

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I^тЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 p.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

ГЛАВА 7. ЗАПОВЕДНЫЙ ЛЕСНОЙ УЧАСТОК “САБАРСКИЙ”

7.1. Природные условия.

Исследования проводились на территории Артинского района Свердловской области (58°50' ВД, 56°30' СШ). Часть объектов находится в пределах Сабарского заповедного участка хвойно-широколиственных лесов (Артинское лесничество Артинского лесхоза); часть - на территории этого же лесничества, но в зоне активной эксплуатации лесов; и часть - на землях межколхозного лесничества в окрестностях поселка Арты (рис. 7.1).

Юго-западная часть Свердловской области имеет холмисто-грядовый рельеф, сильно расчлененный долинами и балками. Гряды высотой 50-100 м с округленными вершинами и гребнями, пологими склонами (2°-5°, местами 10°-20°). Долина реки Уфы большей частью с крутыми склонами. Максимальное превышение от уровня реки до вершин гряд 250-300 м. Грунты в долине реки Уфы суглинистые и супесчаные с примесью гальки, на остальной территории глинистые, суглинистые и щебеночно-суглинистые. Грунтовые воды залегают на глубине 3-9 м.

Климатические условия соответствуют умеренно континентальному типу. Зима холодная (ноябрь-март), средняя температура января -12°-15°С (мин. -47°С). Снежный покров устанавливается в середине ноября, толщина его к концу сезона достигает 60 см. Лето теплос, короткос (июнь-август). Температура воздуха днем 20-22°С, но по ночам при ясной погоде обычно опускается до 9-12°С. Ночные заморозки прекращаются только в мае, а начинаются уже в сентябре, реки замерзают в середине ноября. Во время вегетационного периода преобладают юго-западные ветры. Перенос и задержка воздушных потоков с Атлантики приводит к тому, что климат здесь теплее, чем на восточных склонах Уральских гор, а осадков выпадает больше по сравнению с западными равнинными территориями.

Характерной чертой растительного покрова можно считать неравномерное распределение покрытой лесом площади по левому и правому берегам реки Уфы. Вдоль правого берега на десятки километров простираются огромные лесные массивы, а вдоль левого берега крупные лесные массивы чередуются с не менее крупными безлесными пространствами. В наименее нарушенной части лесов района, к моменту образования заказника "Сабарский", 98% его территории (5416 га) занимали леса с доминированием ели сибирской (68%), значительно меньшие площади занимали пихтовые леса (10%) и 22% территории было занято молодыми производными древостоями с доминированием лиственных видов (Зубарева, Теринов, 1967). На остальной территории доля еловых лесов значительно меньше.

7.2. История освоения лесов региона.

Урал и особенно Предуралье относятся к давно заселенным регионам, но данные о начальных этапах их хозяйственного освоения весьма отрывочны. Однако каковы бы ни были особенности природопользования и уклада жизни немногочисленного местного населения, можно с уверенностью сказать, что к началу освоения Россией этих мест природные экосистемы здесь еще не были сильно трансформированы. Первое время Московское Государство осваивало Уральско-Сибирский регион в основном за счет "вольных людей", ссыльнопоселенцев и "эмиграции". До XVII века население Предуралья оставалось сравнительно немногочисленным. Исключение составляли лишь центры разработки горнорудных месторождений.

Первые заводы появились на Урале в начале XVII века, но резкое расширение производства стало возможным лишь со второй половины XVIII века после создания соответствующей производственной инфраструктуры. До основания г.Екатеринбурга (1722 год) на всем Урале действовало 13 заводов. Во второй половине XVIII века в Пермской губернии их было уже 65, а к 1824 году - на Урале действовало 155 заводов, причем на казенных заводах работало 39975 мужчин, а на частных - 104672 (РГВИА: ф. ВУА, д.18932). За эти 100-150 лет были созданы многие крупные поселения, рудники и заводы: 1631 г. - Ницинский завод, 1699 г. - Невьянский

завод. 1700 г. - Каменский завод, 1703 г. - Алпатьевский, 1727 г. - Шайтанский, 1729 г. - Черноисточинский и Уткинский, 1732 г. - Сысертский, 1742 г. - Верхнесергинский. 1751 г. - Кусье-Александровские рудники и заводы, 1785 г. - Лысьвенские, 1761 г. - Бисертский заводы, 1787 г. - Артинский казенный завод. Многие из этих заводов работают до сих пор.

Рудничные и заводские поселки создавались в безлюдных местах путем переселения сотен семей крепостных крестьян из центральной России. Такое освоение приводило к локальному, но многократному увеличению лесозаготовок в течение короткого периода. Площади вырубок за 30-50 лет увеличились в сотни раз. Местное население долгое время не проявляло заметного интереса к заводам и поселкам (не считая грабежей и набегов). Лишь в первой четверти XIX века отдельные башкирские поселения начали сотрудничать с заводами, добывая и доставляя на заводы медную руду.

