ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА «КЕРЖЕНСКИЙ»

ТОМ 4

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА «КЕРЖЕНСКИЙ»

ТОМ 4

С.Ю. Попов

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Научный редактор О.В. Смирнова
Ответственный редактор Г.А. Ануфриев

НИЖНИЙ НОВГОРОД
2010

УДК 581.55 (470.341)
ББК Е581.8
П58

Научный редактор ***О.В. Смирнова***

Ответственный редактор ***Г.А. Ануфриев***

Попов С.Ю. **Структура и динамика растительности Керженского заповедника. Н.Новгород, 2010. 96 с. + 13 с. цв. вкл. (Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Т. 4)**
ISBN 978-5-9901653-3-5

Результаты 7-летних геоботанических исследований автора. Дается подробная характеристика растительности и почв заповедника, рассматривается динамика растительности и ее механизмы и делается прогноз ее изменений (при отсутствии нарушающих фаторов) на 100 лет вперед с шагом 30 лет. На лазерный диск, прилагающийся к сборнику, вынесены синтетические геоботанические таблицы, характеризующие качественный и количественный состав каждой из ассоциаций, классификация почв и фотографии некоторых ассоциаций заповедника.

ISBN 9785990165335

© Государственный природный биосферный заповедник «Керженский», 2010
© С.Ю. Попов, 2010
© Оригинал-макет С.Ю. Попов, 2010

ВВЕДЕНИЕ

Растительный покров является одним из основных компонентов биосферы нашей планеты. Он представляет собой среду обитания как для различных животных, так и для человека. В связи с этим чрезвычайно важно знать закономерности функционирования растительности как системы. Знание закономерностей строения современного растительного покрова определенной местности позволяет правильно планировать природоохранные и лесохозяйственные мероприятия, а знание закономерностей его развития во времени позволяет делать прогноз на обозримое будущее.

В последнее время было выполнено множество работ по изучению структуры и динамики растительности для различных заповедников России (Сукцессионные процессы..., 1999; Евстигнеев, 2000; Восточноевропейские леса, 2004а; Смирнова, 2004; Смирнова, Торопова, 2007; и др.). В Керженском заповеднике подобных работ не проводилось, в связи с чем они чрезвычайно актуальны в настоящее время.

Исследования динамики растительности, ранее проводившиеся в почти полном отрыве от почвенных исследований (Разумовский, 1981), были часто весьма уязвимыми для критики. В настоящее время важность исследований как динамики, так и современного строения растительного покрова стала больше осознаваться экологами, геоботаниками и другими специалистами, возникла необходимость во всестороннем комплексном подходе к изучению этих явлений (Динамика хвойных лесов…, 2000; Регуляторная роль почвы…, 2002; Восточноевропейские леса, 2004а, б).

Цель работы состояла в выявлении закономерностей структуры растительного покрова заповедника и его динамики. Для этого была проведена инвентаризация растительности заповедника и составлена классификация растительных сообществ, сделана геоботаническая карта, проведен анализ разнообразия растительности, выявлены механизмы эндогенной сукцессии в различных сукцессионных рядах на песчаных почвах (которые преобладают на территории заповедника), сделан прогноз динамики растительности заповедника на 100 лет. Геоботаническая карта является базовым документом научного изучения любой территории, она служит основой для составления тематических карт другой направленности – от ареалов отдельных видов до плана хозяйственных мероприятий. Кроме того, она является «временным срезом» растительности данной территории, что крайне важно в целях долговременного мониторинга. Прогнозные карты растительности также крайне необходимы в целях планирования деятельности различных подразделений заповедника на территории.

Выражаю свою искреннюю благодарность коллегам, принимавшим на разных этапах участие в работе и оказавшим тем самым неоценимую помощь. Это научные сотрудники заповедника С.П. Урбанавичуте, М.В. Языков, сотрудники ГБС РАН М.С. Игнатов и Н.М. Решетникова, сотрудник ИПЭЭ РАН Е.С. Преображенская, сотрудники МГУ М.А. Федяева, Д.Н. Козлов, бывшие юннаты биологического кружка «ВООП» – А. Мельниченко, Н. Макулова, О. Макулова, А. Терентьев, А. Паджев, В. Ковалевич, а также И. Попов. Особую благодарность хочется выразить директору заповедника Е.Н. Коршуновой, которая всегда предоставляла возможность работы в условиях творческой свободы.

Данная публикация содержит значительное число цветных рисунков, которые вынесены на вклейки (ссылки на них выделены жирным шрифтом); нумерация черно-белых рисунков в тексте и цветных на вклейках сплошная, сделанная в той последовательности, в какой она идет по смыслу изложения. Это создает определенные неудобства при чтении книги, за что автор заранее приносит извинения.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ЗАПОВЕДНИКА

Керженский заповедник находится в заволжской части Нижегородской области (рис. **1**). Его географические координаты 56° 30’ с. ш. и 44° 50’ в. д. По ботанико-географическому районированию он располагается в пределах подзоны хвойно-широколиственных (подтаежных) лесов (Растительность…, 1980). Преобладающими почвообразующими породами являются флювиогляциальные пески. В связи с этим на водораздельных пространствах здесь господствует рельеф мещерского (полесского) типа – сухие песчаные дюны, занятые сосняками лишайниковыми и зеленомошными, чередуются с междюнными понижениями, занятыми сфагновыми болотами. По западной границе заповедника протекает река Керженец, левый приток Волги.

Согласно геоморфологическому районированию (Равнины европейской части СССР, 1974), территория заповедника принадлежит Унже-Ветлужской плоской зандровой равнине Унже-Ветлужской подпровинции Волжско-Камской провинции в зоне сочленения Московской синеклизы с северным склоном Токмовского свода. Песчаный плащ этой равнины образован водно-ледниковыми отложениями московского ледника. Местами его покров нарушается холмами моренных останцов днепровского возраста (Равнины европейской части СССР, 1974). Такой крупный моренный останец находится к северу от заповедника (рис. **2**).

Коренными породами на территории заповедника являются мезозойские мергели и глины. Они перекрыты слоем флювиогляциального песка мощностью более 20 м или двучленными отложениями из флювиогляциального песка и суглинистой морены с валунами мощностью более 10 м (в северной части заповедника) (Фридман, Кораблева, 2001).

Ландшафтная структура территории заповедника такова. В центральной его части распространены сосновые молодняки и болота на флювиогляциальных песках (рис. 3, I). Это зандровая равнина, сформировавшаяся во время таяния московского ледника. В северной части заповедника (рис. 3, II) распространены леса со значительным участием неморальных видов, что обусловливается произрастанием их на двучленных отложениях, состоящих из моренного суглинка или супеси, перекрытых сверху истонченным плащем флювиогляциального песка. Долина Керженца, где произрастают хвойно-широколиственные леса и ивняки на богатых древнеаллювиальных песках и суглинках, представляет собой третий ландшафт (рис. 3, III) (Волкова и др., 2006).

Рельеф заповедника равнинный. Поверхность его густо изрезана эрозионной сетью малых рек – Большой и Малой Черной, Вишни, Пугая с притоками (рис. 4). Максимальная отметка – 142 м н. у. м. находится на водоразделе рек Керженца и Люнды (рис. 2), минимальная – 77 м н. у. м. соответствует меженному уровню Керженца (рис. **5**). Базис эрозии (разница абсолютных высот между истоком и устьем) этих рек показан в табли-

Таблица 1. Местный базис эрозии рек заповедника

Река	Абсолютная высота устья, м н. у. м.	Абсолютная высота истока, м н. у. м.	Протяженность, км	Базис эрозии, м
Вишня	82	114	24,5	32
М.Черная	78	115	25,0	37
Б.Черная	78	113	27,5	35
Пугай	77	113	22,0	36
Керженец	77	83	30,0	6

Таблица 2. Продолжительность сезонов метеорологического года на территории заповедника (по данным метеостанции г. Семенова)

	93/94	**94/95**	**95/96**	**96/97**	**97/98**	**98/99**	**Среднее**
Продолжительность зимы	164	137	154	120	173	139	*148*
Продолжительность весны	61	56	61	66	32	71	*58*
Продолжительность лета	73	121	98	72	82	82	*88*
Продолжительность осени	78	53	82	74	89	72	*75*
Всего	*376*	*367*	*395*	*332*	*376*	*364*	*368*

це 1. Базис эрозии Керженца в пределах заповедника (от северной границы до южной составляет 6 м). Общий базис эрозии Керженца (от истоков до устья) составляет около 100 м (длина этой реки около 300 км).

Все малые реки заповедника берут свое начало на болотах. В верхнем течении лощины их заболочены и очень пологи, так что достаточно сложно определить границу между ними и водораздельным пространством. Поэтому в этой части лощины рек заняты преимущественно заболоченными березняками. В среднем течении у всех речек появляется четкая лощина (корытообразной формы в профиль). Она хорошо отделяется от водораздельного пространства как по рельефу, так и по растительности – здесь в покрове преобладают черноольшаники. В нижнем течении у всех рек появляются крутые берега и настоящая пойма, в которой произрастают ивняки и аллювиальнотравные луга. Эта пойма довольно узка – от 2 до 20 м шириной на разных участках.

Современная пойма Керженца также довольно узка – ширина ее не превышает 50–150 м. Она ограничена с обоих берегов довольно крутыми террасами, возвышающимися на 2–5 м от меженного уровня реки. На террасах расположены многочисленные старичные озера, представляющие собой остатки старых меандров Керженца. Преобладающей почвообразующей породой пойменной террасы является аллювиальный песок, реже встречаются илистые отложения. В современной пойме Керженца очень хорошо выражена прирусловая часть с ее песчаными отмелями и прирусловыми валами. Элементы центральной и притеррасной пойм во многих местах отсутствуют, слабо выражены или смешаны с элементами прирусловой поймы. Русло р. Керженец сильно меандрирует, ширина его составляет 20–70 м, глубина – 0,5–2 м. Ширина всей долины Керженца, включающей пойменную террасу (высокую пойму) и 1-ю надпойменную террасу, не превышает 1,5–2 км.

По климатическим условиям территория заповедника может быть отнесена к атлантико-континентальной климатической области (Алисов, 1947). Наиболее продолжительна здесь зима (табл. 2). Средняя температура января – -10,1°С, июля – +18,1°С, средняя годовая – +3,6°С. Максимальное значение температуры составляет +35,5°С, минимальное – -36,0°С. Начало зимы регистрируется 23 октября – 3 ноября, начало весны – 20 марта – 5 апреля. Осадки выпадают преимущественно в теплый период года. Среднегодовое количество осадков составляет 628 мм. Особенности атмосферной циркуляции обусловливают преобладание в зимнее время южных ветров, а в летнее – западных и северо-западных ветров. Климадиаграмма заповедника показана на рисунке 6.

На территории Керженского заповедника значительно распространены болота. Они принадлежат к Камско-Бакалдинской группе болот, имеющих статус международных охраняемых водно-болотных угодий (Бакка С.В. и А.И., 1998). Болота заповедника относятся к трем генетическим типам – низинные, верховые и переходные. Последний тип преобладает по площади. Растительный покров болот, как правило, имеет комплексный характер и состоит из нескольких фитоценозов. Ведущая роль в этих фитоценозах (по биомассе и по вкладу в формирование экотопа болот – эдификаторной роли) принадлежит мхам, в особенности сфагновым.

Среди болот Камско-Бакалдинской группы на территории заповедника самыми крупными являются следующие (рис. 7).

1. Болото Вишенское. Располагается на 1-й надпойменной террасе р. Керженец и прилегающей части водораздельного пространства зандровой равнины, на частном водоразделе малых рек Вишня и Б. Черная. Относится к торфяникам с основным источником питания грунтовыми водами и водами, стекающими с водосборной площади. Вследствие этого периферические части болота носят переходный характер (представлены осоково-сфагновыми, сосново- и сосново-березовыми осоково-сфагновыми болотами), а центральная, наиболее выпуклая часть, – верховой (представлена сосново-пушициево-сфагновым фитоценозом). Максимальная глубина торфа в центральной части этого торфяного месторождения – 3,5 м. Нижние слои торфяника сложены осоково- и древесно-осоково-сфагновыми торфами. Ближе к поверхности начинает преобладать пушициево-сфагновый торф (Материалы детальных изысканий…, 1955). Площадь торфяного месторождения 2830 га.

2. Болото Камское-Осиновые котлы. Располагается по юго-восточной границе заповедника, занимая участок зандровой равнины с ландшафтом мещерского типа. Представляет собой систему болот разного размера, образовавшихся в блюдцеобразных междюнных понижениях, слившихся ныне между собой в единый торфяной массив. Основной источник питания – атмосферные осадки. Располагается на главном водоразделе рек Керженец и Люнда. Из него берут свое начало множество рек III и IV порядков. Преобладающими на этом месторождении являются два фитоценоза – осоково-сфагновый и пушициево-сфагновый, хотя, с учетом менее распространенных по площади этого массива, можно сказать, что в целом разнообразие растительного покрова здесь достаточно велико. Так, на местах бывших дюн, разделявших междюнные понижения, встречаются спелые сосняки пушициево-сфагновые, сосновые и березовые молодняки пушициево- и осоково-сфагновые, пушициево-долгомошные и др. Средняя глубина торфа – 0,86 м, максимальная – 1,25 м. Торфяная залежь на 89% состоит из верхового и переходного пушициево- и осоково-сфагнового торфов. Площадь торфяного месторождения 15576 га.

3. Болото Маслово. Располагается на 1-й террасе Керженца и прилегающей части водораздела зандровой равнины на частном водоразделе малых рек Б. Черная и Пугай в юго-западной части заповедника. В западной части этого болотного массива, расположенной на 1-й надпойменной террасе Керженца и образовавшейся на месте древнего русла Керженца, что хорошо видно на аэрофотоснимках (рис. **8**), преобладают осоково-сфагновые фитоценозы, в восточной – сосново-пушициево-сфагновые с грядово-мочажинным комплексом. Средняя глубина торфа – 3 м, максимальная – 5 м. По особенностям стратиграфии ТМ Маслово также уникально. Большая часть торфяной залежи сложена верховым и переходным пушициево- и осоково-сфагновыми торфами с многочисленными прослойками углей. В нижней части торфяника на контакте с минеральным грунтом наблюдается слой низинного древесно-осокового торфа. Площадь торфяного месторождения 1633 га.

4. Болото Большое Н. Пальники. Располагается на главном водоразделе рек Керженец и Люнда, на северо-восточной границе заповедника. По типам растительности и торфяной залежи сходно с ТМ Камское-Осиновые котлы. В южной части этого болотного массива находится крупное озеро Черное. Площадь торфяного месторождения 4070 га.

В прошлом территория заповедника была довольно густо заселена. На рисунке 9 показаны населенные пункты, существовавшие на территории. Большинство из них представляло из себя небольшие поселки лесорубов, даже скорее – кордоны, и лишь п. Рустай, Черноречье, Чернозерье и Сазониха были довольно крупными (свыше 500 жителей). Из всех приведенных на карте населенных пунктов (рис. 9) к настоящему времени жилым сохранился только п. Рустай, в котором насчитывается ныне 750 жителей (Кораблев, 2001).

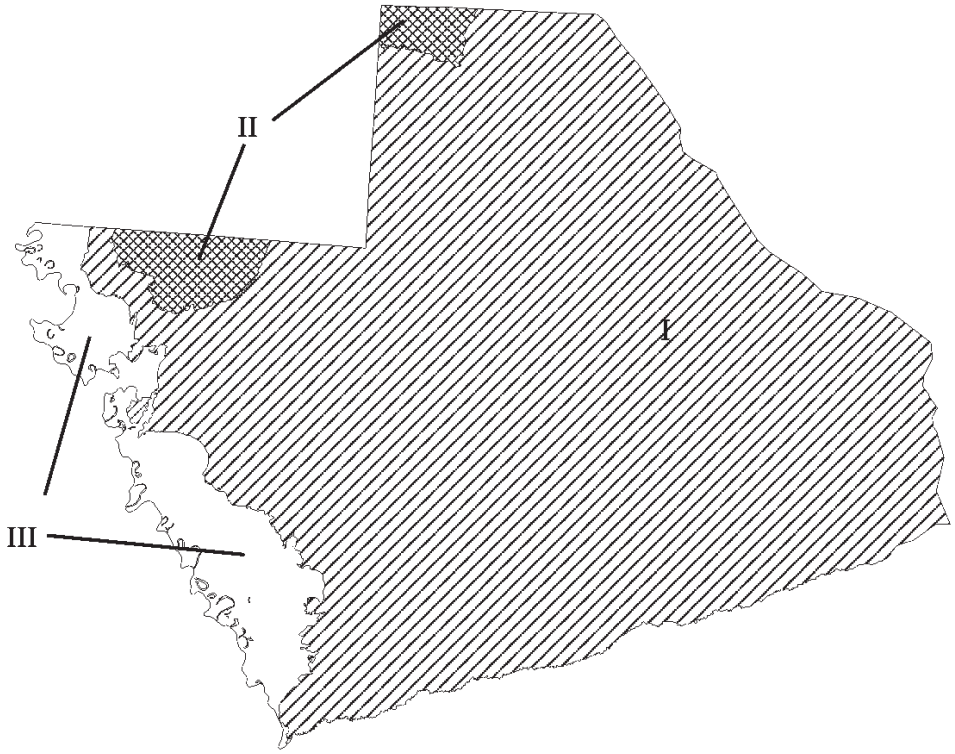


Рис. 3. Ландшафты Керженского заповедника.
I – эрозионно-водноледниковая слабонаклонная равнина, осложненная эоловым рельефом и болотными комплексами; II – моренно-водноледниковая равнина южной оконечности Лухско-Устинской гряды; III – долина р. Керженец

Рис. 4. Гидрографическая сеть заповедника

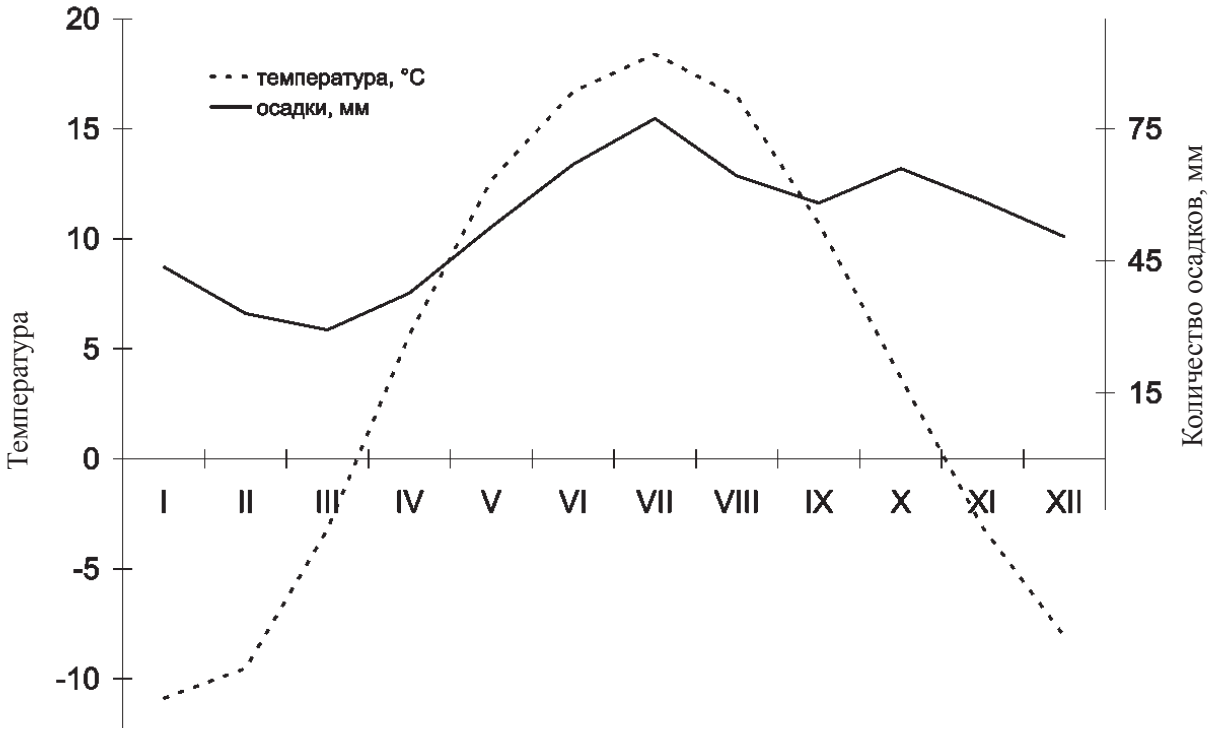


Рис. 6. Климадиаграмма заповедника

Рис. 7. Болота Керженского заповедника (выделены серым цветом)

Рис. 9. Бывшие до 1972 г. населенные пункты на территории заповедника (п. Рустай – ныне жилой) (по: Кораблев, 2001)

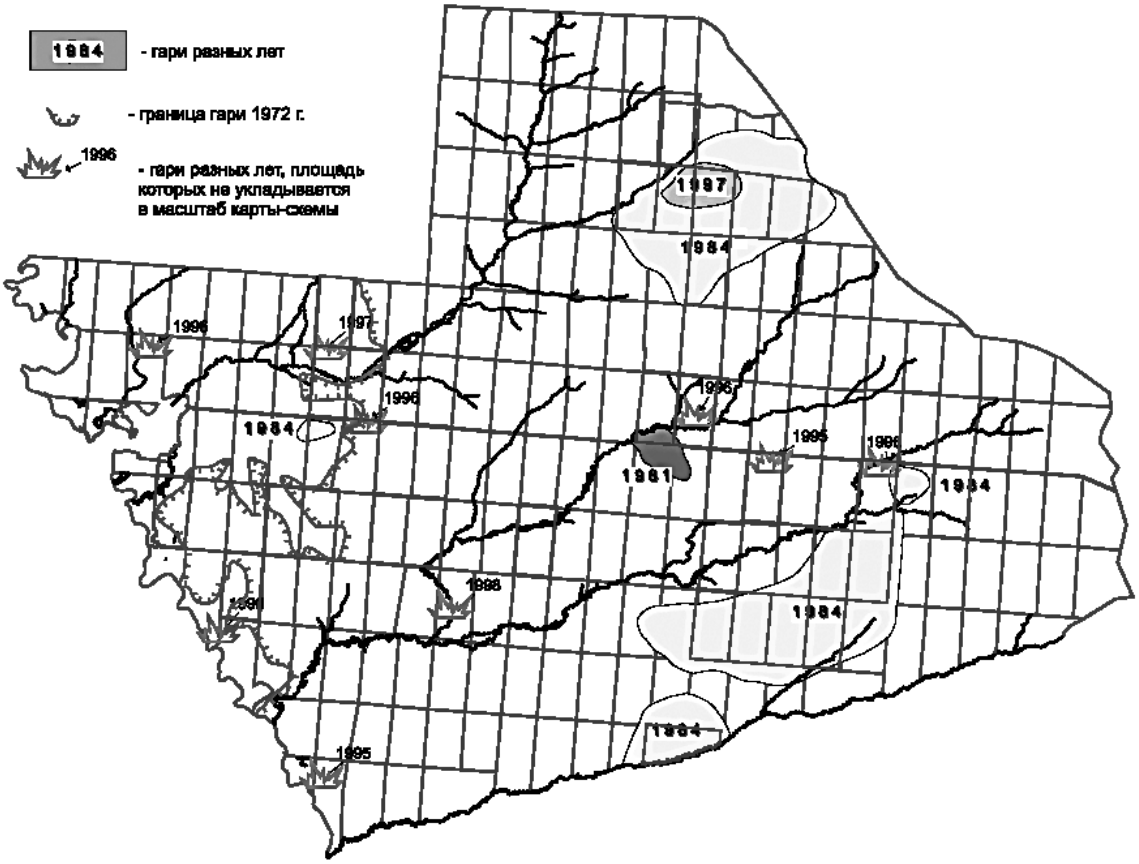


Рис. 10. Гари разных лет на территории заповедника

До 1972 г. на территории, относящейся ныне к заповеднику, производились сплошные рубки, он неоднократно подвергался влиянию пожаров. Самый крупный пожар прошел по территории в 1972 г. Во время него выгорело более 80% лесов нынешней территории заповедника (Константинов, 2000). Как показано ранее (Константинов, 2000), все пожары на территории заповедника происходили по вине человека. Достаточно сказать, что с момента организации заповедника (1993 г.) на его территории частота пожаров и площадь гарей резко сократились (Аверина, 2001). Наглядное представление о распространении гарей в заповеднике (с 1972 г.) дает рисунок 10.

Господствующие на территории Керженского заповедника растительность, рельеф, почвообразующие породы позволяют отнести его к типичным полесьям Русской равнины, которые протянулись широким поясом в зоне широколиственных лесов, южной тайге и подтайге от Польши до Урала (Евстигнеев, 2000). Полесья характеризуются тем, что занимают низменные положения на Русской равнине, плащ четвертичных пород на них (мощностью от 10 до 30 м) сложен флювиогляциальными песками или моренными отложениями Московского или Валдайского оледенений (Квасов, 1974). Эти отложения формируют специфический рельеф, в котором дюны большего или меньшего размера чередуются с междюнными понижениями и крупными западинами. На дюнах, как правило, здесь господствуют сухие сосновые леса, в междюнных понижениях – сосняки сфагновые, в котловинах – болота. Все эти элементы, из которых складывается общий облик земной поверхности, в полной мере проявляются в ландшафтах Керженского заповедника. Сходный облик ландшафтов наблюдается и в заповеднике «Брянский лес», расположенном на территории Неруссо-Деснянского полесья (Евстигнеев и др., 1999) и в Приокско-Террасном заповеднике (Сукцессионные процессы..., 1999), также расположенном в полосе полесий.

Таким образом, территория Керженского заповедника представляет собой типичное полесье, где господствуют постпирогенные сосняки на песчаных почвах.

ГЛАВА 2. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Методологический подход

Поскольку в настоящее время одни и те же понятия и термины как в геоботанике вообще, так и в биогеоценологии в частности, по-разному трактуются разными авторами, мы сочли необходимым рассмотреть в данной главе собственную точку зрения по этому вопросу.

Изучение экологического разнообразия биогеоценозов нами проводилось с целью составления их классификации, отражения ее единиц на геоботанической карте и оценки перспектив динамики биогеоценозов. Поэтому при подборе метода классификации мы пытались выбрать такой, который позволил бы отразить в ней не только флористические, но и экологические особенности биогеоценотического покрова.

Минимальной единицей классификации в данной работе принимается ассоциация (Ниценко, 1969). Для того, чтобы ассоциация отражала не только единицу растительности, но и биогеоценотического покрова в целом, помимо описаний растительности, мы делали и описания почв, поскольку биогеоценоз выделяется как по растительности, так и по условиям экотопа. При изучении динамики биогеоценозов мы исходили из следующих положений.

Изучение динамики биогеоценозов тесно связано с представлением о них как о самоорганизующихся системах во времени (Clements, 1936; Александрова, 1964б, 1966; Сукачев, 1964; Разумовский, 1981; Жерихин, 2003; Абатуров, Меланхолин, 2004; Смирнова, 2004; и др.). Принцип работы таких систем основан на том, что растительность, предоставленная самой себе, преобразует среду в сторону устойчивого климаксного состояния. Фактором, постоянно возобновляющим эндогенные смены, являются различные нарушения.

Совокупность сукцессионных рядов в определенной местности можно называть сукцессионной системой. В целом, можно сказать, что работа сукцессионной системы основана на втором законе термодинамики в его кибернетической интерпретации (закон неубывания энтропии) (Миркин и др., 1989). Другими словами, она представляет собой сложную систему, или кибернетическую машину (Эшби, 1959), работа которой направлена на то, чтобы блокировать действие или ликвидировать последствия внешних возмущений (экзогенных факторов), т.е. на самовосстановление. Кибернетика имеет дело с идеальными машинами, или системами, которые могут и не существовать как материальные объекты, но знание законов поведения таких машин позволяет вычислять и предсказывать поведение материальных систем. Так, математическая физика имеет дело с пружинами, не имеющими массы, или с идеальными газами, математика оперирует с такими нематериальными объектами, как точка, прямая и т.д. Нет необходимости говорить, насколько подход к материальному миру через мир логических или математических абстракций помогает понять законы поведения первого. Другими словами, кибернетика «говорит не о вещах, а о способах их поведения» (Эшби, 1959). В биологии методы кибернетики также актуальны, поскольку часто объектом изучения этой науки являются сложные системы, изучить поведение которых путем простого наблюдения не представляется возможным. К таким системам относится система «почва–растительность–мезофауна». Чтобы познать способы функционирования этой системы (что в геоботанике называется «динамика растительности») недостаточно знать только то, какие частные изменения происходят в ней здесь и сейчас, нужно ответить на вопрос: «каковы все возможные способы изменения этого поведения».

Сукцессионная система является замкнутой с той точки зрения, что в ее состав не поступают новые виды, ассоциации или стадии сукцессии; кроме того, способность к достижению состояния с исчерпанной потенцией к сменам (климакс), т.е. равновес-

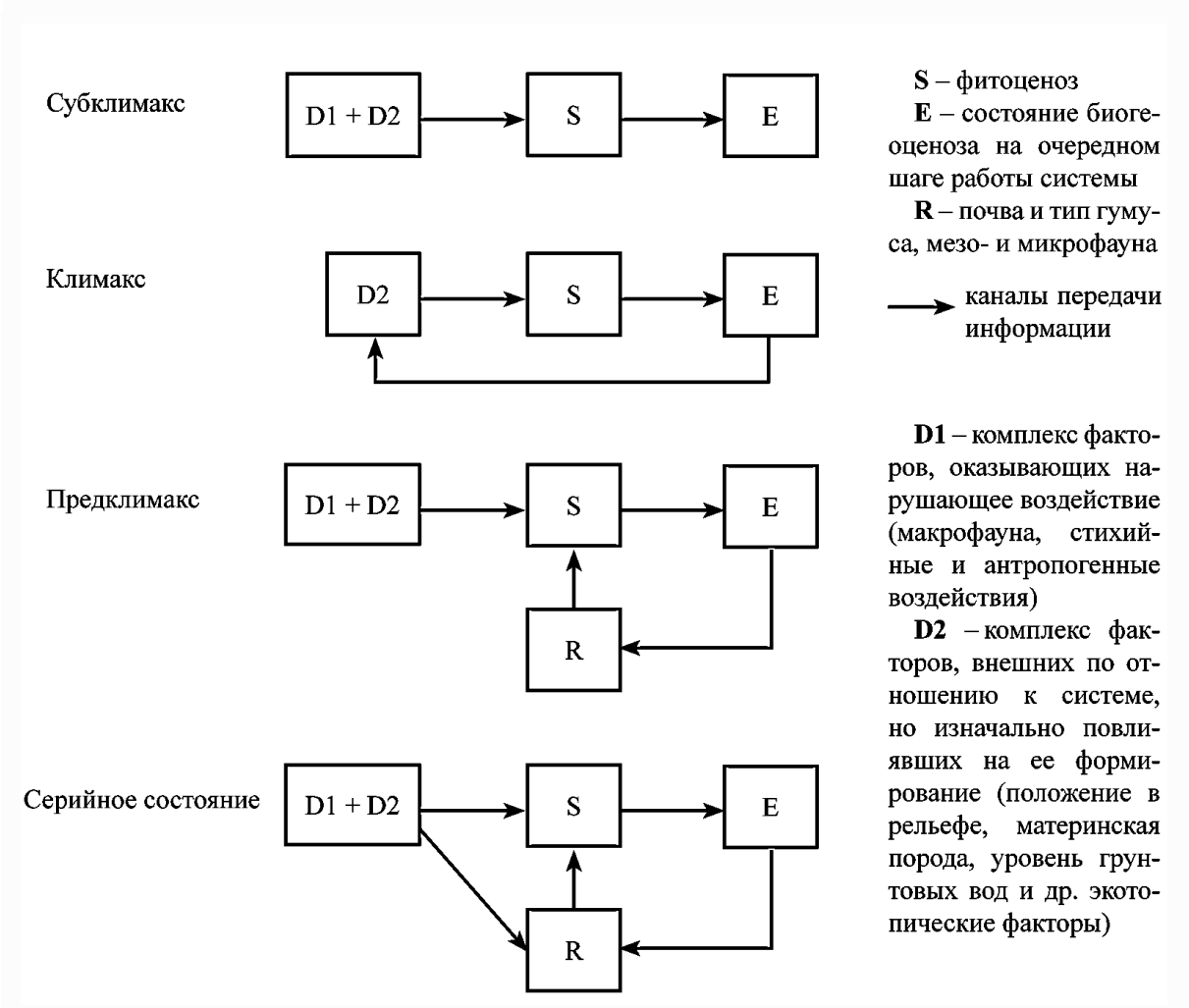


Рис. 11. Схемы различных состояний сукцессионной системы (пояснения в тексте)

ного состояния, характерна для энергетики замкнутых (а не открытых систем). Однако на разных этапах существования принцип ее работы может меняться (рис. 11). На ранних, средних и поздних стадиях сукцессии (рис. 11, серийное состояние, предклимакс) она функционирует как полузамкнутая система, т.к. внутренняя энергия системы пытается заблокировать энергию, получаемую от внешних факторов, таких как микроклиматические условия, водный режим, свойства материнской породы. В климаксном состоянии (рис. 11, климакс) сукцессионная система, при остутсвии нарушений, функционирует как замкнутая саморегулирующаяся система, т.к. действие внешних факторов, хотя и имеется, но не оказывает решающего значения на нее, т.е. работа системы на этом этапе определяется преимущественно внутренней ее энергией.

При действии постоянных нарушений, интенсивность которых настолько велика, что система не справляется с саморегуляцией (т.е. разрушающая деятельность внешних факторов превосходит возможности самовосстановления системы), можно говорить, что сукцессионная система функционирует как открытая (рис. 11, субклимакс).

К замкнутым системам можно было бы отнести биогеоценоз, как единицу сукцессионной системы, в те моменты, когда внешние факторы не оказывают на него воздействия. Поскольку такое воздействие в серийном состоянии оказывается на него постоянно и оказывает влияние на ход смен, его можно назвать полузамкнутой системой. Если поток информации со стороны внешних факторов начинает превышать таковой внутри системы, последняя становится открытой, и ее дальнейшее развитие определяется только изменением параметров среды на входе. Такое состояние сукцессионной системы называется субклимакс (Разумовский, 1981). Сущность понятия субклимакс будет рассмотрена чуть ниже.

Многое зависит и от того, как мы определим систему. Так, не существует биогеоценозов, не получающих энергии от солнца, газов и воды из атмосферы. Однако такие основополагающие (фоновые) факторы, без которых система не может существовать, мы можем просто включить в понятие самой системы и тогда внешними по отношению к ней окажутся только те, без которых она вполне может жить, но которые все-таки оказывают на нее воздействие, изменяя ход ее работы. Для биогеоценоза такими факторами являются пожары, вырубки, ветровалы, наводнения и другие стихийные явления. Более того, в данном качестве мы должны рассматривать и макрофауну, особенно крупных копытных, которые оказывают на биоценоз не менее мощное воздействие, чем стихийные факторы (напомним, что к макрофауне относится и человек).

В связи с этим в понятие сукцессионная система следует включать растительное сообщество, почву, тип гумуса, фауну редуцентов и сапротрофные грибы, мезофауну, способствующую расселению диаспор. Внешними по отношению к ней следует считать следующие факторы: положение в рельефе, материнскую породу, уровень грунтовых вод, стихийные факторы, такие как сильные ветра, пожары, рубку леса, крупных копытных, стацией переживания которых являются целые ландшафты и местности (а не один или хотя бы несколько биогеоценозов), а также человека, насекомых-вредителей и т.п.

Следует только иметь в виду, что на нынешнем уровне знаний наука как бы «связана» своей же собственной установкой на редукционистский подход к изучению объектов, т.е. мы всегда стремимся разложить какое-то явление на составляющие, изменяя факторы по одному, и получить однозначный ответ «да» или «нет». Такой подход применим и полезен при изучении простых систем или таких сложных систем, которые легко разложить на простые. Однако при изучении биогеоценотического покрова максимум, что можно сделать – это ограничиться констатацией факта, что система, которую мы изучаем, делится на три подсистемы – «растительность», «почва» и «мезофауна», да и тут не понятно до конца, какими рамками ограничивается каждая из этих подсистем и где между ними четкая граница. Так, например, для подсистемы «растительность» не ясно, стоит ли включать в нее эпифитов, какое участие в динамике системы они принимают, а для подсистемы «мезофауна» не понятно, стоит ли включать в нее таких животных, как белка, которая не только разносит семена, но и поедает их. При определении границ между подсистемами не понятно, причислять ли моховой очес к подстилке или к растительности и т.д. Да и способы работы нашей системы не остаются постоянными, а меняются на разных шагах работы – то она функционирует по способу открытых систем, то – замкнутых. Поэтому при изучении сложных систем невозможно раз и навсегда дать определение, что вот эта система работает на основании такого-то закона, но можно определить совокупность законов, которые вступают в действие на определенном этапе ее работы. В этом и помогает разобраться кибернетика.

Движущей силой экогенеза является необратимое изменение местообитания за счет ежегодного отложения и минерализации отмершей органики за единицу времени (т.е. получения и переработки информации). На начальных стадиях сукцессии, когда в местообитании преобладает действие абиотических факторов, этот дисбаланс максимален (скорость отложения значительно превышает скорость минерализации). В ходе сукцессии биота начинает оказывать преобразующее действие на экотоп таким образом, что скорости отложения и минерализации органики все более выравниваются. При достижении полного баланса между ними (это значит, что весь опад, поступивший на поверхность почвы за вегетационный сезон, успевает разложиться либо сразу, либо до поступления следующей «порции») в биогеоценозе исчерпываются потенции к дальнейшим сменам (экогенез останавливается). Это равновесное состояние называют климаксом (Cowles, 1901).

Под субклимаксом (Разумовский, 1981) мы понимаем такое состояние биогеценоза, когда в результате постоянного воздействия внешнего по отношению к нему фактора (или факторов) он выводится из серийного состояния и стабилизируется на долгое время (что создает иллюзию климакса) или сукцессия замыкается в цикл. В первом случае в качестве типичного примера можно назвать верховое болото, где постоянное избыточное увлажнение создает условия для постоянного наращивания торфа, что, в свою очередь, препятствует дальнейшим сменам болотного биогеоценоза. Во втором случае можно привести множество примеров, однако мы здесь приведем наиболее популярный ныне в литературе случай – циклическую смену еловых и широколиственных лесов, которая рассматривается как климакс (Восточноевропейские..., 2004а, б). С точки зрения приводимой нами концепции циклическая смена еловых и широколиственных лесов должна рассматриваться как смена двух ассоциаций, имеющих разный сукцессионный статус (собственно к климаксу следует относить широколиственные леса, а еловые – к предклимаксным).

В климаксном состоянии экотопические и даже климатические факторы в значительной степени нивелированы растительностью (между ними перекрывается канал связи), состояние самой же системы на выходе оказывается ее входным состоянием, и система замыкается. В сущности, это идеальное состояние системы, которое, по-видимому, не может быть реализовано в природе никогда, из-за того, что на биогеоценоз всегда будут оказывать влияние стихийные факторы и макрофауна. Проще достигается состояние, когда на биогеоценоз прекращают воздействие экотопические факторы (сглаживается рельеф, образуется мощный слой хорошо структурированной и богатой гумусом почвы, гидрологический режим становится стабильным, почва нормально увлажнена), т.е. когда перекрывается канал связи только с комплексом экотопических факторов, но почвообразование еще не закончено (баланс между отложением и разложением органики не выравнен до конца). Такое состояние можно назвать предклимаксом.

В геоботанической литературе часто поднимался вопрос о моно- и поликлимаксе (Александрова, 1969; Разумовский, 1981; Работнов, 1983; Миркин, Наумова, 1998). Нам представляется, что у сукцессионной системы может быть одно равновесное состояние, которое физиономически может несколько варьировать в зависимости от экотопических условий и истории конкретного места – это леса из разных широколиственных пород. Однако, определяя то или иное сообщество как климакс, мы не можем этого сделать только по растительности. Необходимо учитывать и компоненты подсистемы-регулятора – почву и тип гумуса (а, по возможности, – еще и мезофауну).

Тип почв и тип гумуса несут и важную информацию о протекающих в местообитании процессах, а значит позволяют оценивать и динамическое состояние местообитания. Процесс эволюции почв из подзолистых в дерново-слабоподзолистые и бурые лесные хорошо изучен (Дюшофур, 1970). Он сопровождается закономерными сменами растительности на этих почвах. Как буферное звено между почвой и растительностью выступает тип гумуса, который, в отличие от почвы (она более инертна), позволяет диагностировать текущие именно на данный момент процессы и оценить баланс между приходом и расходом органического вещества в местообитании. Так, в местообитаниях, где процессы разложения органики замедлены, скапливается двух- и трехслойная подстилка, что выражается в наличии модергумуса или грубого гумуса; напротив, в местообитаниях, где с переработкой органики не возникает проблем, образуется мулль и модермулль (Дюшофур, 1970; Чертов, 1974; Чертов, Разумовский, 1980). Заметим, что в недосточно дренированных евтрофных местообитаниях (например, там, где произрастают чернооль шаники) образуется тип гумуса влажный мулль, который казалось бы свидетельствует о высокой скорости минерализации органики. Подстилка здесь действительно разлагается

практически сразу, но не полностью, и остатки крупных макромолекул поступают в минеральный горизонт (Дюшофур, 1970), который по этой причине является органоминеральным (перегнойный горизонт АТ). В таком виде питательные вещества еще не усвояемы для растений, а разложению и минерализации они подвергаются в этих местообитаниях по мере их дренажа, когда почва насыщается воздухом и в ней создаются условия для поселения микро- и мезофауны редуцентов. Морфологически это выражается в смене перегнойного горизонта (АТ) гумусовым (А1). В связи с этим, говоря о влажномуллевых почвах, можно говорить о высокой степени разложения органики на поверхности и низкой в перегнойном горизонте, но не о балансе между приходом и расходом органического вещества (которое поступает не на поверхность почвы в виде подстилки, как в более бедных местообитаниях, а в верхний минеральный горизонт, где ее разложение заторможено пока почвенные поры заполнены водой). Кроме того, в местообитаниях с нулевым или почти нулевым балансом органического вещества почвы слабоксилые или нейтральные, а это значит, что подзолистый процесс в них не идет и преобладает гумусонакопление, что выражается в наличии структурированного гумусового горизонта А1. Таким образом, если климакс относится к местообитаниям с нулевым балансом вещества, то диагностические признаки его должны быть следующие:

– почва дерново-слабопозолистая или серая лесная;

– тип гумуса мулль;

– растительность только неморальная в древесном ярусе (дубняки, липняки, кленарники или полидоминантные широколиственные леса).

Все три признака обязательны. Отсутствие хотя бы одного из них не позволяет квалифицировать сообщество как климаксное. Так, в староречных понижениях террасы Керженца встречаются вязовники, которые, хоть и относятся к широколиственной растительности, произрастают на оглеенном делювии, на дерново-глеевых почвах с модергрубогумусным типом подстилки, а в высокой пойме Керженца встречаются дубравы на кислых аллювиальных почвах, где процесс почвообразования периодически прерывается из-за откладываемого рекой раз в несколько лет слоя наилка мощностью от 2 до 5 см. Описанные примеры можно отнести к субклимаксным, а не климаксным сообществам. Однако это частный случай. В общем, климаксное сообщество может быть и дубравой, и липняком (во всяком случае, оно должно быть организовано неморальными видами, т.к. именно в таких сообществах вся поступающая за год на поверхность почвы органика не накапливается, а минерализуется практически сразу, поступая в состав почвенно-поглощающего и глинисто-гумусового комплексов) на дерново-слабоподзолистых или серых лесных почвах.

При изучении динамики биогеоценозов мы пользовались таким понятием, как «экогенез», т.е. необратимое изменение местообитания в ходе сукцессии, но в то же время совершенно не использовали такое понятие, как «демутация». Нам представляется, что в условиях, когда растительный покров существует веками на определенной местности и, тем более, подвергается многочисленным нарушениям, бессмысленно использовать такие понятия, как демутация, вторичные и первичные смены. Особенно это актуально для Русской равнины, на которой современный растительный покров сформировался после многовековых антропогенных нарушений (Смирнова, 2004). Не имеет также смысла делить растительность на «коренную» и «производную». Обычно коренными называют такие сообщества, которые существуют в определенном месте в течение жизни нескольких поколений эдификаторов (обычно древесных видов), а производными – те, которые, возникая после нарушений, в течение жизни одного поколения эдификатора подготавливают местообитание для восстановления коренного сообщества. С этой точки зрения, сосняки, произрастающие на территории Керженского заповедника, являются коренными сообществами,

т.к. они существуют там уже несколько столетий. Однако изучение архивных данных (Константинов, 2004) и наши исследования показывают, что сосняки в заповеднике существуют благодаря периодическим пожарам, а при их отсутствии за одно или несколько поколений сосны сменяются ельниками. Поэтому сосновые леса Керженского заповедника лучше все-таки относить к производным, а не к коренным сообществам. Ельники слегка заболоченных местообитаний могут существовать в течение нескольких поколений, а ельники долины Керженца за одно поколение сменяются липняками. В то же время нельзя сказать об этих ельниках, что они производные, т.к. возникают в ходе нормальной сукцессии под пологом сосняков, а не после нарушений. Можно привести еще пример. Пирогенные сукцессии, которые обычно называют демутационными, на гари 1972 года в Керженском заповеднике идут с активным преобразованием как почвы, так и других параметров экотопа, например, с изменением увлажненности местообитания. При слабых нарушениях такие изменения необратимы, а при сильных, таких как крупный верховой пожар, когда местообитание разрушается, та же сукцессия начинается вновь. Все это делает применение выше перечисленных понятий бессмысленным.

В геоботанике существуют два противоположных мнения о том, континуальна или дискретна растительность как во времени, так и в пространстве (Миркин, Наумова, 1998; Разумовский, 1981). Думается, что сторонники крайних мнений в этом глубоко философском споре придерживаются одной и той же натурфилософской позиции, а именно, что растительность дискретно-континуальна, а мнения их начинают расходиться только по вопросу методики изучения этого явления (многое зависит от масштаба рассмотрения и от того, как мы определим систему). Суть проблемы заключается в следующем. Когда на лицо переход одного состояния в другое, оно совершается по закону перехода количества в качество, т.е. непрерывно-дискретно. Однако накопление количественных изменений может совершаться бесконечно малыми шагами, а сам процесс перехода остается незамеченным, что и позволяет говорить о континуальности. Однако сам факт перехода растительности (или лучше сказать всей системы «растительность–почва–мезофауна») в другое состояние однозначно свидетельствует о дискретности этого процесса. Однако рассмотрение бесконечно малых шагов крайне неудобно с методической точки зрения, что дает повод некоторым исследователям к упрощению сукцессионных рядов за счет укрупнения шага работы системы и даже пропуска некоторых шагов.

Эта, казалось бы непреодолимая, философская и психологическая трудность легко преодолевается с помощью кибернетики. С точки зрения этой науки правомерно разбить непрерывные изменения на дискретные шаги с необходимой для исследователя точностью. В то же время мы ничего не теряем, ограничиваясь рассмотрением дискретных различий, ибо зная, как ведет себя система, когда различия имеют определенную величину, мы можем рассмотреть случай, когда они значительно меньше. Установив с достоверностью, что происходит в этом случае, можно рассмотреть случай, когда они еще меньше и т.д., т.е. точность, с которой мы описываем пошаговую работу системы, определяется целями исследования. При изучении работы больших сложных систем, каковой является система «растительность–почва–мезофауна», возможен только такой подход.

Методика составления полевых описаний

При составлении геоботанических описаний описывалась площадь в радиусе 10 м или, если сообщества имели линейную форму (например, по берегам рек), описывался участок протяженностью 10–20 м. Ширина его определялась шириной самого фитоценоза. Площадь такого описания также определялась размерами самого фитоценоза, однако мы старались, чтобы она не была меньше 50 м^2. Производилась глазомерная оценка проективного покрытия (в % от общей площади) для каждого

вида травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Для древостоя оценивались таксационные показатели по стандартной методике (Методы изучения..., 2002). Формула древостоя составлялась по числу стволов, возраст и высота древостоя определялись по модельному (среднему) дереву инструментально (с помощью высотомера и возрастного бура). Всего было составлено 954 геоботанических описания.

Методика геоботанического картографирования

Картографические работы были начаты в 1999 году. Так как на территорию заповедника в нашем распоряжении имелись аэрофотоснимки (АФС) масштаба 1:15000, картирование производилось методом их дешифрирования. Для правильной интерпретации дешифровочных признаков нами было закартировано 5 ключевых участков, на которых проводилась сплошная контурная съемка с использованием аэрофотоснимков в поле и последующей экстраполяцией полученных данных на остальную часть территории.

Полный цикл работ над геоботанической картой Керженского заповедника состоял из следующих этапов.

– В полевой сезон 1998 г. были произведены рекогносцировочные исследования в западной части заповедника.

– В полевой сезон 1999 г. был закартирован ключевой участок Черноречье.

– В полевой сезон 2000 г. был закартирован ключевой участок Черное озеро.

– В полевой сезон 2001 г. был закартирован ключевой участок Подшилиха.

– В полевой сезон 2002 г. был закартирован ключевой участок Вишня.

– В полевой сезон 2003 г. был закартирован ключевой участок Чернозерье.

Площадь всех участков составила 84 км^2 (42 квартала).

Привязка топоосновы. Топооснова территории заповедника соответствует 16 листам топокарт масштаба 1:25000 и 4 листам масштаба 1:50000. Это листы о-38-127-А, о-38-127-Б, о-38-127-В, о-38-127-Г по международной номенклатуре.

Для привязки в ГИС каждый лист был отсканирован с разрешением 507 dpi в режиме 24 bit RGB. На сканере формата А3 сканировались по половине каждого листа, которые затем сшивались в программе Photoshop. После этого в программе GeoTransformer листы привязывались по шести точкам (углы карты и две точки в середине вертикальных краев листа) с известными географическими координатами, указанными на полях листа. Привязка производилась в проекции Гаусса-Крюгера по эллипсоиду Красовского.

Привязка аэрофотоснимков. Листы АФС сканировались с разрешением 600 dpi в режиме 24 bit RGB. Привязанные листы топокарт подгружались в окно ArcView. В соседнее окно подгружался очередной аэрофотоснимок. Привязка его осуществлялась методом «натягивания» (точкования) на топокарту. Каждый снимок имеет 100–120 точек привязки.

