

УДК 581.524.3

© 1995

В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко, Л. А. Кирикова, Ю. И. Самойлов,  
В. И. Трофимец

### АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ В СОСНЯКЕ ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ. 1. ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА

V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, L. A. KIRIKOVA, Yu. I. SAMOYLOV,  
V. I. TROFIMETZ. AUTOGENIC SUCCESSIONS IN THE LICHEN-MOSS PINE FOREST. 1. THE  
PHYTOCENOLOGICAL ANALYSIS OF SPECIES COMPOSITION

Анализ видового состава разных фаз автогенных сукцессий представляет собой этап монографического описания лишайниково-зеленомошных сосняков. На основе изучения экологических и биологических особенностей видов и межвидовых сопряженностей выделены группы видов разных фаз сукцессий. Приведена характеристика групп.

В ранее опубликованных работах (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991; Ипатов, Герасименко, 1992) были изложены теоретические принципы и основные подходы к динамической типологии леса. Предложенную схему типа леса нельзя считать завершенной, некоторые положения и утверждения требуют дальнейшего разработок и доказательств. Предстоит выполнить монографическое описание всех основных типов леса северо-запада. Монографическое описание включает в себя всестороннее изучение типа леса: важным этапом в изучении является последовательное описание всех фаз автогенных сукцессий данного типа леса. Одним из основных компонентов сообщества, изменяющихся на разных стадиях сукцессий, а часто и определяющих разные фазы, следует считать видовой состав травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов: наличие видов, их обилие, встречаемость, жизненность. Основная задача данной работы — фитоценологический анализ видового состава этих фаз. Этот анализ можно считать первым этапом в монографическом описании типа. На следующем этапе на основе полученных знаний о сложении напочвенного покрова и взаимоотношениях определенных видов предстоит классифицировать синузии напочвенного покрова, построить и описать экотопическую систему ассоциаций.

Проведенный фитоценологический анализ включает в себя разные аспекты изучения видов, и прежде всего исследование их принадлежности к определенной фазе сукцессии, их отношения к свету, увлажнению и богатству почв, встречаемости и обилия, установление сопряженности видов и выделение групп сопряженных видов. Определив принадлежность вида к той или иной фазе сукцессии, можно отнести его к группе видов конкретного состояния растительного покрова. Каждая фаза сукцессии или стадия ряда развития сообщества характеризуется определенными составом и строением травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Стадии рядов развития различаются прежде всего степенью нарушенности растительного покрова, возрастным составом и сомкнутостью древостоя (его сквозистостью). Используя предложенную ранее терминологию стадий и рядов развития, мы выделяем группы видов, характерных для разных состояний растительного покрова.

Сильные внешние воздействия приводят к разрушению (деструкции) растительного сообщества. При этом полностью или частично уничтожаются напочвенный покров и подстилка. Виды, появляющиеся на этой стадии, отнесем к деструкционной группе. Особо выделим группу видов, поселяющихся после пожара, когда напочвенный покров и подстилка сгорели, назовем их послепожарными видами. Довольно часто во вновь формирующемся напочвенном покрове появляются виды, характерные для других типов растительности. Существуют они непродолжительное время (до смыкания древостоя). Эти виды образуют инициальную группу. Для аберрационно-демутационных рядов развития, которые представляют собой ряды восстановительных стадий с изреженным древостоем, характерна аберрационная группа видов. Группа видов, по которым определяется нормальное состояние растительности, характеризует нормальный демутационный ряд — ряд, включающий в себя стадии с предельно возможной для данного экотопа плотностью древостоя. Далее мы выделяем группу видов, характерных для климаксового состояния растительности, и разделяем ее на две подгруппы: 1) виды кульминационного климакса, 2) виды разрушающегося климакса. В состоянии кульминации климакса сообщество имеет разновозрастный или условно разновозрастный предельно плотный древостой с максимально развитым напочвенным покровом. Разрушающийся климакс — это такое состояние лесного сообщества, когда верхний ярус древостоя разрушается в связи с его биологическим старением, древостой разрежен.

В качестве модельного базового объекта мы выбрали достаточно простой объект — тип леса, развитие которого идет без смены эдификаторов, — зеленомошно-лишайниковые сосняки на песчаных почвах. В этих сообществах проведены многолетние комплексные исследования экологии и динамики всех компонентов: древостоя, синузий травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, почв. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского оз. в Олонецком р-не Карелии. Изучаемые сообщества приурочены к узкой прибрежной полосе (до 1,5 км шир. и 12 км дл.). Для этой территории характерен дюнный ландшафт, сформировавшийся под действием постоянно дующих с Ладожского оз. ветров: это система дюн из 6—8 гряд, протянувшихся с северо-запада на юго-восток. Превышения высот вершин дюн над междюнными понижениями составляют от 1 до 5 м.

Исследованы сосняки с разной степенью сомкнутости древостоя — от редких до достаточно плотных (с сомкнутостью 0,7—0,8). Древостои одновозрастные и ступенчато-разновозрастные. Максимальный возраст 120—140 лет (на первой от Ладоги облесенной дюне встречаются одиночные 200-летние сосны). Значительные площади занимают редкостойные приспевающие насаждения со вторым ярусом из сосны 30—40-летнего возраста. Довольно широко представлены молодняки разной плотности. Многие древостои неоднократно нарушались беспорядочными рубками и пожарами, сопровождавшимися полным выгоранием напочвенного покрова на больших территориях.