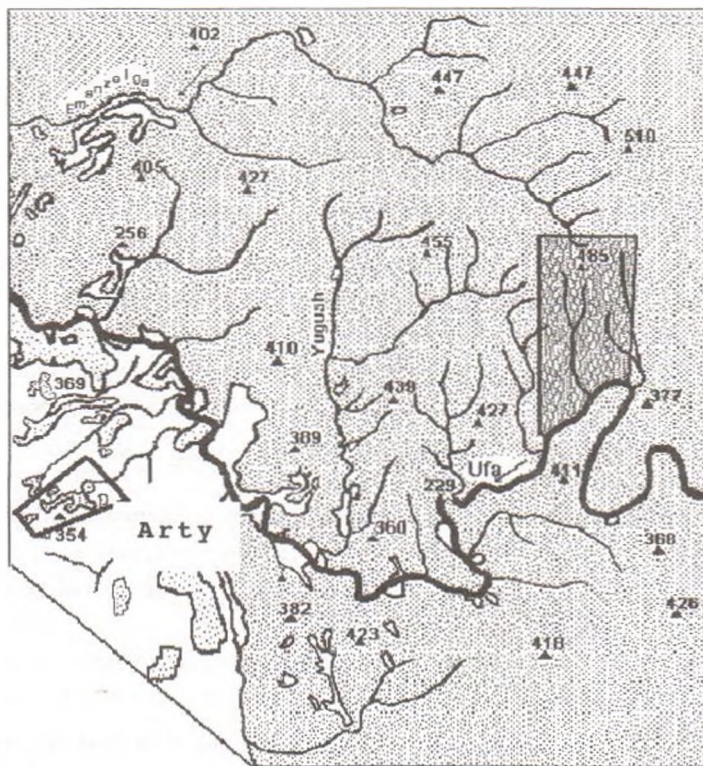


Рис. 7.1. Схема расположения лесных массивов. Штриховкой обозначены покрытые лесом территории, более густая штриховка - леса заказника. Исследованные участки в малолесной части Артинского района выделены прямоугольником. Цифры - высотные отметки в метрах над уровнем моря.

Fig. 7.1. Scheme of forest's allocation. Shaded area marks forested lands, denser shadow - protected forests. Studied forests in low forested part of Arty district are depicted by quadrangle. Numbers show altitude (m above sea level).

В качестве топлива, по существовавшим технологиям медеплавильного и железодобывательного производств, использовали древесный уголь, для приготовления которого заготавливали древесину из лесов вокруг поселков и рудников. Переэксплуатацию близлежащих лесов пытались предотвратить законодательным путем. Одной из первых таких попыток стали правила лесопользования 1721 года, утвержденные Берг-коллегией на основании представления капитана артиллерии Татищева. Эти правила среди прочего включали следующие пункты:

1. запрещение рубок молодых лесов под угрозой жестокого наказания;
2. запрещение во всех слободах летом на пахотных местах жечь травы, чтобы огонь случайно не перекинулся на окрестные леса;
3. стоящий лес на избы и дрова рубить далее 15 верст от завода, а ближе довольствоваться лишь валежником;
4. учредить должность лесного объездчика для соблюдения правил ведения лесного хозяйства;
5. кругом всех заводов леса разделить на 15 (или иное число) долей и рубить доли по очереди, не заезжая в другие.

В 1723 году была издана инструкция для заводского комиссара, устанавливавшая среди прочего:

1. без особого разрешения заводского начальства не рубить леса на расстоянии до 30 верст выше по течению сплавных рек, в 10 верстах вокруг заводов и в 5 верстах вдоль сплавных рек;
2. лес рубить чисто, порубочные остатки складывать в кучи, на дрова лес рубить в марте-апреле и в октябре-ноябре.

В 1746 году были уточнены правила от 1721 года:

1. лес разделять на доли и использовать так, как указано в правилах 1721 года, но величину долей рассчитывать так, чтобы хватало как минимум на 50 лет;
2. стоячий лес рубить далее 20 верст от заводов;
3. не трогать без крайней надобности крупномерные деревья и крупномерный лес вблизи заводов.

Позже, с интервалом 3-5 лет, а иногда и чаще, выходили новые инструкции, дополнения, уложения и т.д. Следует отметить, что все инструкции, как процитированные, так и иные, даже не пытались ограничить объемы лесопользования. Речь шла о резервировании для нужд заводов наилучших по качеству и расположению лесов. Казна стремилась защитить свою ресурсную базу от второстепенных пользований (строительство жилых поселков, экспорт древесины) путем более равномерного освоения лесных дач. Таким образом, все лесные инструкции способствовали лишь незначительному снижению объемов пользования за счет повышения качества рубок и заметному перераспределению лесопользований.