Оргтехника и методические консультации по привязке и сканированию снимков и топокарт были любезно предоставлены сотрудниками «Лесной программы» ЦОДП (рук. М.Карпачевский), которым автор выражает искреннюю благодарность.

Дешифрирование и оцифровка на основе АФС контуров растительности производилась методом ручной оцифровки выделов, с учетом полевых материалов.

Геоботаническое картирование проводилось методом дешифрирования аэрофотоснимков (Дмитриев и др., 1981; Смирнов, 2005), результаты которого проверялись и уточнялись на местности методом маршрутно-глазомерной съемки (Методы изучения..., 2002). При дешифрировании растительный покров разбивался на четыре части: а) спелые леса; б) молодняки; в) луга и поля; г) болота. Растительность на аэрофотоснимках дешифрировалась по размеру контура, тону, форме изображения, цвету, характеру падающих теней и т.п. В зависимости от характера растительности в пределах дешифрируемого контура использовались различные дешифровочные признаки. Например, падающая тень — характерный

признак спелых высокоствольных лесов и отдельно стоящих деревьев, не является дешифровочным признаком для травянистой растительности. При дешифрировании болот одним из важнейших признаков является падающая тень деревьев, характер граничных линий, крапа. Различные виды деревьев дают разную окраску на цветных аэроснимках. Кустарники, как и леса, имеют зернистое изображение, но зернистость у кустарников более мелкая, они не дают отбрасываемой тени. Травянистый покров на снимках имеет вид аморфного рисунка.

Границы выделов, дороги и др. опорные топографические пункты переносились со снимков на кальку. Атрибутивная таблица карты заполнялась предварительно в камеральных условиях, где в поле «Ассоциация» проставлялось название растительного сообщества, определявшегося методом дешифрирования АФС. В дальнейшем содержание контуров и их границы уточнялись методом маршрутно-глазомерной съемки, при которой исследователь передвигается по составленной карте от выдела к выделу (контуру), проводя внутри каждого геоботаническое описание.

При работе над геоботанической картой Керженского заповедника мы столкнулись с тремя основными проблемами, которые часто возникают при составлении крупномасштабных карт растительности (Вышивкин, 1977).

1. Комплексность растительного покрова.

2. Представленность на местности некоторых ассоциаций выделами недостаточной площади, не укладывающейся в масштаб карты.

3. Извилистость границ ассоциаций.

Проблему комплексности решают двумя способами: путем интерпретации растительных контуров по доминирующей ассоциации или выделением собственно комплексных контуров. Комплексы могут быть разного масштаба – слагающие их единицы могут занимать площади от десятков квадратных метров (микрокомплексность) до гектаров (мезокомплексность). Поскольку растительный покров заповедника в прошлом был сильно нарушен, ныне он имеет достаточно пестрое мезокомплексное строение. В связи с тем, что в нашу задачу входило составление крупномасштабной карты, то в рамках ее оказалось возможным выделять элементы мезокомплексов как самостоятельные выдела. При таком подходе карта оказалась достаточно пестра, поэтому выдела с микрокоплексной растительностью мы интерпретировали по доминирующей ассоциации, исходя из условия, что доминирующая ассоциация должна занимать не менее 50% площади контура (рис. **12**).

Мелкоплощадные ассоциации, в силу невозможности их отображения в масштабе, на карте обычно либо даются внемасштабными значками, либо не отображаются вообще. Так как подобные фитоценозы на территории заповедника имеют линейную (продолговатую) форму (например, сообщества гидатофитов по берегам речек), мы отказались от их изображения, чтобы не перегружать карту.

Проблему извилистости границ мы решали методом их генерализации в масштабе 1:2500, что наглядно демонстрирует рисунок **13**.

Картирование обширных площадей, каковой является территория заповедника, начинают с составления легенды на основе картирования ключевых участков. Ключевые участки выбирались в нескольких точках изучаемой территории с тем расчетом, чтобы при наименьшей площади они бы включали максимальное разнообразие сообществ.

Создание тематических карт

После того как аэрофотоснимки были оцифрованы и составлена классификация растительности, нами были изготовлены следующие тематические карты.

Карта возрастной структуры древостоев. Древесные насаждения заповедника были разделены на 4 возрастные группы следующим образом (табл. 3). Шаг 30 лет для возрастных групп хвойных и 25 лет для мелколиственных видов нами был выбран потому, что, на наш взгляд, это средний срок трансформации одного биогеоценоза в другой, это срок, за который происходит качественный скачок в преобразовании био-

Таблица 3. Классификация древесных насаждений по группам возраста

Насаждения	Группы возраста			
	молодняки	средневозрастные	приспевающие	спелые
Хвойные и широколиственные	< 30 лет	31–60	61–90	> 90
Мелколиственные	< 25 лет	26–50	51–75	>75
Ивняки	< 10 лет	11–20	21–30	>30

геоценоза. По нашим наблюдениям в заповеднике, например, в сосняках на нормально дренированных почвах видовой состав травяно-кустарничкового яруса и мощность почвенных (особенно подзололистого) несколько различаются у молодняков, средневозрастных и спелых насаждений. Из этого можно сделать вывод, что некоторые параметры биогеоценоза меняются с возрастом. Возрастной шаг этих изменений, по нашим наблюдениям, и составляет 30 лет.

Поскольку в настоящее время леса заповедника находятся в возрасте перехода из одной возрастной группы в другую (преимущественно идет смена молодняков средневозрастными), были составлены соответствующие карты по состоянию на 01.01.2000 и 01.01.2005 г. В 2000 г. на гари 1972 г. еще преобладали молодняки, которые должны окончательно смениться средневозрастными лесами к 2030 г. На карте 2005 года отображен переходный момент.

Для других карт такого разделения делать не требовалось, т.к. с 2000 по 2005 г. смены растительных сообществ не произошло. Поэтому здесь и далее (за исключением особо оговоренных случаев) под «современными картами» будут пониматься карты по состоянию растительности на 2000–2005 гг.

Современная карта растительных формаций составлена на основе принадлежности каждого выдела соответствующей формации.

Прогнозные карты составлялись после обработки базы данных на основе приведенной выше таблицы групп возрастов и сукцессионной схемы. Атрибутивные данные по каждому контуру растительности, отображенному на карте, изменялись таким образом, что возраст древостоя и подроста увеличивался на каждом шаге на 30 лет, а название ассоциации изменялось с учетом возрастных изменений в древостое. Так, 130-летние сосняки с 60-летним вторым ярусом ели заменялись в аттрибутивной таблице на ельники 90-летнего возраста (т.е. имелось ввиду, что за эти 30 лет произойдет распад соснового древостоя, а на его месте образуется ельник). Березняки молиниевые 35-летнего возраста заменялись в таблице на березняки с елью черничные 65-летнего возраста. Таким образом был обработан каждый контур, относящийся к определенной ассоциации с древостоем определенного возраста.

Отсутствие выдела на картах 2030–2090 гг. означает, что данный участок не поддается прогнозу. Прогноз был составлен из расчета, что растительность на территории заповедника не будет подвергаться действию таких мощных нарушающих ее факторов, как пожары, вырубки, сенокосы, рекреация, потрава скотом. Кроме того, в этот расчет включено условие, что деятельность бобров (подтопляющих своими плотинами леса и уничтожающих осинники) и лосей (= потрава скотом) будет минимальна и не окажет заметного влияния на растительность.

Методика классификации растительных сообществ

Существует четыре основных подхода к классификации, используемых геоботаниками на современном этапе: эколого-флористический (Миркин, Наумова, 1998), лесотипологический (Динамика..., 2000), доминантный (Нешатаев, 2001) и эколого-физиономический (Ниценко, 1969), из которых нами был использован последний.

При эколого-физиономическом подходе единицы классификации выделяются не только по флористическим критериям, но и с учетом физиономии местообитаний и условий экотопа. Поэтому мы сочли ее наиболее приемлемой как для составления легенды к карте, так и для изучения структуры и динамики растительности.

Согласно этой классификации, по преобладающему виду в древесном ярусе или по особенностям местообитания (в безлесных местообитаниях) выделяют Формацию (например, Сосняки, Луга, Болота). По сходству почвообразующей породы, положению в рельефе, увлажненности и др. параметрам экотопа выделяют Группу ассоциаций. В пределах группы ассоциаций выделяются Ассоциации по наиболее часто встречающимся видам травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Поскольку на всех трех уровнях выделение единиц классификации происходит по разным критериям, Формация и Группа асоциаций являются условными единицами, а синтаксоном в строгом смысле является лишь Ассоциация (Миркин, Наумова, 1998). Опираясь на данную схему, мы выделяли Группы ассоциаций уже в поле. В пределах группы ассоциаций выделялись Ассоциации по наиболее часто встречающимся видам травяно-кустарничкового и мохового ярусов по методике эколого-флористической школы (Миркин и др., 1989).

Для статистической обработки геоботанические описания заносились в базу данных, созданную на основе Access, структура которой такова. Главная таблица содержит поля для ввода общих сведений об описании (географическое и местное положение, положение в рельефе, таксационные данные и др.). В нее вложены таблицы для ввода информации об участии видов в древесном ярусе, подлеске, подросте, травяно-кустарничковом и моховом ярусах, к которым подсоединены справочные базы данных по сосудистым растениям (Черепанов, 1995) и мхам (Ignatov, Afonina, 1992). После того, как данные были занесены в базу, на ее основе составляли валовую таблицу (виды по описаниям), в которой описания сортировались по формациям и группам ассоциаций, а в пределах последних выделялись ассоциации на основе стандартной процедуры (Миркин и др., 1989). Для определения состава эколого-ценотических групп видов к базе данных была подсоединена соответствующая таблица (Восточноевропейские..., 2004а, б).

Название ассоциации давалось по наиболее часто встречающимся видам (имеющим класс постоянства IV–V), являющимся в то же время доминантами (например, «сосняк молиниево-долгомошный»). Если в анализируемом описании все виды травяно-кустарничкового яруса делили между собой проективное покрытие практически поровну, часто встречающиеся виды не оказывались доминантными. Это выявлялось уже в поле, и в этом случае в названии ассоциации эпитет, относящийся к травяно-кустарничковому ярусу был «травяной» или «влажнотравный» (например, «осинник травяной»). Доминанты разных ярусов (в латинских названиях) разделялись знаком «–», а содоминанты одного и того же яруса объединялись знаком «+» (например, Сосняк молиниево-вейниковый = Pinus sylvestris – Molinia caerulea+Calamagrostis arundinacea). Названия групп ассоциаций мы давали по названию типов условий местопроизрастания, которые были закреплены за главными эдификаторами еще со времен В.Н. Сукачева (1964) (например, сосняки черничные, березняки сфагновые и т.д.). Серьезная трудность в названиях групп ассоциаций по этому принципу возникла лишь для формации «Водная и прибрежно-водная растительность». Поэтому в названиях ассоциаций этой формации мы использовали только латинские названия. Классификация растительности заповедника приведена в Приложении 1.

Классификация растительности заповедника позволила выделить на его территории 16 формаций, 51 группу ассоциаций и 137 ассоциаций. Подробная их характеристика приводится в Приложении 1.

Методы анализа разнообразия растительного покрова

Оценка фитоценотического разнообразия давалась по набору и суммарной площади на территории заповедника выделенных единиц растительности при классификации. Для подсчета площадей сообществ использовалась программа ArcView.

В настоящее время оценка экологического пространства местообитаний производится на основе фитоиндикационных шкал Д.Н. Цыганова (1983), Г.Элленберга (Ellenberg, 1974, 1996) и Э. Ландольта (Landolt, 1977). Однако использование этих шкал, на наш взгляд, затруднено тем обстоятельством, что виды имеют региональную экологическую изменчивость, и подобрать нужный балл для вида в конкретной местности довольно сложно, поскольку подобная методика не предусмотрена самими авторами этих шкал. Судя по имеющемуся опыту использования экологических шкал вышеперечисленных авторов (Ценофонд лесов Европейской России http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm; Заугольнова, Морозова, 2004), они хорошо работают для больших территорий, таких как, например, подзона хвойно-широколиственных лесов в целом, на основе средних значений амплитуды каждого вида. Наш опыт применения шкал Д.Н. Цыганова на основе средних значений экологических шкал для такой ограниченной территории, как Керженский заповедник, показал, что 954 описания, ранжированные, например, в пространстве увлажненность/трофность, располагаются в этой плоскости таким образом, что большинство ассоциаций очень сильно перекрываются, а выделение каких-либо кластеров возможно на уровне групп ассоциаций. Поскольку нашей задачей было показать не только распределение ассоциаций в экологическом пространстве, но и сукцессионные отношения между ними, от стандартных шкал пришлось отказаться.

Поэтому оценка экологического пространства местообитаний производилась методом ранжирования описаний между двумя крайними типами по трофности и влажности. При ранжировании сообществ по трофности использовалась такая бесспорная информация, что, например, сосняк пушициево-сфагновый произрастает в наиболее бедных местообитаниях, а черноольшаник – в наиболее богатых. Все промежуточные сообщества ранжировались вдоль данного градиента. Аналогично подбирался и градиент увлажненности. Полученный качественный градиент переводился в количественный путем присвоения его градациям определенного балла. Для трофности (комплексный градиент, включающий в себя обеспеченность почвы минеральными элементами, азотом, кислотность, аэрированность, насыщенность и формы гумуса и т.п.) использовались следующие градации (в скобках указаны баллы количественного градиента): олиготрофные (1), мезоолиготрофные (2), мезотрофные (3), мезоевтрофные (4) и евтрофные (5). Для градиента увлажненности (комплексный градиент, характеризующий субстрат по влагоемкости, гидрорежиму, уровню грунтовых вод) использовались следующие градации: гиперксерофильные (10), ксерофильные (9), мезоксерофильные (8), мезофильные (7), гигромезофильные (6), психрофильные (5), гигрофильные (4), гигрогидрофильные (3), гидрофильные (2), ультрагидрофильные (1). Местоположение описания в пределах ординационного пространства из этих двух градиентов определялось не только по растительности, но и по свойствам почвы, типу гумуса, материнской породе, положению в рельефе, признакам гидроморфизма или оподзоливания в почвенных горизонтах.

Анализ разнообразия растительности производился путем учета числа групп ассоциаций и ассоциаций в формации. Так как группы ассоциаций выделялись в первую очередь по сходству условий экотопа, число их в пределах формации показывает экологическую амплитуду последней. Число же ассоциаций, которые выделялись по наиболее часто встречающимся видам травяно-кустарничкового и мохового ярусов, указывает на степень неоднородности растительного покрова.

Для проведения оценки разнообразия растительности часто используют различные коэффициенты и индексы. Мы использовали следующие показатели. Видовое богат-

ство оценивалось по флористическим спискам геоботанических описаний для заповедника в целом и по растительным формациям. Видовую насыщенность определяли как среднее количество видов в описании для заповедника в целом и по формациям. Для оценки степени неоднородности (мозаичности, гетерогенности) растительного покрова используют индекс Уиттекера (Мэггаран, 1992). Он рассчитывается по формуле:

$$\beta w = S / \alpha - 1,$$

где S – видовое богатство анализируемой единицы растительного покрова, α – ее видовая насыщенность.

Для расчета степени сходства между анализируемыми единицами растительного покрова используют коэффициент Съеренсена (Миркин и др., 1989). Он рассчитывается по формуле:

$$Ks = 2N(a+b) / (Na + Nb),$$

где N(a+b) – число общих видов в сообществах a и b, Na и Nb – число видов в сообществах a и b соответственно.

Для анализа эколого-ценотических спектров единиц растительного покрова виды флоры были разбиты на эколого-ценотические группы (ЭЦГ). Мы использовали классификацию О.В. Смирновой (Восточно-европейские..., 2004; http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm).

Методы изучения динамики растительности

Метод экологических профилей (Александрова, 1964а). Основан на том, что при определенных условиях последовательность видов (или сообществ) по рельефу совпадает с последовательностью их во времени. При использовании этого метода пологий склон мезорельефа подвергается изучению с точки зрения распределения на нем растительных сообществ, почв и гидрологических условий. Сравнение большого количества однородных по перечисленным признакам профилей между собой, а также сравнение результатов этого метода с результатами других, позволяет выявить сукцессионные ряды растительности.

Часто, однако, случается так, что последовательность видов или сообществ по рельефу отражает лишь пространственные закономерности перераспределения того или иного экологического фактора и не совпадает с временной последовательностью растительных сообществ. Такая ситуация наблюдается, если изучаемый склон в разных частях неоднороден по механическому составу почвы, имеются резкие скачки в условиях увлажнения или богатства субстрата. Такие ситуации встречаются довольно часто (реже пространственная и временная последовательности совпадают). Поэтому мы использовали этот метод крайне осторожно: только убедившись в однородности почвообразующей породы вдоль по склону и наличии градиента только одного (!) экологического фактора (как правило, увлажнения). Наша практика использования этого метода показала, что он применим только в условиях активно развивающегося мезорельефа в поймах, где, по мере отступления русла вбок, обособляются сначала ступени низкой, средней и высокой поймы, а затем – и надпойменной террасы (Горшков, Якушова, 1962). Этот метод использовался в пойме Керженца в условиях молодого, новообразующегося рельефа на болотах и на мелководных водоемах с выраженной поясностью растительности по берегам. При составлении маршрутных описаний отмечалось взаимное расположение ассоциаций по рельефу.

Метод изучения почвенного профиля (Александрова, 1964а; Пономаренко, 1999). Для подробной характеристики местообитания производилось описание не только растительности, но и почвенного профиля. Почва дает неоценимую информацию о качественном состоянии экотопа, которая без изучения почвенного разреза была бы потеряна. Поэтому очень часто владение информацией о характере почвы помогает построить классификацию фитоценозов или наметить сукцессионные ряды. Так,

все ряды, приведенные нами, были выявлены именно благодаря изучению почвенного профиля. Для графического отображения механизмов сукцессии в программе Excel были составлены графики изменения мощности горизонтов почвенного профиля по стадиям сукцессии (см. главу 4 «Динамика биогеоценозов заповедника»). Для построения этих графиков использовались усредненные данные по 2–5 почвенным разрезам для каждой стадии (ассоциации) определенного ряда. Всего было описано 183 почвенных разреза. Классификация почв производилась по книге «Классификация и диагностика почв СССР» (1977). Классификация и характеристика почв приводится в Приложении 2.

Метод хроноклинов (Миркин и др., 1989). Используя этот метод, мы группировали описания по сходству экотопических условий, а затем в пределах этих групп отслеживали смены ассоциаций по увеличению возраста лесообразующей породы или смене ее другой породой из подроста. Само собой разумеется, что подобную процедуру можно проводить на участках только одного и того же типа леса (на однородной почвообразущей породе и при сходном положении в рельефе).

Метод изучения растительных остатков (Александрова, 1964а). В местообитаниях, где имелся слой торфа (болота и заболоченные местообитания), производился отбор колонок с пробами торфа на глубину до 50 см, что позволяет восстановить динамику растительности за последние 20–40 лет. Образцы из колонок подвергались ботаническому анализу под микроскопом. Всего было взято в различных местах 247 колонок.

Метод датировки сукцессий (Александрова, 1964а; Методы изучения…, 2002). На гарях учитывался возраст пожара по раневым заплывам на деревьях, а при выкапывании почвенных разрезов в заболоченных местообитаниях и на болотах отслеживались наличие остатков мезофильных растений (лесных видов), погребенных под слоем торфа, и глубина слоя углей, маркирующих последний пожар.

Метод опроса старожилов. Применялся в случаях, когда необходимую информацию о прошлом какого-то конкретного места нельзя было получить из других источников. Обычно люди приводят свои воспоминания, основываясь на зрительной памяти, а датируют прошлое событиями из своей личной жизни. Например: «Когда я учился в 10-м классе на месте этого болота был сенокосный луг. Значит это было в 1978 году». При проверке косвенными данными из других источников этот метод дает хорошие результаты.

В ходе работ нами была детально изучена динамика растительности заповедника, выявлены основные закономерности сукцессионных смен. Была составлена схема сукцессионных смен растительности.

ГЛАВА 3. СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА

Характеристика биогеоценозов различных ландшафтов

В выявленных на территории заповедника трех ландшафтах растительность и ее распределение по рельефу несколько различаются. Но, в то же время, имеется и определенное сходство, связанное с тем, что преобладающими почвообразующими породами во всех трех ландшафтах являются пески.

На зандровой равнине (рис. 14) по днищам лощин с частично пересыхающими к середине лета речками на песчаном аллювии произрастают черноольшаники влажнотравные на перегнойно-глеевых почвах, а по склонам лощин – березняки или осинники травяные на дерново-глеевых почвах. Условия аккумулятивного рельефа не способствуют здесь формированию подзолистых почв, а высокое богатство и влажность субстрата в сочетании с проточным увлажнением способствуют формированию влажномуллевых почв, которые выше по рельефу на склонах лощин, где насыщенность влагой почвы и высокая проточность сказываются только в первый месяц после таяния снега, сменяются на модергумусные и модермуллевые почвы. В междюнных понижениях водораздельной поверхности, где увлажнение также высоко, но имеет бессточный характер, складываются условия для заболачивания почвы по олиготрофному типу. Казалось бы на песчаных почвах влага должна достаточно быстро уходить в грунтовые воды и сбрасываться в речную

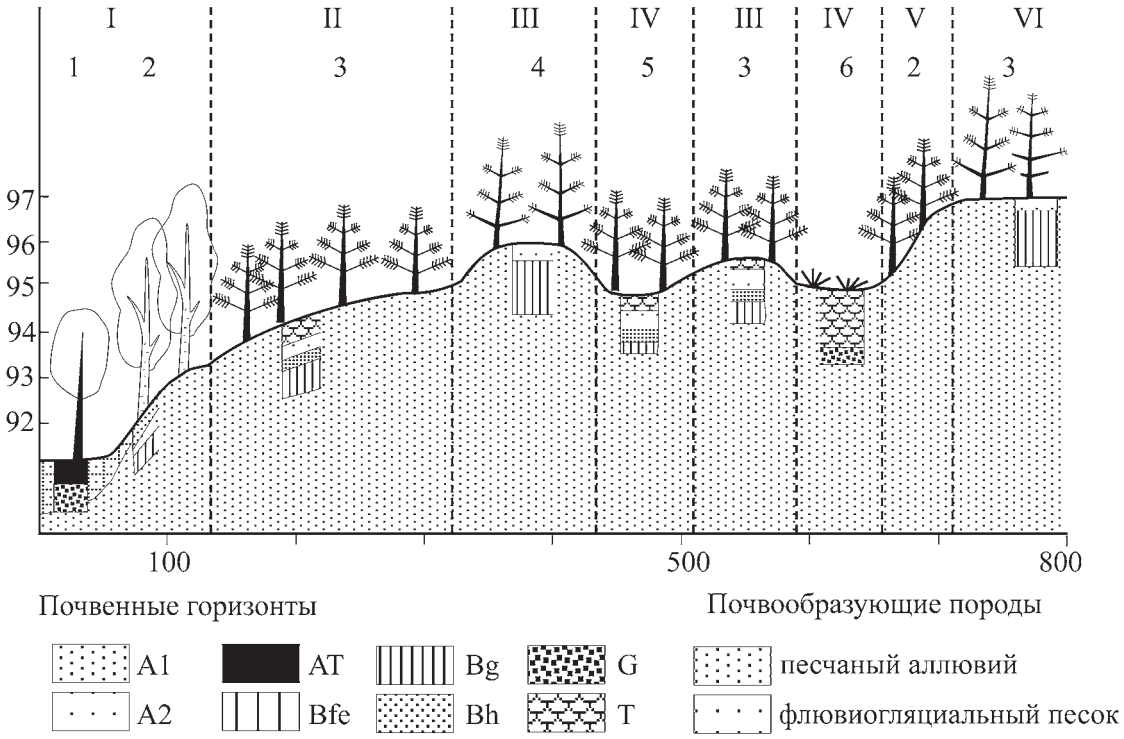


Рис. 14. Типичная катена в условиях флювиогляциального ландшафта.
По вертикальной оси – абсолютная высота над уровнем моря (м), по гризонтальной – протяженность профиля (м).

Формы мезорельефа: I – лощина малой речки; II – пологий склон водораздела; III – параболическая дюна; IV – междюнное понижение; V – пологий склон дюны; VI – дюна.

Биогеоценозы: 1 – черноольшаник влажнотравный на перегнойно-глеевой почве; 2 – березняк травяной на дерново-глеевой почве; 3 – сосняк молиниево-долгомошный на торфяно-подзолистой иллювиально-гумусовой почве; 4 – сосняк лишайниковый на мелкоподзолистой иллювиально-железистой почве; 5 – сосняк пушициево-сфагновый на торфяно-подзолистой иллювиально-гумусовой почве; 6 – болото пушициево-сфагновое на болотной торфяной почве.

сеть, однако, благодаря внутрипочвенному стоку со склонов, концентрация железа здесь настолько высока, что песчаный иллювиальный горизонт спекается и начинает выполнять роль водоупора в междюнных понижениях (Дюшофур, 1970; Гаель, Смирнова, 1999; Трофимов и др., 2002). В результате здесь произрастают сосняки пушициево-сфагновые на торфяно-подзолистых и торфяно-глеевых почвах и настоящие болота на болотных торфяных переходных почвах. Это касается далеко не всех междюнных понижений на водораздельной поверхности зандровой равнины, а в основном тех, которые расположены на выровненных частях (с уклоном около 0º). Поверхности с таким уклоном наиболее часто имеют место близ линии водораздела между двумя речками. В междюнных понижениях, расположенных в склоновых условиях, вместо болот и сосняков сфагновых образуются сосняки долгомошные на торфянисто-подзолистых иллювиально-гумусовых почвах с мощным слоем оторфованной подстилки (смесь остатков лесных растений и *Polytrichum commune* или видов *Sphagnum*) или глубоко-подзолистых иллювиально-гумусовых влажных грубогумусных почвах в условиях промывного режима. На основной поверхности пологих склонов водоразделов (не в понижениях), но также в условиях промывного режима, формируются сосняки молиниево-долгомошные, которые отличаются от вышеописанных чуть меньшей мощностью подзолистого горизонта и отсутствием иллювиально-гумусового горизонта. Иллювиально-железистый горизонт здесь часто имеет признаки оглеения. Эти признаки почвы приобретают благодаря тому, что находятся в условиях транзитного режима, где из-за постоянного внутрипочвенного стока влаги они гораздо более насыщены кислородом, чем в понижениях. На вершинах дюн зандровой равнины произрастают сосняки лишайниковые на поверхностно- и мелкоподзолистых иллювиально-железистых почвах. Небольшая мощность подзолистого горизонта свидетельствует об отсутствии здесь промывного режима. Это объясняется тем, что в сильно дренированных условиях, когда питание почвы влагой происходит только от осадков, она полностью просыхает на значительную глубину, и песок приобретает гидрофобные свойства. В результате лишь незначительная часть дождевой влаги здесь попадает в почвенные поры, большая ее часть поглощается лишайниково-моховой подстилкой и деревьями, а то и просто стекает по поверхности в пониженные части рельефа в виде ручейков.

Заканчивая характеристику распределения биогеценозов по рельефу флювиогляциального ландшафта, можно добавить, что спелые леса здесь представлены в виде островков, т.к. растительность этого ландшафта почти полностью выгорела в 1972 г. В связи с этим на рисунке 14 показаны только молодняки и средневозрастные мелколиственные леса.

В отличие от флювиогляциального ландшафта, леса моренно-флювиогляциального ландшафта в 1972 г. почти не горели, поэтому здесь возраст древесных насаждений определяется, в основном, давностью рубки.

Особенностью данного ландшафта является то, что флювиогляциальные отложения мощностью 2–3 м и более подстилаются слоем супесчаной или суглинистой морены (чаще – супесчаной). Как ни странно, на физиономии растительности литологические условия отражаются незначительно – здесь встречаются те же ассоциации, что и в условиях флювиогляциального ландшафта. Разница заключается в том, что здесь значительно большую площадь занимают березняки, а в сосняках зеленомошных под первым же поколением сосны возобновляется ель, что проявляется в возрастной структуре древостоев. Кроме того, здесь появляются березняки с липой (на рис. 15 не показаны), в которых велика доля участия неморальных видов.

Днища лощин, так же как и в условиях флювиогляциального ландшафта, заняты черноольшаниками и березняками влажнотравными. Склоны лощин не имеют резкого перегиба, а постепенно переходят в пологий склон водораздельной поверхности, на котором преобладают березняки молиниевые на дерново-подзолистых почвах (в верхних и средних частях склона) и березняки травяные на дерново-глеевых почвах (в нижних частях).

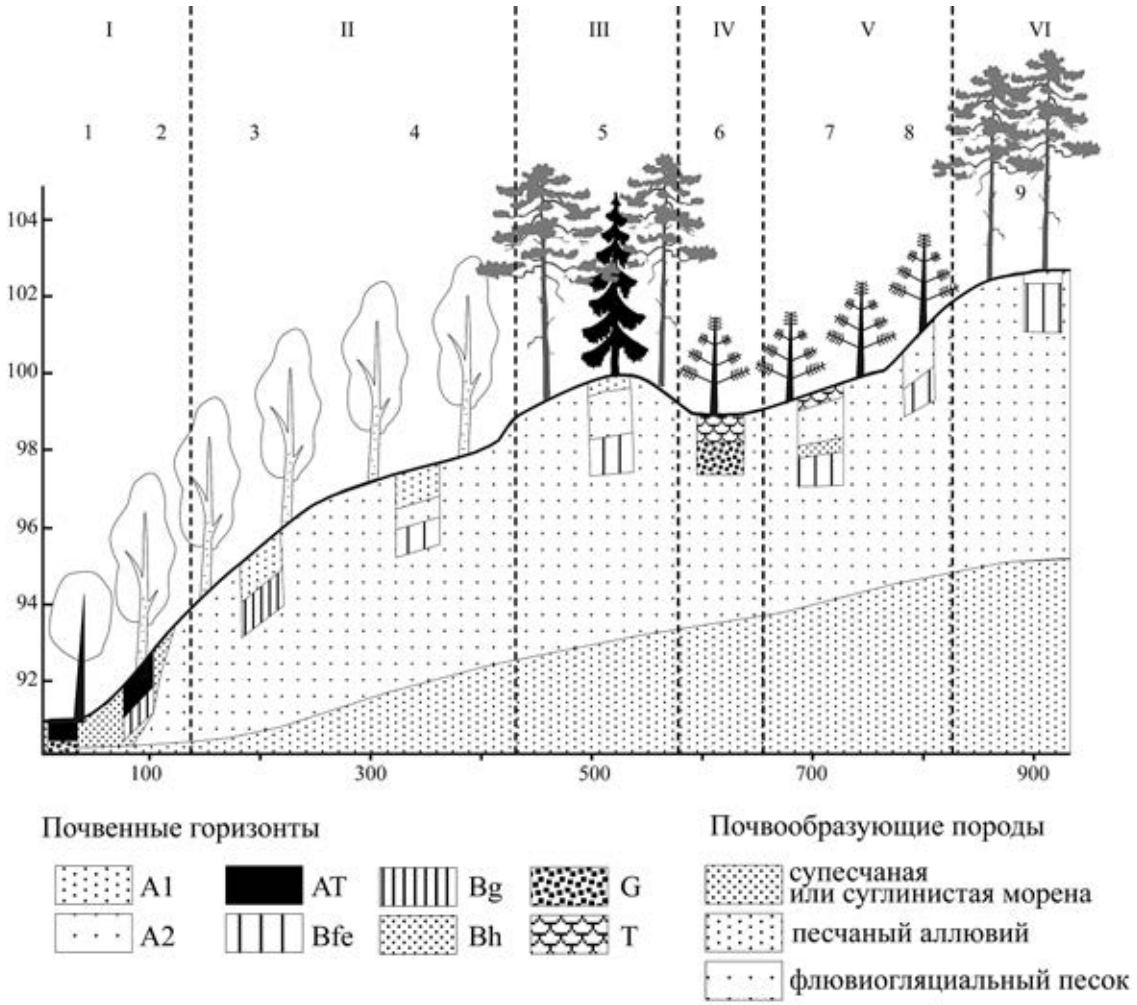


Рис. 15. Типичная катена в условиях моренно-флювиогляциального ландшафта.

По вертикальной оси – абсолютная высота над уровнем моря (м), по горизонтальной – протяженность профиля (м).

Формы мезорельефа: I – лощина малой речки; II – пологий склон водораздела; III – основная поверхность водораздела; IV – междюнное понижение; V – пологий склон дюны; VI – дюна.

Биогеоценозы: 1 – черноольшаник влажнотравный на перегнойно-глеевой почве; 2 – березняк влажнотравный на перегнойно-глеевой почве; 3 – березняк травяной на дерново-глеевой почве; 4 – березняк молиниевый на дерново-подзолистой почве; 5 – сосняк с елью чернично-зеленомошный на дерново-подзолистой почве; 6 – сосняк пушициево-сфагновый на торфяно-глеевой почве; 7 – сосняк молиниево-долгомошный на торфянисто-подзолистой иллювиально-гумусовой почве; 8 – сосняк молиниевый на неглубокоподзолистой иллювиально-железистой почве; 9 – сосняк лишайниковый на мелкоподзолистой иллювиально-железистой почве.

На основной, выположенной, поверхности (которую невозможно отнести ни к дюнам, ни к междюнным понижениям) распространены сосняки с елью чернично-зеленомошные и зеленомошные, в которых верхняя часть подзолистого горизонта обогащена лесным гумусом, так что его уже можно идентифицировать как A1 (он имеет темно-серый цвет и комковато-порошистую структуру), а почву как дерново-подзолистую. В таких сосняках под пологом 80–100-летних сосен имеется второй ярус ели. Интересно отметить, что среди этих ассоциаций есть как сосняки, возраст которых превышает возраст ели на 30–40 лет (это значит, что ель здесь стала возобновляться только после того, как сформировался сосновый древостой), так и такие, в которых возраст сосны на 25–30 лет меньше возраста ели, также находящейся во втором ярусе. Последние сформировались на месте вырубок, на которых был оставлен еловый подрост, обогнав в своем росте ель. Тем не менее, смена в этих двух вариантах идет одинаково, можно сказать, что вырубка лишь задержала примерно на 80 лет образование сосняка с елью.

Рис. 16. Керженец в межень

Биогеоценозы дюн, склонов дюн и междюнных понижений ничем не отличаются от таковых флювиогляциального ландшафта.

В долине Керженца распределение по рельефу почв и растительности определяется, в первую очередь, деятельностью реки, ее аллювиальным режимом. Рельеф в долине Керженца формируется буквально на глазах. Так, в 1998 году в 155 квартале заповедника рекой была прорвана шейка меандра, один конец которого был засыпан русловым аллювием, а другой сохранил сообщение с рекой, так что образовалась заводь. Кроме того, за последние 20–30 лет очень сильно упала водность Керженца, в результате чего снизилась глубина и ширина реки, а разные участки поймы перешли на более высокий уровень. Падение водности Керженца можно констатировать на основании исторических сведений (Кораблев, 2001) и по рассказам старожилов. Судя по этим источникам, с 1930-х до середины 1980-х годов на территории заповедника велись активные лесозаготовки, существовала сеть поселков (рис. 9), наиболее крупные из которых являлись верхними складами, в том числе и пос. Рустай. Во время весеннего разлива Кереженца в течение 40 дней по нему и по р. Черной велся молевой сплав леса и была возможна навигация маломерных и средних по водоизмещению судов. Ныне по этим рекам возможно проплыть только на лодке (рис. 16).

Высокая пойма местами плавно, местами довольно резко переходит выше по рельефу в первую террасу (рис. 17). Местами первая терраса обрывистым берегом подступает непосредственно к реке. На участках ее, непосредственно примыкающих к пойме, произрастают высокобонитетные сосняки вейниково-травяные. В почвах, на которых они произрастают, выделяется отчетливый подзолистый профиль, но все горизонты еще маломощны, что может говорить о молодости этих почв. На удаленных от поймы участках первой террасы леса более старые, встречаются сосняки с елью, ельники и широколиственные леса (рис. 17). Почвы под ними более зрелые – дерново-подзолистые –

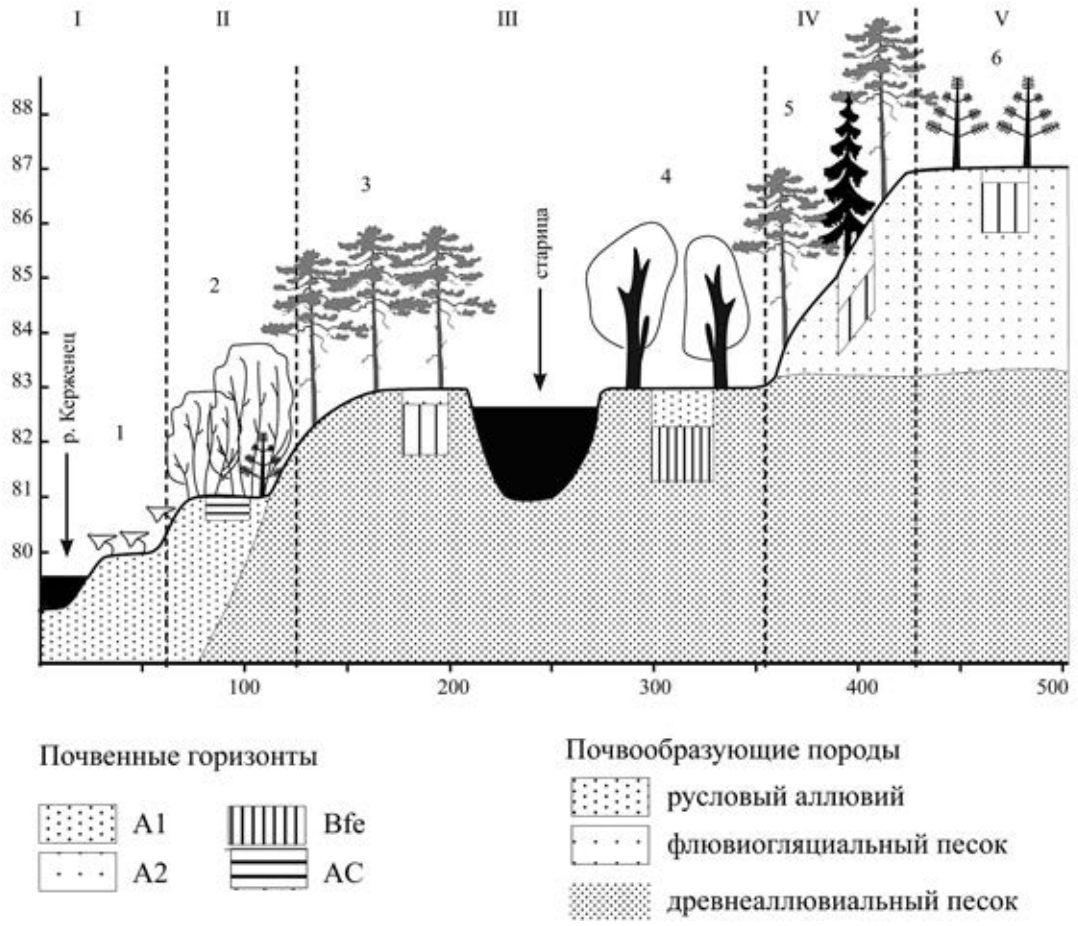


Рис. 17. Типичная катена долины Керженца.

По вертикальной оси – абсолютная высота над уровнем моря (м), по горизонтальной – протяженность профиля (м).

Формы мезорельефа: I – низкая и средняя пойма; II – средняя и высокая пойма; III – первая терраса; IV – склон коренного берега; V – водораздельная поверхность.

Биогеоценозы: 1 – луг белокопытниковый, почва отсутствует; 2 – тальник пойменный на неразвитых почвах с профилем типа АС; 3 – сосняк вейниково-травяной на мелкоподзолистых иллювиально-железистых почвах с карликовым профилем; 4 – липняк неморальнотравный на дерново-слабоподзолистых почвах; 5 – сосняк с елью зеленомошный на неглубокоподзолистой иллювиально-железистой почве; 6 – сосняк лишайниковый на мелкоподзолистой иллювиально-железистой почве.

с нормальной мощностью горизонтов. По склонам коренного берега на флювиогляциальных песках произрастают старовозрастные сосняки с елью зеленомошные, которые на выровненной поверхности водораздела сменяются сосняками лишайниковыми (рис. 17).

Характеристика лесных земель заповедника

Доля площадей, занимаемых различными местообитаниями в заповеднике по трофности и влажности, показана в таблице 4. Из таблицы видно, что в заповеднике преобладают средние по влажности и небогатые по трофности местообитания (долгомошные).

Пространственное распределение местообитаний по влажности демонстрирует рисунок **18**, из которого видно, что оно очень пестро и наибольшей мозаичности достигает на зандровой равнине, где небольшие дюны чередуются с междюнными понижениями. Исключение составляет южная часть заповедника, где в междуречье Черной и Пугая в субширотном направлении протянулся большой песчаный бугор. Кроме того, анализ данной карты показывает, что наибольший процент слабодренированных местообитаний приходится на зандровую равнину, в то время как в долине Керженца и на возвышении с моренно-флювиогляциальным ландшафтом (северная часть заповедника) преобладают нормально- и сильнодренированные местообитания.

Распределение местообитаний по трофности (богатству субстрата) менее мозаично (рис. **19**). Бóльшая часть богатых местообитаний сосредоточена в лощинах малых рек. На водоразделах зандровой равнины преобладают бедные местообитания, а средние по богатству местообитания в основном приурочены к долине Керженца и склону моренного останца.

Очень важными оценочными показателями при экологической характеристике земель являются параметры древостоя, такие как высота, возраст и диаметр (Чертов, 1981). Диаметр деревьев в насаждениях определенного возраста отражает продуктивность тех земель, на которых они произрастают. Проведенный нами анализ вышеуказанных параметров показал, что они хорошо различаются на уровне групп ассоциаций. Так, на недостаточно богатых почвах в сосняках продуктивность возрастает от лишайниковых к зеленомошным, а затем по мере уменьшения степени дренированности снова падает (рис. **20**). Березняки и осинники зеленомошные также характеризуются наибольшей продуктивностью на небогатых почвах, но несколько более высокой, чем в сосняках зеленомошных, что позволяет относить местообитания, в которых они произрастают, к более богатым по сравнению с сосняками. На более богатых почвах (сосняки травяные) продуктивность сосняков снова становится достаточно высокой. Самой высокой продуктивностью из всех покрытых лесом земель заповедника, по-видимому, характеризуются те, на которых произрастают осинники страусниковые (рис. **19**), что неудивительно, так как почвообразующей породой там является древнеаллювиальный суглинок, который несравненно богаче песка, даже аллювиального (Шишкина, Востокова, 1992). Наименее продуктивными среди всех лесов заповедника оказались сосняки сфагновые (рис. **20**), что обусловлено особенностями торфа как материнской породы. Интересно, что черноольшаники, как можно было бы ожидать, не выделяются среди других лесов высокой продуктивностью; вернее, выделяются молодняки, а в средневозрастных и спелых насаждениях продуктивность черноольшаников падает. Средней продуктивностью характеризуются и липняки, которые могут произрастать как на древнеаллювиальных песках и суглинках, так и на флювиогляциальных песках. Дубняки, произрастающие на древнеаллювиальных песках, но претерпевающие периодическое затопление рекой, видимо, не могут полностью использовать свой почвенный потенциал и также характеризуются невысокой продуктивностью. Таким образом, группы ассоциаций можно использовать при экологической характеристике лесных земель, выделяя лишайниковые, зеленомошные, долгомошные типы местообитаний и т.д.

Простейший статистический анализ параметров древостоя, для которого отбирались описания насаждений с сомкнутостью более 0,3, приведен в таблице 5. В ней рассчитаны

Таблица 4. Площади различных местообитаний по трофности и влажности, км^2

Гигротопы	**Трофотопы**					**Всего**
	олиготрофные	мезоолиготрофные	мезотрофные	мезоевтрофные	евтрофные	
Ультрагидрофильные					0,1	0,1
Гидрофильные				0,9	0,1	1,0
Гидрогигрофильные	21,9	37,8	20,2	3,9	1,4	85,1
Гигрофильные	25,3	23,1	1,4	3,7	3,8	57,4
Психрофильные		100,0	20,1	21,4	13,5	155,0
Гигромезофильные		5,4	23,0	21,9	1,0	51,3
Мезофильные		7,7	3,2	3,6		14,5
Мезоксерофильные	22,2	25,8	5,4	0,5	0,2	54,1
Ксерофильные	7,0	3,5				10,4
Гиперксерофильные	40,2	0,2				40,4
Всего	*116,6*	*203,3*	*73,3*	*56,0*	*20,2*	*469,3*

коэффициент корреляции Спирмена между высотой и возрастом, диаметром и возрастом, которые характеризуют динамику прироста в высоту и ширину с возрастом. Коэффициент корреляции между высотой и диаметром показывает, на сколько скорость линейного прироста больше или меньше прироста в толщину (при высоких значениях коэффициента линейный и латеральный прирост идут синхронно, при низких – латеральный опережает верхушечный).

Таблица 5 показывает, что в сосняках в группах ассоциаций от лишайниковых к сфагновым прирост в высоту падает, а прирост по диаметру ствола остается, в целом, постоянным. В травяной группе ассоциаций скорость линейного прироста достаточно высокая, скорость латерального прироста с возрастом падает. Сходные данные приводят и А.В. Абатуров и П.Н. Меланхолин (2004). Проведенные этими авторами лесоводственные исследования в сосняках Подмосковья показывают, что в оптимальных условиях (сосняки травяные) текущий прирост по диаметру плавно увеличивается первые 30–40 лет жизни древостоя, а затем плавно понижается. Вообще, во всех травяных группах ассоциаций, за исключением осинников, скорость прироста в высоту с возрастом замедляется. Такой эффект при подсчете коэффициента корреляции возникает из-за того, что в молодом возрасте древесные породы в мезоевтрофных и евтрофных местообитаниях дают очень большой прирост по высоте, значительно выше, чем в более бедных местообитаниях, за которым не поспевает боковой прирост. С возрастом их скорости выравниваются. Осина здесь является исключением из-за своих биологических особенностей, как вида. Сердцевина ее ствола начинает гнить довольно рано и, если дерево не будет наращивать свой диаметр достаточно быстро, то упадет под собственной тяжестью. Высокое значение скорости прироста в высоту и низкое по диаметру в осинниках долгомошных обусловливается тем, что в этой группе ассоциаций отсутствуют насаждения старше 30 лет. Низкие показатели скорости прироста как в высоту, так и по диаметру в березняках зеленомошных объясняются тем, что в нормально дренированных местообитаниях эти насаждения достаточно разрежены (сомкнутость крон 0,4–0,6), поэтому каждое дерево здесь с молодых лет достаточно обеспечено светом. В дубняках, в пределах формации которых отсутствуют молодые насаждения, как и следует ожидать от старовозрастных древостоев, прирост в толщину значительно превышает прирост по высоте. Наконец, максимальной скоростью прироста по высоте и диаметру характеризуются осинники страусниковые и липняки. Как было показано выше, осинники страусниковые, произрастая на наиболее плодородных почвах, характеризуются и наибольшей продуктивностью, поэтому в столь высоких значениях соответствующих показателей для этой группы ассоциаций нет ничего удивительного. Более показательно поведение липняков травяных, характеризующихся средними показателями продуктивности. Сходные значения всех трех коэффициентов корреляции могут говорить о том, что в этой группе ассоциаций скорость прироста не столько велика, сколько постоянна и синхронна по высоте и диаметру во всех возрастах, а это, в свою очередь, говорит о том, что здесь сложились оптимальные экотопические условия для долговременного существования биоценозов.

Отобразим статистические данные по ходу роста древостоев в различных экотопических условиях (табл. 6). Экотопические условия в этой таблице косвенно отражены по названиям групп ассоциаций, которые и выделялись по эдафическим и другим экотопическим параметрам (характеристику их см. Приложение 1, 2). В общем и целом эта таблица более подробно демонстрирует высказанные выше суждения о продуктивности лесных земель и древесных насаждений. Здесь мы еще раз остановимся на свойствах почв и типов гумуса в различных местообитаниях. Как видно из таблицы 6, в наиболее богатых по трофности (травяные и страусниковые группы ассоциаций) и нормально дренированных местообитаниях образуются мулль и модермулль, а в почве всегда присутствует гумусовый горизонт А1 (дерново-подзолистые и дерново-глеевые почвы). Недостаточно дренированные евтрофные и мезоевтрофные местообитания (влажнотравные

Таблица 5. Статистический анализ параметров древостоев

Группы ассоциаций	n	Коэффициент корреляции Спирмена		
		возраст : высота	возраст : диаметр	возраст : диаметр
Сосняки лишайниковые	76	0,86	0,75	0,80
Сосняки брусничные	41	0,81	0,77	0,80
Сосняки зеленомошные	36	0,85	0,79	0,83
Сосняки черничные	40	0,81	0,76	0,78
Сосняки долгомошные	70	0,75	0,72	0,77
Сосняки сфанговые	54	0,60	0,74	0,73
Сосняки травяные	26	0,85	0,56	0,74
Березняки лишайниковые	10	0,87	0,76	0,80
Березняки зеленомошные	33	0,63	0,55	0,70
Березняки черничные	28	0,88	0,80	0,84
Березняки долгомошные	40	0,80	0,69	0,86
Березняки сфанговые	14	0,85	0,87	0,90
Березняки травяные	32	0,46	0,82	0,62
Березняки влажнотравные	24	0,76	0,76	0,68
Осинники черничные	11	0,83	0,89	0,87
Осинники долгомошные	14	0,63	0,16	0,59
Осинники травяные	11	0,87	0,95	0,96
Осинники страусниковые	5	0,95	0,92	0,77
Черноольшаники травяные	14	0,12	0,64	0,64
Черноольшаники влажнотравные	42	0,42	0,56	0,59
Липняки травяные	10	0,92	0,83	0,89
Дубняки травяные	5	0,68	0,91	0,64

группы асоциаций) характеризуются влажномуллевыми дерново- и перегнойноглеевыми почвами, где процесс подзолообразования еще не начинался. В черноольшаниках и березняках с елью уже намечаются первые признаки оподзоливания почвы: образуется иллювиально-железистый горизонт, гумусовый горизонт обогащается так называемой «белесой присыпкой», осветляется, органики в нем заметно меньше, чем в перегнойно-глеевых и даже в дерново-глеевых почвах. На сильно дренированных бедных почвах, несмотря на их легкость по механическому составу, промывной режим выражен слабо, поэтому подзолистый горизонт здесь еще маломощный, что проявляется в наличии сухих грубогумусных поверхностно- и мелкоподзолистых почв. Увеличение мощности горизонта А2 (т.е. усиление промывного режима) происходит в недостаточно дренированных местообитаниях, где из-за близкого стояния уровня грунтовых вод создаются условия для смыкания подвешенной и подпертой капиллярной влаги, формирования капиллярной системы, благоприятствующей вертикальному стоку (Качинский, 1970). В сфагновых группах ассоциаций, где подпертая капиллярная влага подходит к поверхности, уже нет условий для вертикального стока, так как в течение вегетационного периода верхняя минеральная часть почвы, если освобождается от влаги, то ненадолго, а нижняя – не освобождается никогда. Кроме того, из-за разницы в диаметрах капилляров в торфе и минеральном горизонте по границе между ними создается водоупор, который и позволяет не просачиваться в глубь почвы влаге, накопленной сфагновыми мхами. В то же время, он нисколько не мешает впитыванию торфом гравитационной воды, уровень которой поднимается до границы раздела этих двух капиллярных систем в весенний и осенний периоды.