Мохово-лишайниковый покров образован в основном кустистыми лишайниками *Cladina arbuscula*<sup>1</sup> и *C. rangiferina* и зелеными мхами *Pleurozium shreberi* и *Dicranum polysetum*. Напочвенный покров может быть чисто лишайниковым либо зеленомошным, либо смешанным пятнистым. Травяно-кустарничковый ярус образован главным образом *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* и *Festuca ovina*. В районе исследований описаны небольшие участки с механически нарушенным напочвенным покровом и удаленной подстилкой. Обследованы также горелые участки, кострища, растительный покров на формирующейся первой дюне, примыкающей к пляжу. Приведенные далее характеристики видов основываются преимущественно на материалах наших исследований в этом районе.

<sup>1</sup> Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981), работе Г. В. Железновой (1994) и «Определителю лишайников СССР» (1978).

Прежде всего отметим, что нами зарегистрирован ряд видов, не вполне соответствующих экотопу и биотопу сухих сосняков. Это случайные виды. Как правило, они единично встречаются на первой от Ладоги (наименее закрепленной) дюне, в междюнном понижении, на вырубках и не играют заметной роли в формировании среды. К ним относятся *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Artemisia campestris*, *Campanula patula*, *Polygonum aviculare*, *Silene nutans*, *Ranunculus repens*, *Rorippa hispida*. Особое место среди случайных видов занимает ель (*Picea abies*), которая встречается единично среди наиболее старых сосен и приурочена к первой дюне. Возраст ели 30—40 лет, высота в среднем 6 м, ствол сбежистый, в первый древесный ярус не входит. На участках с развитым зеленомошным покровом ее корневая система поверхностная. Поселяется ель на сгнивших пнях, существует благодаря прикрытию почвы моховым покровом, более влажным, чем лишайниковый, и лучшему питанию за счет более мощной моховой подстилки. При освоении бедных и сухих песчаных горизонтов ель погибает. На разрушенных пнях отмечено несколько плодоносящих экземпляров *Sorbus aucuparia* высотой до 2—3 м. Этот вид также не соответствует экотопу. При типологии пятен доминирования случайные виды во внимание не принимаются. Основные виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов изучаемых сосняков приведены в табл. 1. В ней содержатся некоторые экологические и фитоценотические характеристики видов. Для всех видов были определены амплитуды варьирования увлажнения и богатства почв, в пределах которых эти виды встречаются. Были использованы шкалы Л. Г. Раменского с соавт. (Раменский и др., 1956). Анализируя шкалу почвенного богатства, можно отметить, что виды начальных стадий развития (деструкционной и инициальной групп) тяготеют (за редким исключением) к более богатым почвам. Сравнение амплитуд по шкале увлажнения позволяет выделить группу видов заключительных стадий (климаксовых), приуроченных к более влажным экотопам. Далее в табл. 1 приведены данные о варьировании сквозистости древостоя, в пределах которой встречается каждый конкретный вид. От сквозистости, как известно, зависит количество света под пологом леса. Амплитуда сквозистости вида является информативной характеристикой при определении принадлежности вида к конкретной группе. Приведены также данные о встречаемости видов, рассчитанные для 500 площадок размером 0,1 м<sup>2</sup>. Большая часть видов имеет встречаемость менее 1 %. Далее отмечено обилие вида в каждой группе разных фаз сукцессий. Обилие измерялось по шкале В. С. Ипатова с соавт. (1966): господствующие виды имеют относительное покрытие выше 66 %, согосподствующие — 33—66, наполнители — 5—33, редкие — до 5 % (от общего проективного покрытия). Проективное покрытие измерялось для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов раздельно. И наконец, в последнем столбце представлена окончательная оценка вида с точки зрения его принадлежности к той или иной группе (или нескольким группам). Эта оценка составлена на основе данных табл. 1 и результатов дополнительных исследований, которые обсуждаются в данной статье. Принадлежность некоторых видов к нескольким группам или фазам сукцессии вполне оправдана, так как невозможно провести резкую границу между разными фазами сукцессии — они плавно переходят одна в другую. Иногда фитоценотическая обстановка последующей фазы сукцессии не выходит за пределы толерантности видов предыдущей фазы. В результате популяции вида предыдущей фазы существуют, но в них отсутствует возобновление (см., например, *Arctostaphylos uva-ursi*). Нельзя, конечно, забывать, что имеются виды, в равной степени характерные для нескольких фаз (*Vaccinium vitis-idaea*). Также можно отметить, что на начальных стадиях сукцессии варьирование (в том числе и видового состава) наибольшее, последние стадии гораздо более стабильны и флористически бедны. Были выделены следующие группы видов, характерных для разных фаз автогенных сукцессий.

