниях стволов деревьев, где образуются характерные комплексы, которые в зимний период защищены от вымерзания снеговым покровом (Бардунов, 1974). В этих комплексах преобладают такие виды, как *Orthodicranum montanum*, *Brachythecium reflexum*, *B. oedipodium*, *B. salebrosum*, *Hypnum pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Ptilidium pulcherrimum*, причем последний вид часто образует монодоминантные синузии. Здесь же часто встречаются и виды напочвенного покрова (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*).

Эпиксильные мхи. Синузии этих мхов также довольно однообразны по видовому составу. Упавшие стволы быстро покрываются видами (*Sanionia uncinata*, *Callicladium haldanianum*), обладающими высокой вегетативной подвижностью (Игнатов, Игнатова, 1993). Из печеночников в качестве пионерного вида наиболее часто выступает *Ptilidium pulcherrimum*. Кроме названных видов, на гниющей древесине наиболее обычны *Tetraphis pellucida*, *Dicranum fuscescens*, *D. congestum*, *D. fragilifolium*, *Pohlia nutans*, *Plagiothecium laetum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tetraplodon angustatus*, *Thuidium recognitum* и др. Следом за этими видами стволы заселяют эпигейные виды (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*).

Из-за высокой влажности воздуха и почвы процесс гумификации древесины в таежных лесах идет довольно быстро, поэтому типично эпиксильные комплексы не успевают сформироваться. Их можно встретить лишь на довольно толстых стволах, где при благоприятных условиях развиваются синузии с большим видовым разнообразием печеночников, среди которых наиболее обычны *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Lophozia ventricosa*, *Chiloscyphus pallescens*, *Cephalozia bicuspidata*, *C. lunulifolia* и др. (Södeström, 1988a; 1988b; 1989). В пойменных сообществах на заиленной коре упавших деревьев можно встретить *Fissidens bryoides*, *Myrinia pulvinata*, *Homalia trichomanoides*, *Eurhynchium pulchellum* и др.

Антропогенные нарушения синузий бриофитов. Изменения мохового покрова, происходящие в таежных лесах в результате рубок, сходны с таковыми в хвойно-широколиственных лесах: обычно развивается сплошной моховой ковер за счет видов как раннесукцессионных, так и квазиклимаксовых стадий. На сухих, открытых в результате рубок или других нарушений, участках развиваются широко распространенные и космополитные виды: *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Leptobryum piriforme* (Шубина, 1993). На переувлажненных участках начинают преобладать сфагновые мхи, что связано с развитием процессов заболачивания.

Сокращение видового разнообразия бриофитов происходит за счет выпадения из состава сообществ большинства эпиксильных и эпифитных видов, одновременно уменьшается число видов, населяющих обнаженные субстраты, что связано с отсутствием ВПК (из них остаются только перечисленные выше наиболее распространенные виды). По мере формирования на месте вырубок мелколиственных лесов, сплошной моховой покров фрагментируется за счет развития травяного покрова и листового опада (Шубина и др., 1996). На коре деревьев и порубочных остатках в массе развиваются эпифитные и широко распространенные эпиксильные виды (Дулин и др., 1998), однако, ряд специфичных видов (характерных для коры старых деревьев, ВПК, сильно разложившейся древесины) не восстанавливается.