В целом же можно сказать, что производительность леса увеличивается от лишайниковых к зеленомошным группам ассоциаций, а затем, по мере ухудшения дренажа и увеличения оторфованности почв, вновь падает и, по мере увеличения трофности местообитания без изменения дренажа, возрастает к травяным группам ассоциаций. Аналогичные результаты были получены О.Г. Чертовым (1981) для сосняков Карелии.

Прозводительность сосняков в целом меньше во всех группах ассоциаций, чем в мелколиственных насаждениях. Наибольшей производительностью же характеризуются осинники страусниковые, что обусловлено особенностями материнской породы, на которой они произрастают. Широколиственные леса характеризуются средними показателями производительности.

Различие в почвообразующей породе определяет различие в ресурсах минерального питания для растений. Выявленные на территории заповедника материнские породы (Приложение 2), несмотря на разный генезис, достаточно сходны между собой. Сходство их свойств определяется, в первую очередь, сходством по механическому составу – практически все они являются песками. Поэтому местообитания в разных ландшафтах, сходные по положению в рельефе и степени дренированности, заняты сходной растительностью и хорошо укладываются в схему деления местообитаний по трофности на олиготрофные, мезоолиготрофные, мезотрофные, мезоевтрофные и евтрофные.

Положением в рельефе и механическим составом почвообразующей породы определяется степень дренированности местообитания. Классическая схема классификации местообитаний на сильно-, нормально-, недостаточно- и слабодренированные (Чертов, 1981) нам показалась недостаточно подробной, поэтому, опираясь на нее, мы классифицировали местообитания по 10 градациям увлажненности (см. выше).

Кроме того, учет типа почв и типа гумуса дает неоценимую информацию о характере местообитания. Так, наличие иллювиально-гумусового горизонта в подзолистых почвах позволяет говорить о недостаточном застойном значительную часть вегетационного периода увлажнении; потеки полуторных окислов и железистые конкреции в иллювиально-железистом горизонте подзолистых почв на верхних частях дюн позволяют рассматривать местообитание не как сильно дренированное, а промежуточное между сильно- и нормально дренированным (Гаель, Смирнова, 1999); наличие муллевого типа гумуса на казалось бы бедных песках в березняках позволяет сделать предположение о близком залегании суглинка или отсутствии подзолистого горизонта (Чертов, 1981), что всегда подтверждается почвенным разрезом и т.п. Кроме того, тип гумуса является важным диагностическим показателем характера разложения органического вещества, который в разных условиях кислотности, дренажа протекает по разному и характеризуется своим содержанием органического вещества, азота, мезофауной и т.п. (Тюрин, Пономарева, 1940). Таким образом, эти два показателя (почва и тип гумуса), будучи учтены сами по себе, могли бы стать диагностическими показателями состояния местообитания. В таблице 7 приведены диагностические признаки типов гумуса и показано их биотопическое распределение (классификация типов гумуса по: Чертов, 1981, почв по: Классификация и диагностика почв СССР, 1977). На рисунке **21** показано распределение типов гумуса и растительности по типам условий местопроизрастания в пределах их ординации по трофности и влажности. Из рисунка видно, что экологические амплитуды типов гумуса перекрываются несильно (у растительных формаций перекрывание выражено в большей степени). Поэтому, по сочетанию типов гумуса и растительности (как минимум) можно диагностировать типы условий местопроизрастания.

Анализ разнообразия растительности заповедника

Соотношение площадей формаций показано в таблице 8, а пространственное их распределение показывает рисунок **22**, из которых видно, что в настоящее время в заповед-

Таблица 6. Почвенно-экологическая оценка лесных земель заповедника (по группам ассоциаций)

Порода	Группы возраста, лет	Среднее и стандартное отклонение		Почва и тип гумуса
		высота, м	диаметр, см	
1	2	3	4	5
Лишайниковые				
С	<30	8,2±2,57	9,9±4,26	малогумусные и сухие грубогумусные поверхностно-, мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые
	31–60	18,1±3,75	18,0±4,44	
	61–90	17,4±2,62	18,0±1,63	
	91–120	25,0±1,41	25,0±3,46	
Б	<25	7,8±3,03	6,4±3,50	
	26–50	16,5±0,71	18,5±0,70	
Брусничные				
С	<30	9,0±2,00	10,6±4,31	сухие грубогумусные мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые
	31–60	17,7±4,33	18,5±4,52	
	61–90	19,9±2,88	23,6±4,45	
Зеленомошные				
С	<30	10,8±2,14	10,2±4,87	сухие модергумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые
	31–60	18,1±2,85	18,7±3,30	грубогумусные мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые
	61–90	20,0±5,09	14,8±10,56	
	91–120	25,1±4,48	28,9±5,14	
	121–150	29,0±2,82	32,0±2,82	
Б	<25	10,0±4,58	7,2±4,24	сухие грубогумусные мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые
	26–50	17,1±3,10	14,4±3,31	модергумусные дерново-сильноподзолистые
Черничные				
С	<30	10,9±1,81	7,9±5,38	грубогумусные мелко-, неглубоко- и глубокоподзолистые иллювиально-железистые
	31–60	21,3±3,35	20,2±3,89	
	61–90	22,3±2,71	18,0±8,43	
	91–120	26,5±0,71	34,5±2,12	
	121–150	29,0±4,24	32,5±3,54	грубогумусные дерново-подзолистые
Б	<25	10,9±2,54	9,6±3,30	модергрубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые
	26–50	17,4±3,90	12,0±6,24	модергрубогумусные и грубогумусные мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые и модергумусные дерново-сильноподзолистые
	51–75	24,1±3,33	21,0±3,90	
Ос	26–50	14,5±2,45	12,4±2,72	грубогумусные неглубоко- и глубокоподзолистые иллювиально-железистые
	51–75	23,0±1,00	21,7±2,52	

Таблица 6. Почвенно-экологическая оценка лесных земель заповедника (по группам ассоциаций) (продолжение)

1	2	3	4	5
Долгомошные				
С	<30	8,6±2,92	7,6±3,84	торфянисто-грубогумусные торфянисто-неглубоко- и глубокоподзолистые поверхностно-огленные иллювиально-гумусовые
	31–60	15,0±7,07	16,0±5,65	
	61–90	19,4±4,34	23,0±10,20	
Б	<25	7,15±2,56	6,5±3,38	торфяно-глеевые и торфянисто-подзолистые иллювиально-гумусовые
	26–50	16,2±3,27	13,6±2,55	
Ос	<25	8,0±2,22	6,7±3,77	
Сфагновые				
С	<30	7,2±3,59	7,2±3,60	торфянисто-неглубоко- и глубокоподзолистые поверхностно-огленные иллювиально-гумусовые и торфяно-глеевые
	31–60	15,4±5,85	13,4±7,57	
	61–90	13,5±5,40	15,6±7,03	
	91–120	13,9±4,81	19,3±3,92	
	121–150	20,0±3,46	24,0±3,00	
Б	<25	7,6±3,38	6,4±3,26	торфянисто-перегнойные дерново-грунтово-оглеенные
	26–50	15,3±7,23	16,0±8,54	торфяно-глеевые
Травяные				
С	31–60	21,0±1,83	22,5±5,10	грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые
	61–90	21,4±1,95	21,3±3,56	модергрубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые
	91–120	27,6±3,77	29,5±7,15	модергумусные дерново-подзолистые иллювиально-железистые
	121–150	32,7±2,75	30,0±2,00	
Б	<25	13,1±3,69	8,6±2,82	модергумусная дерново-сильноподзолистая
	26–50	17,3±2,02	14,1±4,01	
	51–75	21,3±4,18	18,9±3,81	модермуллевые дерново-слабоподзолистые
	76–100	24,4±2,93	28,3±2,36	
Ос	<25	9,5±3,54	7,5±3,54	модермуллевые дерново-грунтово-оглеенные
	26–50	17,0±2,83	15,2±3,13	
	51–75	25,7±5,03	26,3±7,57	модергрубогумусные дерново-подзолистые
Олч	<25	11,8±4,83	9,8±3,54	модермуллевые дерново-грунтово-оглеенные
	26–50	15,8±3,18	13,0±3,07	модергрубогумусные дерново-подзолистые
Д	61–90	17,3±8,74	22,3±6,81	модермуллевая дерновая кислая аллювиальная
	91–120	28,5±2,12	32,0±19,79	
Лп	<30	8,8±0,35	9,0±0,10	модергумусные дерново-подзолистые
	31–60	17,8±1,06	17,5±0,70	модергрубогумусные дерново-сильноподзолистые и модермуллевые дерново-слабоподзолистые
	61–90	22,9±1,09	22,8±1,98	модермуллевые дерново-слабоподзолистые и муллевые бурые лесные

Таблица 6. Почвенно-экологическая оценка лесных земель заповедника (по группам ассоциаций) (окончание)

1	2	3	4	5
Страусниковые				
Ос	26–50	20,0±1,41	15,3±0,35	модергрубогумусные дерново-грунтово-оглеенные
	101–125	25,5±0,70	40,0±2,83	
	126–150	33,5±0,72	39,0±9,90	
Влажнотравные				
Б	<25	11,8±2,76	8,1±2,99	влажномуллевые и модермуллевые перегнойно-грунтово-оглеенные
	26–50	16,1±2,22	15,0±4,97	
	51–75	20,4±2,81	17,0±2,94	
	76–100	21,0±1,41	27,5±9,19	
Олч	<25	13,7±2,55	12,7±2,59	
	26–50	15,2±3,08	13,4±5,07	
	51–75	18,5±2,12	19,0±5,19	

нике преобладает растительность, характерная для сильно нарушенных рубками и пожарами местообитаний (сосняки и березняки), а также болота.

В большинстве формаций выделяются гомологичные группы ассоциаций: влажнотравные, травяные (богатые местообитания) (например, березняки влажнотравные и осинники влажнотравные, и т.п.), и сфагновые, долгомошные, черничные, зеленомошные, брусничные, лишайниковые (более бедные местообитания) (например, сосняки долгомошные и березняки долгомошные, и т.п.).

В таблице 9 показана доля площади каждой группы ассоциаций в пределах формаций. Группы ассоциаций, одноименные в разных формациях даны в первых 8 строках. Из таблицы видно, что территория заповедника сильно заболочена: наибольшая доля его площади приходится на долгомошные и сфагновые группы ассоциаций и болота. Мы рассчитали заболоченность территории, оценив ее как сумму площадей болот, долгомошных, сфагновых, влажнотравных групп ассоциаций, ивняков, черноольшаников и лугов болотнотравных, а также прибрежно-водной растительности, отнесенную к общей площади заповедника. Она оказалась равна 61,2%. Таким образом, можно говорить, что территория заповедника достаточно сильно заболочена, но в то же время значительную площадь занимают нормально- и сильнодренированные местообитания.

Число видов сосудистых растений и мхов, встреченных в 954 геоботанических описаниях, составило на территории заповедника 469 (из них сосудистых – 355, мхов – 114). Согласно проведенным ранее инвентаризационным исследованиям, общее число сосудистых растений заповедника составляет 616 видов (Решетникова, Урбанавичуте, 2000), а мхов – 165 видов (Попов и др., 2004). Такое различие между флорами, полученное при специальных флористических и геоботанических исследованиях, объясняется тем, что при проведении последних игнорируются виды, произрастающие в экотонных сообществах, на дорогах, мусорных свалках и т.п., за счет которых и происходит значительное пополнение списков у флористов. Поэтому в дальнейшем мы будем считать, что выявленные 469 видов составляют ядро естественной флоры заповедника, из которой складывается растительный покров, и дальнейшие расчеты будут производиться, исходя из этой цифры.

Анализ экотопического разнообразия (которое оценивалось по числу групп ассоциаций) растительных формаций заповедника показывает, что наибольшим разнообразием экотопов в пределах формации характеризуются березняки и сосняки, затем следуют прибрежно-водная растительность и болота (здесь выделяется наибольшее число групп

Таблица 7. Типы гумуса и почвы заповедника

Почвы по типам гумуса	Индексы типов гумуса	Мощность, см		Диагностические признаки		Почва	Растительность
		О или Ot*	А1	подстилка	верхний минеральный горизонт		
1	2	3	4	5	6	7	8
Малогумусные	ГМ	0,5–1	0	тонкий слой лишайников или мхов	тонкая прослойка гумусированного песка	неразвитая	Пустошь вересковая, пустошь долгомошная, пустошь лишайниковая
Сухие грубогумусные	СГ	1–3	0	связная хвойно-лишайниковая подстилка однослойная за счет того, что сильно и слаборазложившийся слой перемешаны	подзолистый	поверхностно-, мелко и неглубокоподзолистая иллювиально-железистая	Сосняки лишайниковые, брусничные и зеленомошные
Сухие модергумусные	СМГ	1-4	0	связная хвойно-лиственная двухслойная	подзолистый, сверху прокрашен углем		Березняки лишайниковые, брусничные, зеленомошные
Сухие муллевые	СМ	1-3	3–5	связная лиственно-злаковая однослойная	серый, рыхлый, комковато-пылеватый	дерново-сильно-подзолистая	Липняк вейниковый
Грубогумусные	Г	4–10	0	лиственная, хвойная, хвойно-лиственная трехслойная	подзолистый	мелко-, неглубоко- и глубокоподзолистая иллювиально-железистая	Сосняки, березняки и осинники зеленомошные и черничные
Модергрубогумусные	ГМГ	4–8	0	то же, двухслойная	подзолистый		

* – О – подстилка, Ot – оторфованная подстилка

Таблица 7. Типы гумуса и почвы заповедника (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
Модергумусные	МГ	2–5	5–12	лиственная, двух- или трехслойная	серый, рыхлый, комковатый	дерново-подзолистая, дерново-глеевая	Березняки, осинники, черноольшаники травяные, широколиственные и хвойно-широколиственные леса
Модермуллевые	ММ	2–5	10–20	лиственная двухслойная	темно-серый, рыхлый, комковатый		
Муллевые	М	1–3	15–30	лиственная, однослойная	темно-серый, рыхлый, комковатый (пески) или зернистый (суглинки)	дерново-слабоподзолистая	Липняки неморальнотравные
Дерновые	Д	2–7	5–30	ветошь трав	серый, рыхлый, сильно перемешан с корнями злаков	дерновая	Луга
Влажные грубогумусные	ВГ	5–15	0	хвойно-зеленомошная, трехслойная	подзолистый	мелко-, неглубоко- и глубокоподзолистая иллювиально-гумусовая, иллювиально-железистая	Сосняки черничные, ельники черничные
Влажномуллевые	ВМ	0,5–1	5–30	лиственная, однослойная	черный, оглеенный гумусовый (А!) или перегнойный (АТ) горизонт	дерново-глеевая, перегнойно-глеевая	Черноольшаники, березняки, осинники влажнотравные, ивняки аллювиально-травные, прибрежно-водные сообщества
Торфянисто-грубогумусные	ТГ	10–20	0	оторфованная подстилка, трехслойная	подзолистый	мелко-, неглубоко- и глубокоподзолистая иллювиально-гумусовая и оруденелая, болотно-подзолистая	Сосняки, березняки, осинники долгомошные
Торфянистые	тТ	15–30	0	торф	подзолистый или глеевый горизонт	болотно-подзолистая, торфяно-глеевая	Сосняки, березняки, осинники долгомошные и сфагновые, болота

Таблица 8. Площади растительных формаций заповедника

Формация	км^2	%
Сосняки	243,8	51,9
Болота	92,6	19,7
Березняки	89,9	19,2
Черноольшаники	14,1	3,0
Ивняки	11,7	2,5
Осинники	7,0	1,5
Пустоши	2,8	0,6
Луга	2,4	0,5
Липняки	2,2	0,45
Хвойно-широколиственные леса	2,0	0,4
Водная и прибрежно-водная растительность	0,3	0,1
Дубняки	0,3	0,1
Вязовники	0,18	0,04
Черемушники	0,04	0,007
Ельники	0,01	0,0026
Кленарники	0,002	0,0004
Всего	*469,332*	*100*

ассоциаций). Формации широколиственных (липняки, дубняки, вязовники и т.д.) и хвойно-широколиственных лесов занимают сходные экотопы, разнообразие которых невелико (табл. 10). Оценка разнообразия растительных формаций при помощи индекса Уиттекера приводит к сходным результатам. Наибольшими значениями этого индекса характеризуются березняки, сосняки, болота, ивняки и луга (наиболее гетерогенные формации), наименьшими – широколиственные и хвойно-широколиственные леса (наиболее однообразные формации) (табл. 10). Тот факт, что значение индекса Уиттекера в целом для заповедника превышает соответствующие значения по формациям как минимум в 2 раза, говорит о высокой мозаичности растительности заповедника. Мозаичность может определяться, например, разнообразием экотопов, но в условиях монотонной зандровой равнины его в первую очередь можно связать с сильной нарушенностью покрова в прошлом. Видовая насыщенность в целом по заповеднику составляет 16,4 (число видов на описание). Этот показатель достаточно низок, что объясняется преобладанием небогатых по трофности местообитаний. Показатели видовой насыщенности и видового богатства (общее число видов) по формациям приведены в таблице 10.

Сравнение формаций по богатству видами различных жизненных форм показывает, что и здесь наибольшие показатели наблюдаются для березняков, сосняков, осинников и лугов (табл. 11). Эти формации наиболее богаты видами всех жизненных форм, в то время как на болотах разнообразие обеспечивается за счет видов наземных ярусов, а в липняках и хвойно-широколиственных лесах при достачно высоком видовом разнообразии древесного яруса разнообразие травяно-кустарничкового снижается по сравнению с рассмотренными выше.

До сих пор мы рассматривали разнообразие растительности заповедника на уровне формаций. Анализ разнообразия на уровне групп ассоциаций и ассоциаций уточняет экологические оценки полученных результатов.

Из таблиц 12 и 13 видно, что наибольшее флористическое разнообразие наблюдается в ассоциациях влажнотравных и травяных групп мелколиственных лесов (занимающих наиболее богатые местообитания) и на разнотравных лугах. Значения индекса Уиттекера показывают, что почти все ассоциации и их группы обладают примерно сходной

Таблица 9. Площади групп ассоциаций в пределах формаций на территории заповедника, км^2

Типы растительности	**Группы ассоциаций**	Березняки	Осинники	Пустоши	Сосняки	Черемушники	Черноольшаники	Ельники	Дубняки	Болота	Вязовники	Ивняки	Кленарники	Липняки	Луга	Водная и прибрежно-водная растительность	Хвойно-широколиственные леса	*Всего*
Леса	Лишайниковые	1,8		2,8	45,8													*50,4*
	Брусничные	0,1			40,1													*40,2*
	Зеленомошные	11,7			6,2													*17,9*
	Черничные	17,3	0,4		10,3													*28,0*
	Долгомошные	20	2		100,6			0,01										*122,01*
	Сфагновые	1,3	0,1		48,2													*49,6*
	Влажнотравные	17,2	0,5				13,6											*31,3*
	Травяные	20,5	3,8		2,6	0,04	0,9		0,3					1,9			2	*32,04*
	Страусниковые		0,2								0,18							*0,38*
	Мертвопокровные												0,002					*0,002*
	Вейниковые													0,3				*0,3*
Болота	Древесно-сфагновые									68,1								*68,1*
	Травяно-сфагновые									22,8								*22,8*
	Травяные									1,7								*1,7*
Луга и ивняки	Аллювиальнотравные											0,3			0,3			*0,6*
	Болотнотравные						0,1					1,3			1,3			*2,7*
	Злаково-разнотравные														0,8			*0,8*
Водная и прибрежно-водная растительность	Сообщества гидатофитов с плавающими на поверхности воды листьями															0,1		*0,1*
	Сообщества достаточно глубоководных водоемов со стоячей или медленно текущей водой															0,02		*0,02*
	Сообщества зарастающих стариц															0,01		*0,01*
	Сообщества мелких плейстофитов															0,07		*0,07*
	Сообщества илистых отмелей															0,01		*0,01*
	Крупноосоковые сообщества															0,09		*0,09*
Всего		*89,9*	*7,0*	*2,8*	*253,8*	*0,04*	*14,6*	*0,01*	*0,3*	*92,6*	*0,18*	*1,6*	*0,002*	*2,2*	*2,4*	*0,3*	*2*	*469,332*

гетерогенностью, за исключением еловых, липовых и вязовых лесов, различные участки ассоциаций которых очень схожи между собой.

Помимо показателей разнообразия, нами были рассчитаны коэффициенты сходства для различных формаций (табл. 14). Наибольшее сходство по флористическому составу проявляется внутри двух больших групп. В первую можно включить сосняки, березняки, осинники, луга и болота, во вторую – вязовые, липовые, дубовые леса. Особняком стоят кленарники, коэффициент сходства которых с другими формациями, кроме липняков, близок к нулю. Это не удивительно, т.к. отмеченные нами кленарники на территории заповедника сформировались на месте вырубок липняков с кленовым подростом. Аналогично ведет себя прибрежно-водная растительность, проявляя достаточно высокий коэффициент сходства лишь с черноольшаниками, ивняками, лугами и осинниками, где имеются влажнотравные группы ассоциаций, произрастающие на богатых почвах. Хвойно-широколиственные леса и ельники проявляют примерно сходную степень сходства как с мелколиственными, так и с широколиственными формациями.

Анализ сходства на уровне групп ассоциаций показал следующие результаты. Наибольшие значения коэффициента Съеренсена (на уровне 0,5–0,7) наблюдаются между гомологичными группами ассоциаций в разных формациях (например, между березняками долгомошными и осинниками долгомошными он равен 0,69), между группами ассоциаций широколиственных лесов, а также между группами ассоциаций в пределах формации черноольшаников, ивняков и прибрежно-водной растительности. Это связано с тем, что гомологичные группы ассоциаций разных формаций произрастают в сходных экотопических условиях, что и обусловливает их сходство по видам травяно-кустарничкового

Таблица 10. Показатели разнообразия растительных формаций заповедника (по видовому богатству)

Формация	Количество		Видовая насыщенность	Видовое богатство	Индекс Уиттекера
	групп ассоциаций	ассоциаций			
Березняки	8	25	20,8	287	12,8
Луга	3	8	18,2	216	10,9
Сосняки	7	27	15,6	213	12,7
Черноольшаники	3	10	23,7	196	7,3
Ивняки	2	11	14,3	175	11,2
Осинники	6	11	18,3	154	7,4
Болота	3	19	10,8	133	11,3
Водная и прибрежно-водная	7	10	9,7	85	7,8
Липняки	2	2	21,6	83	2,8
Хвойно-широколиственные	2	3	25,3	78	2,1
Дубняки	1	3	17	52	2,1
Ельники	2	2	21,5	32	0,5
Пустоши	3	3	7,6	23	2,0
Черемушники	1	1	12	21	0,8
Вязовники	1	1	18	19	0,1
Кленарники	1	1	11	12	0,1
Всего	*52*	*137*	*16,4*	*469*	*27,6*

Таблица 11. Число видов разных жизненных форм в растительных формациях заповедника

Формация	Деревья	Кустарники	Травы и кустарнички	Мхи и лишайники	*Всего*
Березняки	12	20	175	80	*287*
Луга	9	14	165	28	*216*
Сосняки	12	15	135	51	*213*
Черноольшаники	10	12	119	55	*196*
Ивняки	10	11	111	43	*175*
Осинники	11	15	87	41	*154*
Болота	6	8	74	45	*133*
Водная и прибрежно-водная	0	0	74	11	*85*
Липняки	10	7	49	17	*83*
Хвойно-широколиственные	10	9	44	15	*78*
Дубняки	8	8	31	5	*52*
Ельники	5	3	19	5	*32*
Пустоши	4	2	12	5	*23*
Черемушники	3	4	14	0	*21*
Вязовники	4	3	10	2	*19*
Кленарники	3	2	5	2	*12*
Всего	*14*	*29*	*312*	*114*	*469*

и мохового ярусов. Минимальные значения (около 0) коэффициент сходства принимал между группами ассоциаций пустошей и прибрежно-водной растительности, с одной стороны, и любыми другими группами ассоциаций – с другой. Это не удивительно, так как по условиям местообитания пустоши и прибрежно-водная растительность резко отличаются от других формаций.

Сравнение эколого-ценотических спектров растительных формаций позволяет проанализировать варьирование их видового разнообразия.

Распространение ЭЦГ на территории заповедника показано на рисунке 23, из которого видно, что бореальная, боровая, опушечная, олиготрофно-болотная, степная группы распространены в основном на водоразделах, травяно-болотная, нитрофильная приурочены к лощинам и поймам рек, а виды неморальной группы встречаются как в поймах, так и на водоразделах. Наибольшую встречаемость в сообществах имеют виды опушечной группы (что указывает на сильную нарушенность этих сообществ в прошлом), а наиболее распространенными – олиготрофно-болотной, что лишний раз указывает на высокую степень заболоченности территории. Низкая встречаемость видов луговой группы связана с заповедным режимом, в ходе осуществления которого сенокосы забрасываются местным населением. Однако на ныне существующих сенокосных лугах на кордонах обилие видов этой группы высоко.

Бореальные виды достигают максимального обилия в лесах со вторым ярусом или подростом ели (но встречаются и при отсутствии ели), а боровые – в сосняках нормально- и сильнодренированных. На рисунке 23 видно, что максимальная градация этой группы (8–10 видов на описание) маркирует полукруглые дюны.

Спектры экоценотических групп (ЭЦГ) формаций представлены на рисунке 24. Прежде всего бросается в глаза сходство эколого-ценотического состава сосняков, березняков, осинников и черноольшаников, где виды всех ЭЦГ представлены примерно равными долями. На болотах, в ивняках, на лугах, пустошах и в прибрежно-водной растительности преобладают виды какой-то одной группы (например, травяно-болотной или олиготрофно-болотной), но не бореальной или неморальной.

Таблица 12. Флористическое разнообразие групп ассоциаций

Группа ассоциаций	Видовое богатство	Видовая насыщенность	Индекс Уиттекера
1	2	3	4
Березняки травяные	178	26,5	5,7
Черноольшаники влажнотравные	170	24,3	6,0
Березняки влажнотравные	160	28,3	4,7
Луга злаково-разнотравные	152	28,5	4,3
Ивняки аллювиальнотравные	127	14,6	7,7
Черноольшаники травяные	120	23,6	4,1
Осинники травяные	112	19,9	4,6
Березняки черничные	106	21,5	3,9
Березняки долгомошные	105	15,1	6,0
Сосняки травяные	101	24,9	3,1
Сосняки долгомошные	94	14,7	5,4
Березняки зеленомошные	91	18,9	3,8
Сосняки лишайниковые	90	14,7	5,1
Ивняки болотнотравные	83	13,9	5,0
Луга болотнотравные	81	13,3	5,1
Сосняки черничные	81	16,7	3,9
Сосняки зеленомошные	78	16,0	3,9
Болота травяно-сфагновые	77	8,9	7,7
Березняки лишайниковые	77	17,2	3,5
Осинники черничные	77	22,5	2,4
Липняки травяные	74	22,2	2,3
Сосняки брусничные	73	15,1	3,8
Болота травяные	72	14,1	4,1
Болота древесно-сфагновые	69	12,1	4,7
Сосняки сфагновые	64	13,4	3,8
Березняки сфагновые	63	14,9	3,2
Ельники с липой и дубом травяные	61	24,9	1,4
Крупноосоковые сообщества	52	12,4	3,2
Дубняки травяные	51	17,0	2,0
Сосняки с елью, липой и кленом	46	26,3	0,7
Осинники долгомошные	44	12	2,7
Луга аллювиальнотравные	43	7,9	4,4
Осинники влажнотравные	40	25,5	0,6
Сообщества достаточно глубоководных водоемов со стоячей или медленно текущей водой	37	6,8	4,4

Таблица 12. Флористическое разнообразие групп ассоциаций (окончание)

1	2	3	4
Черноольшаники болотнотравные	36	22,3	0,6
Березняки брусничные	28	20,1	0,4
Сообщества мелких плейстофитов	25	9,0	1,8
Сообщества песчано-илистых отмелей	25	9,8	1,6
Ельники черничные	23	23,0	0,0
Сообщества зарастающих стариц с кислой реакцией среды – часто образуют сплавины	22	8,0	1,8
Черемушники травяные	20	12,0	0,7
Пустоши лишайниковые	19	8,6	1,2
Вязовники страусниковые	18	18,0	0,0
Осинники сфагновые	17	10,0	0,7
Ельники долгомошные	17	17,0	0,0
Липняки вейниковые	16	16,0	0,0
Пустоши вересковые	14	8,0	0,8
Кленарники мертвопокровные	11	11,0	0,0
Сообщества мелких стоячих водоемов с илистым дном	10	10,0	0,0
Сообщества гидатофитов с плавающими у поверхности воды листьями	6	4,5	0,3
Пустоши долгомошные	1	1,0	0,0

В хвойно-широколиственных и широколиственных лесах доминируют виды неморальной группы. В ельниках также этот элемент имеет значительный вес. Итак, можно констатировать, что растительные формации и по ЭЦГ-спектрам разбиваются на три большие группы – мелколиственные леса и сосняки (первая группа), широколиственные, хвойно-широколиственные леса и ельники (вторая группа), остальные формации (третья группа), что также можно объяснить сходством местообитаний в этих группах, а особенно – почв. Так, в местообитаниях первой группы почвы подзолистые, второй – дерново-подзолистые, третьей – болотные торфяные или неразвитые.

Сравнение эколого-ценотических спектров групп ассоциаций (рис. 25) показывает, что гомологичные группы ассоциаций в разных формациях проявляют высокое сходство между собой. Так, например, от лишайниковых до сфагновых сосняков и березняков происходит уменьшение доли опушечных видов, увеличение доли боровых и бореальных видов (параллельно увеличению сомкнутости древесного полога и увеличению увлажненности), а в долгомошных и сфагновых группах заметно увеличивается доля олиготрофных видов. В разнотравных и влажнотравных группах велика доля неморальных видов, но почти все ЭЦГ встречаются в примерно равных количествах. Во влажнотравных, по сравнению с разнотравными, выше доля травяно-болотных видов и ниже – неморальных. Болота характеризуются преобладанием травяно-болотной, олиготрофно-болотной и нитрофильной групп. Группы ассоциаций ельников и хвойно-широколиственных лесов характеризуются высокой долей бореальных видов, но в хвойно-широколиственных лесах она делит господство с видами неморальной группы,

Таблица 13. Флористическое разнообразие ассоциаций

Ассоциация	Видовое богатство	Видовая насыщенность	Индекс Уиттекера
1	2	3	4
Березняк травяной	147	29	4,1
Луг наземновейниво-травяной	145	39,6	2,7
Березняк влажнотравный	127	28,5	3,5
Черноольшаник травяной	118	24,5	3,8
Черноольшаник осоковый	101	25,6	2,9
Черноольшаник таволговый	96	27,4	2,5
Черноольшаник двукисточниковый	95	25,6	2,7
Березняк с ольхой влажнотравный	95	31,5	2,0
Тальник пойменный	91	17,3	4,3
Сосняк молиниево-долгомошный	87	15,5	4,6
Осинник травяной	87	22,4	2,9
Березняк с елью черничный	78	23,2	2,4
Березняк вейниковый	75	19,5	2,8
Черноольшаник влажнотравный	74	21,4	2,5
Липняк неморальнотравный	74	22,2	2,3
Сосняк полевичный	72	24,4	2,0
Березняк молиниевый	71	19,8	2,6
Березняк молиниево-долгомошный	70	14,8	3,7
Сосняк наземновейниково-лишайниковый	67	16,8	3,0
Сосняк с елью чернично-зеленомошный	67	18,2	2,7
Осинник молиниевый	67	21,7	2,1
Сосняк с елью травяной	66	25,3	1,6
Болото осоковое	65	13,5	3,8
Березняк с елью влажнотравный	64	23,6	1,7
Березняк молиниево-вейниковый	63	18,2	2,5
Черноольшаник тростниковый	61	22,6	1,7
Сосняк вейниковый	60	17,1	2,5
Березняк с липой травяной	60	33	0,8
Березняк долгомошный	58	13,3	3,4
Березняк наземновейниковый	58	18,3	2,2
Березняк с липой неморальнотравный	57	22,8	1,5
Сосняк вейниково-травяной	55	25	1,2
Березняк сероватовейниково-сфагновый	53	14,9	2,6
Сосняк зеленомошный	53	15,2	2,5
Carex acuta	52	12,4	3,2
Сосняк молиниево-сфагновый	52	15,1	2,4
Ельник с липой травяной	52	24,2	1,1
Болото осоково-сфагновое	51	8,1	5,3

Таблица 13. Флористическое разнообразие ассоциаций (продолжение)

1	2	3	4
Сосняк вересковый	51	13,2	2,9
Болото сероватовейниково-сфагновое	50	11,2	3,5
Пепельноивняк осоковый	50	13,8	2,6
Березняк с елью травяной	50	26,3	0,9
Сосняк с елью зеленомошный	48	17,8	1,7
Луг двукисточниковый	46	13,2	2,5
Сосняк с елью, липой и кленом травяной	46	26,3	0,7
Сосняк молиниевый	45	15,3	1,9
Березняк с липой вейниковый	44	22,3	1,0
Сосняк полевично-лишайниковый	44	22,5	1,0
Сосняк молиниево-вейниковый	43	15,6	1,8
Березняк хвощово-долгомошный	43	27,5	0,6
Сосняк лишайниковый	42	10,9	2,9
Болото березово-осоково-сфагновое	42	11,6	2,6
Ивняк влажнотравный	41	14,6	1,8
Луг тонкополевичный	41	15,5	1,6
Сосняк брусничный	41	15,9	1,6
Березняк полевичный	41	20,3	1,0
Осинник черничный	41	25	0,6
Сосняк черничный	40	16,7	1,4
Сосняк вересково-долгомошный	40	17,8	1,2
Дубняк с липой травяной	40	18,3	1,2
Осинник влажнотравный	40	25,5	0,6
Ельник с липой корневищноосоковый	38	26,5	0,4
Пепельноивняк сероватовейниково-сфагновый	37	13,8	1,7
Сосняк вересково-лишайниковый	37	14,4	1,6
Осинник долгомошный	36	11,1	2,2
Луг влажнотравный	36	14,3	1,5
Болото сосново-осоково-пушициево-сфагновый	35	12,8	1,7
Болото осоково-пушициево-сфагновое	34	10	2,4
Сосняк долгомошный	34	10,7	2,2
Болото сосново-пушициево-сфагновое	34	11,4	2,0
Пепельноивняк тростниковый	34	17,7	0,9
Луг белокопытниковый	33	8	3,1
Березняк сфагновый	33	13	1,5
Болото сосново-молиниево-осоково-пушициево-сфагновое	33	16	1,1
Сосняк лишайниково-зеленомошный	32	11,5	1,8

Таблица 13. Флористическое разнообразие ассоциаций (продолжение)

1	2	3	4
Черноольшаник с березой молиниево-сфагновый	32	20	0,6
Сосняк осоково-сфагновый	31	11,7	1,6
Черноольшаник крапивный	31	18	0,7
Луг щучковый	31	18,5	0,7
Осинник с елью кислично-травяной	31	31	0,0
Березняк костяничный	30	18	0,7
Болото березово-пушициево-сфагновое	29	10,4	1,8
Болото березово-осоково-пушициево-сфагновое	29	10,7	1,7
Ивняк кострецовый	29	13,7	1,1
Березняк тростниковый	29	14,3	1,0
Сосняк мертвопокровный	28	12	1,3
Болото березово-сероватовейниково-сфагновое	28	16,5	0,7
Болото тростниковое	28	17,5	0,6
Березняк вересково-долгомошный	28	19	0,5
Березняк брусничный	28	20,1	0,4
Сосняк пушициево-сфагновый	27	11,4	1,4
Березняк осоково-сфагновый	27	17,5	0,5
Hydrocharis morsus-ranae	25	9	1,8
Agrostis stolonifera + Juncus buffonius	25	9,8	1,6
Осинник с вязом страусниковый	25	11,3	1,2
Сосняк кустарничково-сфагновый	25	12,8	1,0
Осинник молиниево-долгомошный	25	14,3	0,7
Сосняк чернично-сфагновый	25	14,7	0,7
Черноольшаник кочедыжниковый	25	15	0,7
Березняк с елью чернично-долгомошный	24	16	0,5
Осинник страусниковый	23	14,5	0,6
Пепельноивняк с березой влажнотравный	23	15	0,5
Ельник чернично-зеленомошный	23	23	0,0
Comarum palustre	22	8	1,8
Болото сосново-кустарничково-сфагновое	22	14,3	0,5
Сосняк с елью молиниево-долгомошный	21	17,5	0,2
Осинник костяничный	21	21	0,0
Equisetum fliviatile	20	8,7	1,3
Пепельноивняк осоково-сфагновый	20	10,3	0,9
Черемушник травяной	20	12	0,7
Пустошь лишайниковая	19	8,6	1,2
Пепельноивняк долгомошный	19	13,5	0,4

Таблица 13. Флористическое разнообразие ассоциаций (окончание)

Болото пушициево-сфагновое	18	9	1,0
Вязовник страусниковый	18	18	0,0
Дубняк полевичный	18	18	0,0
Болото молиниево-сероватовейниково-сфагновое	17	9	0,9
Луг гигантскополевичный	17	10	0,7
Осинник сфагновый	17	10	0,7
Ельник чернично-долгомошный	17	17	0,0
Ивняк осоковый	16	6,5	1,5
Glyceria maxima	16	9	0,8
Липняк вейниковый	16	16	0,0
Пустошь вересковая	14	8	0,8
Дубняк страусниковый	12	12	0,0
Кленарник мертвопокровный	11	11	0,0
Болото сероватовейниково-осоково-сфагновое	10	6,5	0,5
Болото тростниково-сфагновое	10	6,5	0,5
Eleocharis palustris	10	10	0,0
Болото пушициево-долгомошное	9	9	0,0
Луг кострецовый	9	9	0,0
Typha latifolia	7	4,5	0,6
Черноольшаник болотнопапоротниковый	7	7	0,0
Nuphar luteum	6	4,5	0,3
Болото сероватовейниково-долгомошное	2	2	0,0
Phragmites australis	1	1	0,0
Пустошь долгомошная	1	1	0,0

которые начинают появляться уже в ельниках черничных. Группы ассоциаций широколиственных лесов и черемушников сходны с хвойно-широколиственными лесами. Группы ассоциаций водной и прибрежно-водной растительности отличаются абсолютным преобладанием видов травяно-болотной группы. Значительным весом видов этой группы характеризуются и заболоченные луга. Наконец, ЭЦГ-спектры пустошей сходны с таковыми для сосняков лишайниковых и брусничных. Все это лишний раз указывает на то, что в сходных местообитаниях (гомологичные группы ассоциаций) набор видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов определяется в первую очередь почвенными условиями, а уже затем – составом древостоя.

Анализ возрастной структуры древесных насаждений показывает, что в настоящее время в заповеднике в целом преобладают молодняки (возрастная группа до 30 лет). Значительная их доля приходится на сосновые леса. Основные массивы средневозрастных (возрастная группа 31–60 лет) лесов представлены сосняками и березняками. Массивы лесов, относящихся к возрастным группам 61–90 и более 90 лет, также представлены сосняками. Таким образом, леса из светолюбивых пород (сосняки и мелколиственные) представлены всеми или почти всеми возрастными группами, что связано с отсутствием вырубок.

Молодняки и средневозрастные насаждения отсутствуют в таких формациях, как дубняки, вязовники, черемушники, ельники. Это связано с тем, что эти леса (за исключением дубняков и черемушников) составлены теневыносливыми породами, которые

Таблица 14. Коэффициент Съеренсена по формациям

Табл. 44. Коэффициент Съеренсена по формациям

	Березняки	Болота	Водная и прибрежноводная	Вязовники	Дубняки	Ельники	Ивняки	Кленарники	Липняки	Луга	Осинники	Пустоши	Сосняки	Хвойно-широколиственные	Черемушники
Болота	0,46														
Водная и прибрежноводная растительность	0,22	0,41													
Вязовники	0,11	0,08	0,09												
Дубняки	0,27	0,12	0,03	0,35											
Ельники	0,20	0,15	0,00	0,16	0,39										
Ивняки	0,58	0,50	0,37	0,14	0,34	0,16									
Кленарники	0,07	0,04	0,04	0,21	0,16	0,14	0,06								
Липняки	0,42	0,15	0,07	0,32	0,50	0,37	0,34	0,22							
Луга	0,51	0,36	0,28	0,08	0,24	0,12	0,55	0,03	0,23						
Осинники	0,66	0,48	0,27	0,21	0,36	0,31	0,58	0,13	0,51	0,40					
Пустоши	0,14	0,13	0,00	0,10	0,27	0,34	0,20	0,00	0,21	0,17	0,17				
Сосняки	0,67	0,39	0,13	0,12	0,31	0,25	0,57	0,09	0,39	0,49	0,58	0,19			
Хвойно-широколиственные леса	0,40	0,16	0,04	0,26	0,41	0,45	0,30	0,18	0,62	0,20	0,54	0,20	0,45		
Черемушники	0,12	0,05	0,06	0,37	0,37	0,12	0,17	0,19	0,61	0,09	0,21	0,14	0,14	0,23	
Черноольшаники	0,68	0,50	0,34	0,17	0,28	0,23	0,59	0,09	0,52	0,43	0,72	0,11	0,50	0,45	0,19

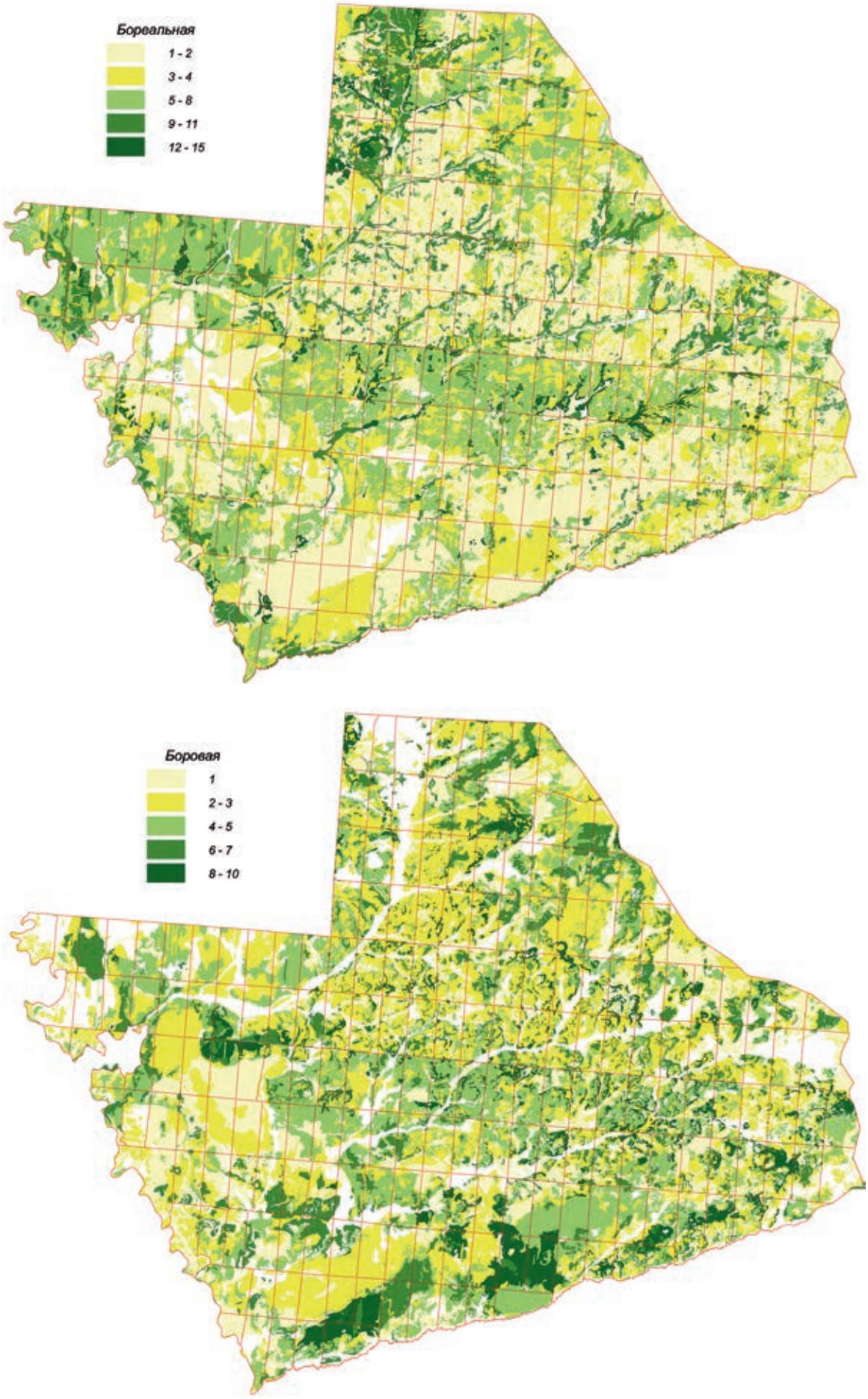


Рис. 23. Распространение ЭЦГ по заповеднику. (Шкала – число видов на описание)

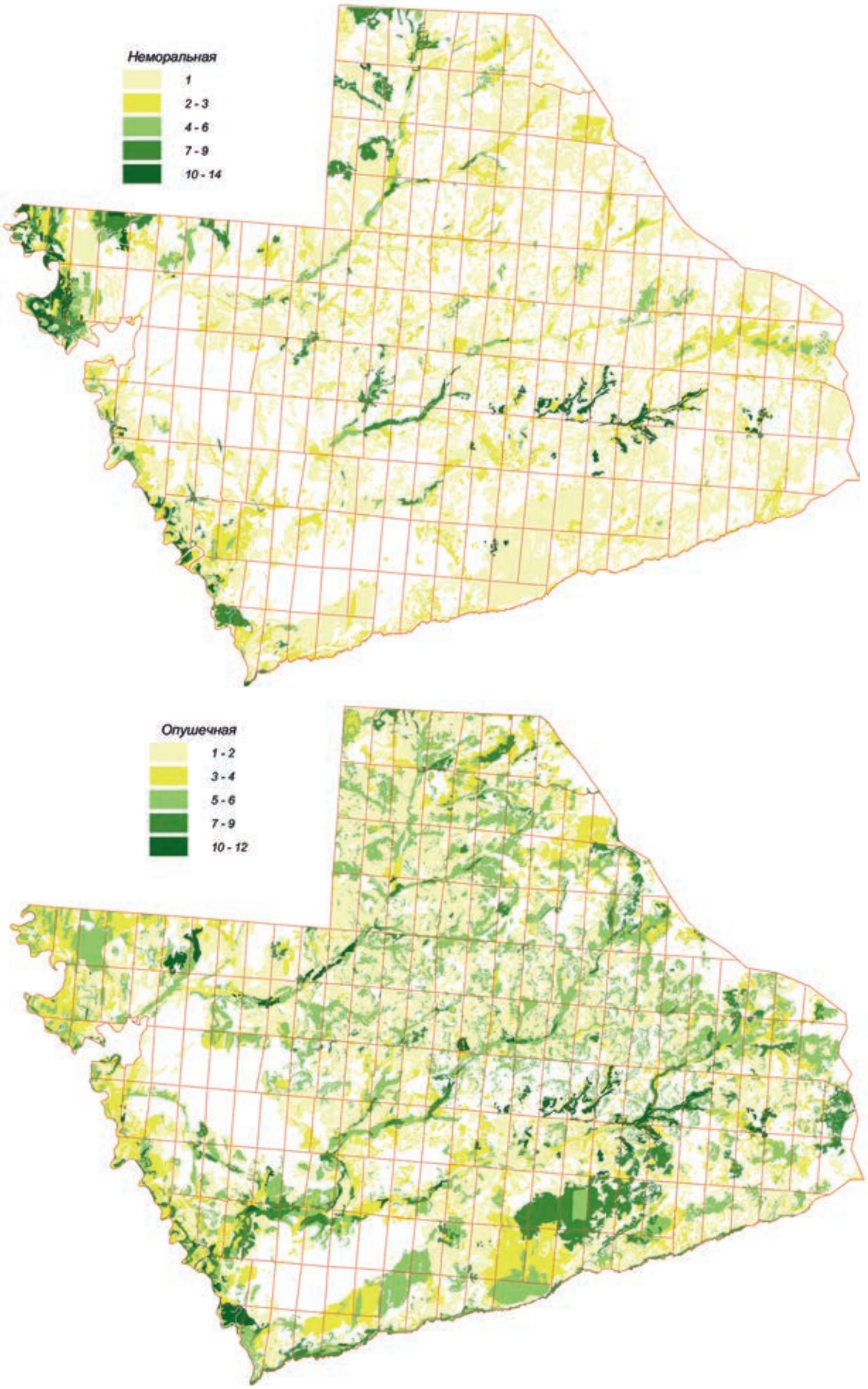
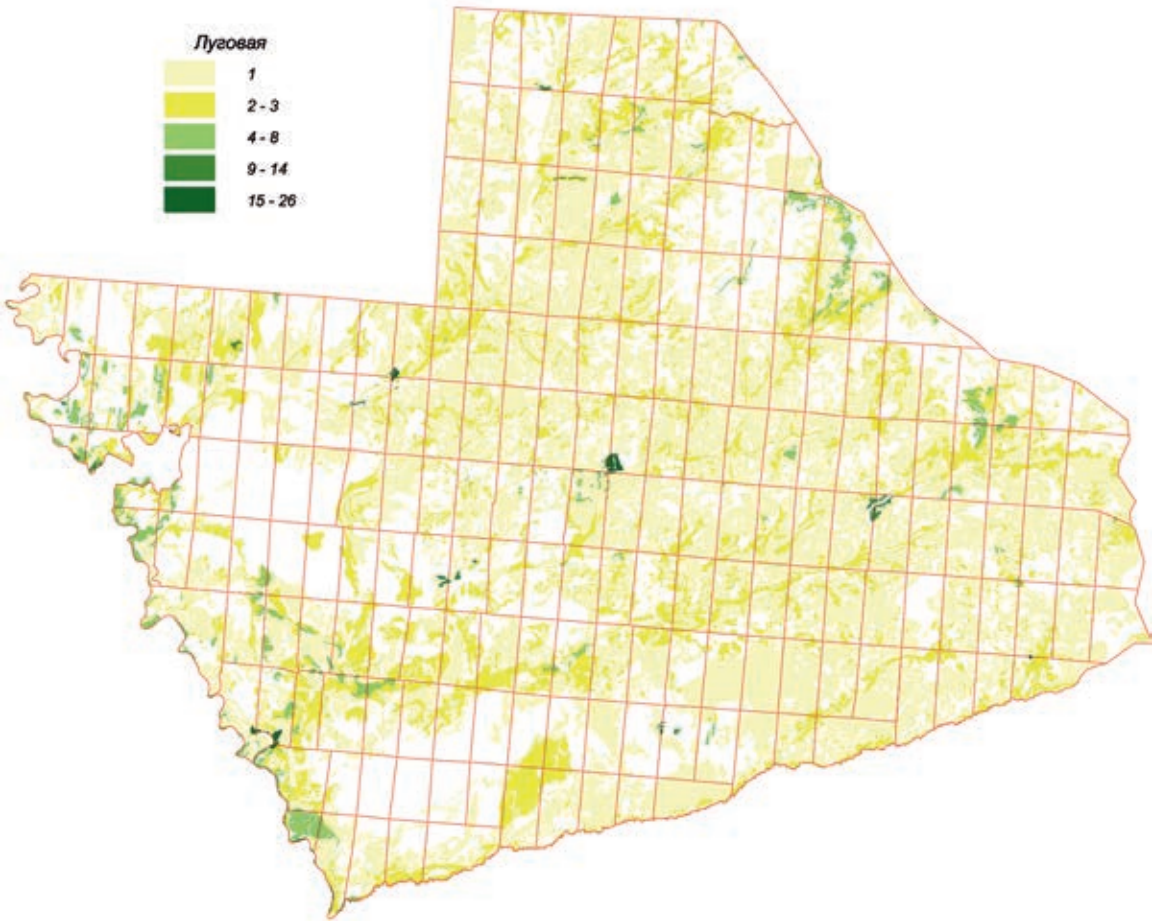