В течение первых 50 лет активного лесопользования (первая половина XVIII века) произошли серьезные изменения в структуре и составе лесного фонда. Особенно заметное сокращение лесов произошло в легкодоступных частях дач. Уже с середины XVIII века артели лесорубов пришлось "высылать" в отдаленные части дач, где начали создаваться специальные поселки углежжения (т.н. валовые курени). Такие поселки отстояли от заводов на 10-30 верст. Углежжение в поселках было центральным, т.е. вырубленный лес свозился в поселок, где сжигался в общих кучах, длиной около 20 сажней (43 метра) каждая. Объем одновременно сжигаемой древесины можно оценить в 100-400 м³ (РГВИА: ф. ВУА, д.18930, ч.1). Одна куча хвойных дров давала от 60 до 90 коробов угля, лиственных - не более 40, причем совершенно непригодными для выжига дров считались лиственница и рябина. Поселки углежогов существовали недолго и, после вырубки всего доступного леса в радиусе 5-8 верст, превращались в сельскохозяйственные поселения или забрасывались.

В 80-х годах XIX века, с переходом на лесосплав и приготовление угля непосредственно на заводах, лесные углежжения были упразднены. Однако это привело к увеличению лесозаготовок в связи с большими потерями древесины при сплаве. Именно в это время способы ведения лесного хозяйства начинают приобретать современные черты. Хозяйство становится узколесосечным (ширина лесосек до 80 сажней, длина - 6-8 верст) с примыканием лесосек после возобновления. Территории, отдаленные от лесосплавных рек более чем на 3-5 верст, переходят в разряд выборочного хозяйства или "запаса". В это же время появляются поселки в устьях средних рек, население которых занималось ремонтом плотин и перехватом лесосплава из верховьев.

Общие объемы лесопользования заводов заметно превышали современные расчетные лесосеки для таких же площадей. Например, Кусье-Александровская горнозаводская дача потребляла ежегодно 227 тыс.м³ при лесопокрытой площади в 65 тысяч гектаров и среднем запасе 337 м³/га (План хозяйства на 1912 г.). К началу XX века площади спелых хвойных лесов сократились до 50% от площади лесных земель, березняки занимали около⁵

20%, а незаросшие вырубki и гарь примерно 10%. При этом общая площадь выборочного хозяйства, к которому относилась основная масса ненарушенных лесов, занимала менее 30 процентов.

Рассматриваемый участок относительно ненарушенных лесов находится южнее города Красноуфимска и ранее относился к лесной даче Артинских казенных заводов Пермской губернии Златоустовского горного округа (ныне территория Артинского лесничества). По статистической отчетности 1800 года на этой территории существовало 9 поселков, но только один из них располагался на правом берегу р. Уфы (РГВИА: ф. ВУА, д. 18928). Всего на 1800 год в заводских поселках жило 878 человек русских и 266 иноверцев. По другим данным в заводском поселке жило 1307 человек (РГВИА ф. ВУА, д. 18930). Завод владел 113797 десятинами земли. Чугун на переработку доставляли зимой из Златоустовского, Садкинского, и Кусинского заводов за 160 и 210 верст. Уголь в коробах доставляли с 15-20 верстного расстояния. К 1900 году в поселке Арти жило более 5000 человек, а заводу принадлежало тогда уже только 80344 десятины земли, и в том числе 73369 десятин лесной площади (1 десятина равна 1.09 га). В целом, по уральским меркам, это был весьма небольшой завод и, к тому же, организованный в числе последних (в 1787 году). Видимо именно это стечение обстоятельств позволило части лесной дачи избежать многократных рубок и сохраниться в относительно ненарушенном виде до нашего времени.

Объемы лесопользования в регионе в целом, и в Артинской заводской даче в частности, всегда были крайне неравномерными как по количеству, так и по качеству заготавливаемой древесины. Вплоть до завершения первого лесоустройства (1832-1837) они определялись преимущественно потребностями завода (ЦГИАЛ, ф. 37, оп. 13, д. 287). В результате из состава лесов практически исчезла сосна, занимавшая исходно значительные площади Артинской дачи (С.П. Паллас (1772), цит. по "Материалы по истории Башкирской АССР", 1956). К 40-ым годам XIX века основным объектом заготовки стала ель, т.к. повсеместно фауная пихта имела небольшое хозяйственное значение (Теринов, 1970). В это же время были введены новые правила рубок леса, которые с небольшими изменениями сохранялись до наших дней. Эти правила подразумевали зимние узколесосечные чересполосные рубки с сохранением подроста ("Материалы для статистики Красноуфимского уезда Пермской губернии", 1894). Наряду со сплошнолесосечным хозяйством расширялось выборочное хозяйство. Однако к 1890 году около 14% лесов дачи все еще не были затронуты даже выборочными рубками. Общие объемы лесопользования по Артинской даче лишь в XX веке стали стабильно превышать среднегодовой прирост древесины (т.е. вырубать древесины стали больше, чем прирастало за аналогичный период).