ТАБЛИЦА I

Характеристики основных видов разных фаз сукцессий сухих сосняков

Виды	Медианы амплитуд*		Сквозистость, %	Встречаемость, %	Группы фаз сукцессий						Эколого-фитосоциальные группы				
	увлажнение	богатство почвы			И	П	Д	А	Н	Кк		Кр			
<i>Calamagrostis epigeios</i>	67	8	50—100	1	с	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Festuca beckeri</i>	50	9	70—100	<1	с	—	—	—	—	—	—	—	—	—	И
<i>Hieracium umbellatum</i>	59	10	40—100	1	р	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	И
<i>Leymus arenarius</i>	—	—	70—100	<1	с	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	И
<i>Lathyrus maritimus</i>	—	—	100	<1	с	—	—	—	—	—	—	—	—	—	И
<i>Chamerion angustifolium</i>	62	7	70—100	<1	ед	с	—	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Erigeron acris</i>	55	11	70—100	<1	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Hieracium pilosella</i>	59	5	70—100	<1	—	ед	ед	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Pteridium aquilinum</i>	68	7	70—100	<1	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Rumex acetosella</i>	54	7	65—70	<1	—	н	—	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Rumex acetosella</i>	60	5	70—100	<1	—	ед	ед	—	—	—	—	—	—	—	Д
<i>Antennaria dioica</i>	60	5	70—100	<1	—	ед	ед	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	(53)	2	40—100	12	р	р	н	ед	—	—	—	—	—	—	ИДА
<i>Carex ericetorum</i>	51	—	60	<1	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Convallaria majalis</i>	64	9	70—100	<1	—	н	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Dianthus deltoides</i>	58	9	70—100	<1	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Festuca ovina</i>	56	6	40—100	17	—	г	с—н	ед	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Festuca ovina</i>	66	4	50—85	<1	—	р	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	—	—	60—100	<1	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Luzula pilosa</i>	68	7	40—100	<1	ед	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Solidago virgaurea</i>	67	6	55—85	1	ед	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	ДА
<i>Thymus serpyllum</i>	—	—	30—100	31	ед	г	с	ед	—	—	—	—	—	—	ПА
<i>Calluna vulgaris</i>	—	2	40—90	<1	н	н	—	—	—	—	—	—	—	—	ПИ
<i>Ceratodon purpureus</i>	—	—	70—100	<1	—	н	—	—	—	—	—	—	—	—	П
<i>Pohlia nutans</i>	—	—	40—100	<1	н	н	с	—	—	—	—	—	—	—	ДПИ
<i>Polytrichum piliferum</i>	56	5	30—95	<1	н	с	—	—	—	—	—	—	—	—	ПИ
<i>P. juniperinum</i>	66	3	30—95	<1	н	с	—	—	—	—	—	—	—	—	ИА
<i>Cladonia amaurocraea</i> , <i>C. coccifera</i> , <i>C. cornuta</i> , <i>C. crispata</i> , <i>C. deformis</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. pyxidata</i> , <i>C. verticillata</i>	—	—	60—100	<1	—	—	р	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды	Медианы амплитуд*		Встречае- мость, %	Группы фаз сукцесий							Эколо- фитосо- цические группы
	увлаж- нение	богатство почвы		И	П	Д	А	Н	Кк	Кр	
<i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladonia arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Cladonia uncialis</i>	54	—	66	—	—	Г	С	ед	С	С	АКк
<i>Empetrum nigrum</i>	87	2	13	ед	—	С	Н	ед	ед	ед	АН
<i>Lycopodium clavatum</i>	62	6	<1	—	—	ед	—	—	—	—	АН
<i>Diplazium complanatum</i>	65	4	1	—	—	ед	—	—	—	—	АН
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	72	4	45	ед	—	С	С	ед	С	С	АНКрКк
<i>Melampyrum pratense</i>	69	5	<1	—	—	ед	ед	—	ед	ед	НКр
<i>Linnaea borealis</i>	75	6	<1	—	—	—	Н	—	Н	—	НКк
<i>Maianthemum bifolium</i>	73	6	<1	—	—	—	—	—	Г	ед	НКк
<i>Tridentalis europaea</i>	77	6	<1	—	—	—	—	—	ед	ед	НКкКр
<i>Vaccinium myrtillus</i>	79	4	3	—	—	ед	С	ед	Г	С	НКк
<i>Vaccinium uliginosum</i>	85	2	<1	—	—	ед	ед	—	ед	—	НКк
<i>Dicranum polysetum</i> , <i>D. scoparium</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	70	—	60	—	—	С	Г	Г	Г	Г	НКкКр

Примечание. Группы фаз сукцесий: Д — деструкционная, П — послепожарная, И — инициальная, А — аберрационная, Н — нормальная, Кк — кульминация климакса, Кр — разрушающегося климакса. Виды (по обилию): Г — господствующие, С — сосуществующие, н — напильтели, Р — редкие, ед — единичные. \*Баллы по шкалам Л. Г. Раменского.

1. Инициальные виды: *Festuca beckeri*, *Hieracium umbellatum*, *Leymus arenarius*, *Lathyrus maritimus*, *Calamagrostis epigeios*. Все они характерны для зарастания подвижного песка. В районе исследований встречаются преимущественно на первой от берега дюне, где образуют открытые группировки.

2. Послепожарные виды: *Calluna vulgaris*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*. Эти виды массово развиваются вскоре после пожара (Корчагин, 1954). Поселение пионерных мхов — типичных эксплерентов-анемохоров — обеспечивается за счет их обильного спороношения и возможно при полном выгорании подстилки и растений нижних ярусов. Эти же мхи характерны для первых стадий восстановления надпочвенного покрова на вырубках, если обнажен минеральный грунт. Появление *Calluna vulgaris* происходит за счет почвенного банка семян, всхожесть которых стимулируется пожаром.

3. Деструкционные виды: *Chamerion angustifolium*, *Erigeron acris*, *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*, *Pteridium aquilinum*. Они появляются после разрушения напочвенного покрова и подстилки и благодаря своей эксплерентности быстро развиваются при скоплении мертвой органики в минеральной части почвы. Однако по мере обеднения почвы и формирования лишайникового и мохового покрова эти виды оказываются в неблагоприятных условиях и элиминируются. Наиболее олиготрофные *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella* сохраняются некоторое время и в лишайниковом ковре при условии невысокой сомкнутости древесного полога.

4. Деструкционно-абerrационные виды: *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*, *Antennaria dioica*, *Carex ericetorum*, *Convallaria majalis*, *Dianthus deltoides*, *Thymus serpyllum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*. Они в обилии развиваются после разрушения покрова. Имея широкую амплитуду по сквозистости, успешно растут под пологом древостоя, особенно разреженного, но сохраняются и при высокой сомкнутости. *Arctostaphylos uva-ursi* активно развивается и на инициальных стадиях, когда его разрастанию, видимо, способствует постоянное присыпание побегов песком, однако, как и остальные виды группы, характерен при демутиациях и сохраняется вплоть до завершающих этапов смен.