Рис. 23. Распространение ЭЦГ по заповеднику. (Шкала – число видов на описание) (продолжение)



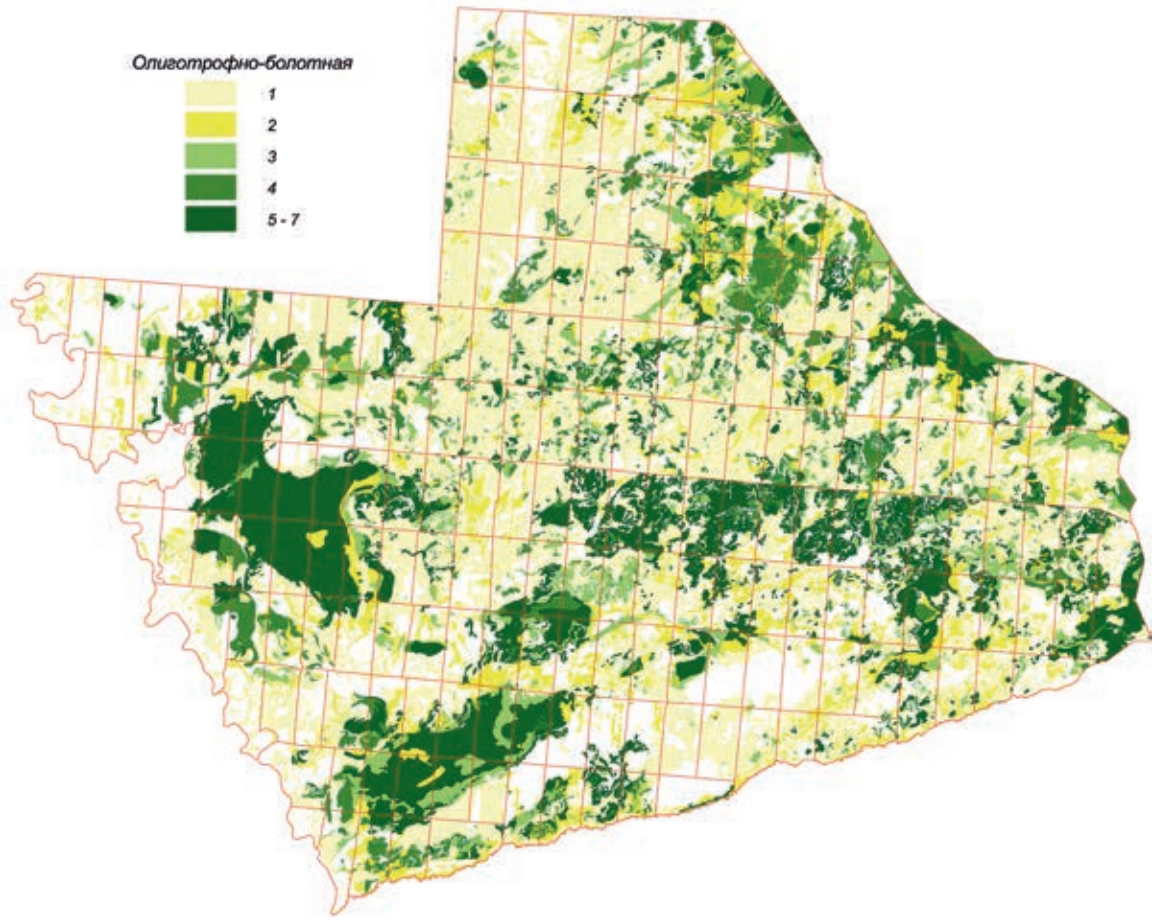
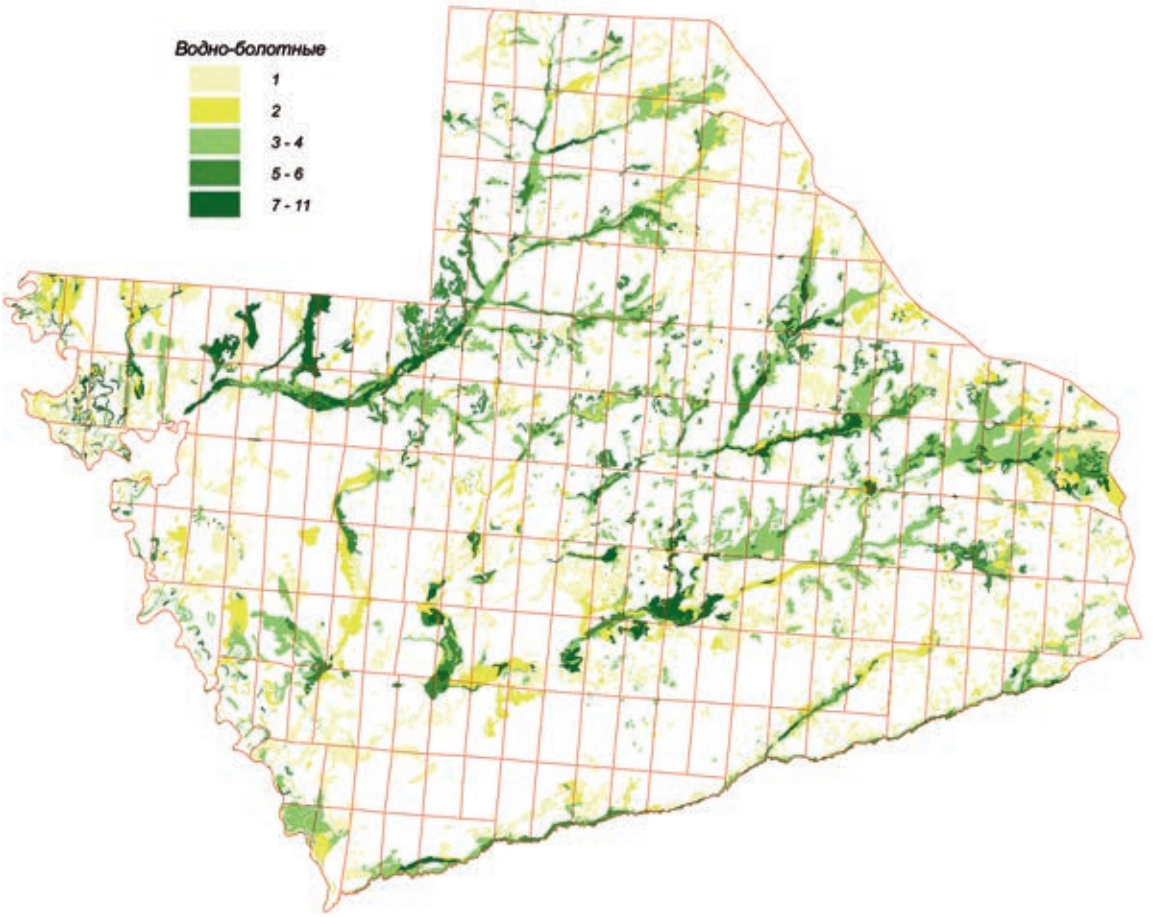


Рис. 23. Распространение ЭЦГ по заповеднику. (Шкала – число видов на описание) (продолжение)



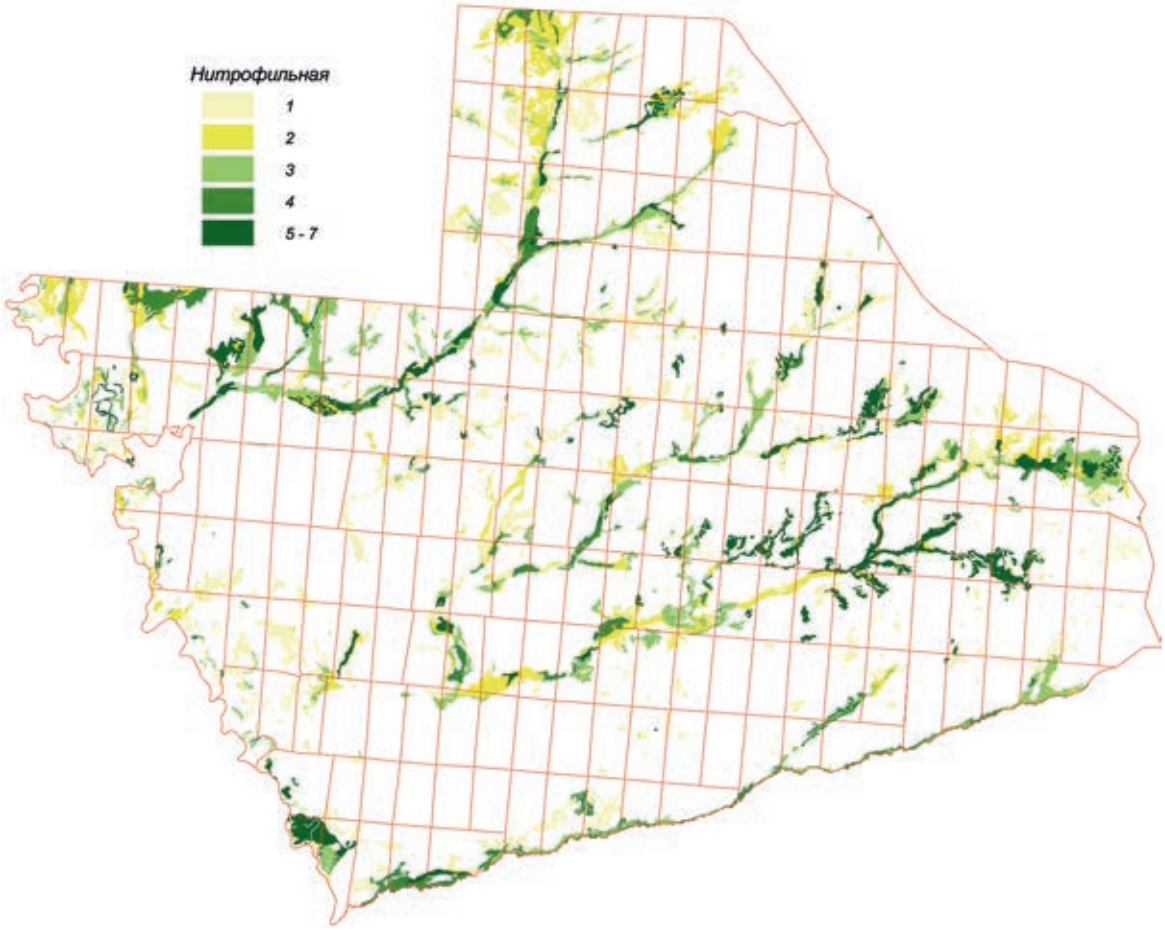
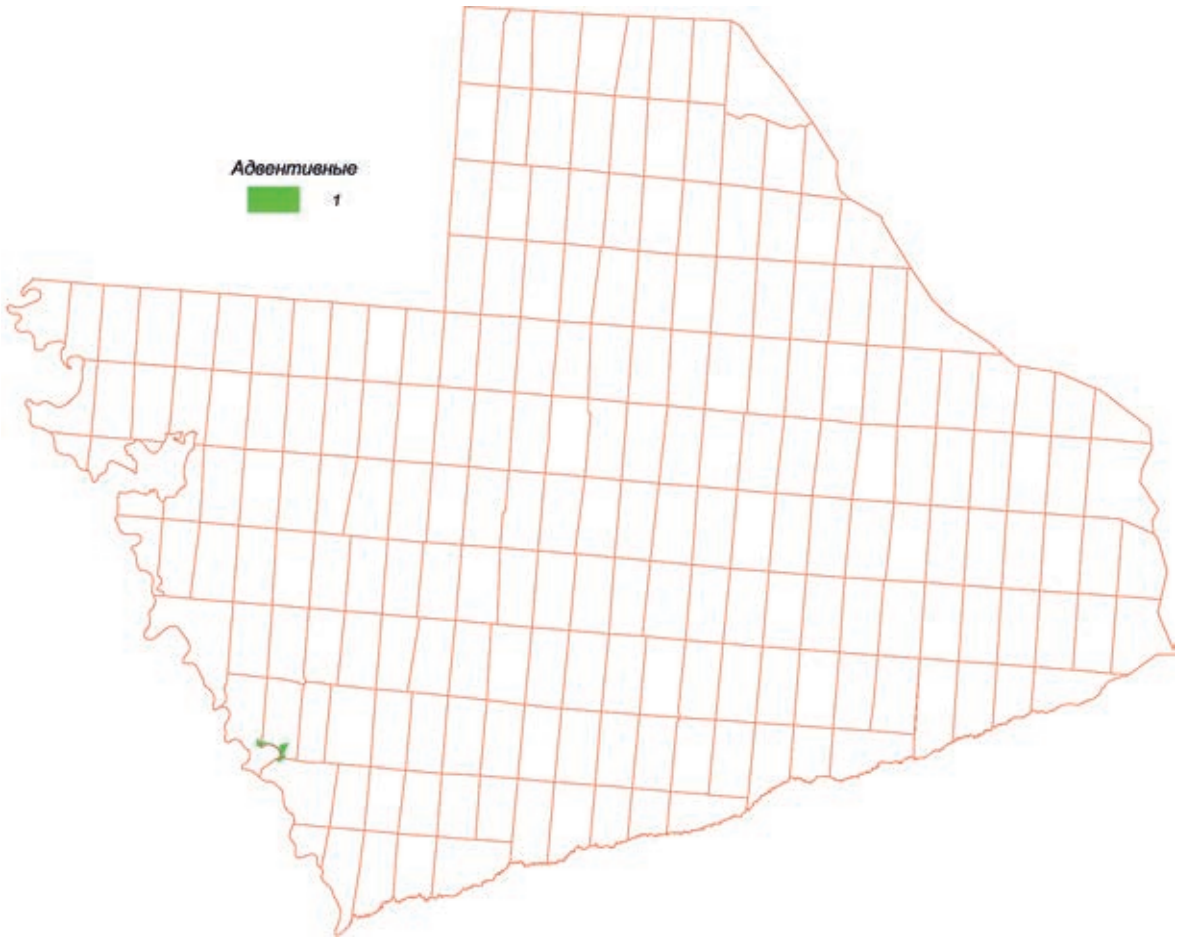


Рис. 23. Распространение ЭЦГ по заповеднику. (Шкала – число видов на описание) (продолжение)



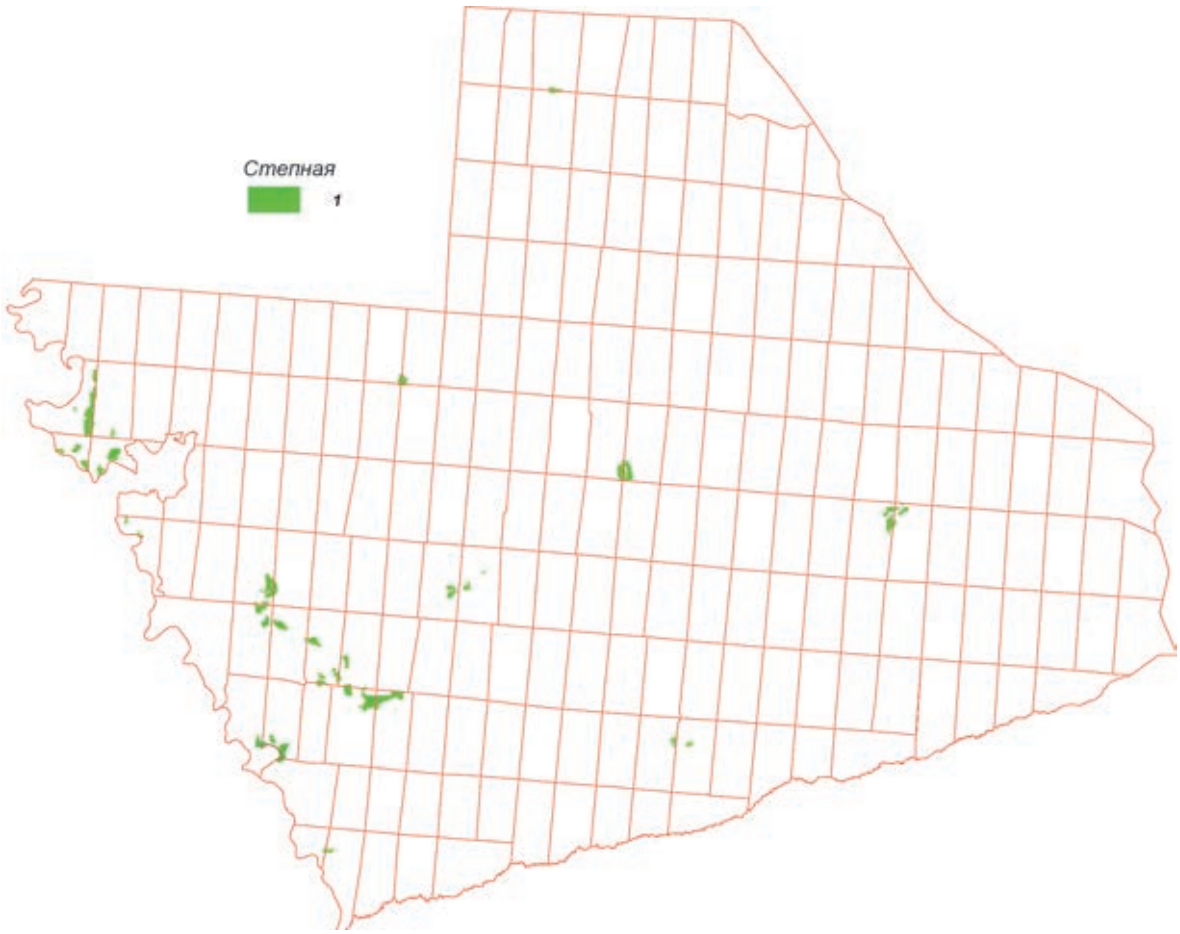


Рис. 23. Распространение ЭЦГ по заповеднику. (Шкала – число видов на описание) (продолжение)

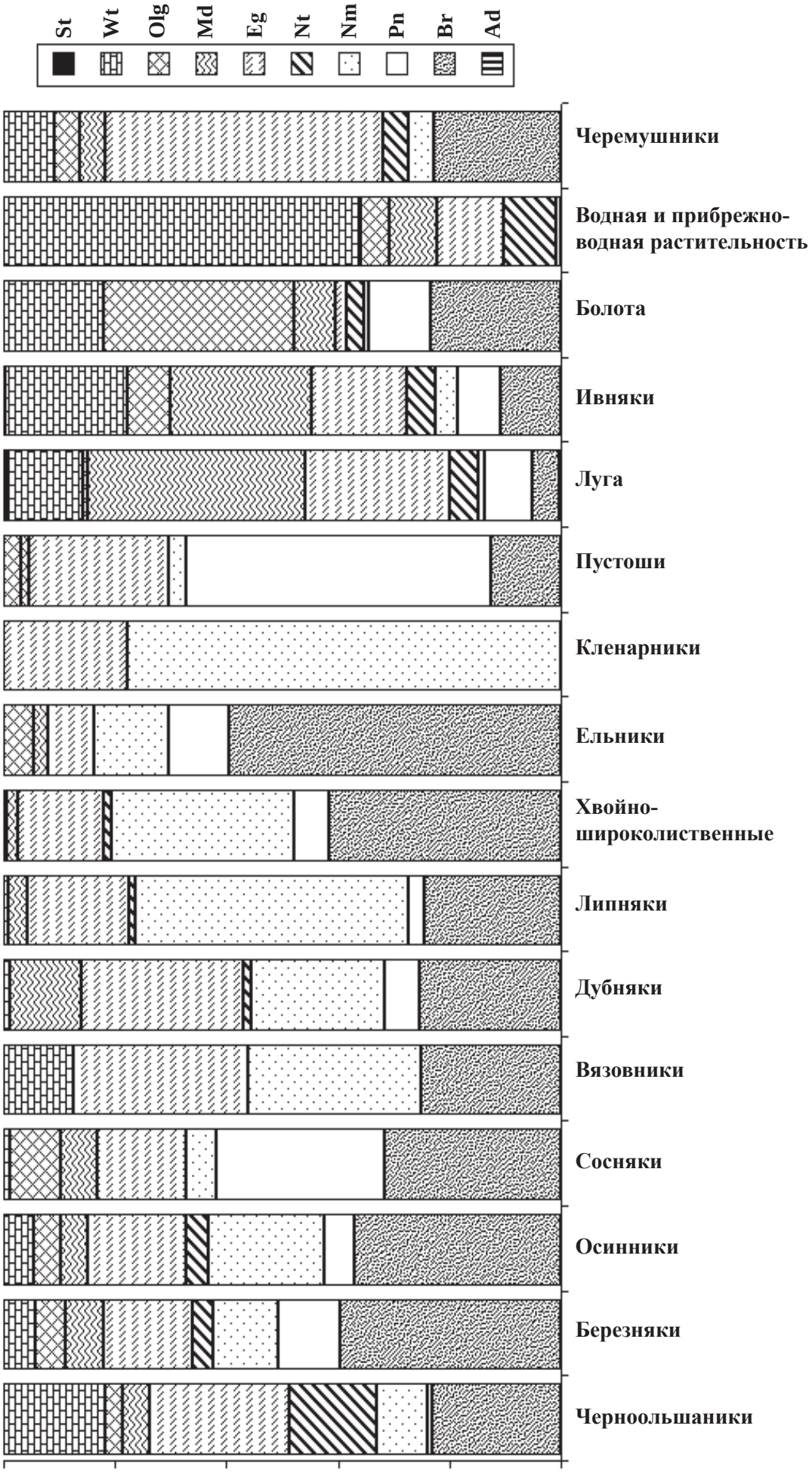


Рис. 24. Эколого-ценотические спектры растительных формаций. Wt – виды травяно-болотной группы; St – степные; Pn – боровые; Olg – олиготрофно-болотные; Nt – нитрофильные (черноольховые); Nm – неморальные; Md – луговые; Eg – опушечные; Br – бореальные; Ad – адвентивные.

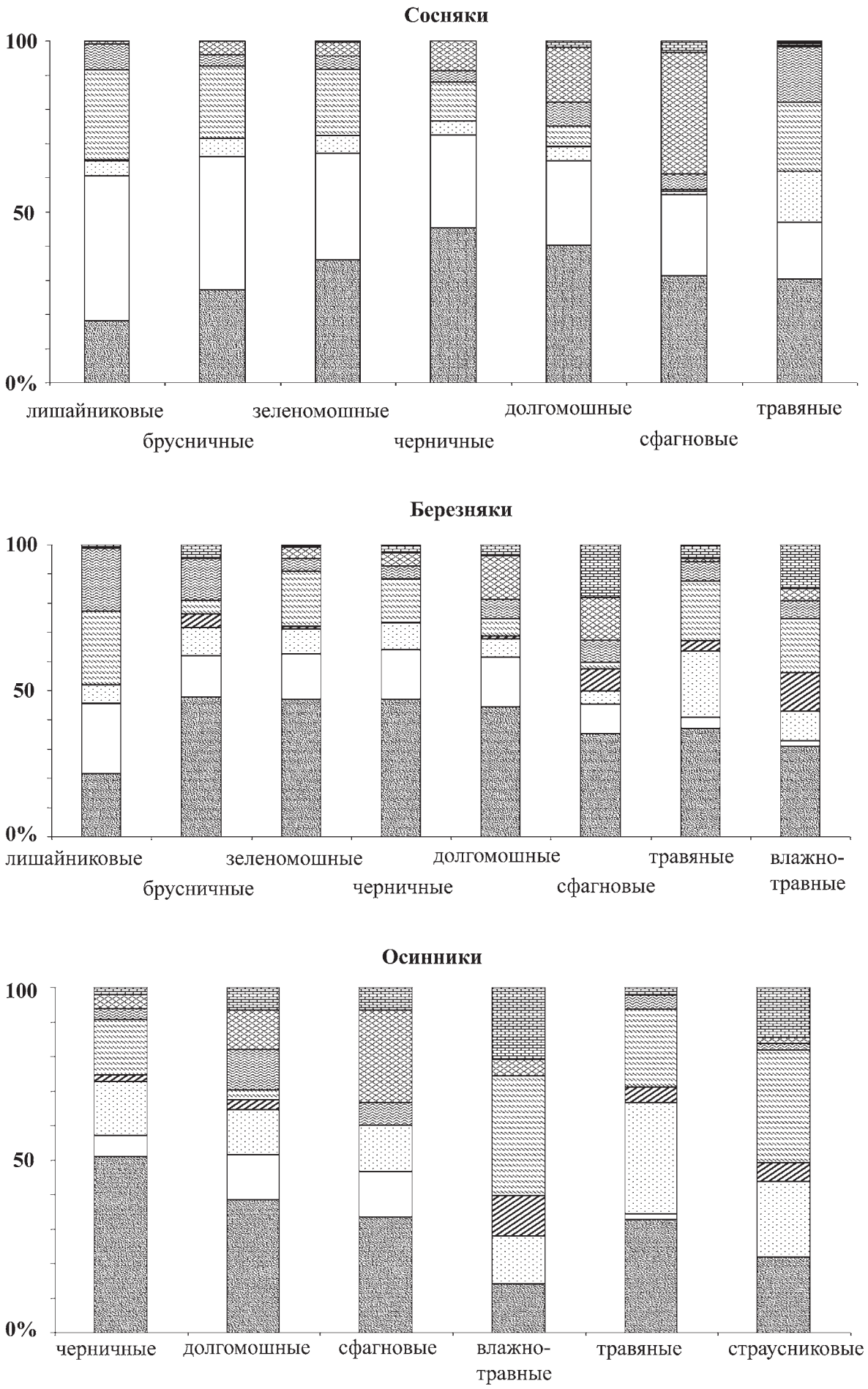
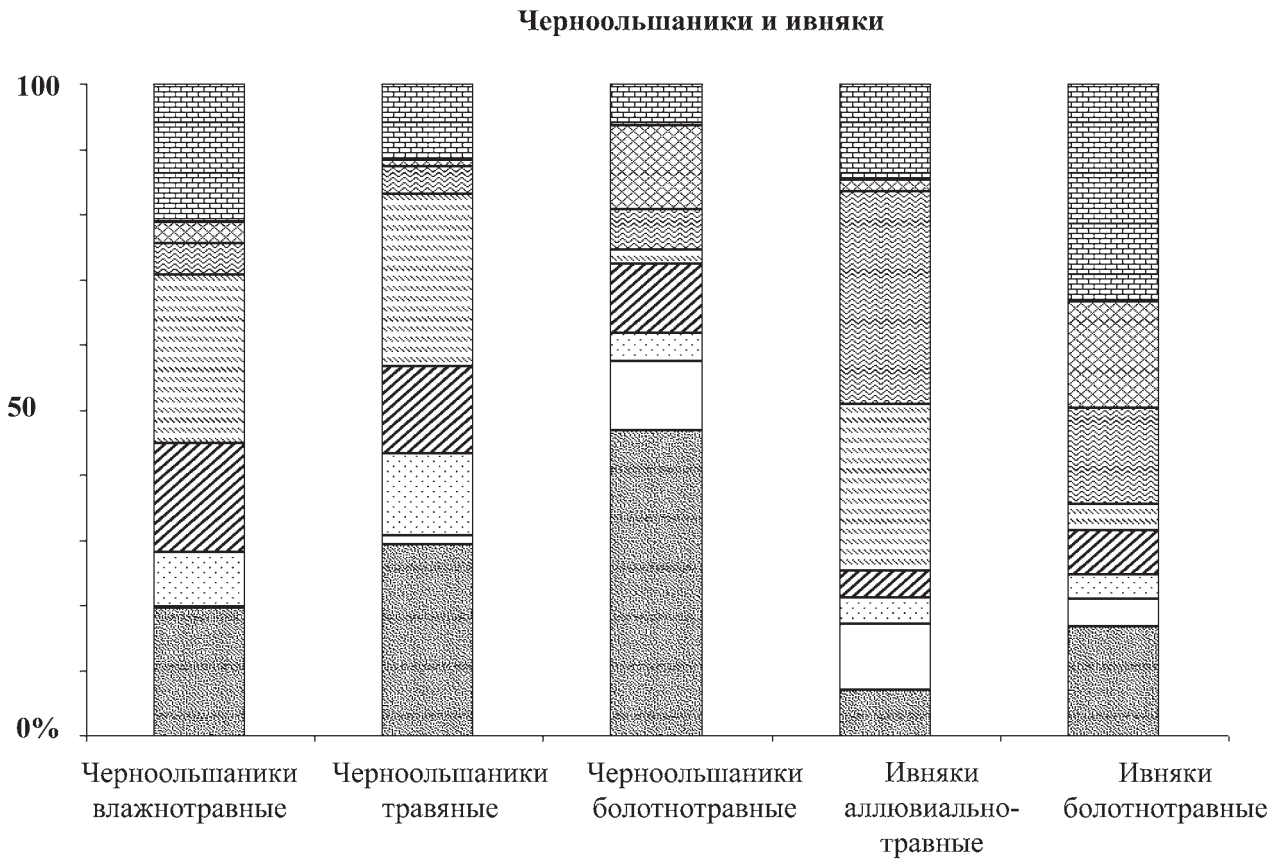


Рис. 25. Эколого-ценотические спектры групп ассоциаций (обозначения те же, что и на рис. 24).



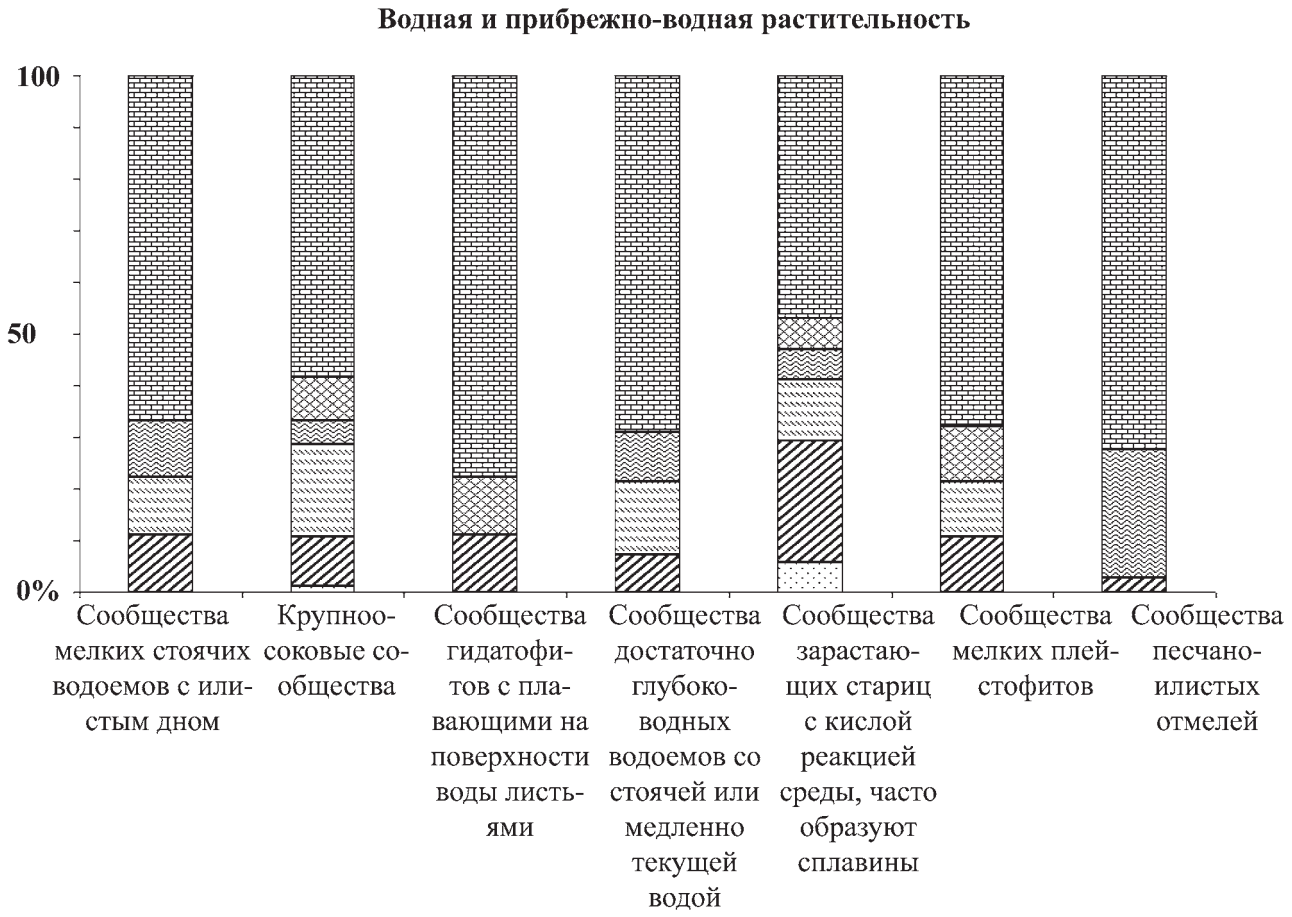
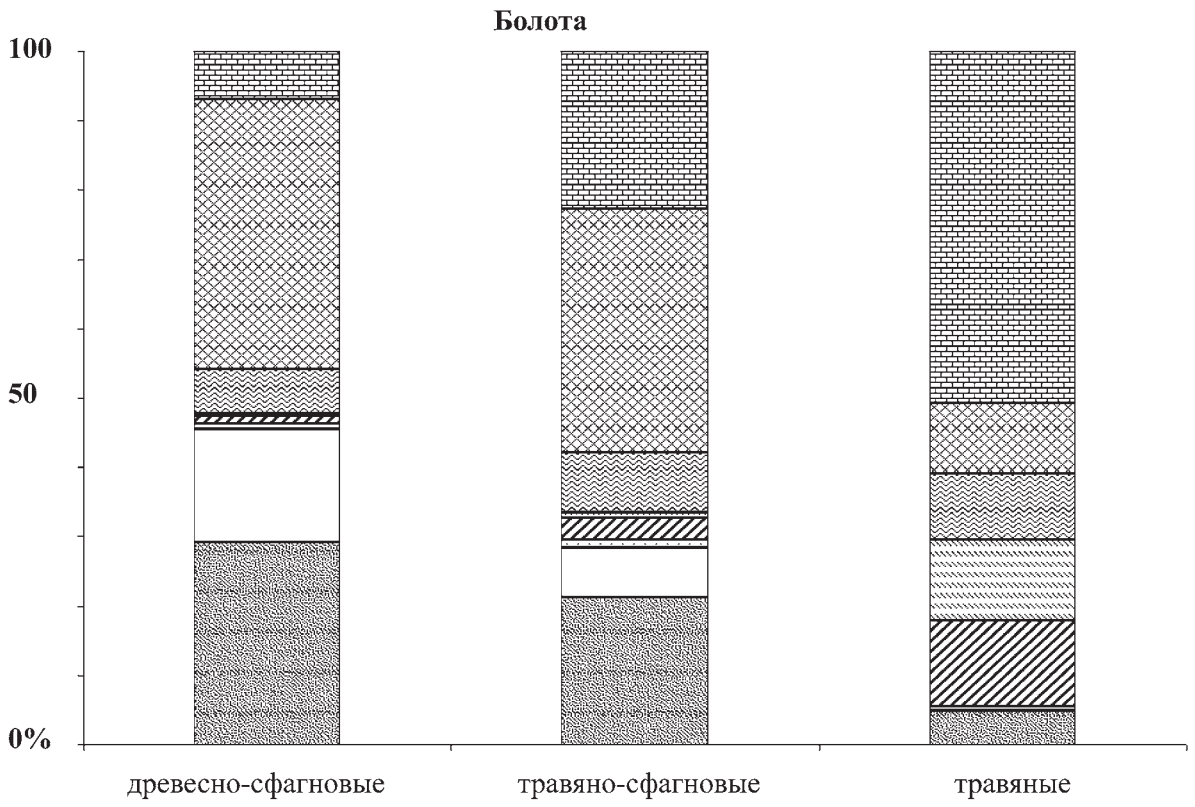


Рис. 25. Эколого-ценотические спектры групп ассоциаций (обозначения те же, что и на рис. 24).



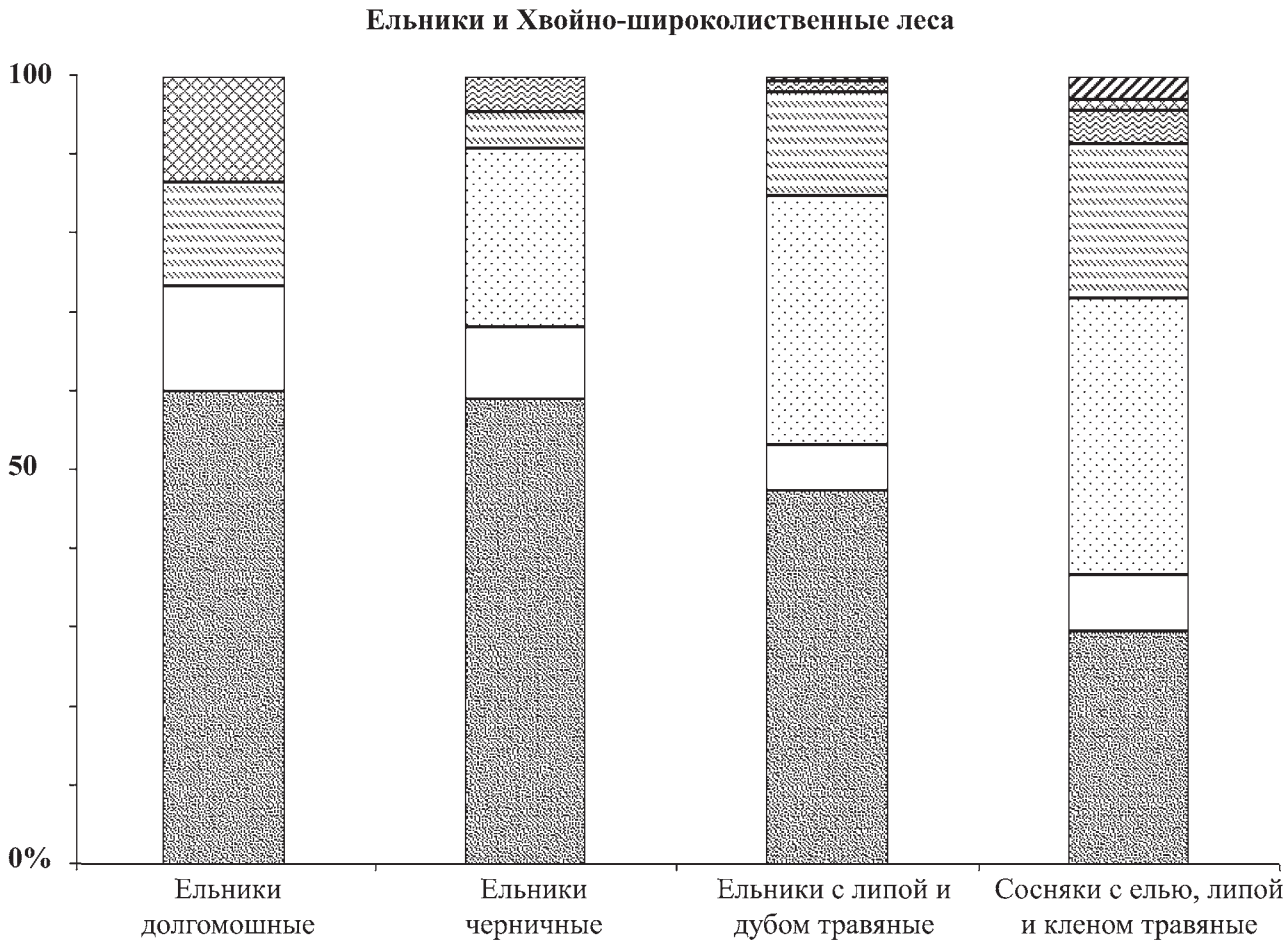
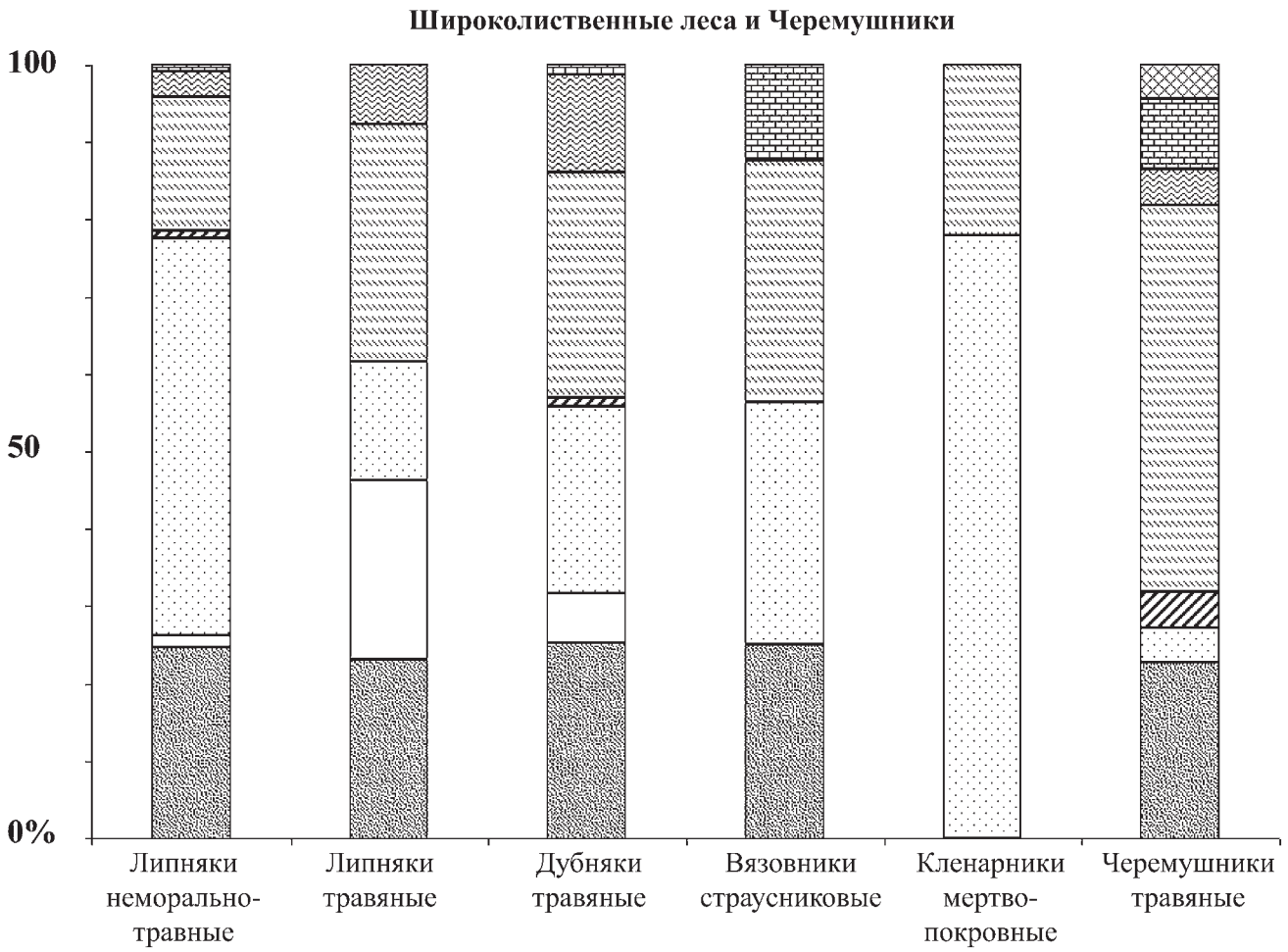


Рис. 25. Эколого-ценотические спектры групп ассоциаций (обозначения те же, что и на рис. 24).



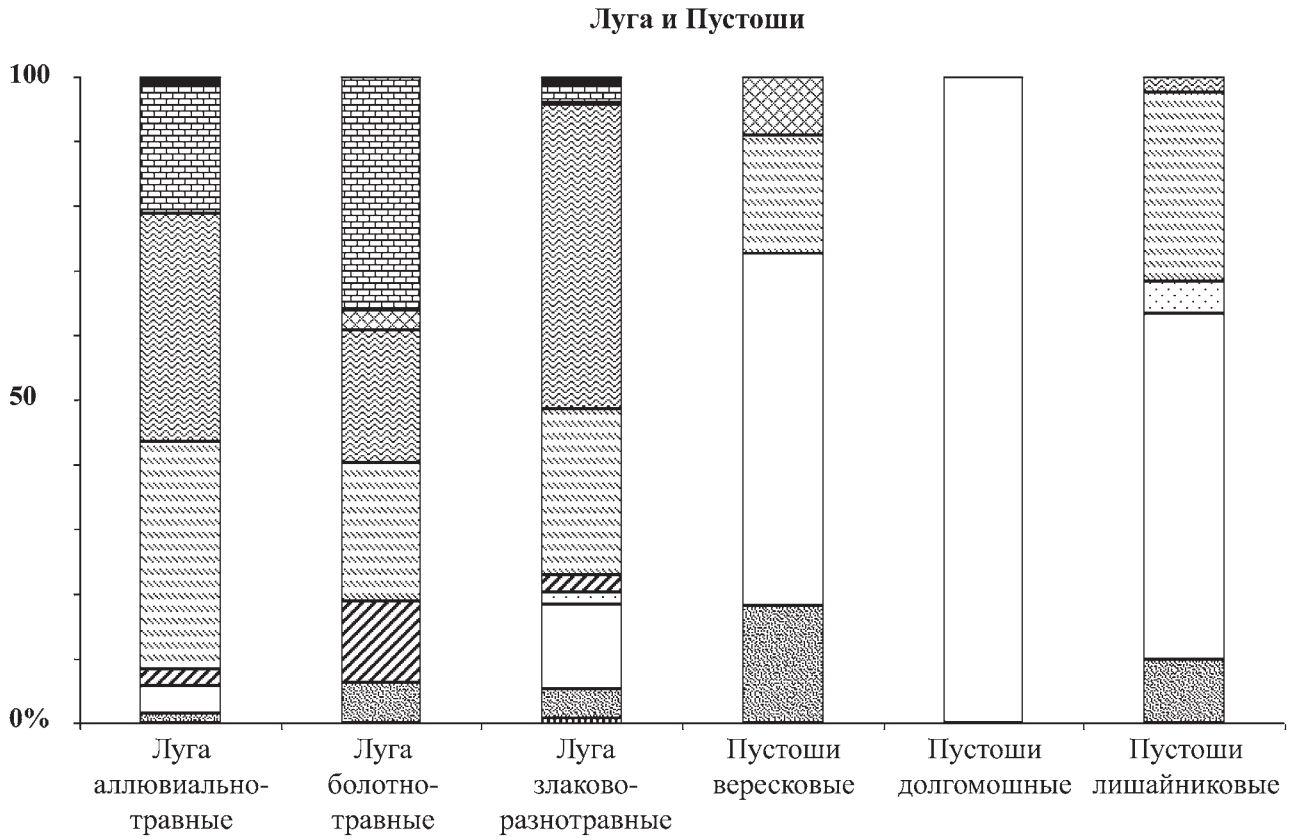


Рис. 25. Эколого-ценотические спектры групп ассоциаций (обозначения те же, что и на рис. 24).