Несмотря на то, что методика обследования и описания лесов, применявшаяся в XIX и начале XX века, отличалась от принятой сейчас и некоторые данные учетов того времени напрямую нельзя сравнивать с современными таксационными характеристиками, по архивным материалам можно составить достаточно полную картину состава и структуры древостоев. По сведениям первых лесоустроительных отчетов, на неосвоенных хозяйством площадях произрастали елово-пихтовые леса с преобладанием ели (состав до 9Е1Пх). Разновозрастные древостои были средней густоты, с подростом из ели и пихты и густым подлеском из липы. Чистые пихтовые леса на гривах встречались на небольших площадях, предположительно по местам гарей и крупных ветровалов. По данным таксации XIX-XX веков малонарушенные леса имели полноту по верхнему ярусу 0.4-0.5, а максимальный возраст единичных деревьев ели составлял 210-250 лет. Судя по приводимым очень низким видовым числам ели и пихты, в ненарушенных лесах эти деревья постоянно росли в условиях хорошей освещенности. Средний запас оценивался в 120-220 м³/га, при запасе сухостоя не более 10% от общего запаса. Некоторые характеристики возрастных групп ели и пихты в наилучших разновозрастных лесах приведены в таблице 7.1

Из приведенного краткого обзора истории хозяйственного освоения лесов можно сделать вывод, что территория современного Артинского района Свердловской области неоднородна по степени преобразованности растительного покрова. Значительные площади левобережья Уфы стали малолесными, но, к сожалению, сейчас трудно установить время возникновения обширных полей и лугов. Большинство существующих лесных участ-

ков возникло совсем недавно после посадок культур сосны и березы на пахотных землях. Возраст этих культур редко превышает 40-50 лет (см. ниже).

Таблица.7.1. Ход роста максимально полных пихтово-еловых крупнопороговых насаждений.

Growth rate of maximal dense fir-spruce stands with large ferns

| Возраст, лет | Состав | Порода | Высота, м | Средний диаметр, см | Запас, м ³ /га | Отпад (м ³ /га) нарисгующим итогом |
|--------------|--------|--------|-----------|---------------------|---------------------------|---|
| 50 | 6Е4Пх | Е | 11.1 | 10.5 | 11 | 2 |
| | | Пх | 11.4 | 10.3 | 9 | 1 |
| 100 | 7Е3Пх | Е | 18.2 | 20.6 | 73 | 53 |
| | | Пх | 17.3 | 19.1 | 48 | 33 |
| 140 | 7Е3Пх | Е | 21.7 | 28.0 | 141 | 154 |
| | | Пх | 20.3 | 25.2 | 77 | 88 |
| 200 | 8Е2Пх | Е | 24.7 | 37.1 | 221 | 356 |
| | | Пх | 23.3 | 32.3 | 102 | 172 |
| 280 | 10Е | Е | 26.1 | 44.0 | 270 | 573 |

Многолесное правобережье также сильно преобразовано рубками последних столетий, но здесь нелесные сообщества (луга и посевы) всегда встречаются в окружении лесных сообществ. Малонарушенная растительность преобладает лишь на территории заказника "Сабарский", а на большинстве площадей лесхоза произрастают производные дресвостои. Без детального изучения состава и структуры таких лесов трудно определить, какие производные сообществ испытали многократное преобразование, а какие возникли на вырубках разновозрастных дресвостоев. Однозначно можно утверждать лишь то, что в растительном покрове есть весь спектр сообществ: от разновозрастных лесов до лесных культур на пахотных землях. В связи с этим логично задать два основных вопроса. В чем проявляется глубина преобразований лесной растительности? Каковы восстановительные возможности современных сообществ? Ответы на эти вопросы попробуем проиллюстрировать материалами геоботанических, популяционно-демографических и лесоводственных исследований 1990-95 годов.

7.3. Объекты и методы исследований.

7.3.1. Геоботаническое описание растительности.

Как уже было сказано, исследованная территория достаточно разнообразна по набору местообитаний, приуроченных к разным элементам рельефа и подвергшихся разным антропогенным преобразованиям. Чтобы охарактеризовать имеющееся разнообразие растительности, недостаточно стандартного набора таксационных показателей. Последние хорошо описывают продукционные параметры лесных сообществ, но очень плохо отражают видовой состав как древесных (особенно кустарниковых), так и травянистых растений. Кроме того, таксационные материалы практически никак не отражают состояние внутрилесных луговых полей, и в них полностью отсутствует информация о растительности вне границ Гослесфонда. Чтобы восполнить пробелы лесоведческой информации, удобно проводить выборочное, но достаточно массовое, геоботаническое описание растительности на площадках размером 10x10 м или 20x20 м. Такие описания позволяют быстро получить общую характеристику сообществ и подробную информацию о видовом составе всех синузий с балловой оценкой доминирования видов во всех ярусах лесных и нелесных сообществ.

В исследованном районе геоботанические описания были составлены по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1976) для трех основных групп сообществ.

Первая группа описаний выполнена в массиве хвойно-широколиственного разновозрастного леса (основной массив малонарушенных лесов заказника). Она представлена выборкой из 106 описаний: геоботанический профиль из примыкающих друг к другу площадок размером 20x20 м. Профиль расположен вдоль просеки с запада на восток между кварталами 136-156 и 137-157 в Артинском лесничестве Артинского лесхоза (рис. 7.2). Максимальный перепад высот между площадками на вершинах холмов и в долинах ручьев чуть больше 100 м.