5. Инициально-абerrационные виды. К ним относятся лишь бокальчато-трубчатые лишайники (*Cladonia* sp. sp.), произрастающие в основном на разрушающейся древесине, сучьях, хвойном опаде, на незаросшей постилке, иногда — поверх отмирающего *Polytrichum piliferum*.

6. Абerrационно-климаксовые виды. Они характерны для сообществ с разреженным древостоем. К ним мы относим *Empetrum nigrum* и кустистые лишайники. Видимо, к этой группе тяготеют и плауны (*Lycopodium clavatum*, *Diphasiastrum complanatum*).

7. Нормально-климаксовые виды. Эти виды приурочены к насаждениям с плотным древостоем. К этой группе относятся *Melampyrum pratense*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, зеленые мхи. *Vaccinium vitis-idaea* характерен для трех фаз сукцессий — абerrационной, нормальной и климаксовой.

Для обоснования выделения эколого-фитоценологических групп видов, их интерпретации, оценки соотношения групп в динамических рядах, определения диагностической ценности видов при классификации пятен анализа данных, содержащихся в табл. 1, недостаточно. Важным фактором, по которому определяется экологическая обстановка под пологом леса, является сквозистость древесного полога. Со сквозистостью тесно связаны световой и термический режимы, распределение осадков под пологом древостоя (Цельникер, 1969). Можно считать, что виды, изменяющие свои постоянство и проективное покрытие вдоль градиента сквозистости, представляют диагностическую ценность. Общая картина поведения основных групп и отдельных видов в условиях разной сквози-

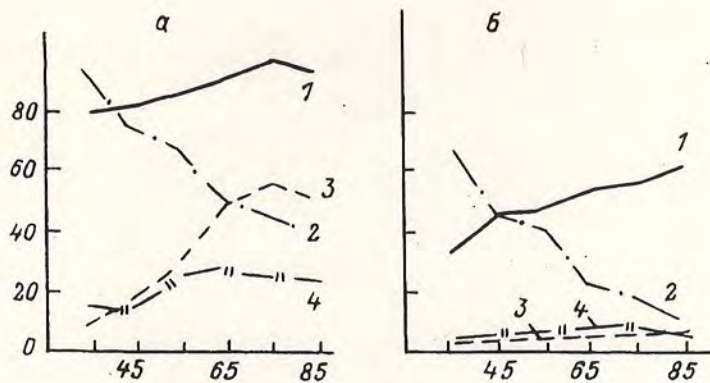


Рис. 1. Связь постоянства (а) и проективного покрытия (б) основных групп напочвенного покрова со сквозистостью древостоя.

1 — кустистые лишайники; 2 — зеленые мхи; 3 — бокальчатые кладонии; 4 — пионерные мхи. По оси абсцисс — сквозистость, %; по оси ординат — постоянство, % (а); проективное покрытие, % (б).

стости представлена на рис. 1 и 2. Для построения линий регрессии использованы данные 700 описаний напочвенного покрова на площадках размером 0.1 м<sup>2</sup>. Сквозистость определяли на высоте 50 см, она характеризует световой поток и температурный режим на площадках указанного размера (Ипатов и др., 1979). Анализируя зависимость постоянства и обилия видов от сквозистости древостоя, можно констатировать следующее. Бокальчатые кладонии и пионерные мхи хотя и встречаются чаще при высокой сквозистости, во всем ее диапазоне они малолюбимы (рис. 1), поэтому не имеют диагностической ценности при выделении пятен и соответствующих им стадий сукцессии вне выгоревших и разрушенных участков. Кустистые лишайники во всем диапазоне сквозистости имеют высокую встречаемость, однако с уменьшением сквозистости их проективное покрытие существенно уменьшается. Обилие зеленых мхов, напротив, увеличивается при уменьшении сквозистости, т. е. эти синузии комплементарны. Очевидно, их диагностическая функция может быть существенной.

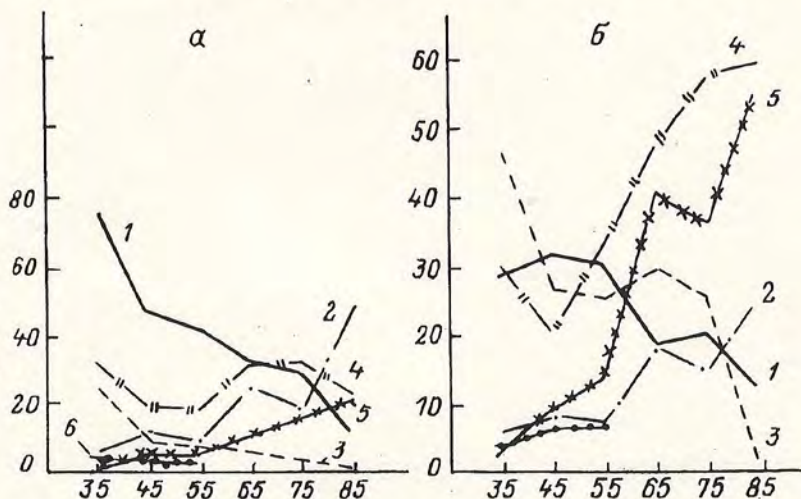


Рис. 2. Связь постоянства (а) и проективного покрытия (б) кустарничков и трав со сквозистостью древостоя.