Таблица 15. Площадь разных возрастных групп древесных насаждений заповедника, км^2

Формации	Группы возраста в 2000 г.					*Всего за 2000 г.*	Группы возраста в 2005 г.					*Всего за 2005 г.*
	0	1	2	3	4		0	1	2	3	4	
Сосняки		190,4	33,2	9,4	10,8	***243,8***		183,4	37,8	10,8	14,2	***246,2***
Березняки		39,7	44,9	3,8	1,5	***89,9***		17,1	66,1	4,1	2,6	***89,9***
Болота	14,8	75,5	1,6		0,7	***92,6***	14,8	65,2	11,9		0,7	***92,6***
Черноольшаники		1,8	10,6	1,7		***14,1***		1,6	9,9	2,6		***14,1***
Ивняки		2,3	5,9	3,5		***11,7***		1,1	3,9	4	2,7	***11,7***
Осинники		3,4	2,8	0,3	0,5	***7,0***		1,8	4,4	0,3	0,5	***7,0***
Пустоши	2,8					***2,8***	0,4					***0,4***
Луга	2,4					***2,4***	2,4					***2,4***
Липняки		0,25	0,05	0,7	1,2	***2,2***		0,25	0,05	0,7	1,2	***2,2***
Хвойно-широколиственные				0,1	1,9	***2,0***				0,1	1,9	***2,0***
Водная и прибрежноводная растительность	0,3					***0,3***	0,3					***0,3***
Дубняки				0,2	0,1	***0,3***				0,2	0,1	***0,3***
Вязовники				0,18		***0,18***					0,18	***0,18***
Черемушники				0,04		***0,04***				0,04		***0,04***
Ельники					0,01	***0,01***					0,01	***0,01***
Кленарники		0,002				***0,002***		0,002				***0,002***
Всего, км^2	*20,3*	*313,352*	*99,05*	*19,92*	*16,71*	***469,332***	*17,9*	*270,452*	*134,05*	*22,84*	*24,09*	***469,332***
Всего, %	*4,3*	*66,8*	*21,1*	*4,2*	*3,6*	***100***	*3,8*	*57,6*	*28,6*	*4,9*	*5,1*	***100***

0 – безлесные местообитания; 1 – молодняки; 2 – средневозрастные; 3 – приспевающие; 4 – спелые (см.табл. 3)

Таблица 16. Площади формаций по ландшафтам, км^2

Формация	Ландшафт			*Всего*
	флювиогля-циальный	**моренно-флювиогля-циальный**	**долина Керженца**	
Сосняки	225,1	6	12,7	***243,8***
Березняки	71,2	7,6	11,1	***89,9***
Болота	85,5	0,6	6,5	***92,6***
Водная и прибрежно-водная	0,02		0,28	***0,3***
Вязовники			0,18	***0,18***
Дубняки			0,3	***0,3***
Ельники	0,01			***0,01***
Ивняки	9,5	0,2	2	***11,7***
Кленарники			0,002	***0,002***
Липняки		0,2	2	***2,2***
Луга	1,7	0,1	0,6	***2,4***
Осинники	4,2	0,8	2	***7,0***
Пустоши	2,8			***2,8***
Хвойно-широко-лиственные	0,1		1,9	***2,0***
Черемушники			0,04	***0,04***
Черноольшаники	12,7	0,2	1,2	***14,1***
Всего	*412,83*	*15,7*	*40,802*	***469,332***

возобновляются под пологом светолюбивых пород и в этом возрасте в отдельные формации не выделяются. Что касается дубняков и черемушников, то причина отсутствия молодых и средневозрастных насаждений в этих формациях нам не ясна.

Из таблицы 15 видно, что с 2000 по 2005 год несколько уменьшилась доля безлесных насаждений (за счет зарастания пустошей) и молодняков (за счет перехода их в следующую возрастную группу). Доля спелых и приспевающих лесов уменьшилась по той же причине. Произошедшие за эти 5 лет изменения возрастного состава лесов не сказались, однако, на сменах растительных сообществ, т.к. площадь формаций осталась неизменной (исключением являются пустоши). Рисунок **26** демонстрирует пространственное размещение возрастных групп древесных насаждений. Таким образом, лесистость заповедника в 2000 г. составила 95,7%, в 2005 г. – 96,2%.

* * *

Таким образом, можно констатировать, что наибольшим разнообразием растительности отличается долина Керженца (табл. 16), где встречаются 14 формаций из 16. На зандровой равнине их встречается 11, а на склоне моренного останца – 8.

В долине Керженца пойма занимает незначительную часть (она очень узка), а бóльшая часть площади приходится на поверхность первой и второй надпойменных террас. Поэтому здесь столь высокий процент площади приходится на болота и сосняки. Примерно пятая часть площади, занятой сосняками, приходится на травяную группу, ассоциации которой произрастают на 1-й террасе в непосредственной близости от поймы, а часто – просто на крутом берегу. На моренном останце преобладают березняки; это березняки с липой и березняки травяные. Песчаные почвы здесь обогащены

супесчаной фракцией морены, залегающей ниже (Фридман, Кораблева, 2001). На зандровой равнине абсолютное господство принадлежит соснякам.

Широкое распространение в долине Керженца имеют болота. Это связано с тем, что с коренного берега на террасу здесь заходят два крупных торфяных месторождения – Маслово и Вишенское (ср. рис. 3 и 7).

В настоящее время в заповеднике наиболее распространены по площади растительные сообщества мелколиственных лесов, сосняков и болот (табл. 8). Растительность же еловых, широколиственных и хвойно-широколиственных лесов занимает ничтожные площади. Однако само ее наличие в заповеднике создает банк диаспор, способных расселяться в новые местообитания.

Растительность заповедника по флористическому сходству, рассчитанному с помощью коэффициента Съеренсена, и составу эколого-ценотических групп можно разделить на три большие группы: (1) мелколиственные леса и сосняки, (2) широколиственные и хвойно-широколиственные леса и ельники, (3) водная и прибрежно-водная растительность, пустоши, ивняки и болота. Каждая из групп характеризуется своим уровнем разнообразия – видовым богатством, видовой насыщенностью. Максимально оно в первой группе, минимально – во второй, и среднее – в третьей. Такое разделение растительности можно связать, в первую очередь, со сходством экотопических условий и почв в пределах этих групп. Там, где активно идет подзолообразование, произрастают сосняки и мелколиственные леса, под широколиственными и хвойно-широколиственными лесами идет процесс гумусонакопления, а растительность третьей группы обитает на болотах, в водоемах, на неразвитых почвах.

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЗАПОВЕДНИКА

При изучении сукцессий, происходящих в природе, обычно имеют в виду смены фитоценозов. Здесь нужно уточнить, что растительность сама по себе, без редуцентов и почвы, конечно же не способна ни к каким изменениям. Другими словами, в сукцессиях участвуют не только фитоценозы, а все компоненты биогеоценозов. Поэтому, рассматривая сукцессии, будем говорить о динамике биогеоценозов. Поскольку такие компоненты биогеоценоза, как почвенная мезо- и микрофауна и грибы (т.е. редуценты и деструкторы), остались вне нашего рассмотрения, в данной работе будет рассматриваться только совместное изменение во времени таких его компонентов, как фитоценоз, почва, тип гумуса.

Для того, чтобы составить целостное представление о сукцессиях, необходимо понимать, под воздействием каких факторов они происходят, т.е. являются они экзогенными (аллогенными) или эндогенными (автогенными) (Сукачев, 1964; Работнов, 1983). Эндогенные смены, следуя В.Н. Сукачеву (1964), можно разделить на эндоэкогенетические и экзоэкогенетические. Другими словами, необходимо отделять смены, происходящие в ходе саморазвития биогеоценотической системы по внутренним причинам, и смены, вызванные к жизни внешними по отношению к этой системе факторами. Зная, как протекают естественные смены биогеоценозов в отсутствии нарушений (эндогенные), мы всегда можем составить более или менее достоверный прогноз их развития на обозримое будущее.

В заповеднике распространены как эндогенные, так и экзогенные смены, что легко обнаруживается, если параллельно со сменой растительности отслеживать и смену почв. Согласно представлениям об эволюции почв в ходе сукцессии, при нормальном ее ходе (при отсутствии нарушений) подзолистые почвы трансформируются в дерново-подзолистые (Дюшофур, 1970) одновременно со сменой сосновых и мелколиственных лесов на еловые и широколиственные. После пожаров, наоборот, происходит оподзоливание почвы (Бобровский, 2004), при уменьшении дренажа происходит оглеение почвы и накопление оторфованной подстилки, сопровождающиеся, например, сменой ельника черничного на чернично-сфагновый и т.п. Зная все эти закономерности, можно не только отследить сукцессионные ряды биогеоценозов, но и проконтролировать правильность экстраполяции пространственных закономерностей на временные. Изученные таким образом сукцессионные ряды, характерные для территории заповедника, приведены на рисунке **27**. Большинство из них представляет собой восстановительные сукцессии после пожара, некоторые – после рубок, поскольку в настоящее время в заповеднике воздействие этих факторов на растительность практически полностью снято.

На рисунке **27** показаны сукцессионные ряды, названия которым даны по их генезису (например, гидросерия на флювиогляциальных песках на выровненных формах рельефа зандровой равнины). Названия и стрелочки, показывающие направление смен в данном ряду, выделены соответствующим цветом. Пунктирными стрелочками показаны экзогенные смены, обусловленные воздействием того или иного внешнего фактора, сплошными стрелочками – эндогенные. Экзоэкогенетические смены наблюдаются при зарастании водоемов и переувлажненных понижений и при образовании болот (нижняя часть схемы на рисунке **27**) в сообществах водной и прибрежно-водной растительности и болот. Ход их обусловлен воздействием такого внешнего фактора, как постоянная подпитка местообитания грунтовыми водами, в результате чего происходит торфонакопление, что и обусловливает ход сукцессии. На рисунке **27** такие смены изображены горизонтальными стрелочками в нижней части схемы. Если в заболоченных или прибрежно-водных ме-

стообитаниях происходит дренаж, то начинаются эндоэкогенетические смены, что показано на рисунке **27** вертикальными стрелочками. Еще один вид экзоэкогенетических смен наблюдается в нормально дренированных местообитаниях в мезосерии на песчаном аллювии прирусловой поймы Керженца. Этот сукцессионный ряд подробно будет рассмотрен ниже.

На рисунке **27** обозначены далеко не все экзогенные смены, а только наиболее часто встречающиеся, чтобы не осложнять чтение схемы. В нижней части схемы на рисунке **27** пунктирными стрелочками, сходящимися к ассоциации болото березово-пушициево-долгомошное, обозначены экзогенные смены, происходящие после сильного пожара. В ходе постпирогенной сукцессии на месте этого сообщества восстанавливается болото сосново-пушициево-сфагновое. В верхней части схемы (рис. **27**) пунктирная стрелка от тальника пойменного к сосняку вейниково-травяному обозначает смену, происходящую под влиянием выпаса и рекреации. Остальные пунктирные стрелки на рисунке **27** обозначают смены, происходящие в результате вырубок.

Совокупность сукцессионных рядов заповедника представляет собой сукцессионную систему, которая может находиться в следующих состояниях. На рисунке **27** показаны в зеленом прямоугольнике – климакс, в сером – предклимакс, синими эллипсами – субклимаксное состояние, на белом фоне – стадии серийного состояния системы. Под климаксом мы понимали такой биогеоценоз, где наблюдается нулевой баланс между поступлением органического вещества на поверхность почвы и его минерализацией. Этому условию удовлетворяет биогеоценоз липового леса с муллевым типом гумуса и дерново-слабоподзолистой почвой. Под предклимаксом мы понимали такой биогеоценоз, в котором уже сформировалась зрелая дерново-подзолистая почва, но из-за присутствия ели или преобладания березы, дающих опад другого химизма, нежели широколиственные породы, скорость отложения еще превышает скорость минерализации органического вещества, что проявляется в наличии модермуллевого типа гумуса.

Наличие только одного климаксного сообщества на территории Керженского заповедника (рис. **27**) объясняется сильной нарушенностью его растительного покрова, в котором преобладают по площади начальные стадии сукцессионных рядов. Не исключено, что со временем в разных его участках будут восстановлены климаксные сообщества, относящиеся к разным ассоциациям или даже формациям широколиственных лесов (скорее всего, это будут липняки, дубняки и/или кленарники). Так, по историческим и архивным данным (Константинов, 2004), здесь действительно до начала XVII в. произрастали хвойно-широколиственные (дубовые, липовые и еловые леса). Однако их уничтожение (по антропогенным причинам) привело к образованию массива сосняков, продолжающего свое существование здесь по настоящее время. До настоящего времени существование огромных массивов сосновых лесов здесь в значительной степени поддерживалось благодаря пожарам и рубкам.

Субкимаксное состояние вызывается к жизни действием внешних по отношению к сукцессионной системе факторов. Для Керженского заповедника в настоящее время актуальными нарушающими факторами являются следующие: пожары, вырубки, деятельность бобров, лосей, сенокос, стихийные атмосферные явления в виде сильных ветров. Под действием этих, а возможно и других неучтенных здесь, но всегда возможных факторов, серийные сообщества могут образовывать субклимаксы (Разумовский, 1981).

Так, по берегам Керженца и других рек в сообществах водной и прибрежно-водной растительности, где течение постоянно сносит всю отлагающуюся органику, эндогенные смены происходят только в том случае, если водоем с той или иной ассоциацией начинает мелеть и пересыхать. В противном случае такой постоянно действующий фактор, как течение, задерживает данный биогеоценоз на одной и той же стадии. Так, например, ассоциация *Carex acuta*, произрастая по берегам полноводных стариц или в мелководных заводях, не сменяется какой-либо другой, пока старица остается озером, а заводь со-

общается с рекой. В то же время в отпочковавшихся от реки заводях или в мелководных водоемах на ее месте активно возобновляется *Salix cinerea*, так что образуется ассоциация пепельноивняк осоковый.

На крутых зарастающих склонах сукцессии не идут из-за того, что эти склоны всегда подвержены эрозии. На территории заповедника такие склоны распространены только в пойме Керженца и в нижнем течении малых рек, где крутые берега, едва начавшие в течение нескольких лет заселяться ивой остролистной, вдруг обрушиваются в половодье, и почва вновь оголяется.

Образование субклимаксов в заповеднике происходит и в результате потравы растительности копытными и другими растительноядными животными, а также из-за антропогенных воздействий. Эту ситуацию удобно продемонстрировать на четырех ярких примерах.

1. *Потрава леса домашним скотом.* В пос. Рустай несколько десятков лет практикуется неконтролируемый выпас скота (коров и коз) в лесу. Скот пасется в радиусе примерно 5 км вокруг поселка и посещает в основном пойму Керженца. Нормальный ход зарастания береговых валов (по мере их выхода в высокую пойму и надпойменную террасу) выражается в смене луга белокопытникового тальником пойменным, а затем – сосняком вейниково-травяным. На месте последнего возобновляется сосняк с елью травяной (рис. **27**). Сосняки и тальники – очень удобные местообитания для посещения скотом. В тальниках коровы поедают всходы и подрост сосны, а в сосняках – подрост ели, можжевельник, разнотравье. В результате в таких местах сосняки вейниково-травяные деградируют до сосняков полевичных (паркового типа), а в тальниках затруднено возобновление сосны. Однако, как показывают наблюдения, в местах, где такая нагрузка была снята (бывший п. Чернозерье), сосняки полевичные вновь восстанавливаются до сосняков разнотравных с подростом ели, а в тальниках идет активная смена их сосняком.

2. *Потрава леса дикими копытными.* В окрестностях пос. Сазониха, где на большом песчаном бугре в междуречье Пугая и Черной распространены сухие сосняки на гари 1972 г., встречаются небольшие участки, занятые осинниками вейниковыми (площадью от 1 га и менее). По нашим наблюдениям, за каждую зиму лоси наносят непоправимый ущерб этому типу растительности, тщательно «окольцовывая» от коры каждую осинку. В результате, в настоящее время ассоциация осинник вейниковый практически отсутствует в заповеднике. На месте выеденных осинников возобновляется сосна.

3. *Деятельность бобров.* В окрестностях пос. Черноречье есть тростниковое болото в пойме р. Черной. По опросам местных жителей, еще в конце 1970-х годов на месте этого болота был сенокосный луг. Болотом он стал в результате повышения уровня грунтовых вод после постройки бобрами здесь своей плотины. Также на территории заповедника в поймах рек возле бобровых плотин есть масса отмирающих березняков, сменяющихся в настоящее время пепельноивняком осоковым или тростниковым.

4. *Сенокошение.* Сенокошение на лугах приводит к тому, что уничтожаются всходы древесных растений. Этот хрестоматийный уже случай (Работнов, 1983) не требует дальнейших пояснений. Скажем лишь, что разнотравные луга, существующие в заповеднике на кордонах, поддерживаются именно благодаря сенокошению.

Как видно на рисунке **27**, некоторые субклимаксы способны находиться в стабильном состоянии постоянно (те из них, от которых на схеме нет дальнейших стрелочек), а некоторые все-таки рано или поздно переходят в серийное состояние.

Механизмы сукцессий в разных сукцессионных рядах. Наиболее распространенным типом сукцессии в заповеднике можно считать постпирогенную сукцессию. Пожары являются наиболее распространенным нарушающим факторам в лесах европейской части России (Мелехов, 1948), а их периодичность варьирует от 30–50 лет (по антро-

погенным причинам) до 500 и более лет (по естественным причинам) (Мелехов, 1971; Громцев, 1993; Zackrisson, 1997; Nicklasson, Granstorm, 2000). По данным К.Д. Мухамедшина и В.И. Мальщукова (1989) и А.В. Константинова (2000) крупные пожары в сосняках Заволжья в настоящее время возникают, в основном, по вине человека.

Исследование постпирогенной динамики растительности в бореальных лесах России началось довольно давно (Пушкина, 1938; Мелехов, 1948). За это время накопилось и много новых данных, позволяющих оценить закономерности возобновления лесов после пожаров (Пушкина, 1960; Горшков, 1993, 2001; Баккал, Горшков, 2000; Горшков, Ставрова, 2002; Горшков и др., 2005; Uggla, 1960; Lindholm, Vasander, 1987; Engelmark, 1998). Исследования всех перечисленных авторов свидетельствуют о том, что после пожара на гари начинается возобновление сосняков лишайниковых, которые при отсутствии пожаров сменяются сосняками зеленомошными. Это же подтверждают и наши исследования. Постпирогенный ряд в сухих сосняках Керженского заповедника выглядит следующим образом: *Сосняк лишайниковый → Сосняк зеленомошный → Сосняк с елью зеленомошный*. При отсутствии пожаров последняя ассоциация этого ряда сменяется на ельник зеленомошный. Однако после пожара ельник зеленомошный или сосняк с елью зеленомошный сменяются на сосняк лишайниковый, и ряд начинается снова. Стабилизация сосняков на песках (образование циклического субклимакса) происходит из-за периодического действия пожаров, основной причиной которых в лесах средней полосы является человек (Константинов, 2000, 2004). К тому же, по нашим исследованиям в Костромской области и Керженском заповеднике, в нормальных условиях сосняки сменяются ельниками достаточно быстро (в течение жизни одного поколения сосны), а смена видов в древостое, в свою очередь, способствует обогащению иллювиального горизонта песчаной почвы илистой фракцией и даже оглиниванию (Гаель, Смирнова, 1999; Васильевская, Шварова, 1985; Подзолистые почвы..., 1981), что приближает ее к педоклимаксу (Дюшофур, 1964; Разумовский, 1981). Кроме того, как показывают прямые наблюдения за скоростью процесса почвообразования (Дюшофур, 1970; Карпачевский, 1981; Попов, 1996; Регуляторная роль почвы..., 2002), образование гумусового, подзолистого и иллювиального горизонтов в подзолистых почвах после нарушений может происходить буквально за несколько лет.

В недостаточно дренированных условиях пожар приводит к тому, что местообитание начинает заболачиваться и образуется сосняк сфагновый или долгомошный, что при отсутствии естественного или искусственного дренажа приводит к развитию болот, где анаэробный режим и низкие температуры торфяной залежи не дают корням деревьев проникать в глубь почвы (Савич-Любицкая, 1952). Из-за этого древесная растительность не может осуществить дренаж местообитания, и оно периодически переувлажняется, что приводит к циклической смене. Так, по данным стратиграфического анализа многих верховых болот, на них наблюдается смена гидрофильных видов мхов на психрофильные: *Sphagnum majus → S. angustifolium → S. magellanicum → S. fuscum* (Кац, 1934; Попов, 2000а). Далее возможно поселение мезофильных растений: сосны и зеленых мхов (что часто и наблюдается на олиготрофных болотах с небольшим слоем торфа). Однако по указанным причинам поселение лесных видов не происходит, или происходит, но они, находясь в угнетенном состоянии, не могут выполнять эдификаторной функции. В результате микроместообитание, занятое *Sphagnum fuscum,* разрушается, торф оседает, образуется депрессия, которая заполняется водой. В зависимости от степени увлажненности в таком понижении возобновляется одна из предыдущих стадий, и ряд начинается снова. Эта ситуация настолько характерна для болот Керженского заповедника, что получила отражение на прогнозных картах и выявляется при анализе динамики растительности болот и сосняков (см. ниже).

Перейдем к анализу некоторых конкретных сукцессионных рядов, по которым мы располагаем достаточным материалом, чтобы судить о механизмах сукцессии.

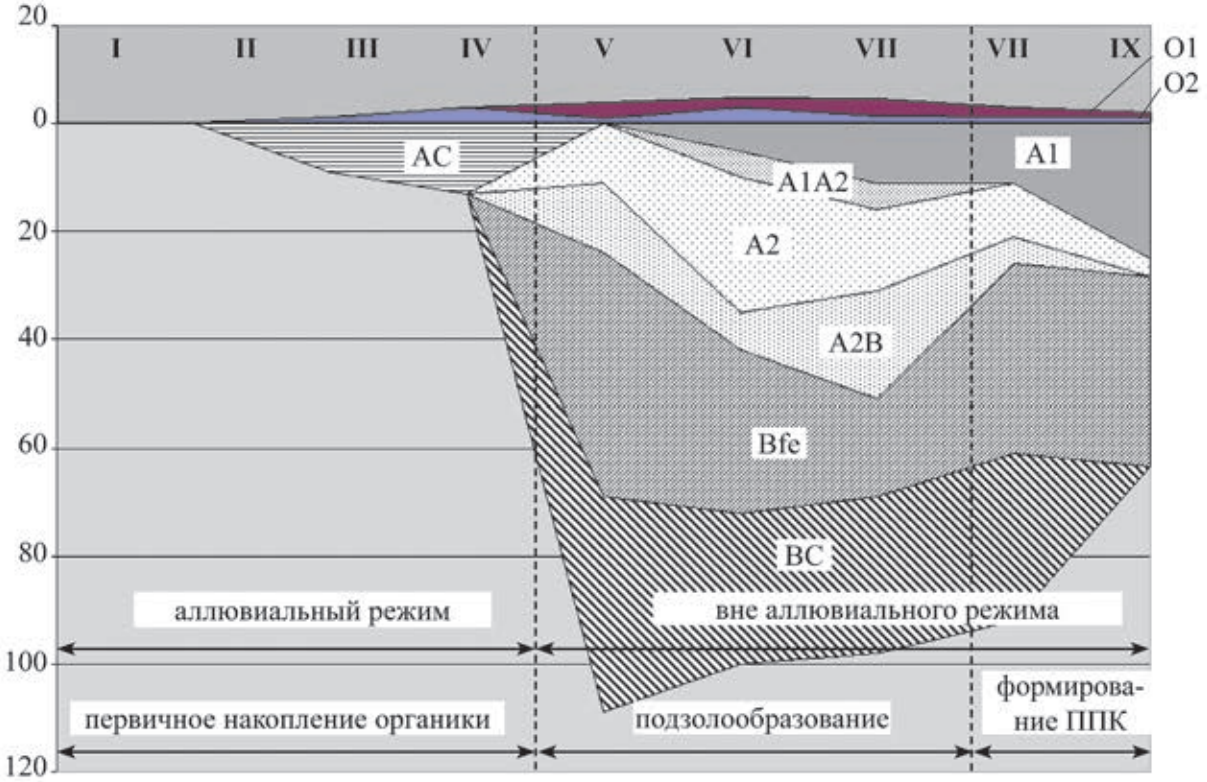


Рис. 28. Динамика биогеоценозов на песчаном аллювии прирусловой поймы Керженца.
Стадии сукцессии: I – ассоциация Juncus bufonius+Agrostis stolonifera; II – луг белокопытниковый; III – тальник пойменный без подроста сосны; IV – тальник пойменный с подростом сосны; V – сосняк вейниково-травяной на мелкоподзолистых модергрубогумусных почвах; VI – сосняк с елью травяной на дерново-сильноподзолистых модергрубогумусных почвах; VII – сосняк с елью, липой и кленом травяной на дерново-сильноподзолистых модергумусных почвах; VIII – ельник с липой корневищноосоковый на дерново-среднеподзолистых модергумусных почвах; IX – липняк неморальнотравный на дерново-слабоподзолистых модермуллевых и муллевых почвах.
Почвенные горизонты: O1 – слаборазложившаяся подстилка; O2 – среднеразложившаяся подстилка; A1 – гумусовый горизонт; A1A2, A2, A2B – подзолистые горизонты; Bfe, BC – иллювиальные горизонты; AC – прокрашенная гумусом материнская порода.
Здесь и далее: нижняя граница горизонта BC – средняя глубина разреза.
По вертикальной оси – глубина почвенных горизонтов, см

Для классификации сукцессионных рядов в каком-либо районе С.М. Разумовский (1981) предложил давать названия сериям по трофности и влажности исходных местообитаний (например, олиготрофная гидросерия названа так потому, что соответствующий сукцессионный ряд начинается в крайне бедных и недостаточно дренированных местообитаниях и т.п.). Однако это слишком обобщенный подход при изучении динамики растительности. В одних и тех же условиях трофности и влажности могут начинаться различные ряды (рис. **27**). Дать им дефиницию возможно по их генезису, но не по положению в двумерном пространстве экологических факторов. Несмотря на это, серии различного генезиса и физиономии, но близкие по экологии, можно рассматривать и обобщенно, в рамках таких общих понятий, как «гидросерия», «ксеросерия» и т.п., так как процессы преобразования местообитания в сериях, находящихся в сходных экологических условиях, также будут сходны.

Мезосерия на песчаном аллювии прирусловой поймы Керженца (рис. 28). Это один из немногих рядов, который нам удалось проследить полностью – от инициальных стадий до климакса. Здесь экогенез идет без смены влажности местообитания, кото-

рая достаточно оптимальна. Процесс сводится к формированию зрелой почвы, образованию ценотической среды и равновесных условий отложения – минерализации.

Начинается этот ряд на песчаных отмелях и береговых валах Керженца, сложенных русловым аллювием (прирусловая пойма). Песок здесь чистый, без илистых прослоек (рис. 29), так как делювиальный сток в Керженец происходит с зандровой равнины. Здесь в долгопоемных условиях произрастают сообщества аллювиальных видов, существование которых в ходе субклимакса может поддерживаться неопределенно долго до тех пор, пока русло реки относительно данного участка не начнет смещаться вбок, поперек своего течения. По мере отступления реки на таком береговом валу начинаются дальнейшие смены растительности и почв. Происходит это следующим образом. Когда береговой вал из низкой поймы (луг белокопытниковый) с долгопоемным режимом выходит в среднюю пойму (с короткопоемным режимом), он заселяется ивняком из *Salix acutifolia* (тальник пойменный). Почвы здесь еще не развиты, только начинается процесс первичного накопления органики. До тех пор, пока такой ивняк (вернее, береговой вал, на котором он произрастает) продолжает оставаться в средней пойме, ежегодные наносы аллювия не дают сформироваться почве и способствуют дальнейшему возобновлению ивы. С тех пор, как такой ивняк переходит на более высокий орографический уровень и оказывается в условиях высокой поймы, под его пологом сразу же поселяется сосна, так как накопление аллювия в этих условиях незначительно. Дальнейший рост сосны приводит к выпадению ивняка и формированию на его месте сосняка вейниково-травяного (рис. 28).

Рис. 29. Поперечный профиль отложений руслового аллювия на берегу Керженца

При отсутствии нарушений в таком сосняке начинается почвообразование по подзолистому типу. К моменту формирования зрелого подзолистого профиля под пологом сосны поселяется ель, после чего начинается процесс накопления лесного гумуса и формирование дерново-подзолистой почвы. К моменту формирования в этом местообитании липняка подзолистый горизонт полностью закрашивается гумусом или он наблюдается в виде линзовидных прослоек, т.е. формируется дерново-слабоподзолистая почва с типом гумуса мулль.

При наличии нарушений картина более сложна, и ее невозможно отобразить с помощью такой простой схемы, как на рисунке 28. Более наглядно ее можно изобразить так, как показано на рисунке 30.

В пойме Керженца ярко выражена ступенчатость, что наблюдается на реках с сильно выраженной глубинной эрозией. Как было показано выше, за последние 20–30 лет произошло катастрофичное уменьшение водности и ширины Керженца. Благодаря этому над современной поймой этой реки сформировалась «надпойма» или «высокая пойма» (Миркин, 1970; Браславская, 2004).

Все это сказалось на ускорении хода сукцессий в рассматриваемом сукцессионном ряду: береговые валы здесь молодые и заселяются ивой на глазах, старые же береговые валы вышли на уровень высокой поймы и первой террасы, где теперь произрастают сосняки.

По рассказам старожилов, на месте нынешних ивняков на береговом валу Керженца у пос. Рустай (выше железнодорожного моста) во время весенней навигации пришвартовывались катера. Изменение водности Керженца заметно и по растительности, и по

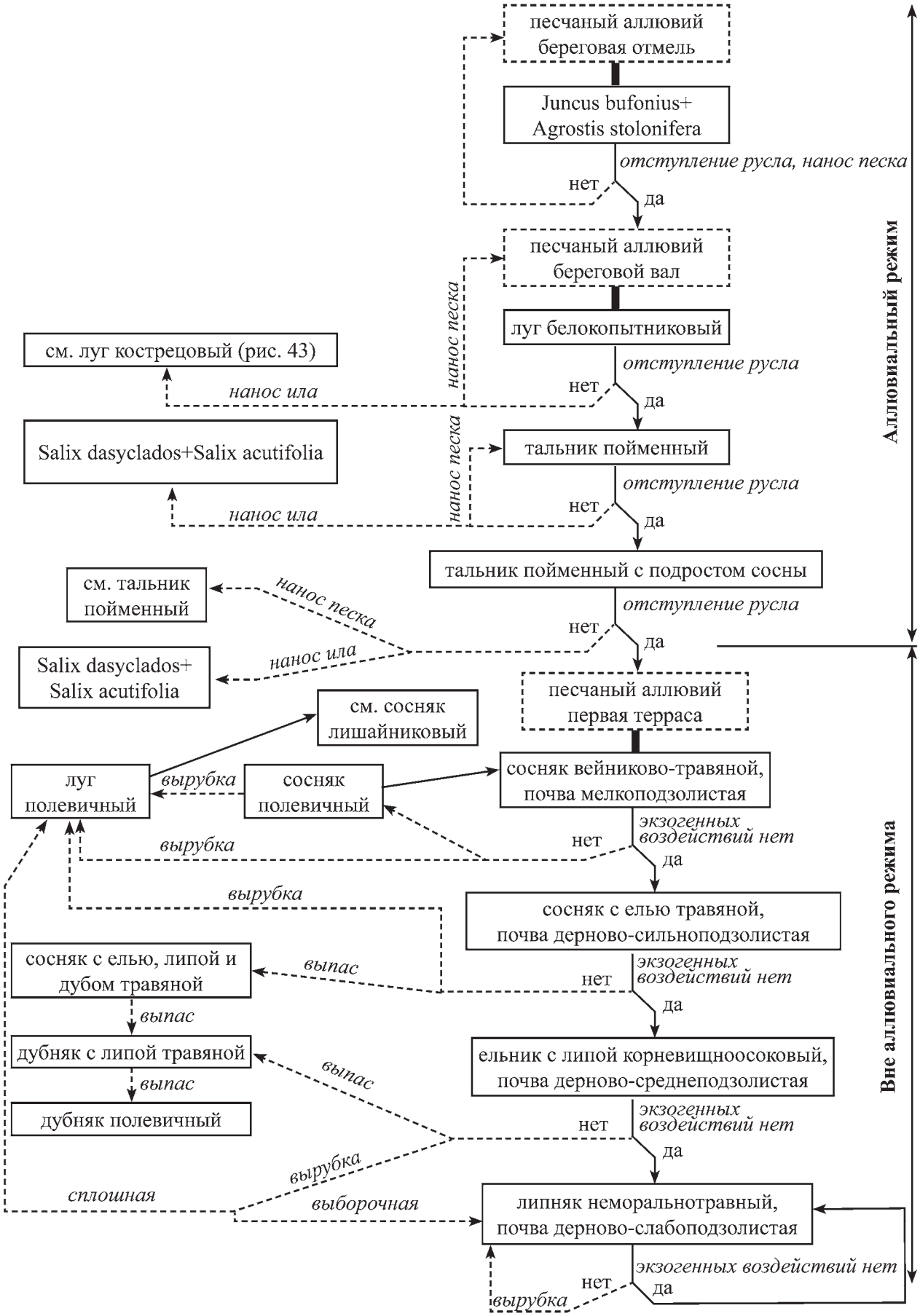


Рис. 30. Схема динамики биогеоценозов на песчаном аллювии прирусловой поймы Керженца. Сплошные стрелки – ход сукцессии при отсутствии или снятии экзогенного воздействия, штриховые – при наличии экзогенного воздействия; пунктирные рамки – исходный экотоп, сплошные – биогеоценозы.

Рис. 31. Фрагмент ассоциации Juncus bufonius+Agrostis stolonifera

Рис. 32. Фрагмент ассоциации луг белокопытниковый

почвам. Так, на береговых валах, в наиболее старых ивняках из вербы хорошо возобновляется сосна, начиная слегка оподзоливать почву, что не могло бы произойти, если бы такие ивняки находились в условиях долгопоемного или хотя бы среднепоемного режима, т.к. это противоречит биологическим свойствам сосны. И действительно, в ивняках на низких береговых валах, которые можно отнести к средней или низкой пойме, подроста сосны не наблюдается. Появляется он только на наиболее высоких береговых валах, которые можно отнести к высокой пойме.

Обособлению высотных уровней поймы способствует и боковая эрозия, которая также сильно развита на Керженце, так как на территории заповедника он протекает по пескам, которые являются рыхлой породой. Благодаря этому в пойме Керженца сложилась благоприятная ситуация для наблюдения сукцессий *in vivo*.

Опишем механизм сукцессий в прирусловой пойме (рис. 30). Сукцессионный ряд здесь начинается на песчаных береговых отмелях, которые заселяются сообществом аллювиальных видов (ассоциация *Juncus bufonius* + *Agrostis stolonifera*), в состав которого входит и белокопытник, который всегда представлен здесь ювенильными особями (рис. 31). Начиная с этой стадии происходят экзоэкогенетические смены, которые обусловливаются в первую очередь тем, какое воздействие на местообитание будет оказано рекой. Поскольку число таких воздействий ограничено, а растительность на сходные воздействия реагирует сходным образом, их легко пронаблюдать и вычислить. Так, обычная судьба береговой отмели – превращение ее в береговой вал по мере отложения рекой руслового аллювия. На молодых береговых валах на территории заповедника произрастает луг белокопытниковый. Казалось бы исходное сообщество (*Juncus bufonius* + *Agrostis stolonifera*) безвозвратно засыпается песком. Однако между ним и белокопытниковым лугом существует преемственность за счет того, что белокопытник способен прорастать своими корневищами сквозь толщу песка, где образует свое собственное сообщество из развитых генеративных особей (рис. 32). Береговой вал изначально появляется в низкой пойме, а затем по мере меандрирования или отступления реки вбок может выйти на уровень средней поймы. В этих условиях судьба его может оказаться различной. Если он остается в прирусловой пойме, то на нем продолжает откладываться песчаный аллювий, а белокопытниковый луг постепенно заселяется ивой остролистной. Если он оказывается на значительном удалении от русла, он уже оказывается в режиме не прирусловой, а центральной поймы, и поверх песка на нем откладывается слой наилка. Тогда к вербе добавляется *Salix dasyclados*, а покров белокопытника сменяется покровом из *Bromopsis inermis*, т.е. начинается генетически совсем другой сукцессионный ряд, который мы подробно рассмотрим ниже. На этих стадиях (до тальника включительно) на прирусловые биогеоценозы оказывается только одно единственное экзогенное воздействие – выпас скота. Однако влияние реки на физиономию сообществ здесь еще достаточно сильно, поэтому последствия выпаса никак не сказываются на ранних стадиях. Зато они могут сказываться на более поздних, начиная с тальника, под пологом которого вырос подрост сосны. Скот с удовольствием поедает побеги этого хвойного, чем способствует задержке сукцессии на стадии тальника, что наблюдается непосредственно в поселке Рустай. За пределами поселка скот все же не может воспрепятствовать возобновлению сосны, поэтому дальше этот случай мы рассматривать не будем. Поселение сосны в тальнике символизирует выход данного местообитания на уровень высокой поймы, а в условиях современного прогрессирующего понижения базиса эрозии – и на уровень первой террасы. Поэтому на уступах террасы здесь всегда встречаются сосняки вейниково-травяные. Начиная с этой стадии, река перестает оказывать какое-либо воздействие на биогеоценоз, и характер сукцессии меняется на эндоэкогенетический. Ход эндогенной смены, начиная от сосняка и кончая липняком, подробно описан нами выше (рис. **27**), поэтому здесь мы остановимся на последствиях действия факторов, нарушающих ход этой сукцессии.

Рис. 33. Сосняк вейниково-травяной

Рис. 34. Сосняк полевичный

До сих пор действующим нарушающим фактором (в условиях заповедника) на леса террасы Керженца остается некотролируемый выпас скота. Последствия его неоднократно рассматривались нами выше. Они выражаются в смене сосняка вейнико-травяного на сосняк полевичный паркового типа (рис. 33 и 34). Последней стадией деградации хвойно-широколиственных лесов под действием выпаса в долине Кереженца является дубняк полевичный (рис. 28). Т.А. Браславская (2004), делая обзор сукцессий в поймах рек, приводит в нем два противоположных мнения: А.А. Матвеевой (1963), описавшей пойму Хопра и связавшую генезис дубняков полевичных с аккумуляцией в них аллювия, и И.А. Солоневич (1976), который сделал вывод, что пойменные леса с преобладанием злаков образуются в результате выпаса. «Полевичные» ассоциации в долине Керженца обнаруживают явное тяготение к пос. Рустай, что не может быть объяснено накоплением аллювия, а лишь пасторальной нагрузкой. Поэтому мы согласны с мнением И.А. Солоневич (1976) и С.Ф. Курнаева (1968) о том, что леса с преобладанием в покрове *Agrostis tenuis* образуются в результате выпаса.

До организации заповедника в долине Керженца в сосновых лесах производились сплошные рубки, в елово-липовых – выборочные на ель, в липовых – на липу. Анализ местообитаний, где производились сплошные рубки, приводит к выводу, что почва на них очень быстро выщелачивается и обедняется, так что здесь становится даже затруднительным возобновление сосны. На таких вырубках образуются луга полевичные, которые за 30-летний период после вырубки не могут зарасти древесной растительностью. Правда этому способствует в значительной степени и непрекращающийся здесь выпас коз и коров, которые объедают молодые побеги сосны. Понятно, что такие луга также сосредоточены вокруг поселка Рустай. Проводя выборочные рубки в елово-липовых лесах, человек невольно способствовал ускорению смены ельника липняком. Заметим, что в долине Керженца смена ельников липой чаще происходит

по естественным причинам, так как в водоохранных лесах рубки, хотя и проводились, все же они невелики по площади. В липовых же лесах влияние выборочных рубок на породном составе никак не сказывается. Мы наблюдали единственный участок площадью около 1 га, где в липняке производилась сплошная рубка. На таком участке ныне возобновляется кленарник. Таким образом, можно констатировать, что предклимаксные стадии сукцессии и климакс оказываются достаточно устойчивыми к слабым экзогенным воздействиям.

Мезосерия на пойменном аллювии центральной поймы Керженца. Центральная пойма в долине Керженца выражена очень слабо. Поскольку эта река протекает в высоких каньонообразных песчаных берегах, прирусловая пойма, представленная береговыми валами, переходит либо сразу к склону террасы (рис. 16), либо через староречное понижение, которое можно отнести к притеррасной пойме. Таким образом, в долине Керженца преобладают прирусловая (высокая, средняя и низкая) и притеррасная части поймы. Участки центральной поймы первичного происхождения крайне редки. Гораздо чаще встречается центральная пойма как бы вторичного происхождения, то есть на месте прирусловой поймы во внутренних частях сравнительно недавно отпочковавшихся от основного русла меандров и не потерявших еще с ним связи хотя бы на одном из концов (рис. **35**).

Бывшие песчаные берега таких заводей в половодье покрываются слоем ила, так как по понятным причинам скорость течения здесь значительно меньше, чем в основном русле. Это проявляется в слоистости материнской породы, в которой слои песка чередуются со слоями супеси или легкого суглинка. Здесь вырастают кострецовые и гигантскополевичные луга или ивняки из *Salix dasyclados*. На мелководных же берегах заводи откладывается чистый илистый аллювий, поэтому они по экотопическим условиям становятся очень похожими на притеррасную пойму и зарастают ивняками осоковыми (*Salix triandra – Carex acuta*).

Динамика растительности центральной поймы наблюдалась нами на примере короткого отрезка, состоящего всего из двух ассоциаций (рис. 36 и 37).

Смена же растительности при переходе прирусловой поймы в режим центральной выглядит следующим образом. На месте лугов из *Petasites spurius* возникают луга из аллювиального разнотравья или с преобладанием *Bromopsis inermis*. В ивняках из *Salix acutifolia* наземный покров сменяется – на новом слое аллювия вырастает тот же *Bromopsis inermis*, а к *Salix acutifolia* в верхнем ярусе добавляется *Salix dasyclados*.

Гидросерия на суглинистом аллювии притеррасной поймы Керженца. Представляет из себя тоже достаточно короткий ряд, который, видимо, из-за сильной переувлажненности субстрата длительное время способен находиться в состоянии субклимакса (рис. 38, 39). Из-за слабой представленности в покрове ассоциаций этого ряда довольно трудно вычислить его продолжение. При дренаже, возможно, ивняк осоковый сменяется на ивняк влажнотравный из *Salix dasyclados*.

Мезосерия в староречных понижениях высокой поймы и террасы на суглинках. По сплошному покрову липняков и хвойно-широколиственных лесов на основной поверхности пойменной террасы тут и там разбросаны западины и лощинообразные понижения с осинниками и вязовниками страусниковыми. Механический состав материнских пород в этих понижениях тяжелее, чем на основной поверхности – это средний и тяжелый суглинок, что указывает на их старичное или староречное происхождение. Следовательно их можно считать останцами притеррасной поймы или западин центральной поймы, перешедших на уровень высокой поймы или террасы и дренировавшихся настолько, что в таких местообитаниях появился генетически отличный от притеррасной поймы сукцессионный ряд. Иногда в понижениях встречаются дубняки страусниковые, но в этом случае материнская порода песчаная, а сверху на ней залегает супесчаный слой делювия. Очевидно, что дубовый древостой здесь унаследован со времени до отложения деллювия.

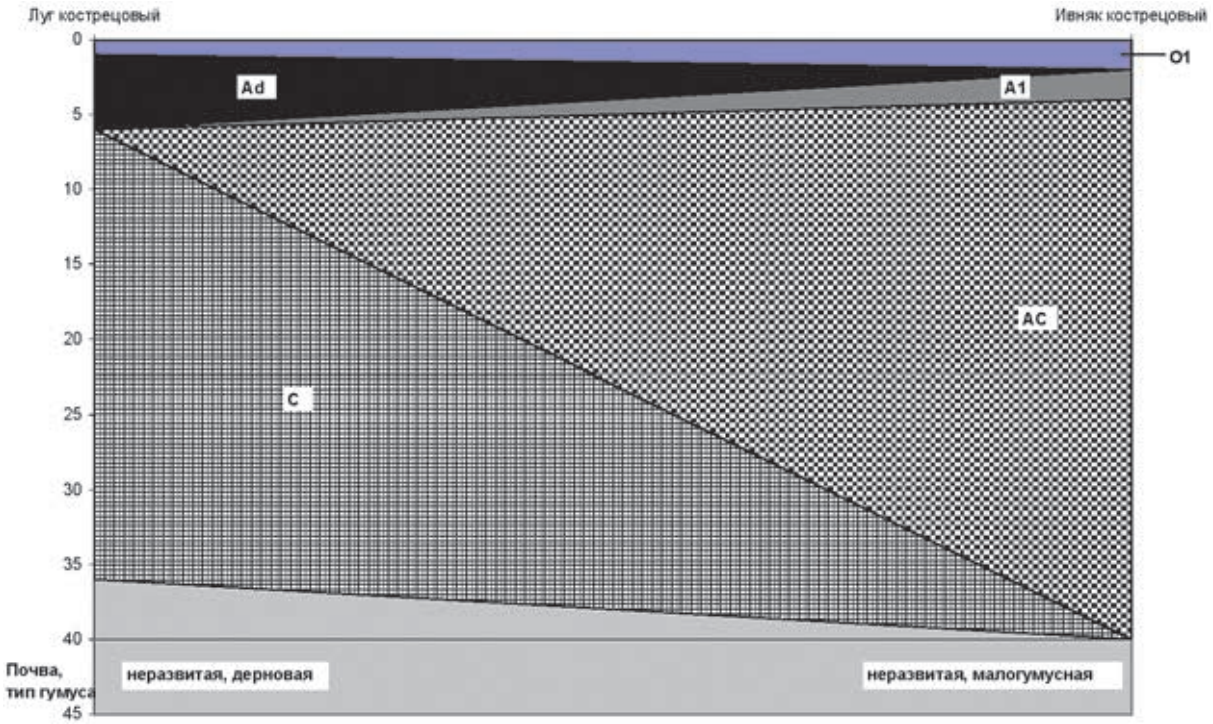


Рис. 36. Динамика биогеоценозов на пойменном аллювии центральной поймы Керженца. *Почвенные горизонты:* O1 – слаборазложившаяся подстилка; A1, Ad – гумусовый и дерновый горизонты; AC – материнская порода, прокрашенная гумусом; C – материнская порода. По вертикальной оси – глубина почвенных горизонтов, см

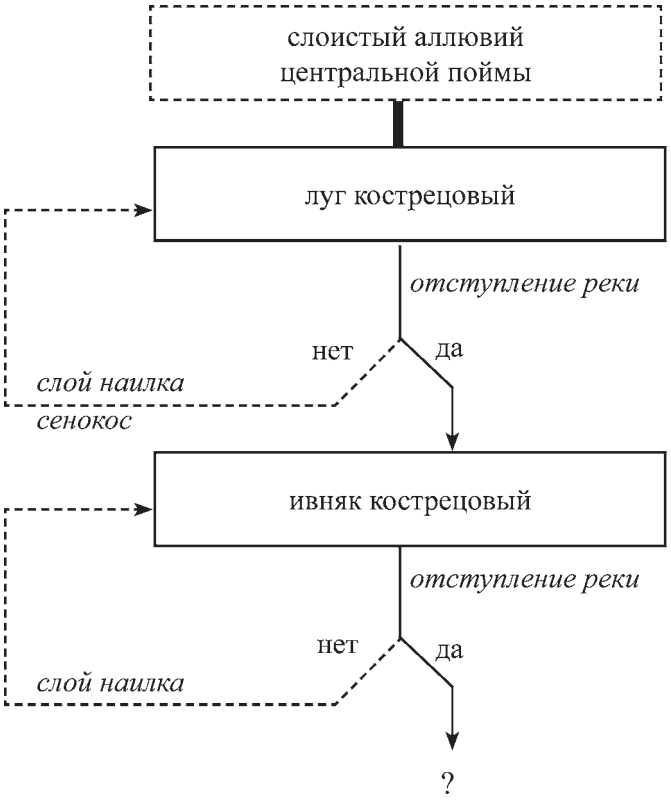


Рис. 37. Схема динамики биогеоценозов на слоистом аллювии центральной поймы Керженца. Сплошные стрелки – ход сукцессии при отсутствии или снятии экзогенного воздействия, штриховые – при наличии экзогенного воздействия; пунктирные рамки – исходный экотоп, сплошные – биогеоценозы.

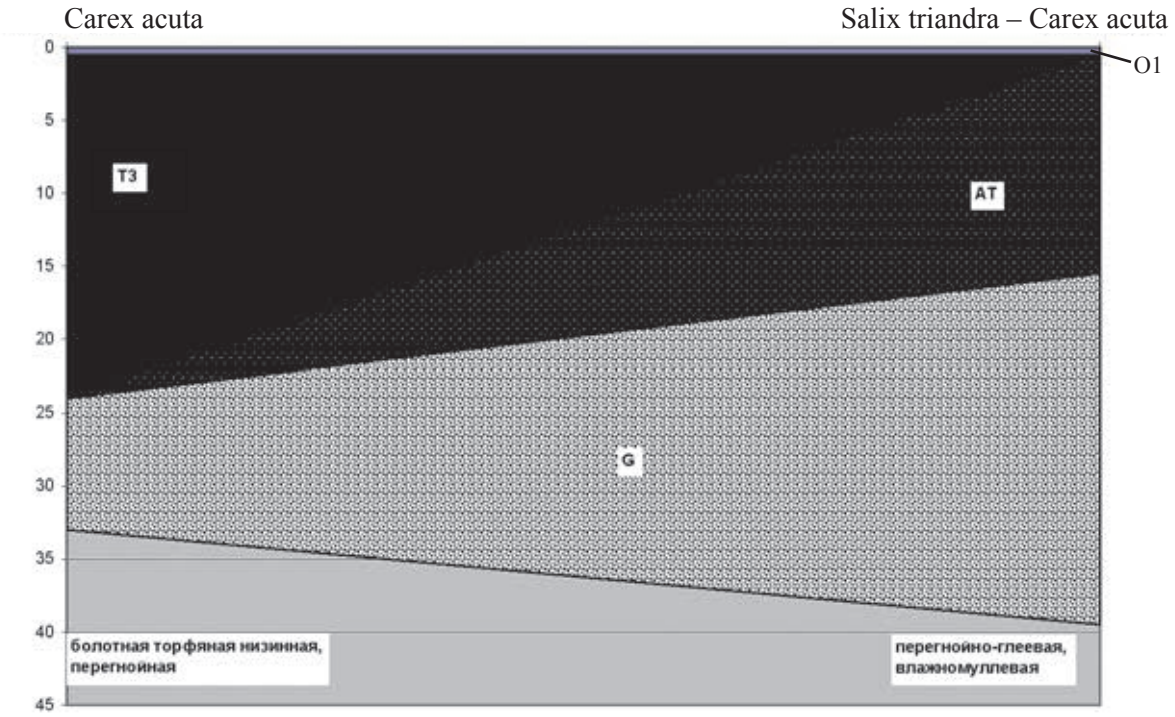


Рис. 38. Динамика биогеоценозов на суглинистом аллювии притеррасной поймы Керженца.
Почвенные горизонты: O1 – слаборазложившаяся подстилка; T3 – низинный торф (осоковый); AT – перегнойный горизонт; G– глеевый горизонт.
По вертикальной оси – глубина почвенных горизонтов, см

Рис. 39. Ассоциация Carex acuta в мелеющем староречном понижении у тылового шва террасы.