На каждой площадке составляли список всех видов сосудистых растений в древесном (А), кустарниковом (В) и травяном (С) ярусе. Количественное участие каждого вида определялось по сомкнутости крон или проективно-му покрытию в баллах. Максимальный балл 5 соответствует покрытию 75-100%, балл 4 - 50-75%, 3 - 25-50%, 2 - 5-25%, 1- 1-5%, + - <1%. Покрытие мохового яруса учитывали отдельно по приуроченности растений к различным субстратам (древесина, почва и т.п.). Из видов мхов составлена коллекция, но к настоящему моменту не полностью определена видовая принадлежность всех образцов и эти данные нами не анализируются.



Рис.7.2. Схема расположения основных мест исследований (черные точки) в границах заказника "Сабарский" и на прилегающих территориях Артинского лесничества. Буквами обозначена поквартальная генерализация состава древостоев с преобладанием: Pс - ели, Ab - пихты, П - лиственницы, Вт - березы, Pt - осины, Pn - сосны.

Fig. 7.2. Allocation scheme for the main research plots (dark dots) inside the Protected Area "Sabarskiy" and on the neighboring parts of Arty Forest Division. Letters indicate the distribution of dominant tree species: Pс - spruce, Ab - fir, П - basswood, Вт - birch, Pt - aspen, Pn - pine.

Вторая группа описаний представлена 83 площадками 10x10 м. Эти описания выполнены на территории заказника "Сабарский" и в ближайших его окрестностях. Основные места проведения исследований показаны точками на рисунке 7.2; конкретные адреса сообществ даны ниже в тексте. В данную выборку включены малонарушенные разновозрастные леса, средневозрастные и спелые леса, возникшие после рубок начала XX века, молодняки и свежие вырубki последних лет. Часть описаний отражает состояние растительности на небольших (1-2 га) внутрилесных сенокосных полянах. По диапазону высот и разнообразию склоновых позиций обе выборки практически идентичны.

Третья группа описаний (18 площадок размером 10x10м) представляет относительно удаленный (20-25 км на юго-запад) от массива заказника участок левобережья реки Уфы (рис. 7.1). Максимальная высота гряд здесь на 100 м меньше, чем в заказнике, но исследованные сообщества расположены на высотах перекрывающихся с высотным градиентом площадок на профиле в лесном разновозрастном массиве. Высотные диапазоны состав-

ляют 350-250 м и 400-300 м соответственно. Отличительной чертой третьей группы описаний является то, что все они расположены в небольших лесных массивах со всех сторон окруженных полями и, как правило, возникших после посадки культур сосны на брошенных пашнях.

7.3.2. Популяционно-демографические методы.

Описание популяций древесных растений дополняет геоботаническую информацию данными о динамических тенденциях в растительном покрове. Подробная количественная характеристика онтогенетической структуры эдификаторов лесных сообществ позволяет выявить возможности самоподдержания популяций, инвазии видов в другие сообщества и оценить устойчивость позиций видов в нынешних сообществах (Заугольнова и др., 1995). Инвазии и регресс популяций диагностируются относительно просто. Наиболее неоднозначно интерпретируются данные, которые характеризуют устойчивое самоподдержание популяций. В этом отношении малонарушенный массив заказника представляет собой очень удобный объект. Здесь, на натурном материале, можно попытаться определить пороговые значения колебаний численности разных онтогенетических (возрастных) групп, при которых сохраняется устойчивое самоподдержание популяций в целом. Для получения количественных характеристик онтогенетической структуры популяций древесных эдификаторов были проведены сплошные перечеты деревьев на:

- временных площадках размером 20x20 м, расположенных в сообществах с доминированием хвойных, широколиственных и мелколиственных деревьев;
- на 106 площадках геоботанического профиля;
- на двух пробных площадях размером 100x100 м и 120x120 м. Одна постоянная пробная площадь расположена в привершинной части гряды, вторая - на склоне юго-западной экспозиции. Обе площади находятся недалеко (100-300 м) от геоботанического профиля в разновозрастном лесу (квартал 156).

В сплошной переčet включены деревья всех видов и всех онтогенетических групп, начиная с виргинильной. Для каждого дерева фиксировали диаметр на высоте груди, жизнеспособность, принадлежность к одному из четырех ярусов. На пробных площадях дополнительно измеряли высоты деревьев каждой онтогенетической группы и отмечали точное местоположение оснований стволов и проекций крон путем картирования всех деревьев в масштабе 1:100. Таким путем была получена информация не только о численности онтогенетических групп в популяциях деревьев, но и определено взаиморасположение особей, принадлежащих к разным поколениям. Общая площадь учета составила 6 68 га. Численность наиболее молодых онтогенетических групп в популяциях древесных эдификаторов определялась на площадках размером 5x5 м (100 шт.) и 1x1 м (500 шт.) в пределах пробных площадей.