1 — *Vaccinium vitis-idaea*; 2 — *Festuca ovina*; 3 — *Empetrum nigrum*; 4 — *Calluna vulgaris*; 5 — *Arctostaphylos uva-ursi*; 6 — *Vaccinium myrtillus*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Изменение проективного покрытия кустарничков в зависимости от освещенности и количества осадков

Виды	Изменение проективного покрытия при освещенности				
	0.8	0.7	0.5	0.3	0.1
	I				II
<i>Calluna vulgaris</i>	-12	-9	-69	-98	-100
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+66	+67	-43	-60	-88
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+23	+12	+14	-45	+41

Примечание. Указано изменение проективного покрытия за 1 год в % от исходного. Освещенность приведена в долях от единицы к освещенности под пологом сосны со сквозистостью 60—70 %. I — все осадки проникают в поверхностный слой напочвенного покрова; II — осадков не более половины от I.

На рис. 2 показана связь со сквозистостью основных видов травяно-кустарничкового яруса. У *Arctostaphylos uva-ursi* и *Festuca ovina* с увеличением сквозистости встречаемость и обилие возрастают, чем подтверждается приуроченность этих видов к аберрационным состояниям сообществ. *Calluna vulgaris* имеет довольно стабильную встречаемость во всем диапазоне сквозистости, но обилие его с увеличением сквозистости возрастает. Поэтому диагностическую ценность показателя аберрационных состояний вереск приобретает лишь при высоком проективном покрытии. Хотя встречаемость *Vaccinium vitis-idaea* и снижается при увеличении сквозистости, его обилие изменяется незначительно. По существу этот вид является характерным для всех состояний сосняков. *Empetrum nigrum* связан с аберрационными состояниями, и в большей степени — с нормальными рядами развития. *Vaccinium myrtillus* является видом сосняков высокой сомкнутости — нормальных рядов развития и климаксовых.

Дополнительные сведения о фитоценологической специфике основных кустарничков *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* получены в результате экспериментов с ограничением светового довольствия. Под разреженным пологом сосны (сквозистость 60—70 %) проводилось затенение напочвенного покрова стеклами и полиэтиленовой пленкой с разным числом ее слоев. При этом обеспечивалось поступление осадков на почвенную поверхность. Оценивалось проективное покрытие кустарничков до опыта и через 1 год после затенения. Результаты эксперимента представлены в табл. 2. Анализируя их, можно заключить, что *Calluna vulgaris* относится к светолюбивым растениям и, бесспорно, является аберрационным видом. *Vaccinium myrtillus* — тенелюбивый вид, однако при очень сильном затенении его обилие снижается. Это действительно вид нормальных рядов развития и кульминации климакса. Можно констатировать, что *Vaccinium vitis-idaea* выносит еще более высокое затенение, чем черника, при этом его проективное покрытие увеличивается (за исключением одного случая). Интересно, что при половинном световом довольствии и двукратном снижении количества осадков проективное покрытие брусники увеличивается более резко. Это объясняется ослаблением конкуренции с черникой. Корневые системы черники и брусники находятся в одном горизонте, в основном в подстилке (Кирикова, 1970), а проективное покрытие черники в этих условиях снижается. У черники и брусники подобных отношений с вереском в жесткой форме наблюдаться не должно, поскольку корневая система вереска располагается в более глубоких слоях, в минеральных горизонтах (Кирикова, 1983).

Изучение адаптивной стратегии *Festuca ovina* и *Arctostaphylos uva-ursi* позво-



ляет получить дополнительную информацию о фитоценотической значимости этих видов. Оба вида обильно развиваются после деструкций растительного покрова и сохраняют значительное обилие после его восстановления. При полном разрушении напочвенного покрова, в частности на вырубке, снос органических остатков и семян осадками и талыми водами в понижения микрорельефа способствует массовому возобновлению овсяницы овечьей. За 2—3 года ее проростки развиваются в мощные генеративные особи, создающие огромный запас семян — порядка 200 тыс. на 1 м<sup>2</sup>. Особи первой деструкционной волны возобновления быстро стареют и на 7—9-й год отмирают. Однако в этот период численность подроста овсяницы сохраняется на высоком уровне (70—150 шт./м<sup>2</sup>), из них формируется популяция второй волны. По-видимому, особи этой популяции имеют большую длительность жизни (до 20 лет) и участвуют в образовании покрова на разных стадиях восстановительных смен. При изучении взаимоотношений овсяницы с кустистыми лишайниками выявлено, что в начальном периоде демутации она выступает в роли эдификатора и благоприятствует разрастанию лишайниковых латок (Самойлов, 1980). По мере развития лишайников положение изменяется: ограничиваются возможности возобновления овсяницы и снижается жизнеспособность взрослых особей. Последнее обусловлено воздействием лишайникового ковра на форму роста: при «наползании» латок лишайников на плотнoderновинные (нормальные для этого вида) особи овсяница образует удлинённые наземные побеги, направленные в свободные от лишайников места. Формируются рыхлокустовые особи, доля участия которых тесно связана с покрытием лишайников (коэффициент корреляции  $r = 0.91$ ) (Самойлов, Тархова, 1984). Средний вес одной генеративной особи в этих условиях в 5 раз ниже веса особи на 2—3-летней вырубке, но плотность популяции при этом меняется незначительно, за счет появления подроста в просветах лишайникового ковра возрастной спектр остается близким к нормальному. Таким образом, в ходе аберрационной демутации *Festuca ovina* устойчиво сохраняется в покрове благодаря фитоценотической патиентности. Отметим, что овсяница встречается и в нормальном ряду развития даже после формирования сплошного мохового покрова. Здесь она образует наземные побеги (15—25 см дл.), пронизывающие моховой ковер. Но плотность популяции уже низкая, возобновление практически отсутствует, генеративные особи редки. Поэтому овсяницу овечью следует отнести к деструкционно-аберрационным видам.