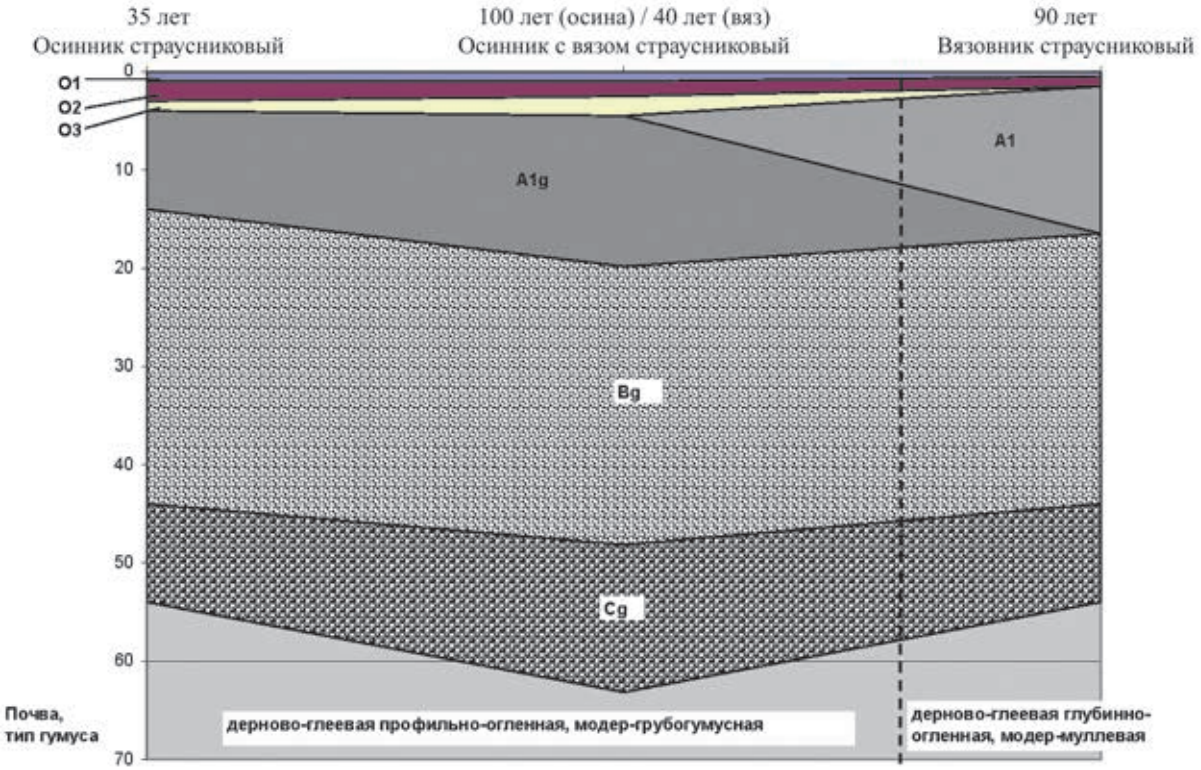


Рис. 40. Динамика биогеоценозов в староречных понижениях высокой поймы на суглинках.
Почвенные горизонты: O1, O2, O3 – подстилка; A1, A1g – гумусовый горизонт; Bg, Cg – оглеенные нижние горизонты.
По вертикальной оси – глубина почвенных горизонтов, см

Поскольку эти местообитания исходно достаточно богатые, то механизм сукцессии здесь сводится к дренажу местообитания в ходе смены пород и роста древостоя (рис. 40). Среди нарушающих факторов какое-то влияние на эти биогеоценозы может оказывать выпас, но скот обходит такие леса стороной, так как страусник – не очень подходящая для него пища. Вырубок здесь также не производилось.

Однако староречья, где дренаж по тем или иным причинам не пошел, заболачиваются. В них формируются ивняки влажнотравные на перегнойно-глеевых почвах и березняки осоково-сфагновые на переходном древесно-сфагновом торфе.

Ксеросерия на бедных флювиогляциальных песках. Этот ряд возникает в сильнодренированных местообитаниях на песках и представляет собой постпирогенную восстановительную сукцессию. На 2–3 год после пожара здесь происходит поселение сосны на песке (Шиманюк, 1955; Санников, 1992). Органическое вещество, попадая на поверхность сухого песка, образует подстилку, в результате чего влагоемкость почвы несколько повышается. Это происходит потому, что подстилка выполняет роль мульчирующего слоя, и подвешенная капиллярная влага после выпадения осадков задерживается в почве более продолжительное время, чем без нее (Попов, 1954; Санникова, 1977; Санников, 1992). Хотя подстилка и способствует удержанию воды непродолжительное время, нижние горизонты почвы от этого не становятся влажнее. Для того, чтобы изменился режим увлажненности местообитания, необходимо, чтобы изменились физические свойства почвы. Это и происходит в ходе ксерархной сукцессии: песчаная почва обогащается коллоидами (илистой фракцией) за счет накопления неорганических продуктов минерализации подстилки (фульвокислот) в верхнем горизонте и иллювиальных процессов (накопления Fe_2O_3 и Al_2O_3) – в нижних (Арефьева, 1963; Дюшофур, 1964; Васильевская, Шварова, 1985; Гаель, Смирнова, 1999). В результате почва становится более влагоемкой, способной удерживать влагу в течение более длительного периода. Атмосферная влага теперь

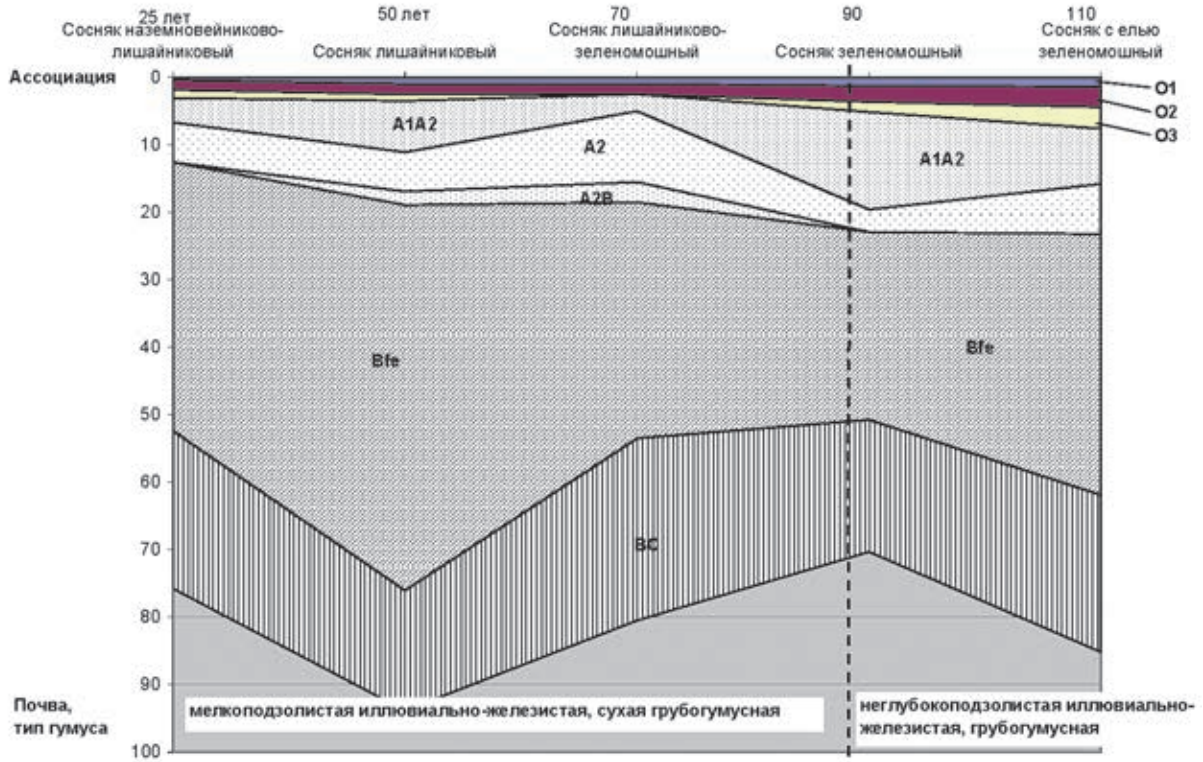


Рис. 41. Динамика биогеоценозов на сухих флювиогляциальных песках
Почвенные горизонты: O1 – слаборазложившаяся подстилка; O2 – среднеразложившаяся подстилка; O3 – сильноразложившаяся подстилка; A1A2, A2, A2B – подзолистые горизонты; Bfe, BC – иллювиальные горизонты.

уже не просачивается без остатка сквозь толщу песка, а частично задерживается на более или менее длительное время иллювиальным горизонтом (B) в капиллярном состоянии. Изменение гидрорежима почвы в местообитании приводит к смене ксерархных условий на мезархные. Растительность реагирует на это поселением ели (*Picea abies*).

На рисунке 41 показаны изменения почв и растительности в ходе ксерархной сукцессии. Для этого ряда нам удалось собрать данные по почвам только до стадии *сосняк с елью зеленомошный*, т.к. (как было показано выше) ельники в настоящее время слабо представлены в растительном покрове заповедника.

После пожара здесь происходит поселение сосны и начинается дифференциация почвенного профиля на горизонты: подзолистый (A2) и иллювиально-железистый (Bfe). Верхняя часть подзолистого горизонта сильно прокрашена углями, что позволяет его идентифицировать как пирогенно-деградированный (A2pir) или переходный (A1A2). Как видно из рисунка 41, на лишайниковых стадиях никаких изменений в почве не происходит. На зеленомошных стадиях морфология профиля тоже не изменяется, однако возрастает мощность подстилки, что говорит об изменении влагоемкости почв. Качественно это выражается в наличии в горизонте Bfe потеков полуторных окислов и даже зернышек ортштейна. Несомненно, начиная со стадии сосняк зеленомошный, происходит изменение увлажненности местообитания, что благоприятствует поселению здесь ели. На рисунке **27** этот ряд изображен в левом верхнем углу схемы в одном «экземпляре». Строго говоря, его следовало бы изобразить в трех «экземплярах», которые были бы расположены в тех же условиях трофности, а по влажности располагались бы в три яруса, один под другим: в гиперксерофильных, ксерофильных и мезоксерофильных местообитаниях в зависимости от уровня грунтовых вод (более 2 м, 1,5–2 м и 1–1,5 м соответственно). Ни физиономически, ни флористически эти ряды друг от друга бы не отличались. Различие сводилось бы к скорости смены сосняка ельником: в мезоксерофильных условиях – в

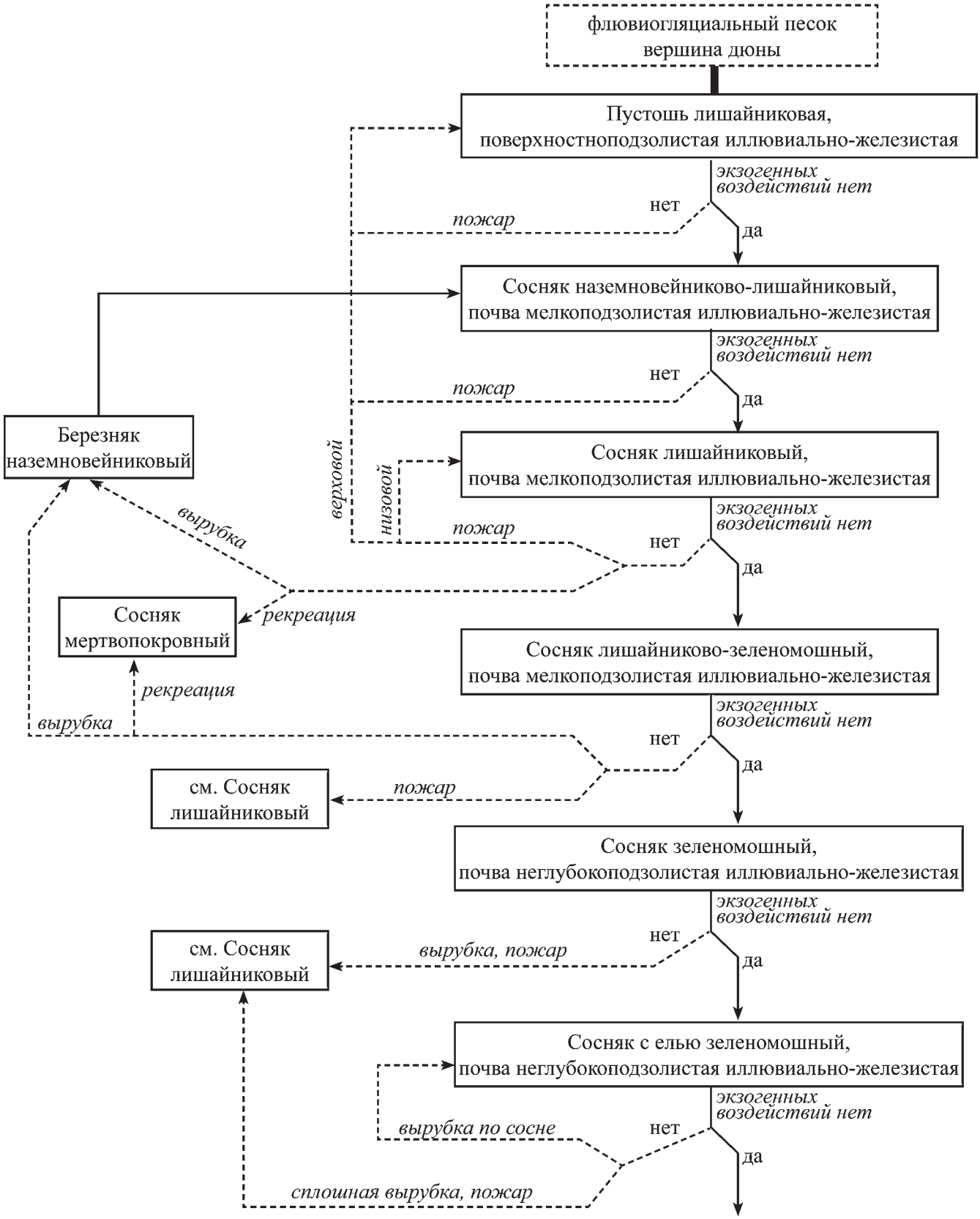


Рис. 42. Схема динамики биогеоценозов на сухих флювиогляциальных песках.
Сплошные стрелки – ход сукцессии при отсутствии или снятии экзогенного воздействия, штриховые – при наличии экзогенного воздействия; пунктирные рамки – исходный экотоп, сплошные – биогеоценозы.

Рис. 43. Сосняк наземновейниково-лишайниковый (30 лет) (вид с пожарной вышки, высотой 40 м)

течение жизни одного поколения, а в более сухих условиях – в течение жизни большего числа поколений сосны. Поскольку существуют определенные трудности изображения всего выше изложенного на двумерной схеме, на рисунке **27** отображен некий промежуточный условный вариант.

Другие исследователи, изучавшие динамику биогеоценозов сосновых лесов на сильно дренированных песках, также отмечают увеличение мощности подстилки в ряду от сосняков лишайниковых до сосняков зеленомошных и связанное с этим увеличение влагоемкости почвы (Федорчук и др., 1984; Чертов, 1981; Трофимец, 1989; Нешатаев, 2002; Ahti, Oksanen, 1990). Эти же авторы отмечают и увеличение содержания азота в подстилке по мере увеличения возраста соснового древостоя в этих местообитаниях. Таким образом, в ходе сукцессии, которая начинается на сильнодренированных песках, происходит не только смена фитоценозов, но и смена типа местообитания, выражающаяся в увеличении трофности и влагоемкости почвы.

Нарушениями, вероятными при снятии заповедного режима, для биогеоценозов данного ряда являются вырубки и пожары (рис. 42). На стадии молодняка (рис. 43) пожары очень редки (Константинов, 2004), а если случаются, то только низовые. Они могут задержать ход сукцессии на стадии молодняка наземновейниково-лишайникового, но чаще всего на этой стадии развитие почв и растительности происходит беспрепятственно.

Более заметное влияние экзогенные факторы начинают оказывать с момента, когда сосновый древостой достигает среднего возраста. Наличие лишайникового покрова и валежа деревьев делает их очень горимыми (Константинов, 2004). Поэтому частые низовые пожары, выжигая валеж, который столь необходим для возобновления ели, могут задерживать ход ксерархной сукцессии на стадии сосняка лишайникового или лишайниково-зеленомошного на неопределенно долгое время (рис. 42). Если все же обстоятельства сложились так, что биогеоценозу удалось пережить лишайниковую стадию без пожаров, это благоприятно сказывается на гидротермическом режиме почв и вызывает активное возобновление ели. Хотя такие сообщества все еще остаются чувствительными к огню, но только к пришедшему со стороны.

Вырубки в сосняках ксеросерии производятся, как правило, сплошные. Без специального высаживания на них сосны вырубки сначала зарастают березой бородавчатой, которая, не дожив до 30–40 лет, уступает место сосне или образует с ней смешанные насаждения. Огневые вырубки приводят к образованию пустошей наземновейниковых.

Вблизи населенных пунктов, где сосняки лишайниковые из-за их высоко эстетичного внешнего вида и сухой почвы активно посещаются населением, растительный покров в них очень сильно деградирует таким образом, что практически все боровые виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов выпадают из покрова. Появляются степные и опушечные виды, но их проективное покрытие настолько мало, что внешне такие леса производят впечатление моновидового сообщества из сосны (рис. 44). Судьба сосняков мертвопокровных после снятия рекреационной нагрузки неясна.

Рис. 44. Сосняк мертвопокровный

Мезосерия на флювиогляциальных песках выровненной поверхности зандровой равнины. На выровненной поверхности зандровой равнины в нормально дренированных условиях на гари 1972 г. встречаются биогеоценозы, организованные в отдельный динамический ряд (рис. 45). Он начинается с сосняка вересково-долгомошного, моховой покров которого формируют такие психрофильные виды, как *Polytrichum juniperinum* и *P. strictum*. Судя по отсутствию нормально развитого почвенного профиля под этой ассоциацией (рис. 45), она возникла на местах, где пожар в 1972 г. достигал особой интенсивности. Ныне вполне возможно проследить стадии ее восстановления. Тот же анализ почвенного профиля указывает на то, что после пожара такие местообитания подверглись некоторому заболачиванию (благодаря чему здесь и появился в покрове *Polytrichum*). Согласно нашим исследованиям на гари 1972 г. в Костромской области, явление заболачивания местообитаний после пожара очень распространено на зандровых равнинах (Преображенская, Попов, 1989).

Возвращаясь к описываемому динамическому ряду, можно сказать, что ход сукцессии в нем сводится к восстановлению подзолистого профиля и дренажу местообитания, по мере увеличения возраста древостоя (рис. 45). Каких либо нарушений данные биогеоценозы не испытывают, так как с 1972 г. фактически находятся в условиях заповедного режима.

Мезосерия на моренных обогащенных флювиогляциальных песках. На выровненных поверхностях моренно-зандрового ландшафта в долине Керженца, а также в верхних частях склонов лощин малых речек флювиогляциального ландшафта, встречается сукцессионный ряд восстановления березняков после вырубок (рис. 46). Поскольку по увлажненности такие местообитания можно отнести к нормально дренированным, а материнская порода здесь исходно достаточно богата, в этих условиях после выщелачивания почвы на вырубке происходит обогащение ее гу-

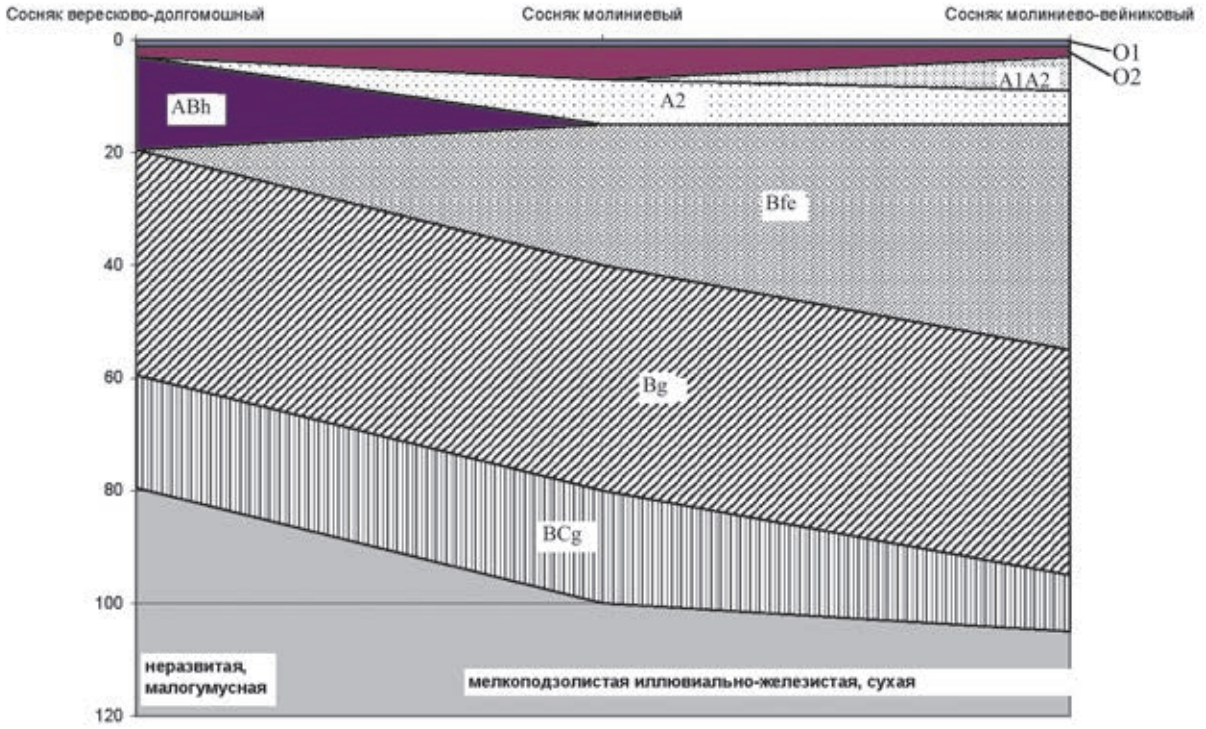


Рис. 45. Динамика биогеоценозов на бедных флювиогляциальных песках выровненной поверхности зандровой равнины.
Почвенные горизонты: O1 – слаборазложившаяся подстилка; O2 – среднеразложившаяся подстилка; ABh – горизонт первичного накопления фульватного гумуса; A1A2, A2 – подзолистые горизонты; Bfe, Bg, BCg – иллювиальные горизонты.

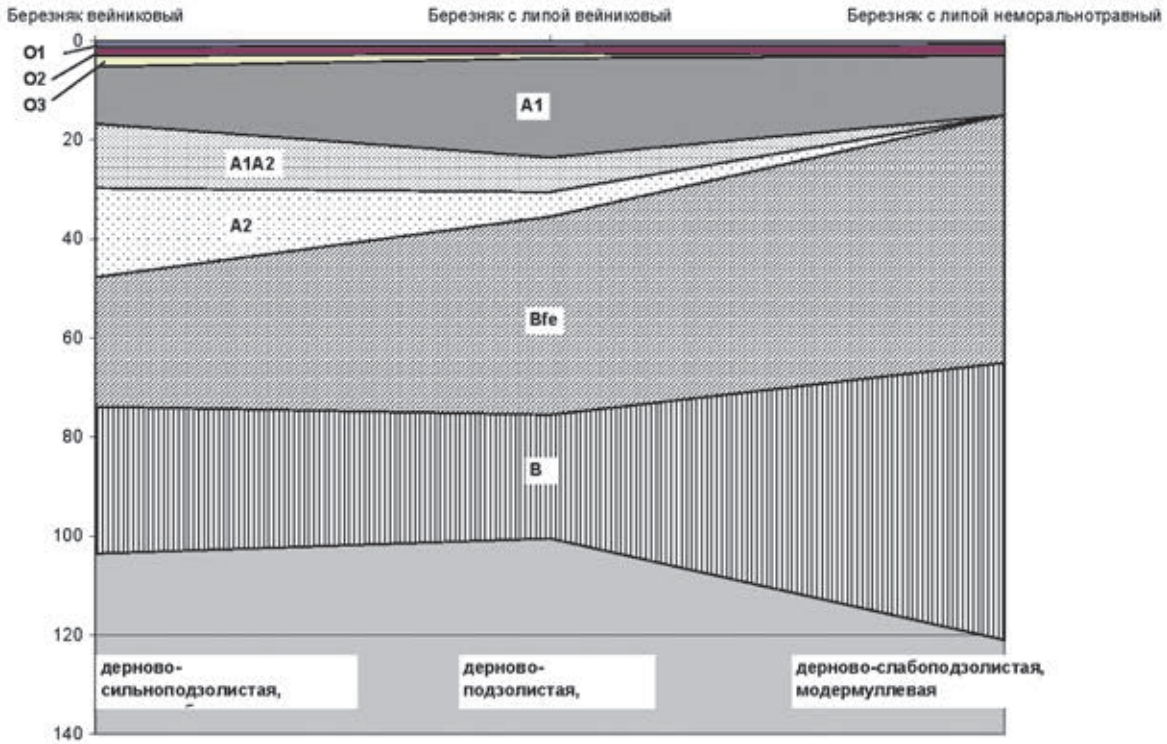


Рис. 46. Динамика биогеоценозов на обогащенных флювиогляциальных песках.
Почвенные горизонты: O1 – слаборазложившаяся подстилка; O2 – среднеразложившаяся подстилка; O3 – сильноразложившаяся подстилка; A1 – гумусовый горизонт; A1A2, A2 – подзолистые горизонты; Bfe, BC – иллювиальные горизонты.

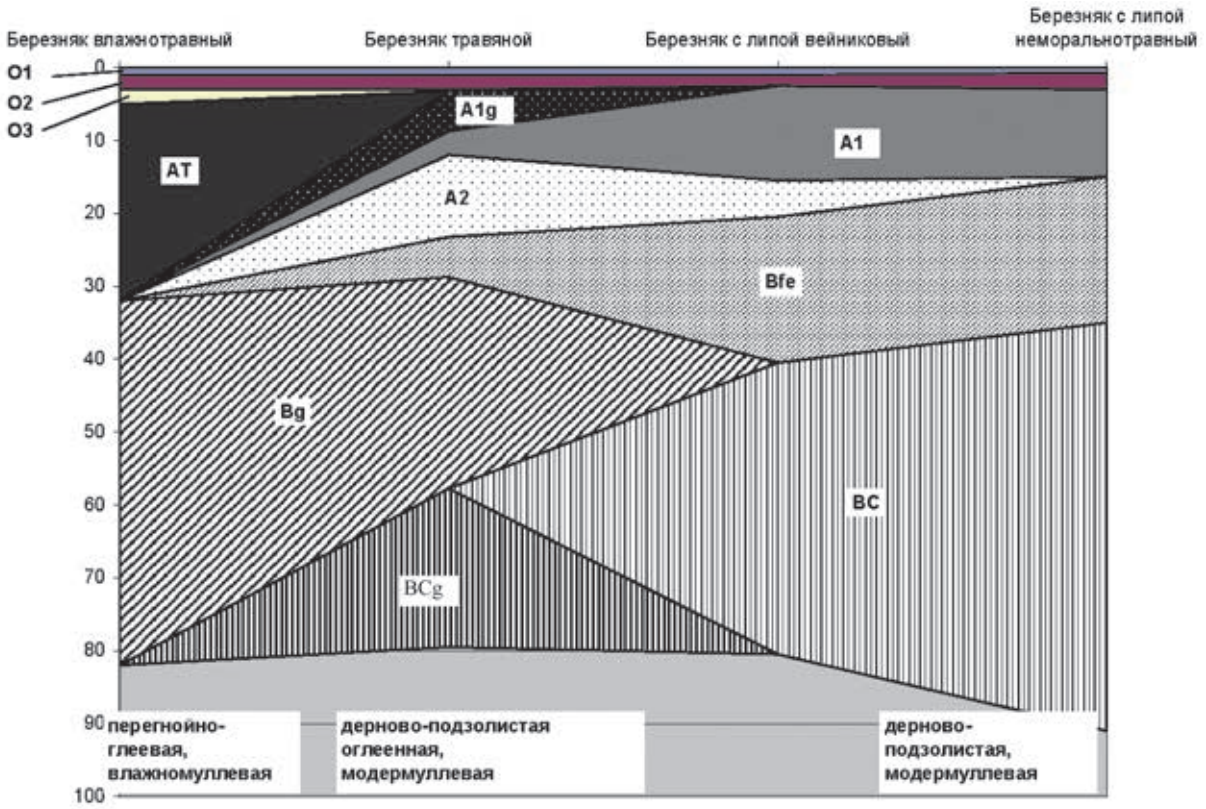


Рис. 47. Динамика биогеоценозов на богатых породах разного генезиса в лощинах и западинах.
Почвенные горизонты: O1, O2, O3 – подстилка; AT – перегнойный горизонт; A1, A1g – гумусовый горизонт; A2 – подзолистый горизонт; Bfe, BC, BCg – иллювиальные горизонты.

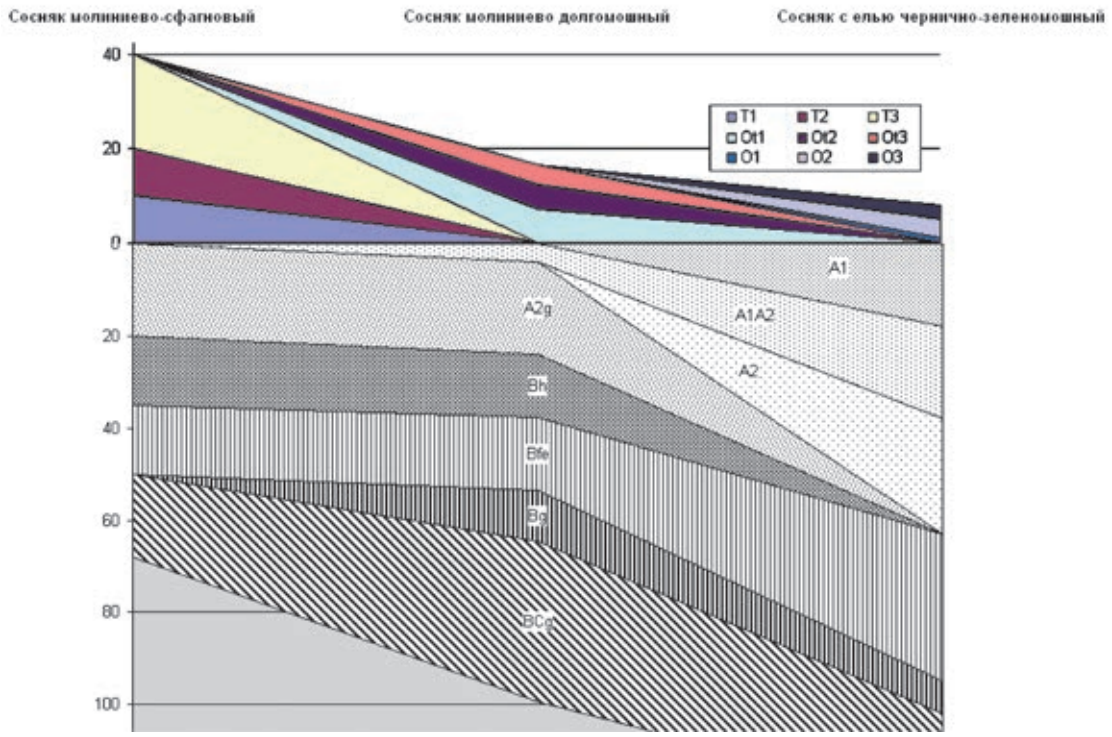


Рис. 48. Динамика биогеоценозов на флювиогляциальных песках неглубоких междюнных понижений и выровненной поверхности.
Почвенные горизонты: O1, O2, O3 – подстилка; Ot1, Ot2, Ot3 – оторфованная подстилка; T1, T2, T3 – торф разной степени разложенности; A1 – гумусовый горизонт; A1A2, A2, A2g – подзолистые горизонты; Bh, Bfe – иллювиальные горизонты; Bg, BCg – оглеенные иллювиальные горизонты.

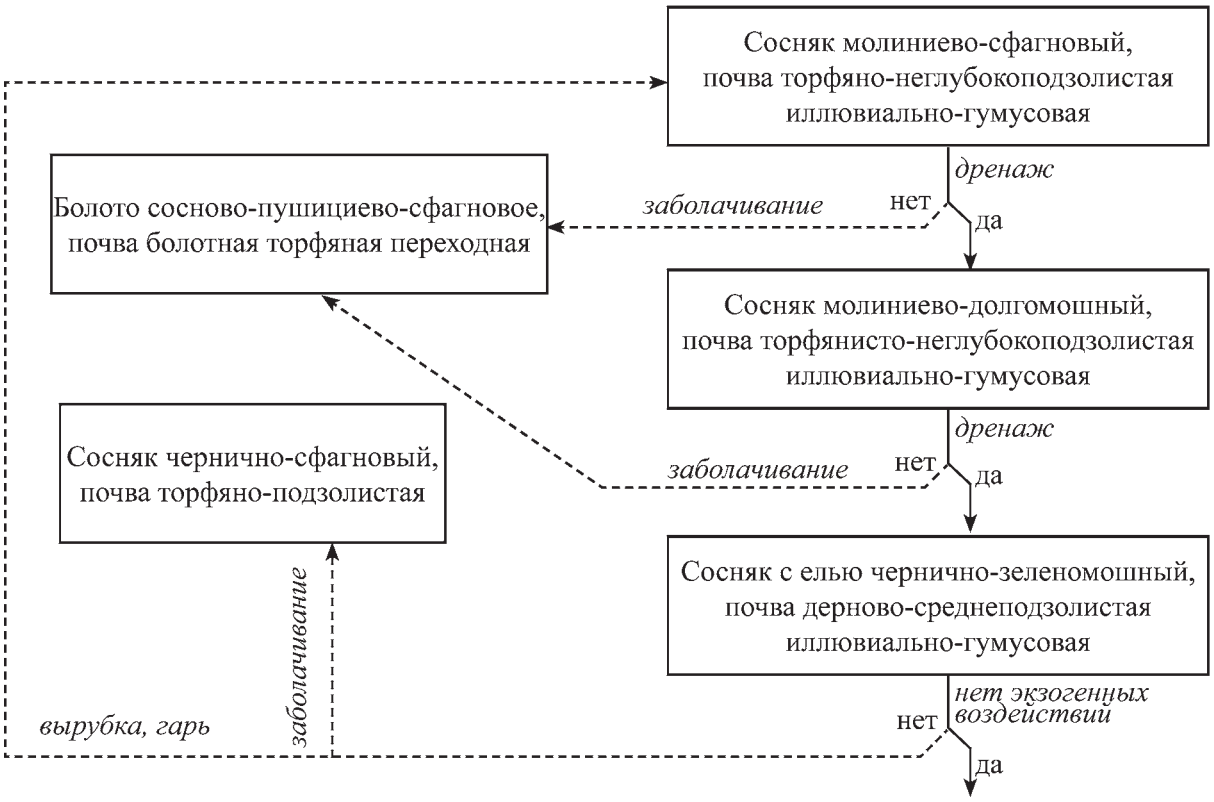


Рис. 49. Схема динамики биогеоценозов на флювиогляциальных песках неглубоких междюнных понижений и выровненной поверхности.

Сплошные стрелки – ход сукцессии при отсутствии или снятии экзогенного воздействия, штриховые – при наличии экзогенного воздействия; пунктирные рамки – исходные параметры экотопа, сплошные – произрастающие в этих условиях биогеоценозы; курсивом выписаны факторы D2 (см. рис. 11)

мусом и восстановление профиля дерново-подзолистой почвы. На стадии березняка с липой в растительном сообществе начинают преобладать неморальные виды. На этой стадии березняки уже достигают 40–50-летнего возраста. К сожалению, более взрослых березняков этого ряда в растительном покрове заповедника нет, но, судя по подросту и второму ярусу липы, можно с высокой долей вероятности утверждать, что они сменятся липняком неморальнотравным. Каких-либо нарушений из-за малого возраста древостоя эти биоценозы также не успели испытать.

Гидросерия на богатых породах различного генезиса в лощинах и западинах долины Керженца и зандровой равнины. В лощинообразных пологих понижениях моренно-зандрового ландшафта и долины Керженца, а также в лощинах малых рек зандровой равнины встречается сукцессионный ряд, последние стадии которого физиономически очень сходны с предыдущим, но отличаются нижней частью почвенного профиля, который сохраняет здесь черты гидроморфизма (рис. 47). Этот ряд начинается не в нормально, а в недостаточно дренированных условиях с проточным увлажнением на перегнойно-глеевых почвах. В ходе экогенеза происходит дренаж местообитания и некоторое обеднение избыточно богатой почвы за счет оподзоливания ее на стадии березняка травяного (рис. 47). В дальнейшем все происходит по схеме, описанной выше (рис. 46).

Гидросерия на флювиогляциальных песках неглубоких междюнных понижений и выровненной поверхности зандровой равнины. В условиях бессточных неглубоких междюнных понижений и выровненных участков (не склонов) флювиогляциального и моренно-зандрового рельефа после пожара происходит заболачивание почв. После кратковременной стадии заселения слоя углей долгомошником из *Polytrichum commune* происходит заселение таких местообитаний сосной и сфагновыми мхами. За время существования сосняка сфагнового откладывается слой торфа, а в минеральной части профиля начи-

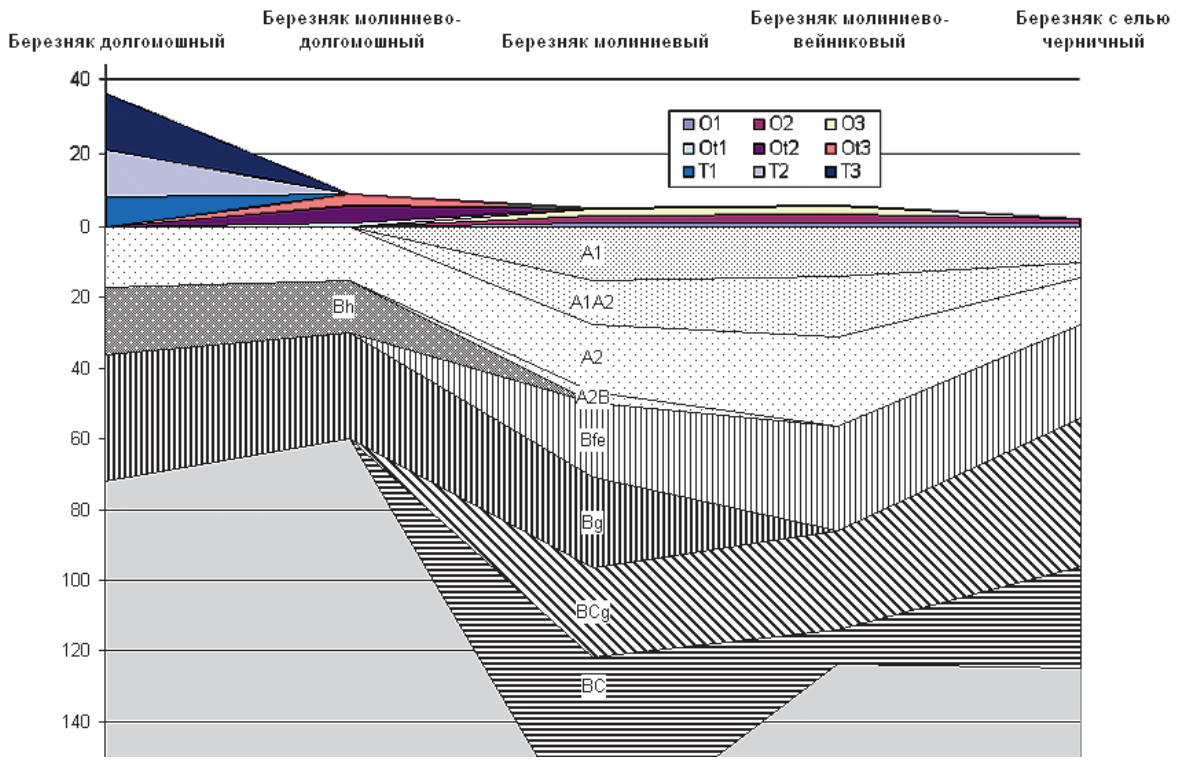


Рис. 50. Динамика биогеоценозов на флювиогляциальных песках проточных лощин и понижений зандровой равнины или на древнеаллювиальных песках долины Керженца (гидросерия-1). Обозначения почвенных горизонтов см. рис. 47, 48.

нается процесс подзолообразования (рис. 48). Если корневая система древесных растений способна бороться с избытком влаги в почве, происходит дренаж местообитания и смена сосняка сфагнового на сосняк долгомошный. В противном случае продолжается процесс торфонакопления, подзолообразование прекращается, а сосняк сфагновый со временем превращается в верховое болото (рис. 49). Завершается дренаж уже на стадии взрослого сосняка со вторым ярусом ели. К этому моменту успевает сформироваться и дерново-подзолистый профиль, который позволяет с некоторой вероятностью предсказать дальнейшую смену сообщества на ельник чернично-зеленомошный. При вторичном заболачивании уже взрослого леса вновь начинается образование торфяно-подзолистой почвы, а сосняк с елью чернично-зеленомошный сменяется сосняком чернично сфагновым (рис. 49).

Гидросерия-1 на флювиогляциальных песках проточных лощин и понижений зандровой равнины или на древнеаллювиальных песках долины Керженца. В условиях проточных понижений на бедных песках после пожара поселяется не сосна, а береза. Экогенез здесь также сводится к формированию дерново-подзолистой почвы из болотно-подзолистой (что сопровождается дренажом) и смене долгомошных ассоциаций на черничные (рис. 50). Поначалу на свежей гари здесь вырастает густой березовый молодняк (сомкнутость крон 0,9–1,0), в котором под пологом березы обильно разрастается *Polytrichum commune*, а травяно-кустарничковый ярус угнетен. К 15–20-летнему возрасту происходит изреживание древостоя, и под осветлившимся пологом поселяется *Molinia caerulea*. В дальнейшем, по мере дренирования местообитания, молиния так и остается в покрове, а *Polytrichum commune* выпадает. Дальнейшее изреживание крон приводит к появлению такого вида, как *Calamagrostis arundinacea*. В зрелом возрасте такие березняки уже имеют подрост ели или ель во втором ярусе древостоя. Злаковый напочвенный покров заменяется на черничный. В молодом возрасте такие березняки нарушений не испытывают. В спелом возрасте они также не поступают в рубку. Поскольку биогеоценозы рассматри-

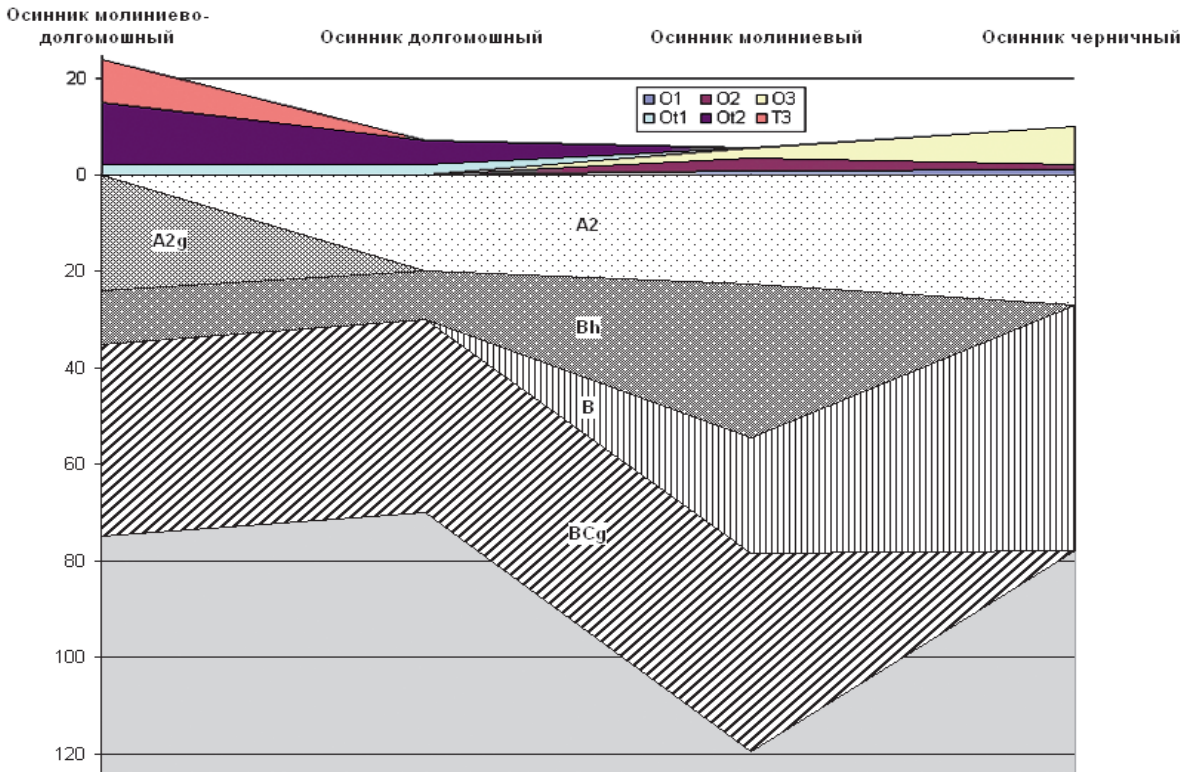


Рис. 51. Динамика биогеоценозов на флювиогляциальных песках проточных лощин и понижений зандровой равнины или на древнеаллювиальных песках долины Керженца (гидросерия-2). Обозначения почвенных горизонтов см. рис. 47, 48.

ваемого ряда часто могут располагаться (но не обязательно) вблизи малых рек, они могут испытать на себе заболачивание, вызванное к жизни строительством бобровых плотин. В этом случае на месте березняков долгомошных могут развиться березняки сфагновые, а на месте спелых березняков черничных образоваться березняки хвощово-долгомошные и осоково-сфагновые.

Гидросерия-2 на флювиогляциальных песках проточных лощин и понижений зандровой равнины или на древнеаллювиальных песках долины Керженца. Отличается от предыдущей только тем, что древостой сформирован не березой, а осиной (на наш взгляд, появление возобновления осины приурочено к более сильно выжженным местам) (рис. 51). В остальном «гидросерия-1» и «гидросерия-2» практически не имеют отличий.

Болотная гидросерия в западинах и котловинах. Это экогенетическая серия болотных биогеоценозов. Закономерности эволюции низинного болота в верховое хорошо изучены, а наблюдаемые нами сукцессии в заповеднике полностью соответствуют классической схеме (Пьявченко, 1963) (рис. 52). Поэтому здесь мы рассмотрим динамику болотной растительности в контексте нашей работы.

Верховые болота существуют тысячи лет, практически не изменяясь. Дело в том, что любое верховое болото стабилизировано не на уровне ассоциации, а на уровне ландшафта. Это значит, что равновесное состояние его поддерживается внешними факторами, такими, как уклон, рельеф, гравитация, количество осадков, а смены ассоциаций замыкаются в цикл.

После пожара на верховых болотах происходит некоторое обогащение поверхности местообитания азотом (Мелехов, 1937; Davis et al., 1959; Dyrness, Norum, 1983), а к олиготрофным мхам (*Sphagnum angustifolium, S. magellanicum, S. fuscum*) примешиваются мезоолиготрофные *S. russowii, S. capillifolium, Polytrichum strictum*. С течением времени после пожара на верховом болоте количество азота в верхних слоях торфа опять уменьшается, и восстанавливается олиготрофная растительность. Интересно отметить тот

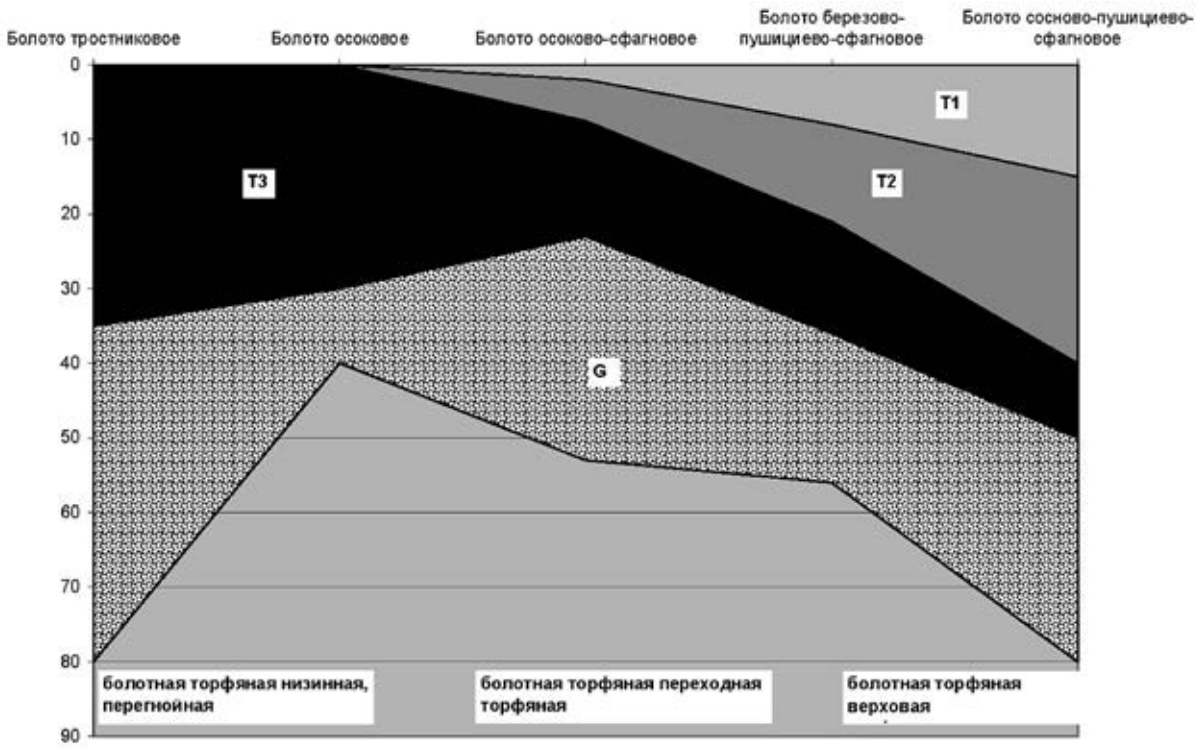


Рис. 52. Динамика биогеоценозов болотной серии в западинах и котловинах.
Почвенные горизонты: T1 – слаборазложившийся торф; T2 – среднеразложившийся торф; T3 – сильноразложившийся торф; G – глеевый горизонт

факт, что после пожара на мезотрофных (осоково-сфагновых) болотах происходит не обогащение субстрата (как на верховых болотах после пожара), а наоборот, его обеднение (Рихтер, 1989; Dyrness, Norum, 1983). В напочвенном покрове поселяются все те же мезоолиготрофные виды (Попов, 2000а).