7.3.3. Лесотаксационные и демографические методы исследования древесных видов.

Для оценки расчлененности и "преобразованности" территории лесничества промышленными лесозаготовками были использованы картографические и таксационные данные лесоустройства 1987 года. Данные лесоустройства послужили исходным материалом для выбора конкретных участков детального исследования состава и структуры лесных сообществ. К сожалению, качество и детальность проведенных на данной территории лесоинвентаризационных работ (по 3 разряду лесоустройства) не позволяют учесть ни реальную мозаичность строения древостоев, ни реального их состояния по всей территории. Особенно скудна эта информация для участков темнохвойных разновозрастных древостоев. Они весьма неоднородны по породному составу, горизонтальной и вертикальной структуре полога; местами они сильно разрушены инфекцией грибных патогенов и деятельностью стволовых насекомых -ксилофагов.

В ходе маршрутных обследований была осмотрена вся территория заказника, но для детального изучения были выбраны 156 и 157 кварталы. Такой выбор обусловлен тем, что лишь наиболее крупные по площади выделы с разновозрастными лесами пригодны для выявления закономерностей пространственной структуры слож-

ных древостоев. Особенно это важно для анализа закономерностей надценотического масштаба. В пределах 156 квартала были заложены две координатные постоянные пробные площади (ППП N 1 и ППП N 2). Постоянная пробная площадь N 1 была заложена в августе 1991 года. Размер этой площади 100x100 м (1 га). Постоянная пробная площадь N 2 была заложена в августе 1992 года. Размер ППП N 2 составляет 120x120 м (1,44 га).

На пробных площадях сбор данных проводился по единой методике, что позволяет легко сравнивать данные в зависимости от конкретных задач настоящего исследования. На площадях было проведено подробное картирование древесной синузии, при котором учитывали все деревья высотой более 1 метра. Каждому дереву был присвоен номер, с которым связана вся количественная и качественная информация о нем: вид, возрастное состояние, происхождение, жизненность, жизненная форма, принадлежность к ярусу, диаметр ствола на высоте 1.3 м, радиус кроны по четырем направлениям (север, юг, запад и восток). На пробной площади N 1 высотометром были измерены высоты всех деревьев, и, при помощи приростного бура, определен календарный возраст и/или наличие комлевых гнилей. Высоты и возраст деревьев на пробной площади N 2 определены выборочно.

Для определения жизненности деревьев использовалась методика, разработанная в онтогенетических исследованиях (Воронцова и др., 1987; Диагнозы и ключи..., 1989), выделялись деревья трех уровней жизненности: нормального, пониженного и низкого. При определении происхождения деревьев фиксировали семенной и вегетативный способы. Для деревьев отмечали три жизненные формы: одноствольная, многоствольная и кустовидная.

7.3.4. Лесопатологические исследования.

В августе 1993 года было проведено комплексное фитопатологическое обследование елово-пихтовых древостоев заказника. Оно включало в себя маршрутное наземное обследование насаждений и детальное исследование повреждения деревьев на постоянных пробных площадях, что позволило получить оценки объемов усыхания, причин и видового состава возбудителей грибных болезней.

В ходе маршрутных обследований проводили лесопатологическую оценку насаждений и сбор образцов плодовых тел дереворазрушающих грибов в наиболее представительных для заказника насаждениях. Маршрутное обследование проводили по квартальным просекам с заходом во все таксационные выделы, отмеченные лесоустройством на плане лесонасаждений. Общая протяженность маршрутных ходов составила около 60 км. Лесопатологическая оценка заключалась в визуальном определении санитарного состояния насаждений, выявлении очагов усыхания с установлением причин и возбудителей болезней. На основе собранной коллекции плодовых тел составлен список характерных для Сабарского заказника видов дереворазрушающих грибов с оценкой частоты их встречаемости и специализации (табл. 7.2). Идентификация собранной коллекции и определение видовых названий дереворазрушающих грибов заказника "Сабарский" проводилась в лаборатории защиты леса ВНИИЛМ. Авторы особо благодарят за помощь в этой работе кандидатов биологических наук, старших научных сотрудников И.Г. Вишневскую и П.В. Гордиско.

Оценку размеров усыхания проводили путем закладки круговых площадок полнотомером Биттерлиха в наиболее характерных местах хвойных таксационных выделов, с учетом различий в условиях их произрастания. Круговые площадки закладывали за границами очагов усыхания и в пограничной зоне очагов. Полученные данные использованы для оценки процентной доли потерь запаса насаждений, характера и скорости усыхания ели и пихты, зараженных инфекцией опенка осеннего. Однако без материалов аэрофотосъемки, одним наземным обследованием практически невозможно было точно определить общую площадь усыхания.