*Arctostaphylos uva-ursi* поселяется на обнаженном (первично или в результате деструкции) песчаном грунте. В этих условиях молодые особи быстро превращаются в плотные куртины, состоящие из периферийной зоны, образованной удлинёнными горизонтальными побегами, и внутренней зоны, образованной короткими вертикальными побегами, густота которых достигает 20—30 на 100 см<sup>2</sup>, а проективное покрытие — 60—78 %. На этой стадии куртины ценотически замкнуты. Если местообитание не подвергается повторной деструкции, вызывающей «омоложение» куртин, то с 12—15-летнего возраста в центре куртины появляется разреженная зона отмирания побегов и накопления опада, а позднее и 4-я зона — зона деградации, почти лишённая живых побегов. Куртины становятся кольцеобразными: от периферии к центру покрытие зеленых побегов снижается (коэффициент корреляции  $r = -0.81$ ), а покрытие опада увеличивается ( $r = 0.79$ ) (Самойлов, Тархова, 1989). Такие стареющие куртины имеют возраст 17—40 лет. К этому времени вокруг куртин восстанавливается напочвенный покров, обычно лишайниковый, так как при усилении затенения древостоем толокнянка деградирует раньше. Внутри куртин рост лишайников подавляется обильным листовым опадом, и только в центре (4-я зона) происходит вторичное разрастание кустистых кладан. С ослаблением средообразующего влияния толокнянки эта зона быстро расширяется, тогда как радиальному росту куртин препятствует фоновый лишайниковый ковер. В итоге покров лишайников смыкается, оставляя на поверхности узкое кольцо живых побегов толокнян-

ки. По-видимому, длительность жизни *Arctostaphylos uva-ursi* зависит от скорости и направления смен: она резко сокращается в нормальном ряду и достигает 40—60 лет в аберрационном. Таким образом, являясь инициально-деструкционным видом, толокнянка участвует в формировании живого покрова в течение всего периода аберрационной демутации.

Особый интерес представляют взаимоотношения моховых и лишайниковых синузий. Эти синузии образуют в различных сочетаниях сплошной покров и, формируя биотоп, в значительной мере влияют на развитие трав и кустарничков и в некоторой степени — на жизненность сосны. Синузии кустистых лишайников независимо от комбинации образующих их видов одинаково трансформируют среду обитания. То же относится и к зеленым мхам. Взаимодействуют синузии кустистых лишайников и зеленых мхов как единое целое. Соотношение в напочвенном покрове синузий кустистых лишайников и зеленых мхов (и их взаимодействие) регулируется древостоем, а конкретнее — сквозистостью древостоя. С уменьшением сквозистости сокращается световой поток, уменьшается количество осадков, проникающих к напочвенному покрову, снижаются экстремальные температуры (колебания температуры становятся меньше), возрастает влажность воздуха (Ипатов и др., 1979). Выше была показана комплементарность лишайниковых и моховых синузий по отношению к сквозистости.

Специальные исследования микроклимата местообитаний этих синузий показали, что в средних условиях освещенности и термического режима произрастают оба типа синузий. Но в этих условиях лишайниковые синузии приурочены к элементам мозаики среды с меньшей относительной влажностью воздуха, но более обеспеченным теплом. Резкие различия синузий наблюдаются в крайних условиях: на открытых сухих местах (особенно на вершинах дюн), в солнечную погоду интенсивно прогреваемых, произрастают только лишайники, в затененных местах с большой относительной влажностью (особенно в междюнных понижениях) — синузии зеленых мхов (Ипатов, Тархова, 1980).

Однако эксперименты позволили установить, что сильное затенение и вызванные им изменения микроклимата сами по себе не являются неблагоприятными для развития кустистых лишайников. В произведенных нами опытах в зоне затенения поваленными стволами прирост лишайников (*Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*) оказался на 13 % больше, чем на открытом месте (Ипатов, Кирикова, 1984).

В других опытах с пересадкой «ковриков» и «латок» *Cladina arbuscula* в типичные для зеленых мхов условия (сквозистость древостоя 29 %) прирост лишайников на 15 % превышал прирост в контроле. Более того, в вариантах, когда вокруг пересаженных ковриков и латок была оголенная от мха территория, синузии лишайников разрастались (Ипатов, Тархова, 1983). Такую реакцию лишайников легко объяснить тем, что их водный режим почти полностью зависит от окружающей среды, а активный рост может происходить только в период насыщения таллома влагой (Корчагин, 1960). При высокой влажности и затенении обеспечивается более длительное нахождение лишайника во влажном состоянии. Очевидно, что условия, создаваемые низкой сквозистостью, более благоприятны для лишайников, чем условия высокой сквозистости, при которой лишайники преобладают по обилию и встречаемости. Аутоэкологическая амплитуда лишайников охватывает весь диапазон условий, формирующихся в сосняках и на вырубке. В тех же опытах было показано, что пересаженные латки (0.01 м<sup>2</sup>) лишайника в контакте с зеленым мхом (*Pleurozium schreberi*) за 4 года прорастают мхом и полностью исчезают, а площадь лишайниковых ковриков (0.1 м<sup>2</sup>) сокращается в 5 раз за счет замещения мхом. Это явление объясняется тем, что годовой прирост *Pleurozium schreberi* в 2 раза больше, чем у *Cladina arbuscula*. К тому же слоевище лишайника, находясь во влажном ковре мха, «раскисает» в нижней своей части и оседает (в моховом ковре высокая влажность сохраняется дольше, чем в лишайниковом; см.: Ипатов, Тархова, 1982).