Вообще же, судьба гидросерий на бедных или относительно бедных субстратах примерно сходна благодаря тому, что пионерные стадии их образованы сфагновыми мхами. Механизм действия динамической системы сфагновых мхов, на наш взгляд, состоит в том, что они усиливают контрастность абиотических факторов, делая местообитание непригодным для сукцессий лесной растительности. Поселяясь на бедных (или не очень бедных) субстратах, сфагны могут сформировать слой торфа, который, обладая свойствами губки, отнюдь не делает местообитание более дренированным, а эдификаторная деятельность этих мхов делает местообитание еще более бедным. Происходит образование олиготрофного, а затем дистрофного верхового болота. С динамической точки зрения такое болото представляет собой циклическую смену, в которой участвуют только сфагны, вересковые, некоторые осоки, пушица и шейхцерия. До тех пор, пока сфагны являются здесь эдификаторами, они будут поддерживать на болоте постоянный уровень влажности (путем подтягивания воды кверху по системе капилляров) и кислотности (являющейся результатом их метаболизма), препятствуя поселению и дальнейшим сменам лесной растительности. Это положение вещей может быть изменено только в одном случае – в результате дренажа, вызванного каким-то внешним фактором (понижение базиса эрозии, мелиорация).

На вырубках происходит временное переувлажнение почвы, символизирующееся поселением *Sphagnum fallax, S. girgensohnii, Polytrichum commune*. Оно прекращается к моменту смыкания крон поселяющегося здесь же молодняка древостоя. В общем, все происходит по классической схеме временного заболачивания вырубок (Кощеев, 1955). Однако для вырубок на бедных сильно переувлажненных почвах, однажды начавших

заболачиваться, велика вероятность того, что древесная растительность так и не оправится из-за деятельности поселяющихся здесь олиготрофных сфагнов *S. angustifolium* и *S. magellanicum*. В отличие от мезотрофных *S. fallax* и *S. girgensohnii*, эти виды гораздо более биохимически агрессивны и способны конкурировать с деревьями. Поэтому на вырубках всходы и молодняк древесных растений не выдерживают их эдификаторной мощи. В таких условиях может выжить только сосна, да и то по мере ее роста происходит сильное изреживание древостоя. Таким образом формируется сосняк сфагновый. Моховой ковер в этом биотопе образует *S. angustifolium*, в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Eriophorum vaginatum* и *Carex lasiocarpa*. Дальнейшее подтягивание грунтовых вод кверху по мере нарастания торфа приводит к выпадению древесного яруса и образованию верхового болота, где межкочья образует *S. angustifolium* и *S. fallax* с рассеянными дернинами *Eriophorum vaginatum*, мочажины – *S. majus* с *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*, кочки – *S. magellanicum, S. fuscum* с *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*, а после пожара – *Sphagnum russowii, S. capillifolium, P. strictum* с *Chamaedaphne, Carex globularis* и *Calluna vulgaris*.

Заболачивание водоемов и образование сплавины из сфагнов всегда приурочено к мезотрофным местообитаниям. Водоемы заселяются *Sphagnum riparium* с *Carex rostrata, C. acuta* или *Sphagnum cuspidatum*, которые образуют сплавину. На последней поселяется *Sphagnum fallax* с *Carex rostrata, C. lasiocarpa, Calamagrostis canescens*. Впоследствии на сплавине образуется сосняк сфагновый, а затем и верховое олиготрофное болото.

В богатых местообитаниях с древостоем из *Alnus glutinosa* происходит поселение *Sphagnum squarrosum, S. girgensohnii*. При отсутствии дренажа это вызывает еще большее заболачивание местообитания с уменьшением проточности. Тогда здесь поселяются *Sphagnum fallax* и *S. riparium*, а древостой сменяется на березовый (*Betula pubescens*). Дальнейшее обеднение местообитания (в основном в результате уменьшения проточности и нарастания мощности торфа) приводит к поселению сосны, что проявляется в наличии и жизненности подроста соответствующих древесных видов. В травяно-кустарничковом и моховом ярусе начинают преобладать *S. fallax* и *Carex lasiocarpa*. Дальше все происходит по схеме, описанной выше.

В лощинах ручьев или мелких речек, где на возвышенных местах возможно поселение древесной растительности (после прохождения пионерных стадий), но невозможен дренаж из-за наличия постоянного водотока, происходит образование черноольшаников (из *Alnus glutinosa*). Вместо горизонта АТ здесь накапливается низинный торф (Т3), а по микрорельефу распределяются виды почти всех стадий ряда – от пионерных до лесных. Фактически – это низинные болота, находящиеся в состоянии ретардационного субклимакса. Выход их из этого состояния (также, как и в случае верховых болот) возможен только в случае понижения базиса эрозии. В этом случае низинный торф (Т3) трансформируется в перегнойный горизонт (АТ).

Прогноз динамики растительности. Опираясь на схему динамики растительности и геоботаническую карту, мы составили ряд прогнозных карт на период с 2000 по 2090 г. с шагом 30 лет (рис. 53–55). Анализ изменения площадей, занятых разными формациями, показывает, что площадь, занятая сосняками, березняками и болотами, будет сокращаться (табл. 15 и 17, рис. **22** и **53–55**). Площадь, занятая черноольшаниками и осинниками, останется практически без изменений (если не изменится конфигурация гидрологической сети и местный базис эрозии), т.к. они в своем распространении связаны с лощинами малых рек. Как будет изменяться покрытие территории прибрежно-водной растительностью, вязовыми лесами, дубняками, кленарниками и черемушниками, нам неясно, т.к. именно среди этой растительности было больше всего выделов, не поддающихся прогнозу (из-за недостатка данных). Площадь ивняков также будет сокращаться за счет смены их черно-

ольшаниками (прирост площади черноольшаников за счет ивняков будет компенсироваться уменьшением площади первых за счет смены ельниками). К 2090 г. при отсутствии сенокошения на территории луга должны полностью исчезнуть из растительного покрова. Зато к 2090 г. будет постепенно нарастать площадь липняков, хвойно-широколиственных лесов и ельников за счет смены ими березняков, осинников, сосняков, черноольшаников. К 2060 г. должен сформироваться покров смешанных елово-мелколиственных и сосново-еловых лесов, т.е. в покрове будут преобладать ассоциации сосняк с елью травяной, березняк с елью травяной и т.п. К 2090 г. ельники «совершат» качественный скачок, т.е. ель в этих лесах выйдет в первый ярус, мелколиственный и сосновый древостой выпадет. Все эти изменения наиболее вероятны за это время в нормально- и слабодренированных местообитаниях, т.е. на большей части заповедника (табл. 17). Песчаный бугор в междуречье Пугая и Черной будет характеризоваться теми же сменами, но в более замедленном темпе, т.к. пески там в настоящее время очень сильно дренированные. При нормальном ходе смен они лишь к 2090 г. должны перейти в ранг нормальнодренированных. К этому времени там будут произрастать сосняки с елью чернично-зеленомошные. Флуктуации площади безлесных земель (табл. 15 и 17) должны происходить за счет вывала древостоя на болотах, а возрастание доли молодняков в 2060 г. – за счет появления на таких болотах молодого древостоя.

Интересно отметить, что аналогичные результаты были получены и другими авторами. Так, Л.Г. Ханиной и М.В. Бобровским (2004) при ретроспективном анализе таксационных данных с 1946 по 1999 г. по Приокско-Террасному заповеднику было выяснено, что за указанные 50 лет в этом заповеднике доля березняков и осинников сократилась (последних – более чем в 2 раза), а доля ельников возрасла примерно в 2 раза. Ими также отмечено увеличение доли елового подроста в сосновых, березовых и осиновых лесах Приокско-Террасного заповедника.

Сходные результаты были получены и С.И. Чумаченко с соавторами (2004) при компьютерном моделировании развития древостоя Данковского лесничества на ближайшие 200 лет с шагом 5 лет. Этими авторами было показано, что преобладающие в настоящее время на территории лесничества сосновые и березовые леса через 100 лет начнут уступать свое место еловым и широколиственным (преимущественно липовым), а на 40 шаге работы системы (т.е. через 200 лет) почти полностью сменятся на хвойно-широколиственные. При этом в условия работы модели ими было включено отсутствие каких-либо видов рубок.

Согласно нашему прогнозу, возраст лесов в Керженском заповеднике будет до 2090 г. изменяться следующим образом (табл. 15 и 17, рис. **26** и **56**). В сосняках в 2030 г. будут преобладать по площади средневозрастные насаждения, которые к 2060 г. станут спелыми. С 2090 г. начнется распад сосновых древостоев и образование на их месте ельников. Оставшиеся сосняки (произрастающие ныне в очень сильно дренированных местообитаниях) перейдут в группу перестойных. Скачкообразное увеличение площади ельников в 2090 г. (табл. 17) связано с тем, что до того момента ель будет в подросте и втором ярусе сосняков, березняков, осинников и черноольшаников и в отдельную формацию начнет выделяться только с распадом этих насаждений. Площадь хвойно-широколиственных лесов возрастет в 2 раза в 2090 г. по той же причине. Площадь различных возрастных групп на болотах будет поддерживаться примерно на одном и том же уровне, а общая площадь болот будет сокращаться за счет того, что перестойные древостои на болотах формально следует относить к соснякам сфагновым. Возраст черноольшаников, березняков и осинников до 2090 г. также будет возрастать, а молодняки в этих формациях выпадут из покрова. Площадь и возраст липняков будут увеличиваться за счет смены ими в основном березняков. Наконец, вязовники должны остаться примерно того же возраста, что и ныне, за счет того, что вяз произрастает в молодом возрасте под пологом осинников в специфических местообитаниях, созданных рекой.

В общем и целом с 2000 по 2090 г. площадь спелых и перестойных лесов в заповеднике будет возрастать (рис. 56). К сожалению, достоверный прогноз изменения лесистости

Таблица 17. Площадь разных возрастных групп древесных насаждений заповедника с 2030 по 2090 гг., км^2

Формации	Группы возраста в 2030 г.					Всего за 2030 г.	Группы возраста в 2060 г.					Всего за 2060 г.	Группы возраста в 2090 г.					Всего за 2090 г.
	0	1	2	3	4		0	1	2	3	4		0	1	2	3	4	
Сосняки		3,6	191,3	23,6	27,2	245,7			10,2	231,0	37,3	278,5			6,9	13,3	134,6	154,8
Березняки			39,7	44,6	4,1	88,4			0,7	34,7	46,0	81,4				0,7	46,4	47,1
Болота	32,6	15,9	31,2	9,5		89,2	41,8	2,2	2,9		9,6	56,5	17,8	24,3	2,0		9,6	53,7
Черноольшаники			1,9	10,6	1,6	14,1			2,4	3,6	10,4	16,4			1,3	12,1	3,6	17,0
Ивняки		1,5	2,2	5,6	3,2	12,5		1,7	1,5	2,2	5,6	11,0			2,1	1,2	2,2	5,8
Осинники			3,5	2,8	0,3	6,6				3,5	3,1	6,6					3,8	3,8
Пустоши	отсутствуют						отсутствуют						отсутствуют					
Луга	отсутствуют						отсутствуют						отсутствуют					
Липняки				3,3	0,7	4,0				2,5	3,3	5,8				4,7	2,5	7,2
Хвойно-широколиственные леса				0,3		0,3				0,1	0,3	0,4				2,5	4,0	6,5
Водная и прибрежно-водная растительность	0,3					0,3	не прогнозируется						не прогнозируется					
Дубняки				0,2		0,2	не прогнозируется						не прогнозируется					
Вязовники				0,2	0,2	0,4					0,2	0,2				0,1		0,1
Черемушники	не прогнозируется						не прогнозируется						не прогнозируется					
Ельники			1,1	2,1	3,2	6,4				9,2	2,1	11,3				145,1	21,4	166,5
Кленарники	не прогнозируется						не прогнозируется						не прогнозируется					
Всего, км^2	*32,9*	*21,0*	*270,9*	*102,8*	*40,5*	*468,1*	*41,8*	*3,9*	*17,7*	*286,8*	*117,9*	*468,1*	*17,8*	*24,3*	*12,3*	*180,0*	*228,1*	*462,5*
Всего, %	*7,0*	*4,5*	*57,9*	*21,9*	*8,7*	*100*	*8,9*	*0,8*	*3,8*	*61,3*	*25,2*	*100*	*3,8*	*5,3*	*2,7*	*38,9*	*49,3*	*100*

0 – безлесные местообитания; 1 – молодняки; 2 – средневозрастные леса; 3 – спелые и приспевающие; 4 – перестойные (см. табл. 15)

сделать не удалось из-за отбраковки выделов, не поддающихся прогнозу. С учетом такой отбраковки лесистость в 2030 г. составит 93,0 %, в 2060 – 91,1%, а в 2090 – 96,2%.

В виде комментария к таблице и картам добавим, что изменение общей площади заповедника (табл. 17) происходит за счет изменения числа выделов, не поддающихся прогнозу. На картах (рис. **53**–**55**) такие выдела выглядят как «белые пятна».

* * *

Таким образом, можно говорить, что в ходе сукцессии на песчаных почвах по мере продвижения к климаксу происходит мезофилизация экотопа и неморализация растительности. Первым шагом на этом пути является изменение гидротермического режима почвы (в случае гидросерии – дренаж, в случае ксеросерии – увеличение влагоемкости почвы), вторым – изменение богатства почвы (в случае богатых – обеднение, в случае бедных – обогащение).

В гидрархных местообитаниях ход сукцессии представляется двояким в зависимости от степени развития мохового покрова. Если древостой не способен взять на себя дренирующую функцию, происходит торфонакопление, и почвообразование идет по болотному типу – накапливается торф и образуется болото или лесоболото. Если корневые системы древесных растений оказывают дренирующее действие, то почвообразование идет по подзолистому типу, а сфагновые мхи скоро пропадают из покрова.

Реальные сукцессии не жестко детерминированы, но и не являются марковской машиной, в которой каждое последующее состояние не зависит от предыдущего. В то же время ответ системы на входное воздействие на очередном шаге работы стохастичен, так как определяется количеством информации от эндогенных и экзогенных факторов. Поскольку эта информация тоже ограничена, то система остается стохастичной в определенных рамках. Это можно сравнить с движением шарика по наклонному желобку. В пределах желобка шарик может двигаться по любой траектории (которая определяется его начальной точкой), но она ограничена рамками желобка.

Анализ работы сукцессионной системы с точки зрения кибернетики показывает, что она является сложной системой с обратной связью, способной изменять способ своего поведения в зависимости от условий. Как и всякую кибернетическую машину, ее можно изобразить графически. Блок-схема ее показана на рисунке **27**.

Изображенную на рисунке **27** схему динамики растительности Керженского заповедника следует понимать как идеальную модель функционирования сукцессионной системы, которая могла бы реализоваться (и в значительной степени она и реализуется в условиях заповедного режима) при отсутствии нарушающих воздействий со стороны внешних факторов. В то же время мы можем воспользоваться этой моделью и в случае, если известны характер, интенсивность и длительность такого воздействия на определенном участке того или иного ряда, и предсказать, в какую сторону произойдет отклонение сукцессии от нормального пути.

На рисунках 30, 37, 42, 49 изображены схемы конкретных сукцессионных рядов. Если из этих схем откинуть ответы, которое дает система на действие экзогенных факторов, и оставить только эндогенные (стрелочки с ответом «да»), мы получим идеальную модель работы системы «почва–растительность–мезофауна», упрощенно изображенную на рисунке **27**. Еще раз повторим, что в заповедных условиях эта модель в значительной степени реализуется.

ВЫВОДЫ

Инвентаризация растительности заповедника на эколого-физиономической основе позволила выявить на его территории 16 формаций, 51 группу ассоциаций и 137 ассоциаций.

В настоящее время в растительном покрове заповедника преобладают сосновые и мелколиственные леса и болота, растительность же еловых, широколиственных и хвойно-широколиственных лесов занимает меньшие площади, что связано с высокой интенсивностью нарушений в прошлом.

Механизмы сукцессии на песках сводятся к формированию дерново-слабоподзолистой почвы на месте подзолистой в сильно и нормально дренированных местообитаниях и на месте дерново-глеевых в слабодренированных местообитаниях. Этот процесс сопровождается мезофилизацией местообитания и неморализацией растительности.

Прогноз динамики растительности до 2090 г. показывает, что к этому времени возраст лесов будет увеличиваться, сосняки и мелколиственные леса будут сменяться ельниками, а доля площади, занимаемая широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, возрастет вдвое. Другими словами, при отсутствии нарушений в условиях заповедного режима уже через 100 лет могут естественным образом восстановиться позднесукцессионные стадии лесной растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадках в Подмосковье. Тула, 2004. 336 с.

Аверина И.А. Пожары на территории Керженского заповедника // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». 2001. Т. 1. С. 404–414.

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М., 1964а. С. 300–447.

Александрова В.Д. Лесные биогеоценозы как объект кибернетики // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964б.

Александрова В.Д. О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове // Философские проблемы современной биологии. М.; Л., 1966.

Александрова В.Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Алисов Б.П. Климатические области и регионы СССР. М., 1947. 122 с.

Бакка С.В., Бакка А.И. Камско-Бакалдинская группа болот // Водно-болотные угодья России. Т. 1 / Общ. ред. В.Г. Кривенко. М., 1998. С. 65–69.

Баккал И.Ю., Горшков В.В. Влияние лесных пожаров на восстановление травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Кольского полуострова // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 2. С. 1–13.

Браславская Т.А. Структура и динамика растительного покрова в поймах рек лесного пояса. // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004. С. 384–491.

Бобровский М.В. Лесные почвы: биотические и антропогенные факторы формирования // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн.1 / Отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004. С. 381–427.

Василевич В.И. Современное состояние проблемы классификации растительности // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция: Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 266–240.

Васильевская В.Д., Шварова Т.Ю. Подзолистые почвы Вологодской области // Вест. Моск. ун-та. Сер. 17 Почвоведение. 1985. № 4. С.15–24.

Волкова Н.И., Градобоев А.А., Жучкова В.К., Козлов Д.А., Крушина Ю.В., Шейко С.Н., Константинов А.В., Кораблёва О.В., Урбанавичуте С.П., Попов С.Ю. Ландшафтная карта заповедника «Керженский» // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». 2006. Т. 3. С. 5–11.

Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн.1. / Отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004а. 479 с.

Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004б. 575 с.

Вышивкин Д.Д. Геоботаническое картографирование. М., 1977. 174 с.

Гаель А.Г., Смирнова Л.Ф. Пески и песчаные почвы. М., 1999. 252 с.

Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // ДАН России. 1993. Т. 333, № 6. С. 111–114.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2001. 35 с.

Горшков Г.П., Якушова А.Ф. Общая геология. М., 1962. 565 с.

Горшков В.В., Ставрова Н.И. Возрастная структура популяций *Pinus sylvestris* L. в северотаежных сосновых лесах с различной давностью пожара // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 2. С. 62–77.

Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005. № 3. С. 37–45.

Громцев А.И. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги // Экология. 1993. № 3. С. 22–26.

Динамика хвойных лесов Подмосковья. М., 2000. 221 с.

Дмитриев И.Д., Мурахтанов Е.С., Сухих В.И. Лесная аэрофотосъемка и авиация. М., 1981. 344 с.

Дюшофур Ф. Основы почвоведения: Эволюция почв. М., 1970. 591 с.

Евстигнеев О.И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского полесья // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. С. 128–135.

Евстигнеев О.В., Коротков В.Н., Беляков К.В., Браславская Т.Ю., Романовский А.М., Рубашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: Механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. 176 с.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеэкологии и филоценогенетике. М., 2003. 542 с.

Заугольнова Л.В., Морозова О.В. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. М., 2004. С. 13–79.

Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М., 1981. 264 с.

Кац Н.Я. К изучению строения и методике учета торфоподстилочного слоя // Торфяное дело. 1934. №1.

Качинский Н.А. Физика почвы. Ч. 2. М., 1970. 357 с.

Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1974. 278 с.

Классификация и диагностика почв СССР. М., 1977. 222 с.

Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев) / Ред. Б.М. Миркин. М., 1986. 200 с.

Константинов А.В. Жаровой лес. Н.Новгород, 2004. 70 с.

Константинов А.В. Хроника стихийных явлений в Керженском заповеднике // Вестник ВООП. 2000. Вып. 7. С. 27–32.

Кораблев О.Л. История заселения территории заповедника и топонимика населенных пунктов заповедника // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». 2001. Т. 1. С. 389–403.

Кощеев А.Л. Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. М., 1955. 320 с.

Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

Матвеева А.А. Типы леса поймы Хопра в пределах Теллермановского лесного массива // Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., 1963. С. 99–124.

Мелехов И.С. О лесовозобновлении на гарях // Сб. н.-и. работ Архангел. лесотехн. ин-та. 1937. Т. 46, ч. 2. С. 89–119.

Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.; Л., 1948. 126 с.

Мелехов И.С. О закономерностях и периодичности горимости лесов // Сб. работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск, 1971. С. 3–26.

Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.

Миркин Б.М. Сукцессии растительности речных пойм // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1405–1418.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние концепций). Уфа, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Миркин Б.М., Соломещ А.И., Ишбирдин А.Р., Алимбекова Л.М. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР / Ред. А.И. Петелин. Уфа, 1989. 37 с.

Мухамедшин К.Д., Мальщуков В.И. Динамика типов сосновых лесов Унженской низменности // Динамическая типология леса. М., 1989. С. 85–99.

Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.

Нешатаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценотической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.

Нешатаев В.Ю. Закономерности динамики растительности под влиянием пожаров // Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского заповедника / Ред. В.Ю. Нешатаев. СПб., 2002. С. 111–134.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.

Пономаренко Е.В. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Ред. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошников. СПб., 1999. С. 34–56.

Попов С.Ю. Динамика почв и растительности на гари в Приунженской низменности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб., 1996. Т. 16. С. 126–139.

Попов С.Ю. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России // Бот. журн. 2000а. Т. 85, № 2. С. 89–96.

Попов С.Ю., Федосов В.Э., Мошковский С.А., Игнатов М.С. Флора мхов Керженского заповедника (Нижегородская область, Европейская часть России) // Arctoa. 2004. V. 13. P. 57–66.

Подзолистые почвы центральной и восточной частей Европейской территории СССР / Апарин Б.Ф., Забоева И.В., Липкина Г.С. и др. Л., 1981. 200 с.

Преображенская Е.С., Попов С.Ю. Растительность гарей Ветлужско-Унженского междуречья // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М., 1989. С. 64–86.

Пушкина Н.М. Растительность сосновых гарей Лапландского заповедника и характер ее восстановления // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 307–350.

Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–125.

Пьявченко Н.И. Лесное болотоведение. М., 1963. 185 с.

Равнины Европейской части СССР. М., 1974. 236 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М., 1983. 296 с.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 230 с.

Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. 426 с.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В. Добровольский. М., 2002. 364 с.

Решетникова Н.М., Урбанавичуте С.П. Сосудистые растения Керженского заповедника (аннотированный список видов) / Ред. В.С. Новиков, И.А. Губанов. М., 2000. 68 с. (Серия «Флора и фауна заповедников»).

Рихтер И.Э. Влияние низовых пожаров на структуру и химический состав массы лесной подстилки сосняков мшистых // Лесоведение и лес. хоз-во. Минск, 1989. № 24. С. 20–23.

Савич-Любицкая Л.И. Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи (1). Сфагновые (торфяные) мхи. М.; Л., 1952. 254 с.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М., 1992. 264 с.

Смирнов Л.Е. Аэрокосмические методы географических исследований. СПб., 2005. 348 с.

Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–26

Смирнова О.В., Торопова Н.А. Популяционная концепция в фитоценологии и проблема сукцессий и климакса // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция: Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 302–319.

Солоневич И.А. Пойменные прирусловые дубравы Припятского заповедника // Припятский заповедник: Исследования. Минск, 1976. Вып. 1. С. 55–75.

Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. С. 458–486.

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Ред. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошников. СПб., 1999. 549 с.

Трофимец В.И. Эдификаторная и ценотическая роль лишайниковых и моховых синузий сухих сосняков: Автореферат дисс. … канд. биол. наук. Л., 1989. 16 с.

Трофимов С.Я., Гончарук Н.Ю., Дорофеева Е.И. Особенности водного и температурного режимов почв // Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В. Добровольский. М., 2002. С. 109–139.

Тюрин И.В., Пономарева В.В. Материалы по изучению гумуса лесных почв // Тр. ЛТА. 1940. Вып. 56. С. 3–49.

Федорчук В.Н., Мельницкая Г.Б., Захаров Е.В. Особенности возрастной динамики сосновых лесов на песчаных почвах // Лесоведение. 1984. № 1. С. 23–31.

Фридман Б.И., Кораблева О.В. Геология и рельеф Керженского заповедника // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». 2001. Т. 1. С. 7–70.

Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Прогноз изменения растительного покрова в Приокско-террасном заповеднике по лесотаксационным данным // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004. С. 131–141.

Ценофонд лесов Европейской России // http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Чертов О.Г. Определение типов гумуса лесных почв: Методические указания. Л., 1974. 72 с.

Чертов О.Г. Экология лесных земель. Л., 1981. 190 с.

Чертов О.Г., Разумовский С.М. Об экологической направленности процессов развития почв // Журн. общей биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 386–396.

Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004. С. 384–491.

Шиманюк А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М., 1955. 355 с.

Шишкина Н.Г., Востокова Л.Б. Некоторые особенности пойменного почвообразования лесных территорий Нечерноземья // Научн. труды Моск. лесотехн. ин-та. 1992. Вып. 257. С. 180–183.

Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М., 1959. 430 с.

Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. V. 86. P. 39–70.

Cowles H.C. The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development and classification of plant societies // Bot. Gaz. 1901. T. 31, № 73.

Clements F.E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. V. 24. P. 254–282.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974. 97 S.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in okologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Stuttgart, 1996. 1096 S.

Engelmark O. Successional trends 219 years after fire in an old Pinus sylvestris stand in Nothern Sweden // J. Veg. Sci. 1998. № 9. P. 583–592.

Ignatov M.S., Afonina O.M. (ed.) Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. V. 1. P. 1–85.

Davis K.P., Byram G.M., Krumm W.R. Forest fire, control and use. Toronto; L., 1959.

Dyrness C.T., Norum Rodney A. The effects of experimental fires on black spruce forest floors in interior Alaska // Can. J. Forest Res. 1983. V. 13, № 5. P. 879–893.

Landolt E. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora. Zurich, 1977. H. 64. S. 1–208.

Lindholm T., Vasander H. Vegetation and stand development of mesic forest after prescribed burning // Silva Fennica. 1987. V. 21. P. 259–278.

Nicklasson M., Granstorm A. Number and sizes of fires: long-term spatiality explicit fire history in a Swedish boreal landscape // Ecology. 2000. V. 81, № 6. P. 1484–1499.

Uggla E. Ecological effects of fire on North Swedish forests // 5-th World Forest Congr. Seatle, 1960. P. 120–139.

Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest // Oikos (Copenhagen). 1977. V. 29. P. 22–32.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ…….....…….……3

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ЗАПОВЕДНИКА……..4

ГЛАВА 2. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ…….....……...11
Методологический подход.....11
Методика составления полевых описаний.....16
Методика геоботанического картографирования.....17
Создание тематических карт.....18
Методика классификации растительных сообществ.....19
Методика анализа разнообразия растительного покрова.....21
Методы изучения динамики растительности.....22

ГЛАВА 3. СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА…….….24
Характеристика биогеоценозов различных ландшафтов.....24
Характеристика лесных земель заповедника.....28
Анализ разнообразия растительности заповедника.....32

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЗАПОВЕДНИКА……...……..62
Механизмы сукцессий в разных сукцессионных рядах.....64
Прогноз динамики растительности.....86

ВЫВОДЫ…….....……90

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....…….....…….…….91

ПРИЛОЖЕНИЯ (на CD)
Приложение 1. Классификация растительности Керженского заповедника
Приложение 2. Классификация почв Керженского заповедника
Приложение 3. Фото некоторых ассоциаций Керженского заповедника

К ГЛАВЕ 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ЗАПОВЕДНИКА

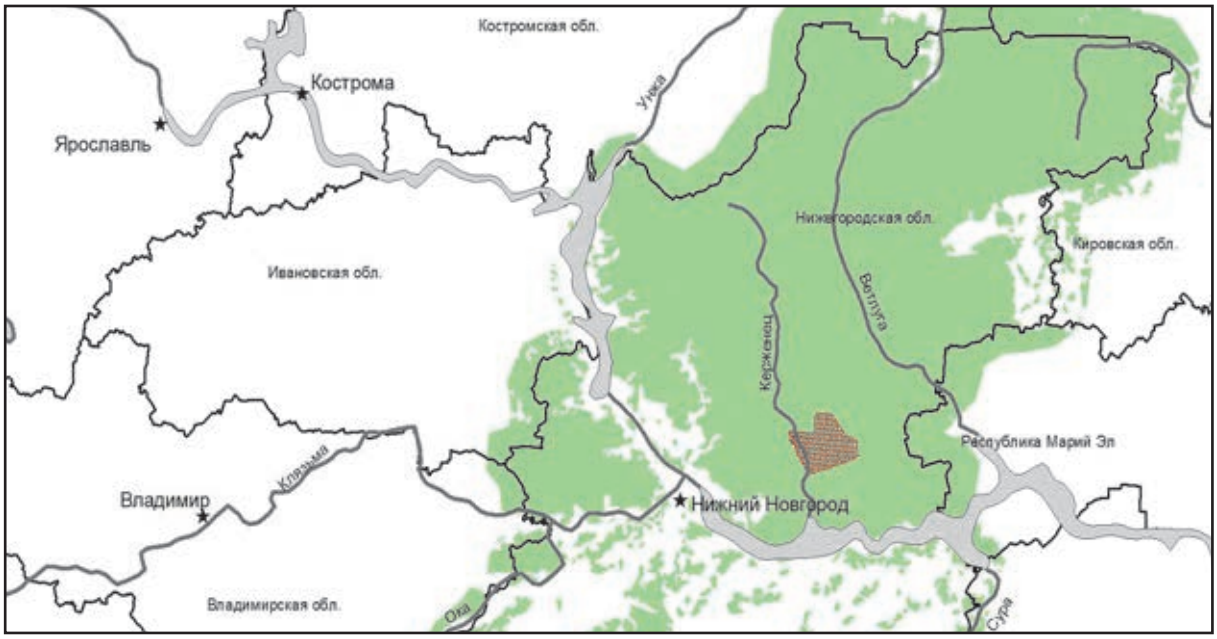


Рис. 1. Географическое положение Керженского заповедника

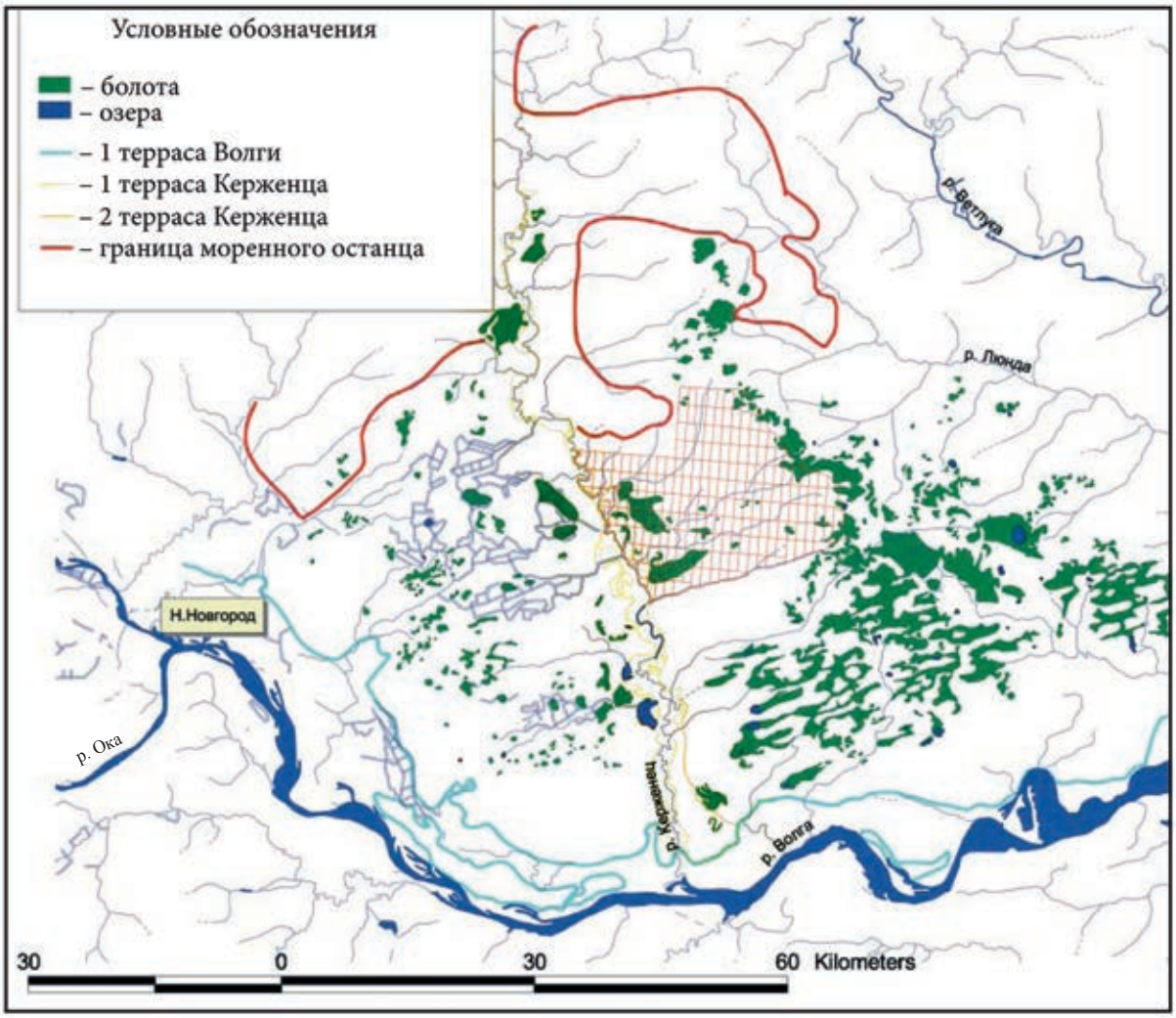


Рис. 2. Физико-географические особенности региона

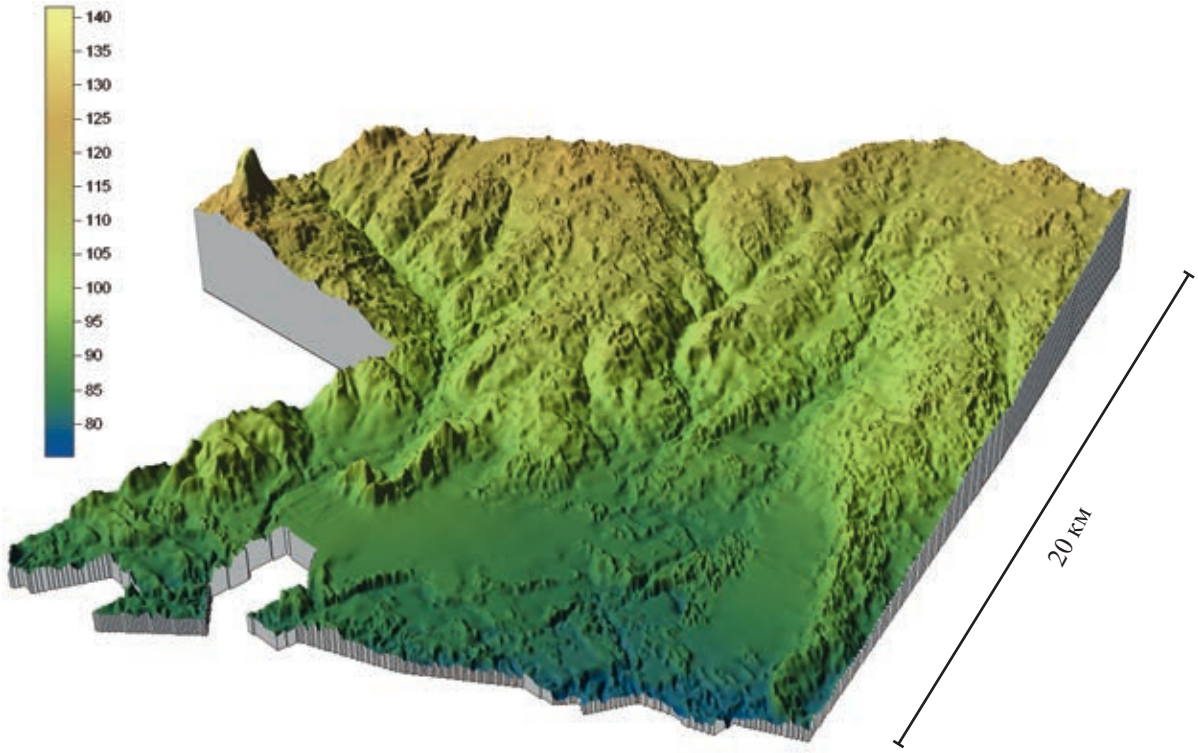


Рис. 5. Цифровая модель рельефа заповедника (шкала справа – высота в м над у.м.)

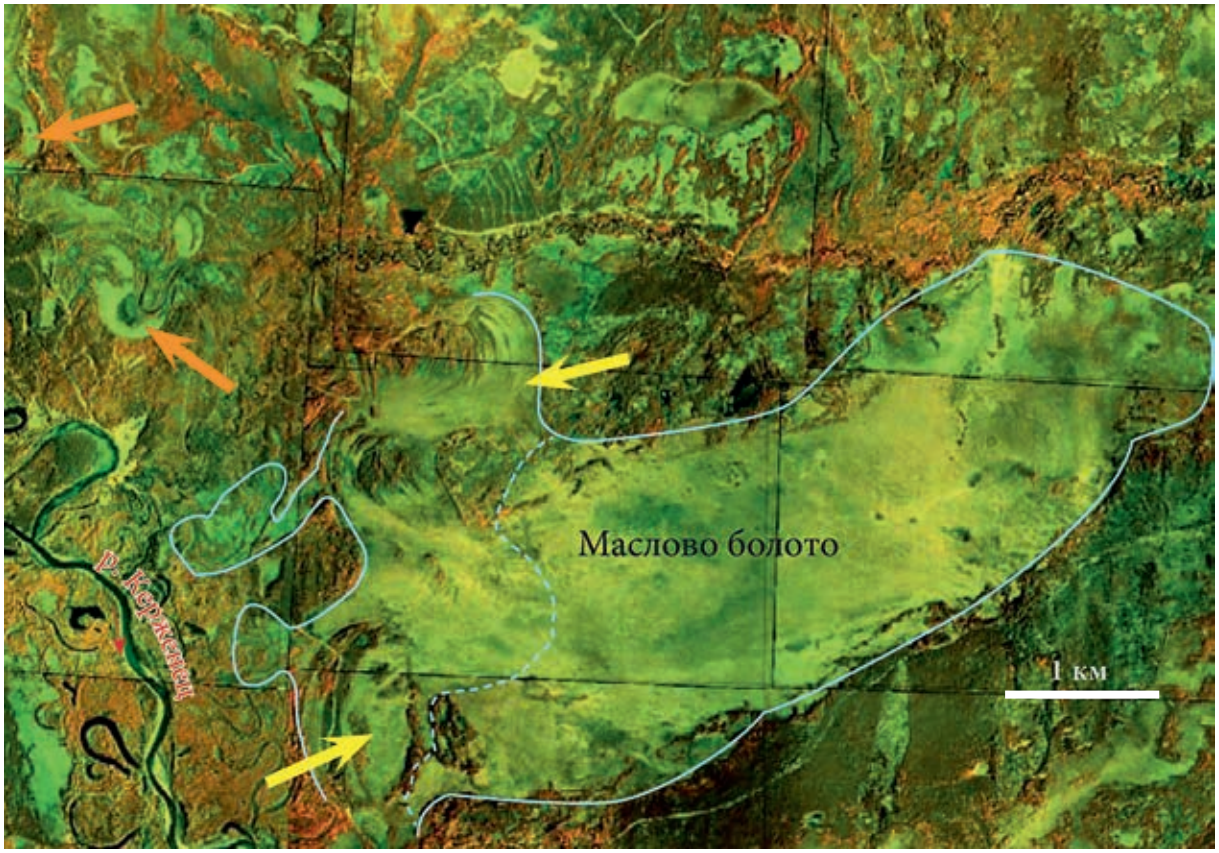


Рис. 8. Болото Маслово на аэрофотоснимках.
Примерные границы болота обведены сплошной голубой линией, пунктиром – граница долины и коренного берега на болоте; желтыми стрелочками указаны меандры древнего русла Керженца, просматривающиеся на болоте; оранжевой стрелкой – древние меандры Керженца на Вишенском болоте.

К ГЛАВЕ 2. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

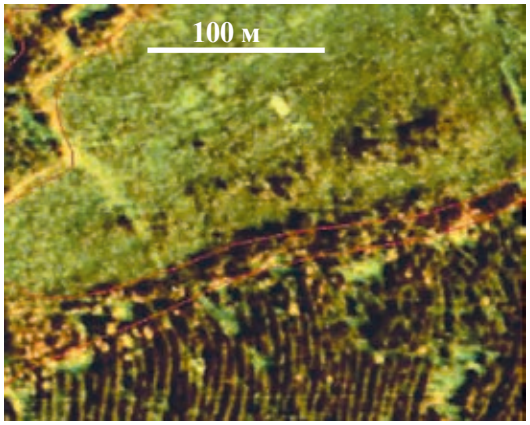


Рис. 12. Мозаичность выделов на аэрофотоснимке (фрагмент аэрофотоснимка в масштабе 1:5000)

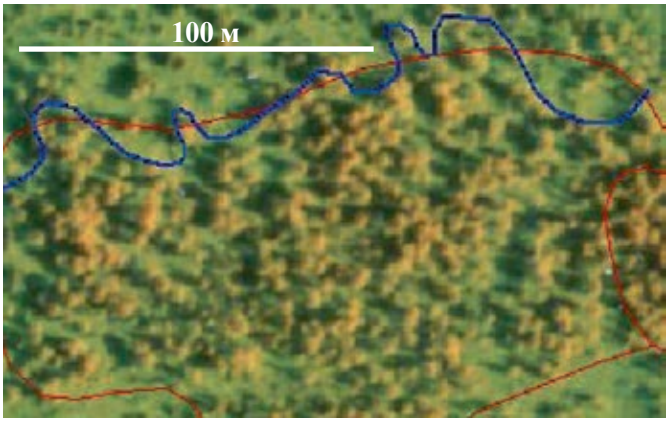


Рис. 13. Извилистость границ ассоциаций. Синей линией показана условно-реальная граница, красной – генерализованная (фрагмент аэрофотоснимка в масштабе 1:2500)

К ГЛАВЕ 3. СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА

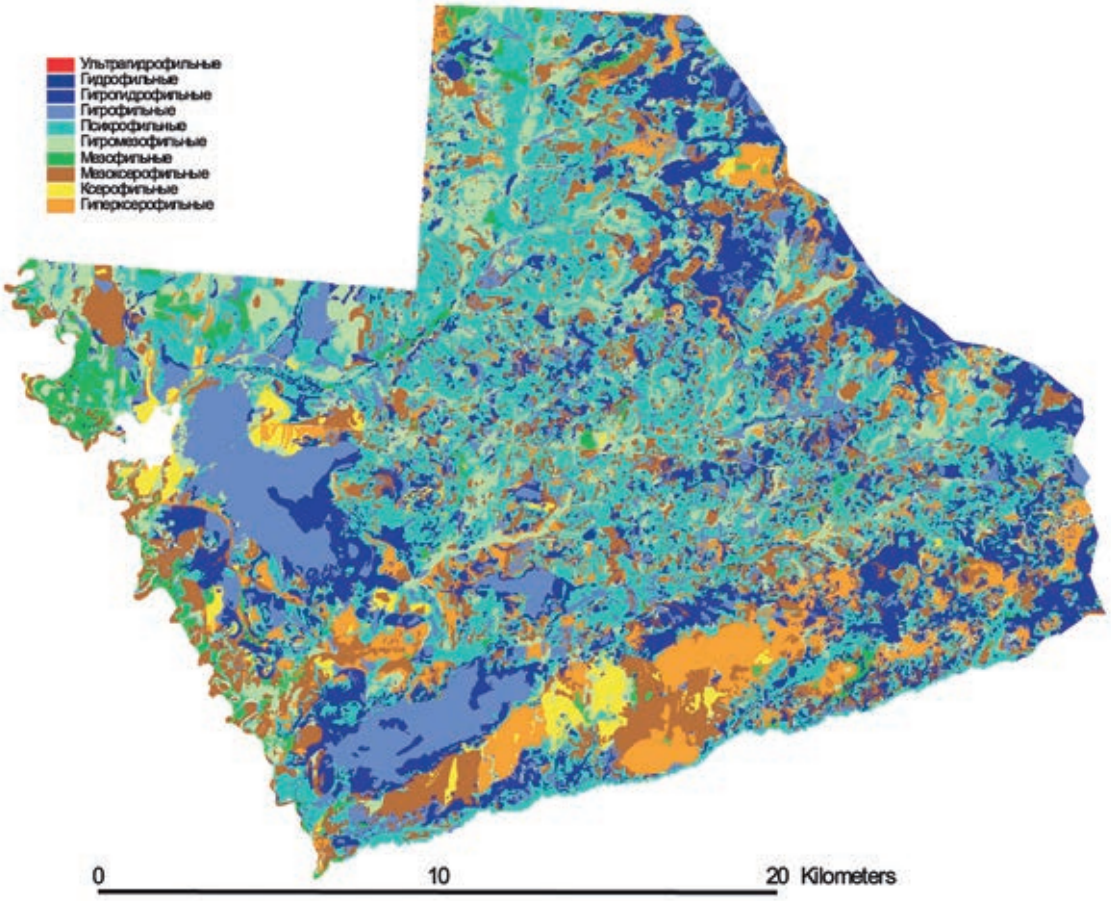


Рис. 18. Распределение местообитаний по влажности

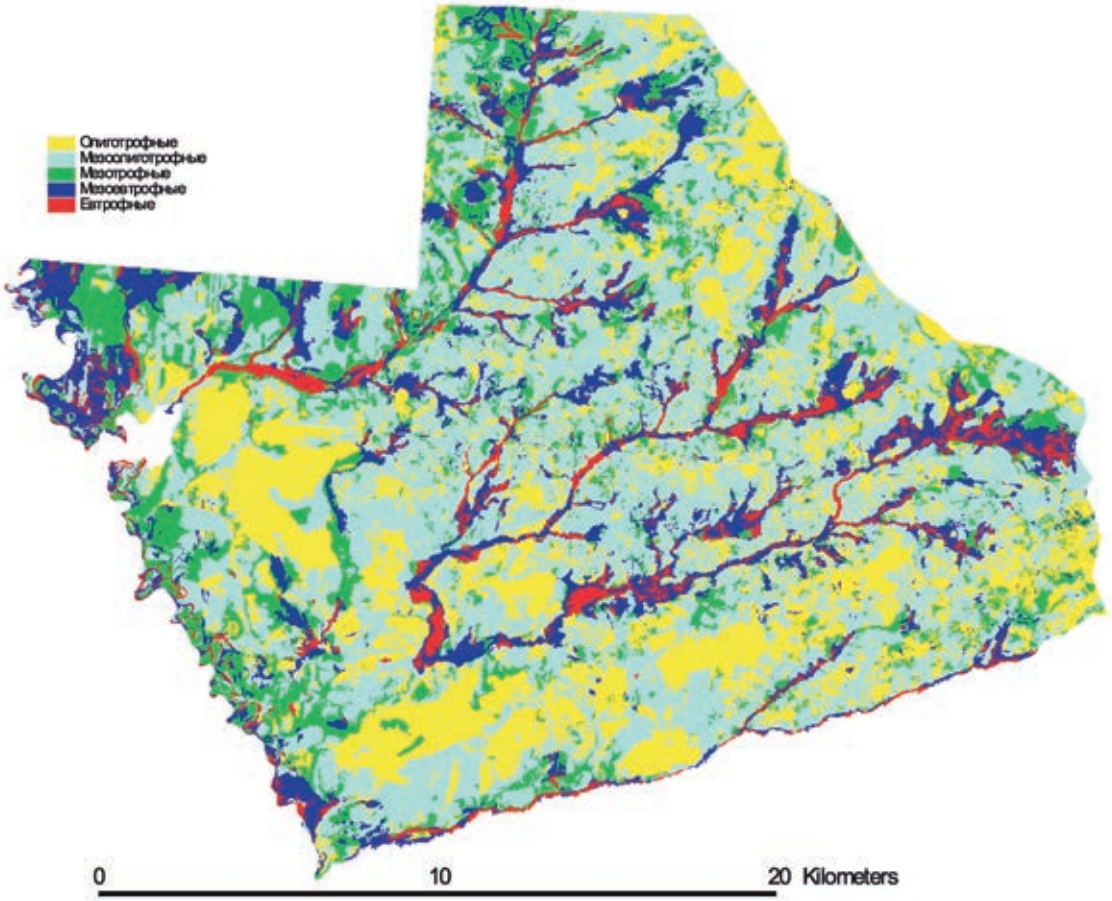


Рис. 19. Распределение местообитаний по трофности

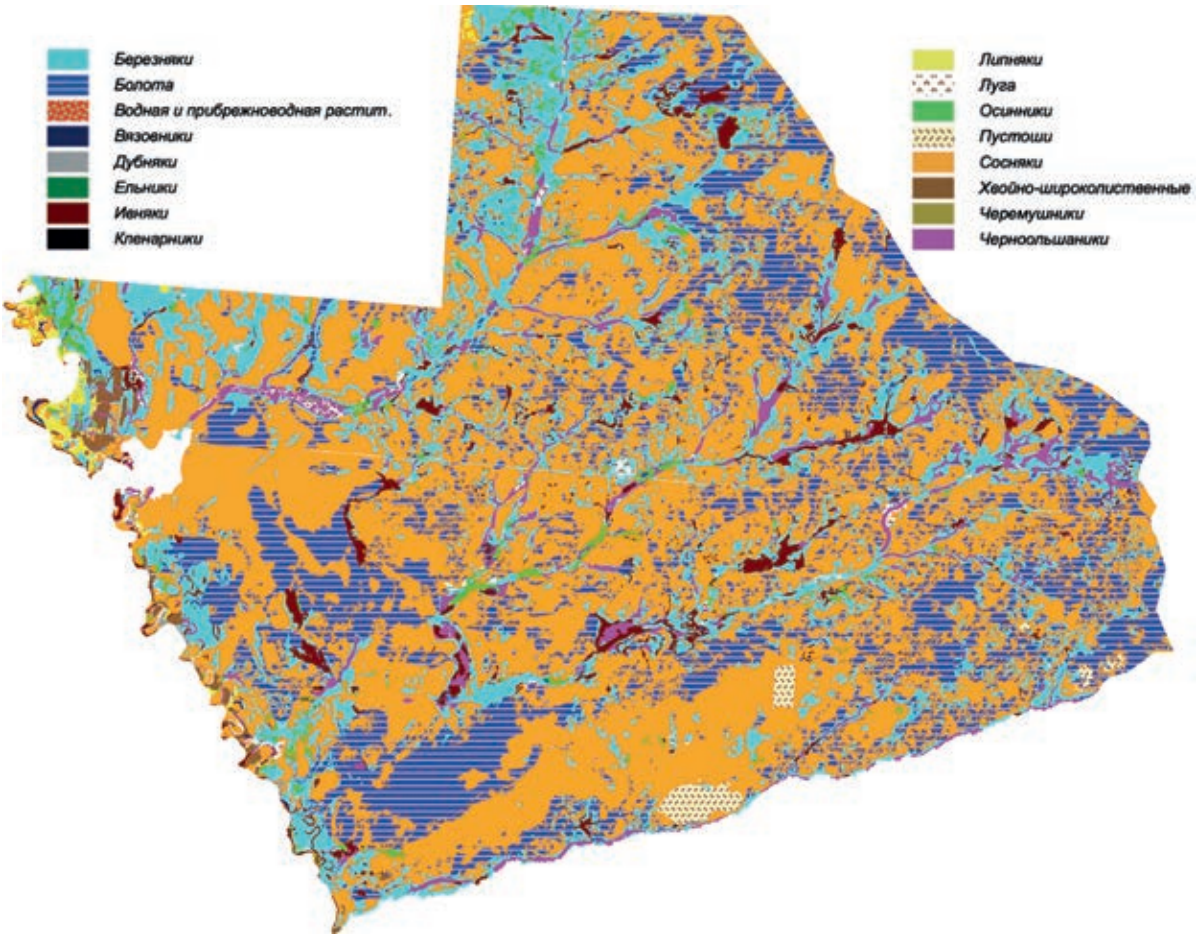


Рис. 22. Растительные формации заповедника (по состоянию на 2000 г.)