Более детальное определение зараженности пихты и ели возбудителями корневой гнили: корневой губкой (*Heterobasidion annosum*) и опенком осенним (*Armillariella mellea*), проводили на постоянных пробных площадях. С этой целью оценивали состояние каждого дерева и наличие заражения: для опенка - по ризоморфам или гифальным пленкам на комлях или корнях деревьев, наличие характерной комлевой гнили у деревьев; для корневой губки - по наличию плодовых тел на корневых лапах или сердцевинной гнили. Заражение отдельных деревьев оценивали по 4-х бальной шкале.

Таблица 7.2. Список основных дереворазрушающих грибов заказника “Сабарский”

List of the main fungal pathogens for Protected Area “Sabarskiy”

| N | Видовое название дереворазрушающего гриба | Растение-хозяин | Балл встречаемости |
|----|---|--------------------|--------------------|
| 1 | <i>Armillaria mellea</i> (Vahl.: Fr.) Kumm. | Все виды | 5 |
| 2 | <i>Cystostereum Murraii</i> (Berk. & Curt.) Ponz | Хвойные | 5 |
| 3 | <i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref. | Хвойные | 5 |
| 4 | <i>Cerrena unicolor</i> (Bull.: Fr.) Murr. | Лиственные | 4 |
| 5 | <i>Coriolus hirsutus</i> (Fr.) Quel. | Лиственные | 4 |
| 6 | <i>Coriolus versicolor</i> (L.: Fr.) Quel. | Лиственные | 4 |
| 7 | <i>Fomitopsis pinicola</i> (Swartz: Fr.) P.Karst. | Все виды | 4 |
| 8 | <i>Fomes fomentarius</i> (L.: Fr.) Fr. | Лиственные | 4 |
| 9 | <i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat. | Лиственные | 4 |
| 10 | <i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryv. | Пихта | 4 |
| 11 | <i>Phellinus igniarius</i> (L.: Fr.) Quel. | Лиственные | 4 |
| 12 | <i>Stereum purpureum</i> Fr. | Лиственные | 4 |
| 13 | <i>Stereum hirsutum</i> (Willd.: Fr.) S.F.Gray | Лиственные | 4 |
| 14 | <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) P.Karst | Хвойные | 3 |
| 15 | <i>Gloeophyllum abietinum</i> (Fr.) P.Karst | Хвойные | 3 |
| 16 | <i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Fr.) P.Karst | Ель | 3 |
| 17 | <i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. et Schw.: Fr.) P.Karst | Ель | 3 |
| 18 | <i>Hapalobolus nidulans</i> (Fr.) P.Karst | Ель, пихта, береза | 3 |
| 19 | <i>Polisticus circinatus</i> (Fr.) Karst. var. <i>triqueter</i> Bres. | Хвойные | 3 |
| 20 | <i>Stereum abietinum</i> Fr. | Хвойные | 3 |
| 21 | <i>Stereum gausapatum</i> Fr. | Лиственные | 3 |
| 22 | <i>Coriolus tephroleucus</i> (Fr.) Quel. | Лиственные | 2 |
| 23 | <i>Coriolus versicolor</i> (Fr.) Quel. f. <i>vitellinus</i> | Пихта | 2 |
| 24 | <i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolt.: Fr.) Schroet | Лиственные | 2 |
| 25 | <i>Inonotus weirii</i> (Murriell.) Kotl. & Ponz. | Хвойные | 2 |
| 26 | <i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.) P.Karst. | Пихта | 2 |
| 27 | <i>Lentinus lepideus</i> (Fr.: Fr.) Fr. | Пихта, сосна | 2 |
| 28 | <i>Oxyporus populinus</i> (Schum.: Fr.) Donk. | Вяз, клен | 2 |
| 29 | <i>Phellinus conchatus</i> (Fr.) Quel. | Лиственные | 2 |
| 30 | <i>Phellinus hartigii</i> (Allesch.: Schn.) Bond. | Пихта | 2 |
| 31 | <i>Stereum fasciatum</i> Fr. | Лиственные | 2 |
| 32 | <i>Coriolus cervinus</i> (Fr.) Quel. | Пихта | 1 |
| 33 | <i>Coriolus pubescens</i> (Fr.) Quel. f. <i>tenuis</i> | Пихта | 1 |
| 34 | <i>Inonotus obliquus</i> (Pers.: Fr.) Pil. | Береза | 1 |
| 35 | <i>Lenzites betulina</i> (Fr.) Fr. | Береза | 1 |
| 36 | <i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.: Fr.) P.Karst. | Береза | 1 |
| 37 | <i>Ganoderma lucidum</i> | Хвойные | 1 |
| 38 | <i>Ischnoderma resinosum</i> (Fr.) P.Karst | Хвойные | 1 |
| 39 | <i>Tyromyces erubescens</i> | Липа | 1 |

На пробных площадях были заложены профили для оценки встречаемости основных видов дереворазрушителей на живых деревьях и валеже, а также сплошное обследование всех деревьев с оценкой их состояния и заражения патогенными грибами: опенком (*Armillaria mellea*), корневой губкой (*Heterobasidion annosum*),

окаймленным трутовиком (*Fomitopsis pinicola*), ложным трутовиком (*Phellinus igniarius*) и настоящим трутовиком (*Fomes fomentarius*). Наличие внутренних (комлевых) гнилей определяли при помощи приростного бура.