ТАБЛИЦА 3

Мозаика напочвенного покрова при сменах моховых и лишайниковых синузий в сосняке лишайниково-зеленомошном

Изменение условий произрастания	Затенение			Освещение		
	Сквозистость, %	30—50			40—80	
Возраст древостоя, лет	30—40			130		
Разрастаются	Мхи			Лишайники		
Синузии	Моховые	Лишайниковые	Диффузные	Моховые	Лишайниковые	Диффузные
Средний линейный размер синузий, см	44±8	70±18	20±6	16±4	10±2	11±1
Число наблюдений	55	44	53	411	300	228
Занимаемая площадь, %	40	44	16	50	30	20
Мощность подстилки, см	3.3±0.3	1.9±0.1	2.6±0.6	3.4±0.2	2.8±0.3	3.6±0.4

При пересадке ковриков зеленого мха в лишайниковые синузии в условия низкой сквозистости мох продолжает расти, тогда как пересадка его в лишайники, занимающие открытое место (сквозистость 90 %), приводит к гибели мха в течение одного вегетационного сезона. Лишь отдельные веточки мха с северной стороны моховой «подушки», защищенные от солнца, сохранялись живыми в течение 2 лет после пересадки. Температура поверхности мха в отдельные дни достигала 42 °С. При постоянном искусственном дождевании и температуре около 40 °С мох погибал также в 1-й год. Очевидно, что в условиях исследований экологическая амплитуда у зеленых мхов уже, чем у кустистых лишайников: микроклимат, создающийся при большой сквозистости, находится за пределами толерантности зеленых мхов. Тот факт, что мхи встречаются при сквозистости, близкой к сквозистости открытого места (табл. 1), объясняется наличием локально затененных мест около лежащих на земле стволов, пней, под кронами кустарничков. Благоприятное влияние локального затенения видно из следующего примера. Отношение толщины бурой (нижней, отмирающей) части мхов к толщине зеленой (фотосинтезирующей) в зоне до 10 см от поваленного ствола составляет 1, в 100 см от ствола — 2. Еще больше различаются отношения воздушно-сухой массы бурой части к зеленой: в 10 см от ствола — 2.8, в 100 см от ствола — 8.7.

Таким образом, становится понятным явление взаимозамещаемости синузий кустистых лишайников и зеленых мхов. Причиной этого следует считать микроклиматические условия, создаваемые древостоем разной сквозистости, и вытеснение (поглощение) лишайниковых синузий моховым ковром. Преимущественно абerrационными лишайники являются по «вине» мхов. При визуальных наблюдениях легко обнаружить, что смешанный зеленомошно-лишайниковый покров бывает двух типов — крупно- и мелкопятнистый (Ниценко, 1960). В первом случае чередуются значительно более крупные пятна зеленомошных и лишайниковых синузий, чем во втором (табл. 3). Как видно из табл. 3, крупнопятнистое сложение обычно характерно для молодых сосняков, где происходит замещение лишайниковых синузий зеленомошными после смыкания крон деревьев и по достижении некоторого порогового для мхов значения сквозистости. При разрушении спелого и перестойного древостоя идет процесс поселения лишайниковых латок на моховом ковре и образуются пятна небольших размеров (в частности, из-за световой мозаики).

Формирование крупнопятнистого покрова объясняется также явлением самоблагоприятствования (Ипатов, Кирикова, 1989). Интенсивная жизнедеятель-

ТАБЛИЦА 4

Матрица двусторонней сопряженности основных видов напочвенного покрова, рассчитанная по встречаемости видов на пробных площадках

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Зеленые мхи	*	0.47	0.28	—	—	-0.77	-0.40	-0.31
2. <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.40	*	—	—	-0.34	-0.70	-0.81	—
3. <i>Empetrum nigrum</i>	0.81	0.53	*	—	-0.75	-0.87	-0.78	-0.66
4. <i>Vaccinium myrtillus</i>	0.23	0.85	-0.77	*	-0.77	-0.85	-1.00	-0.54
5. <i>Calluna vulgaris</i>	—	-0.21	-0.84	—	*	-0.87	-0.96	—
6. <i>Festuca ovina</i>	-0.67	-0.67	-0.89	-0.91	-0.80	*	-0.50	—
7. <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	-0.47	-0.70	-0.75	-1.00	-0.33	-0.40	*	—
8. Лишайники	-0.49	-0.28	-0.80	-0.74	-0.74	-0.19	-0.44	*

Примечание. Здесь и в табл. 5 приведены значения коэффициентов, достоверные при уровне значимости 0.05. Зеленые мхи и лишайники учтены при проективном покрытии не менее 30 %. Цифры в столбцах соответствуют нумерации видов (или групп видов).

ность мхов и лишайников реализуется в их ростовых процессах при высокой влажности, которая в свою очередь может более длительное время поддерживаться постоянной в плотных коврах. Это положение подтверждается следующими данными. Были выбраны четко выраженные изолированные латки *Pleurozium schreberi* и *Cladina arbuscula*, по периферии которых поверхность почвы покрыта только опадом. В каждой латке отбиралось по 50 образцов в центре и на периферии. У *Pleurozium schreberi* измеряли длину стебелька, имеющего 10 боковых веточек, а также длину 5 боковых веточек, начиная с верхней. Выяснилось, что боковые веточки на 16 % длиннее в центре, а стебельки на 15 % длиннее на периферии. Очевидно, рост стебля в длину зависит от количества света (в куртине света меньше) и положения стебля в куртине (на периферии стебель находится почти в горизонтальном положении), а рост веточек — главным образом от гидротермических условий (в центре влажность выше и дольше сохраняется, температурный режим мягче). Из этого следует, что моховые синузии формируют плотный ковер и разрастаются по периферии.

В латках *Cladina arbuscula* измеряли длину подеций, образованных 5 «коленами», что соответствует линейному приросту за последние 5 лет (Корчагин, 1960). Размеры подеций в центре оказались больше, чем на периферии. Биологическая целесообразность образования плотного ковра подтверждается и для кустистых лишайников. Однако при разрежении древостоя расселяющийся по моховому ковру лишайник находит благоприятные условия по влажности даже для единичных подециев (интенсивность роста мхов в этих условиях снижается, поскольку плотность особей возрастает, и мхи уже не перегоняют в росте лишайники). Этим определяется мелкая пятнистость.