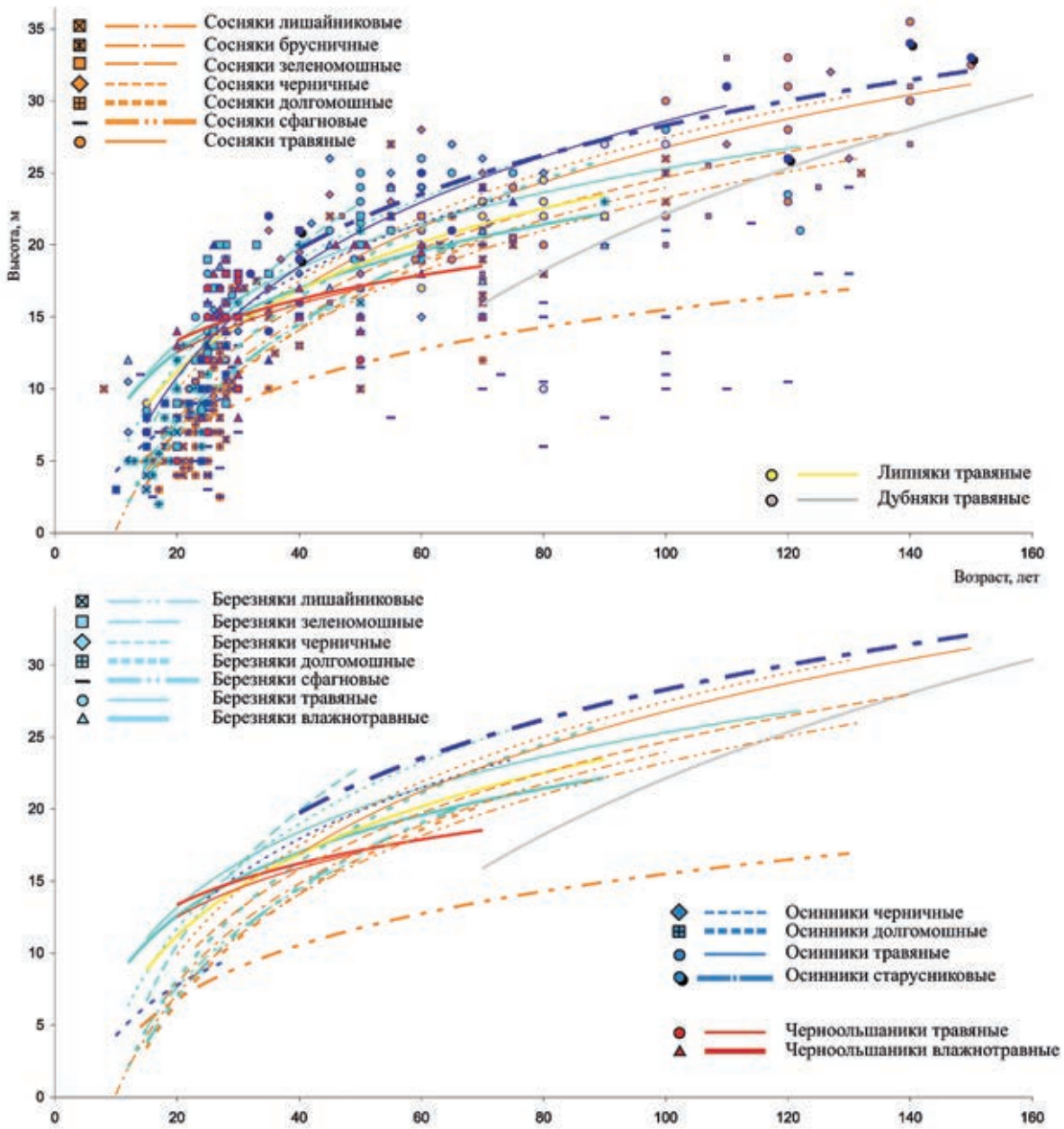


Рис. 20. Продуктивность наиболее распространенных древесных насаждений заповедника. Вверху – облака точек по каждой группе ассоциаций и кривые распределения, внизу – только кривые распределения (величину выборки по каждой группе ассоциаций см. табл. 5)

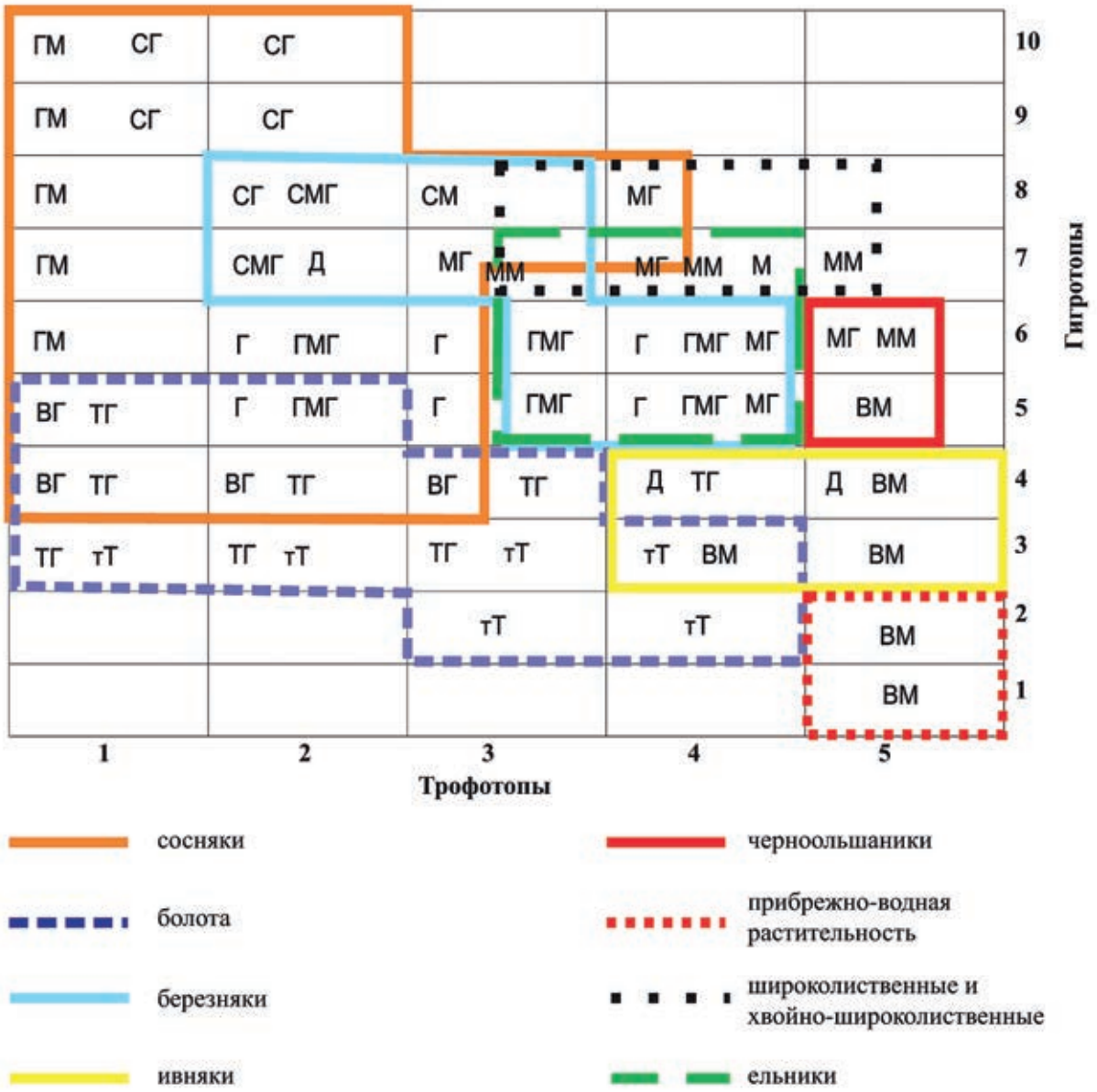


Рис. 21. Ординация основных растительных формаций и типов гумуса.
Трофотопы: 1 – олиготрофные, 2 – олигомезотрофные, 3 – мезотрофные, 4 – мезоевтрофные, 5 – евтрофные.
Гигротопы: 1 – ультрагидрофильные, 2 – гидрофильные, 3 – гигрогидрофильные, 4 – гигрофильные, 5 – психрофильные, 6 – гигромезофильные, 7 – мезофильные, 8 – мезоксерофильные, 9 – ксерофильные, 10 – гиперксерофильные. Индексы типов гумуса см. табл. 7.

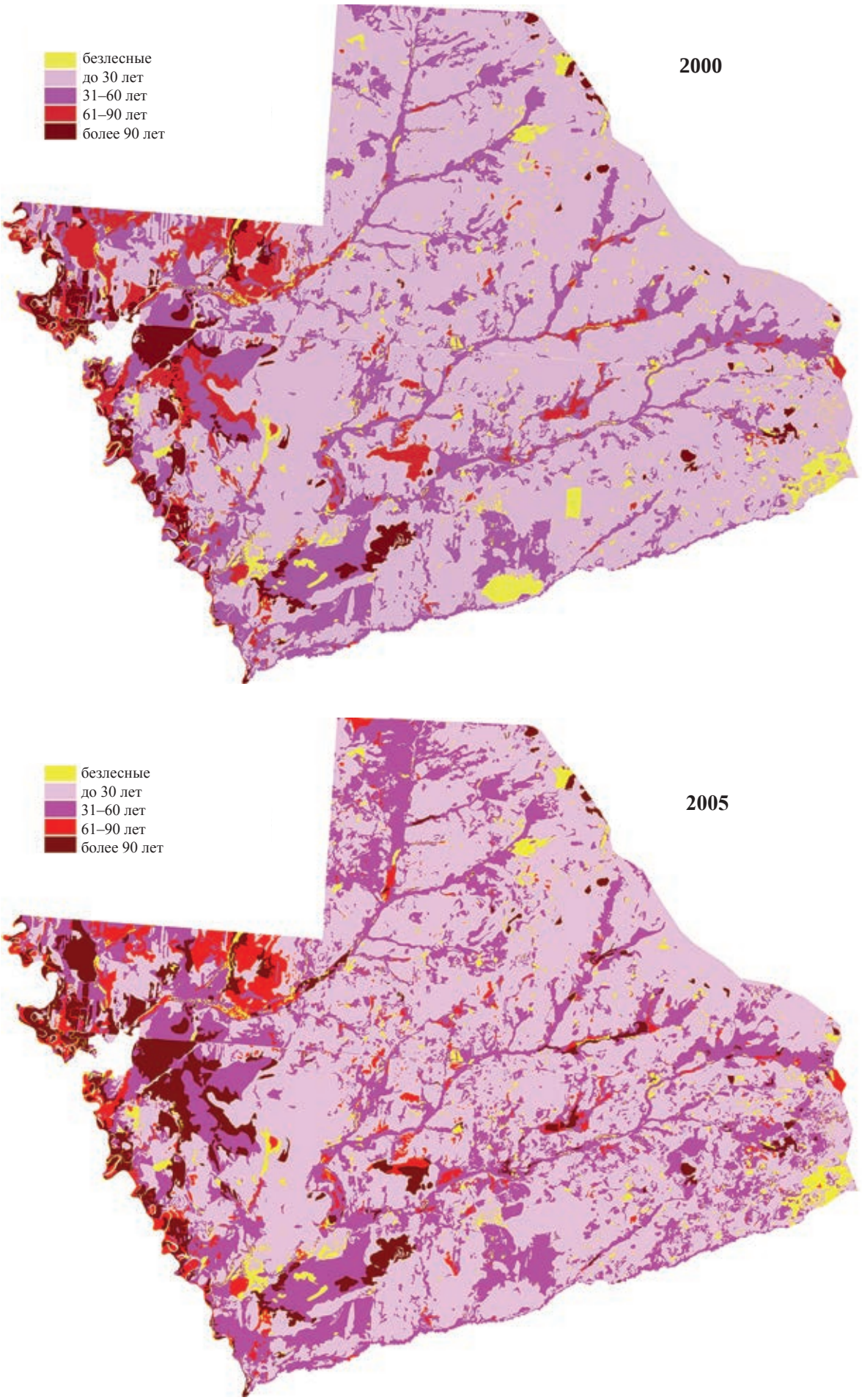


Рис. 26. Группы возраста древесных насаждений в 2000 и 2005 гг.

К ГЛАВЕ 4. ДИНАМИКА БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЗАПОВЕДНИКА

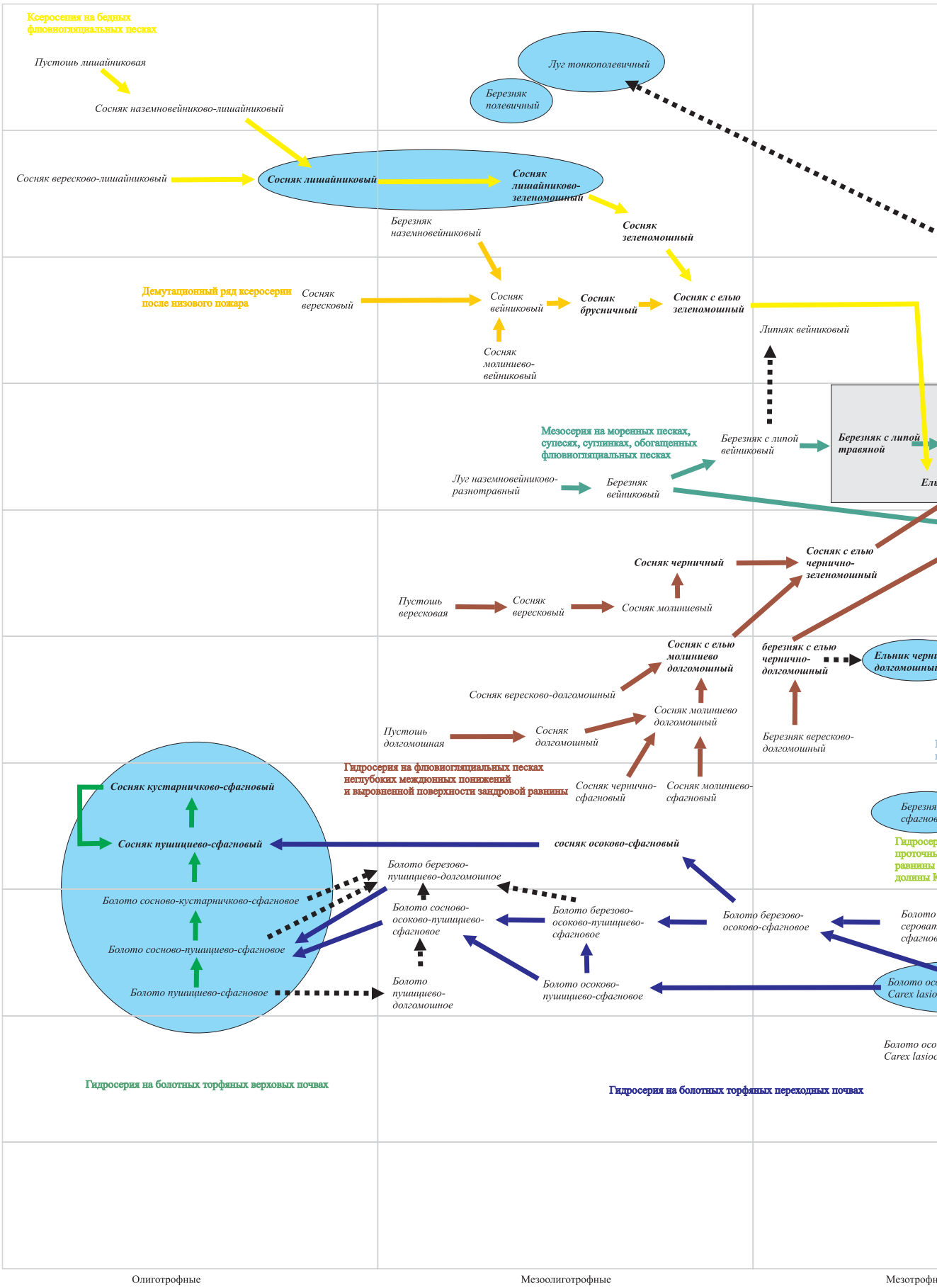
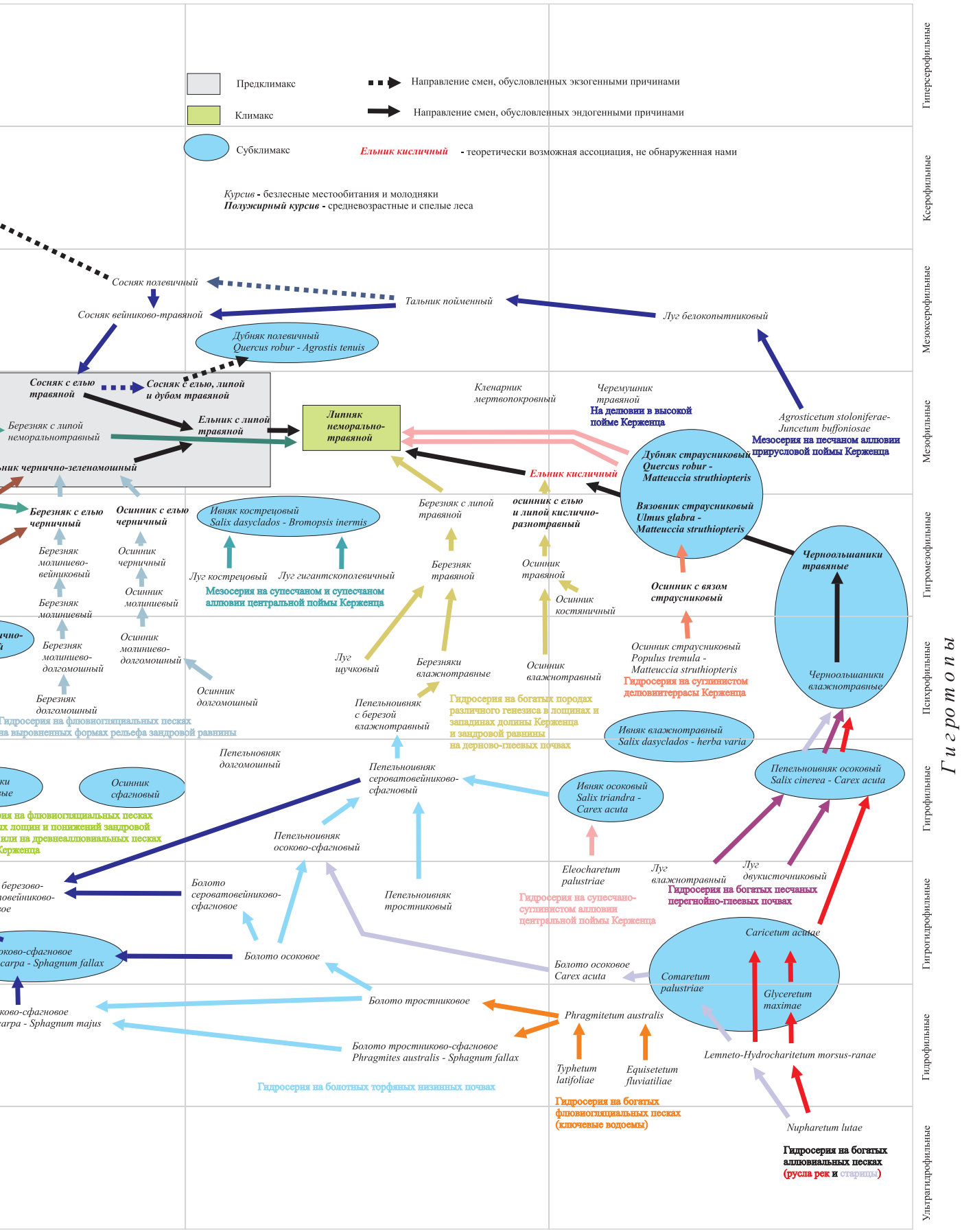


Рис. 27. Схема динамики растительности заповедника

Т р о ф о т о


Предклимакс
Климакс
Субклимакс
Направление смен, обусловленных экзогенными причинами
Направление смен, обусловленных эндогенными причинами
Ельник кисличный - теоретически возможная ассоциация, не обнаруженная нами
Курсив - безлесные местообитания и молодняки
Полужирный курсив - средневозрастные и спелые леса
Гиперсерофильные
Ксерофильные
Мезоксерофильные
Мезофильные
Гигромезофильные
Психрофильные
Гигрофильные
Гигрогидрофильные
Гидрофильные
Ультрагидрофильные
Гигротопы
Сосняк полевичный
Сосняк вейниково-травяной
Тальник пойменный
Луг белокопытниковый
Дубняк полевичный
Quercus robur - Agrostis tenuis
Сосняк с елью травяной
Сосняк с елью, липой и дубом травяной
Березняк с липой неморальнотравный
Ельник с липой травяной
Липняк неморально-травяной
Кленарник мертвопокровный
Черемушник травяной
На делювии в высокой пойме Керженца
Agrosticetum stoloniferae-Juncetum buffoniosae
Мезосерия на песчаном аллювии прирусловой поймы Керженца
Дубняк страусниковый
Quercus robur - Matteuccia struthiopteris
Вязовник страусниковый
Ulmus glabra - Matteuccia struthiopteris
Ельник кисличный
Березняк с елью черничный
Осинник с елью черничный
Ивняк кострецовый
Salix dasyclados - Bromopsis inermis
Березняк с липой травяной
Осинник с елью и липой кислично-разнотравный
Березняк молиниево-вейниковый
Осинник черничный
Березняк молиниевый
Осинник молиниевый
Березняк молиниево-долгомошный
Осинник молиниево-долгомошный
Березняк долгомошный
Луг кострецовый
Луг гигантсколевичный
Мезосерия на супесчаном и супесчаном аллювии центральной поймы Керженца
Березняк травяной
Осинник травяной
Осинник костяничный
Осинник с вязом страусниковый
Черноольшаники травяные
Черноольшаники влажнотравные
Луг щучковый
Березняки влажнотравные
Осинник влажнотравный
Осинник страусниковый
Populus tremula - Matteuccia struthiopteris
Гидросерия на сутлинистом делювиитеррасы Керженца
Осинник долгомошный
Гидросерия на флювиогляциальных песках на выровненных формах рельефа зандровой равнины
Пепельновняк с березой влажнотравный
Гидросерия на богатых породах различного генезиса в лощинах и западинах долины Керженца и зандровой равнины на дерново-глеевых почвах
Ивняк влажнотравный
Salix dasyclados - herba varia
Пепельновняк долгомошный
Пепельновняк серовато-вейниково-сфагновый
Ивняк осоковый
Salix triandra - Carex acuta
Пепельновняк осоковый
Salix cinerea - Carex acuta
Осинник сфагновый
Гидросерия на флювиогляциальных песках лощин и понижений зандровой или на древнеаллювиальных песках Керженца
Пепельновняк осоково-сфагновый
Болото серовато-вейниково-сфагновое
Пепельновняк тростниковый
Eleocharetum palustriae
Луг влажнотравный
Луг двукисточниковый
Гидросерия на богатых песчаных перегнойно-глеевых почвах
Гидросерия на супесчано-сутлинистом аллювии центральной поймы Керженца
Caricetum acutae
Болото осоковое
Болото осоковое
Carex acuta
Comaretum palustriae
Glyceretum maximae
Болото тростниковое
Phragmitetum australis
Болото тростниково-сфагновое
Phragmites australis - Sphagnum fallax
Lemneto-Hydrocharitetum morsus-ranae
Typhetum latifoliae
Equisetetum fluviatiliae
Гидросерия на болотных торфяных низинных почвах
Гидросерия на богатых аллювиальных песках (ключевые водоемы)
Nupharetum lutae
Гидросерия на богатых аллювиальных песках (русла рек и старицы)
Мезоевтрофные
Евтрофные

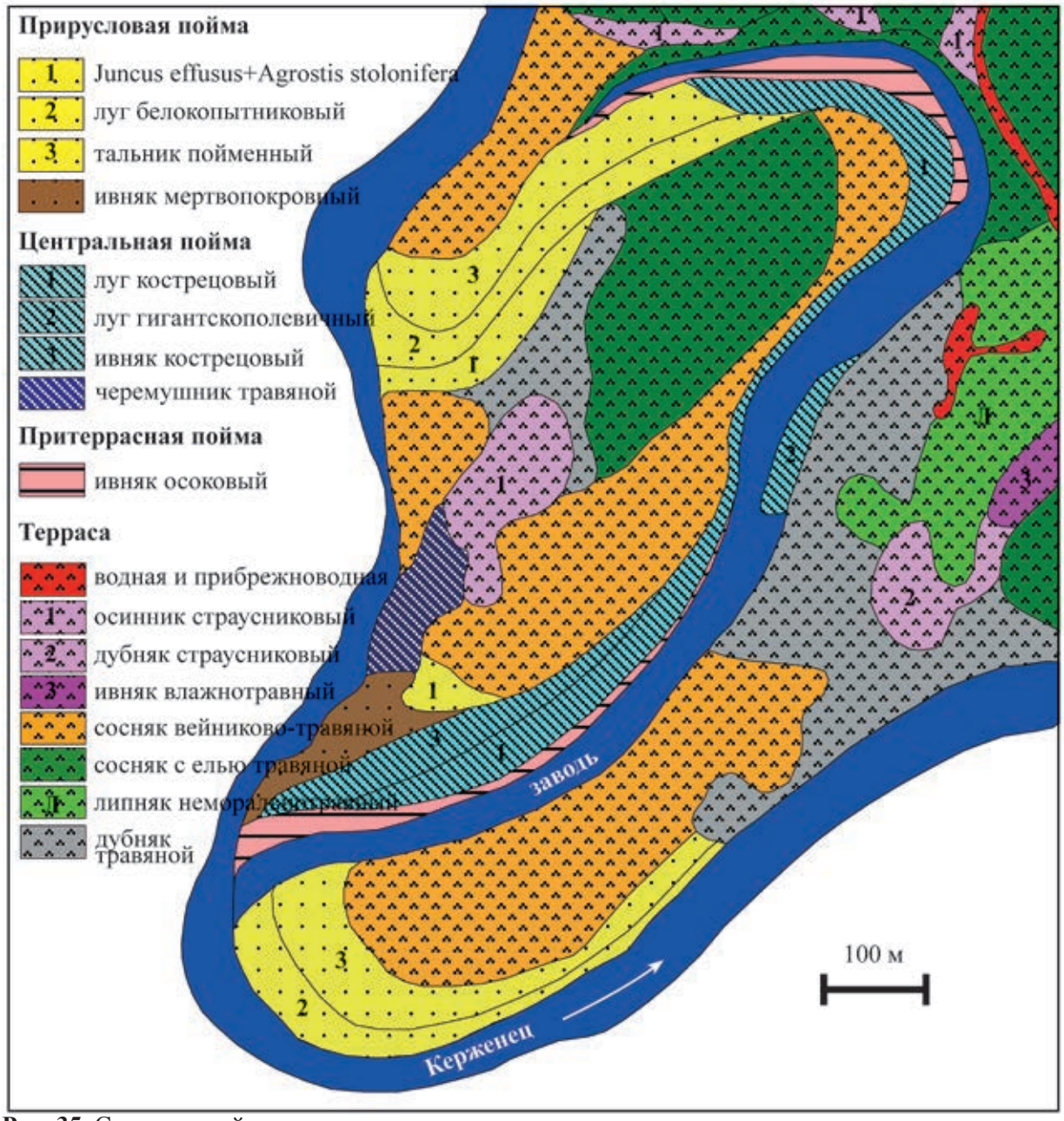


Рис. 35. Строение поймы у недавно отпочковавшегося меандра

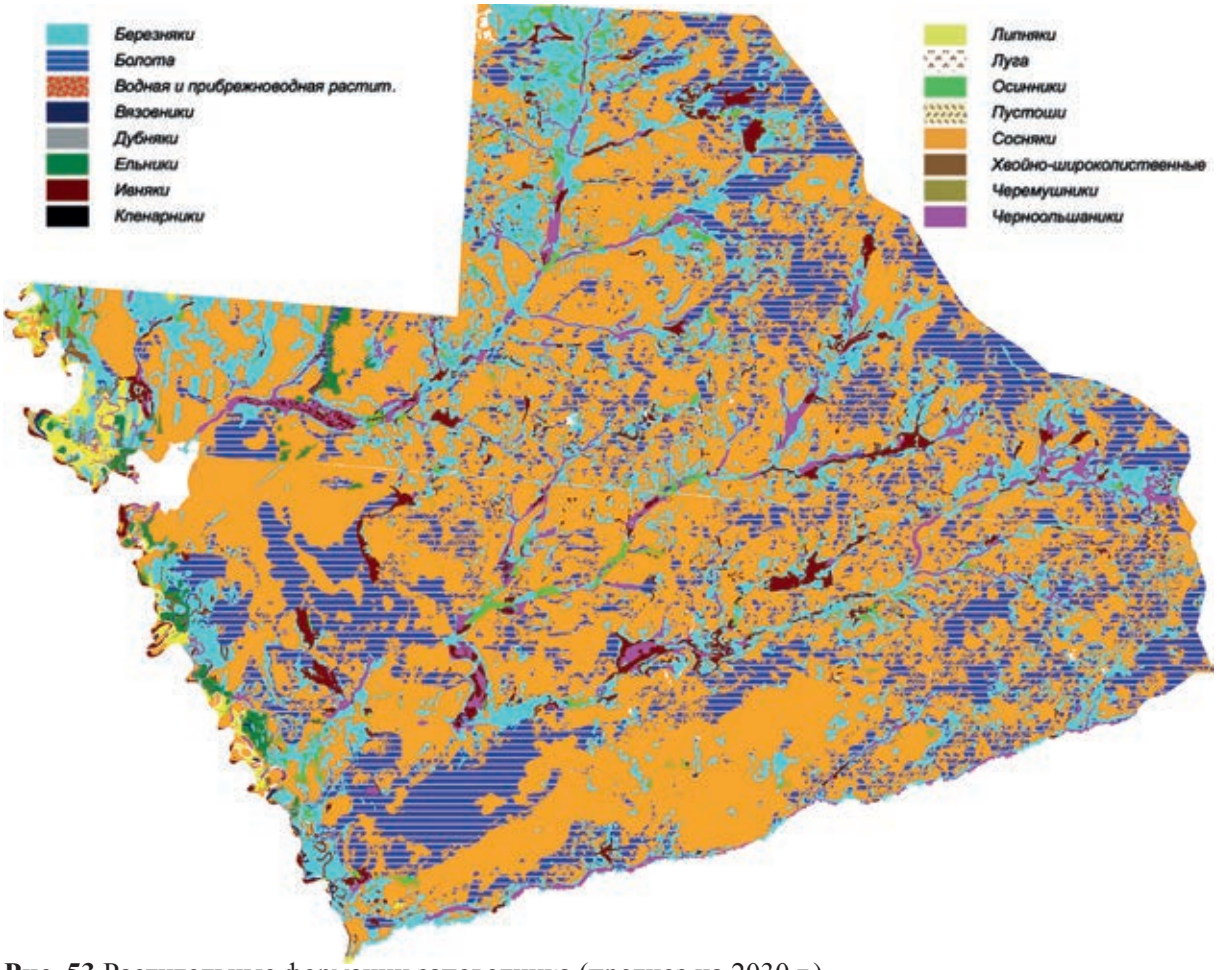


Рис. 53 Растительные формации заповедника (прогноз на 2030 г.)

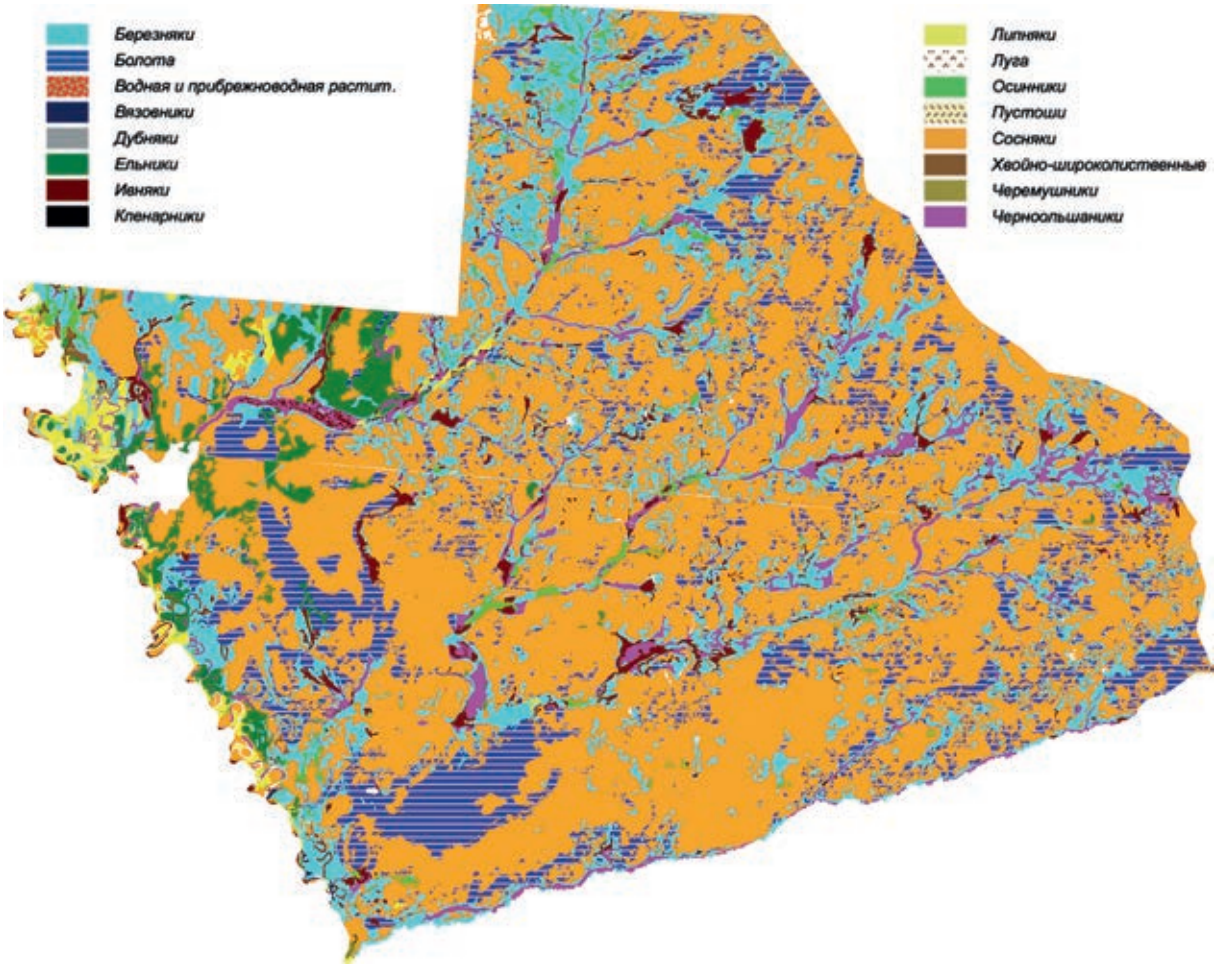


Рис. 54 Растительные формации заповедника (прогноз на 2060 г.). Обозначения см. рис. 53

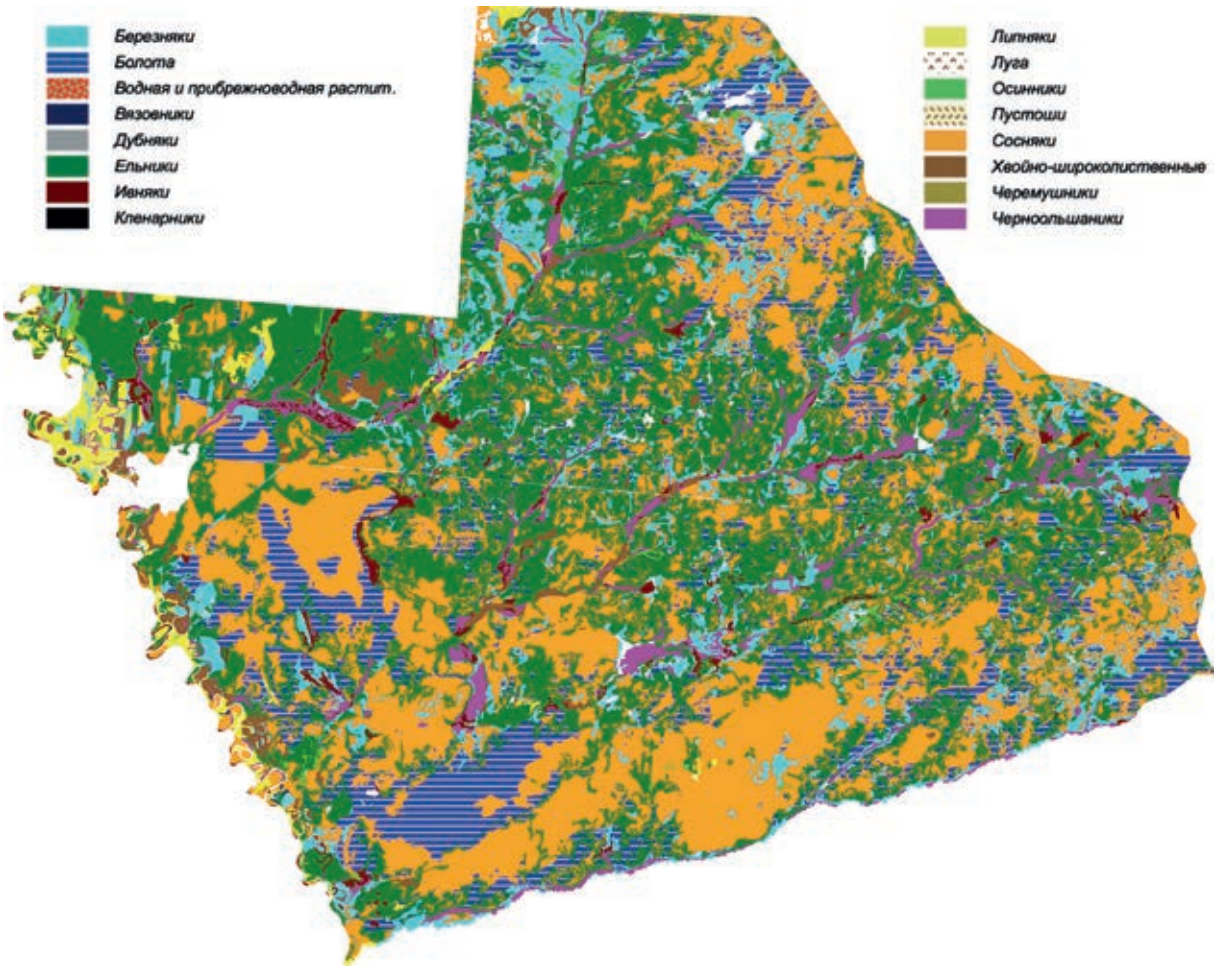


Рис. 55 Растительные формации заповедника (прогноз на 2090 г.). Обозначения см. рис. 53

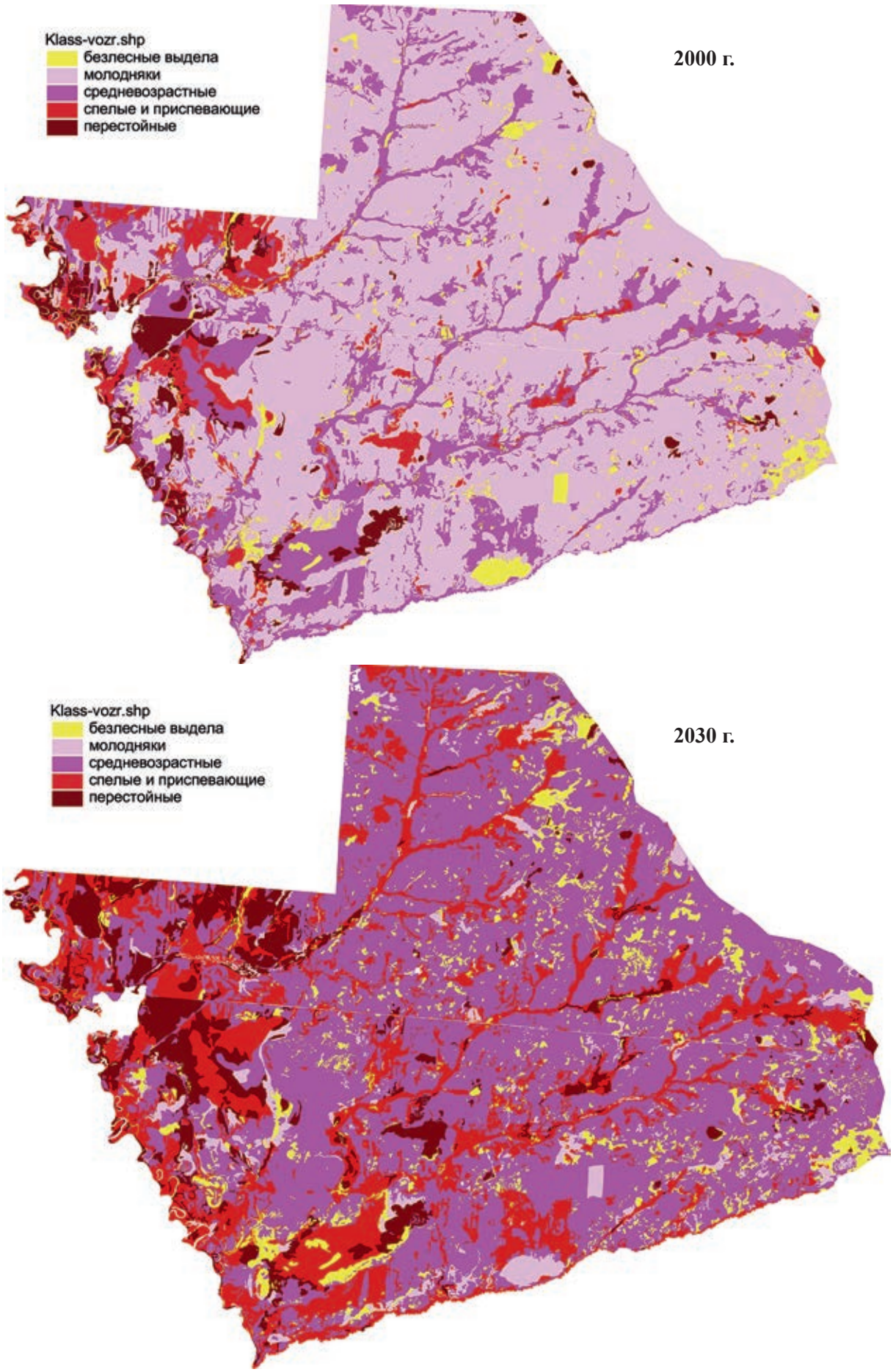


Рис. 56. Классы возраста древесных насаждений с 2000 по 2090 гг.

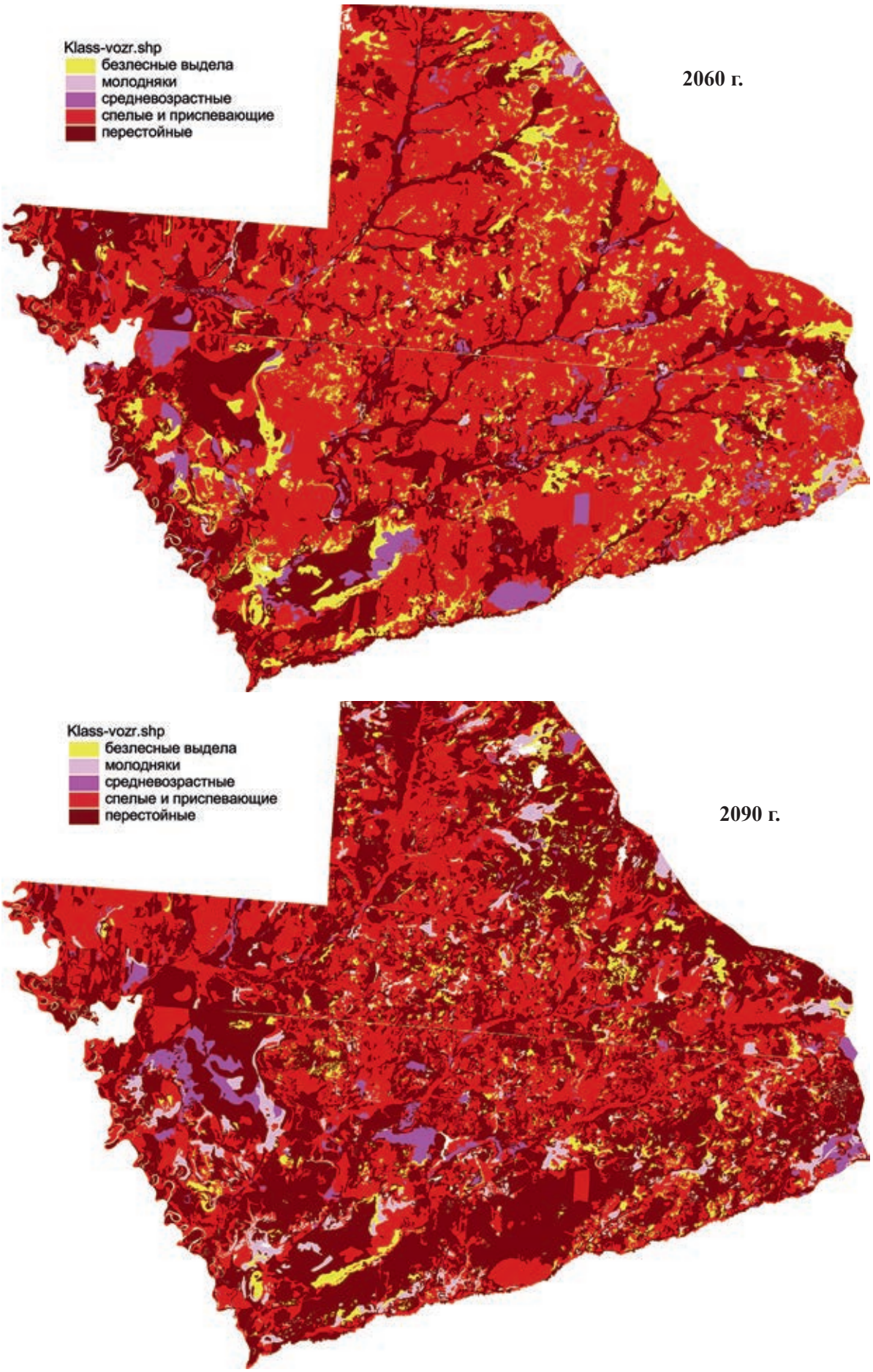


Рис. 56. Классы возраста древесных насаждений с 2000 по 2090 гг. (продолжение)