Таким образом, при анализе демулационных процессов необходимо принимать во внимание не только представленность моховых и лишайниковых синузий, но и характер сложения напочвенного покрова.

В заключение приведем результаты изучения связей видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов с помощью анализа сопряженностей. Рассмотрим, в какой мере подтверждается проведенный анализ флоры при формальной оценке сопряженности видов. Для расчета сопряженностей были использованы два массива данных. Первый массив состоял из 530 описаний пробных площадок размером 0.1 м<sup>2</sup>. По-видимому, выяснив связи видов на таких площадках, можно охарактеризовать как условия произрастания видов, так и взаимодействие между видами. Второй массив состоял из 84 описаний пятен доминирования. Пятно доминирования представляет собой совокупность

ТАБЛИЦА 5

Матрица двусторонней сопряженности основных видов напочвенного покрова, рассчитанная по встречаемости на пятнах растительности

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Зеленые мхи	*	0.75	—	—	—	—	—	—
2. <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.84	*	—	—	—	—	-1.00	—
3. <i>V. myrtillus</i>	1.00	1.00	*	-0.73	—	-1.00	-1.00	-0.84
4. <i>Empetrum nigrum</i>	1.00	0.71	-0.71	*	-1.00	-1.00	-1.00	-0.84
5. <i>Calluna vulgaris</i>	0.54	0.43	—	-1.00	*	-0.74	—	—
6. <i>Festuca ovina</i>	—	—	-1.00	-1.00	-0.60	*	—	0.60
7. <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	—	-1.00	*	1.00
8. Лишайники	—	—	-0.75	-0.71	—	—	—	*

двух синузий (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов), хотя бы одна из которых имеет естественные границы, определенные по обилию какого-либо вида. Этими границами определяются границы пятна. Размеры пятен сильно варьируют (от 1 до 10 м<sup>2</sup> и более). В данном случае в соотношениях видов скорее всего отражаются условия, формируемые древостоем.

Для оценки связи использован коэффициент двусторонней сопряженности видов (Ипатов и др., 1974).

Рассчитанные коэффициенты сведены в матрицы (табл. 4, 5). Зеленые мхи и лишайники на больших площадках (табл. 5) распределены независимо друг от друга, на мелких площадках они «ведут себя», как антагонисты (табл. 4). Понятно, что на маленьких площадках крупная пятнистость практически не выявляется, мелкая выявляется не полностью (так как учтены зеленые мхи и лишайники с проективным покрытием более 30 %). Независимость распределения этих групп видов не противоречит отнесению их к разным фитоценотическим группам. Так, *Calluna vulgaris* не зависит от лишайниковых синузий, но связан положительно (в пятнах доминирования) с зелеными мхами. По-видимому, этот кустарничек создает условия, благоприятные для появления мхов, под собственными куртинами (Ипатов, Кирикова, 1981). Поэтому в абберационных состояниях он чаще сочетается с зелеными мхами, чем с лишайниками. Отрицательное отношение *Festuca ovina* и *Arctostaphylos uva-ursi* к зеленым мхам (на мелких площадках) и положительное — к лишайникам (в пятнах доминирования) свидетельствует о том, что эти виды тяготеют к абберационной группе, а точнее, к разным абберационным группам, так как между собой они связаны отрицательно. То, что зеленые мхи негативно реагируют на *Arctostaphylos uva-ursi* и нейтральны к *Festuca ovina*, дает основание считать *Arctostaphylos uva-ursi* лишь условно абберационным, а также инициальным, как показано ранее.

Правильность отнесения кустарничков *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и *Empetrum nigrum* к нормальным и к климаксовым группам развития подтверждается положительными значениями коэффициентов сопряженности этих видов с видами зеленых мхов. Однако между видами есть и различия. На основании того, что *Vaccinium vitis-idaea* нейтрально относится к лишайниковому ковру, а *Empetrum nigrum* отрицательно связан с *Vaccinium myrtillus*, можно считать, что *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum* обитают в более широком диапазоне условий, являясь еще и абберационными видами.

На основании проведенного фитоценотического анализа были выделены группы видов, отражающие определенные фазы автогенных сукцессий в напочвенном покрове сухих сосновых лесов. При этом принимались во внимание как степень участия видов в напочвенном покрове, так и тенденции их развития в определенных условиях среды, создаваемых древостоем, и взаимодействие ви-

дов друг с другом. Проведенный анализ позволяет реконструировать последовательность фаз развития растительного покрова в автогенных сукцессиях. Такая реконструкция и будет предметом нашей следующей публикации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского северо-востока. СПб, 1994. 149 с.
- Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. Вып. 28. № 3. С. 26—32.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—21.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121—1126.
- Ипатов В. С., Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1596—1602.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. О микроклимате местообитаний моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. 1980. № 5. С. 14—20.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняках зеленомошно-лишайниковых // Экология. 1982. № 4. С. 27—32.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20—26.
- Кирикова Л. А. Размещение подземных частей некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 9. С. 1290—1300.
- Кирикова Л. А. Размещение подземных органов *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1083—1085.
- Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 75—149.
- Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни лишайников // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 315—330.
- Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 4. № 21. С. 22—32.
- Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л., 1978. 305 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255—265.
- Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) в лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 295—304.
- Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (*Ericaceae*) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1279—1290.

Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., 1969. 99 с.  
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 23 I 1995

#### S U M M A R Y

The analysis of species composition at different phases of autogenic successions is the part of monographic investigation of the lichen-moss pine forests. Using ecological and biological characteristics of these species and interspecific associations the authors distinguished groups of the species at the different successional stages. These groups are described in detail.