7.4. Флористическое разнообразие территории

7.4.1. Общая характеристика флоры территории.

Во время экспедиций 1990-94 годов геоботаническими описаниями было выявлено 295 видов сосудистых растений. Покрытосеменные представлены 38 семействами. Наибольшее число видов имеют семейства злаковых, розоцветных, сложноцветных, лютиковых и лилейных.

Древесная синузия лесных сообществ представлена 13 видами: *Abies sibirica* Ledeb., *Acer platanoides* L., *Alnus incana* (L.) Moench., *Betula pendula* Roth., *Betula pubescens* Ehrh., *Padus avium* Mill., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds.

Кустарниковую синузию образуют 11 видов: *Crataegus* sp., *Daphne mezereum* L., *Ribes hirsuta*, *Ribes nigrum* L., *Ribes spicatum* Robson, *Rosa canina* L., *Rosa majalis* Herm., *Salix cinerea* L., *Salix dasycardos* Wimm., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Sambucus racemosa* L.

Остальные, 271 вид, относятся к синузиям летне-вегетирующих трав. К сожалению, все полевые работы проводились в конце лета, поэтому полностью неизученной оказалась синузия эфемероидов.

Таблица 7.3. Балловая оценка экологических факторов местообитаний в пределах флористически однородных групп лесных сообществ

Score assessment of ecological factors of habitats for floristic homogenous groups of forest communities

| Флористические кластеры | Экологические факторы | | | | | | | | | |
|-------------------------|-----------------------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|
| | <i>Lc*</i> | | <i>Hd</i> | | <i>Nt</i> | | <i>Rc</i> | | <i>Tr</i> | |
| | Сред-нее | Ст.отк. | Сред-нее | Ст.отк. | Сред-нее | Ст.отк. | Сред-нее | Ст.отк. | Сред-нее | Ст.отк. |
| 1 | 3.92 | 0.50 | 12.26 | 0.37 | 5.72 | 0.42 | 6.77 | 0.21 | 6.62 | 0.50 |
| 2 | 4.93 | 0.23 | 12.52 | 0.38 | 6.42 | 0.53 | 6.77 | 0.41 | 6.44 | 0.35 |
| 3 | 4.97 | 0.34 | 12.82 | 0.20 | 6.57 | 0.36 | 7.13 | 0.09 | 6.24 | 0.19 |
| 5 | 4.81 | 0.49 | 12.84 | 0.43 | 6.55 | 0.25 | 6.96 | 0.42 | 6.34 | 0.23 |
| 6 | 4.81 | 0.50 | 12.81 | 0.45 | 6.59 | 0.43 | 7.06 | 0.25 | 6.27 | 0.25 |
| 7 | 4.79 | 0.26 | 12.87 | 0.48 | 6.49 | 0.41 | 6.76 | 0.18 | 6.41 | 0.27 |
| 8 | 5.12 | 0.53 | 13.15 | 0.33 | 6.45 | 0.30 | 6.96 | 0.24 | 6.09 | 0.34 |
| 9 | 4.84 | 0.20 | 12.96 | 0.11 | 6.17 | 0.15 | 6.82 | 0.16 | 6.15 | 0.11 |

- *Lc* - освещенность, *Hd* - увлажнение, *Nt* - богатство доступного азота, *Rc* - кислотность почв, *Tr* - солевой режим почв. Все данные в балловых оценках по шкалам Н.Д.Цыганова.
- *Lc* - light, *Hd* - humidity, *Nt* - available nitrogen, *Rc* - soil acid, *Tr* - salt regime of soil. All score data from N.D.Tsyganov tables.

Пологие склоны Уральских гор не создают условий для проявления высокой степени эндемизма (Архипова, Горчаковский, 1980; Горчаковский, Шурова, 1982). На данной территории из уральских эндемиков отмечены *Knautia tatarica* (L.) Szabo, *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd, порезник сибирский; из уральских реликтов - *Galium odoratum* (L.) Scop. Среди растений, которые были отмечены при обследовании района, кроме уже названных эндемичных и реликтовых видов, к редким можно отнести: *Actaea spicata* L., *Daphne mezereum* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Dryopteris filix mas* (L.) Schott, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viola hirta* L.

Подробный анализ сходства видовых списков конкретных сообществ был проведен для оценки закономерностей в распространении растений по территории. Такой анализ рассматривается как первый этап анализа неоднородности растительного покрова и основывается на самых грубых оценках. Генеральная выборка описаний 1993-94 годов содержит все основные типы лесных (древесных и нетравянистых) сообществ (257 видов сосудистых растений):

- 30 описаний геоботанического профиля (целостный массив разновозрастного хвойно-широколиственного леса);
- 14 описаний разновозрастных сообществ в разных частях заказника;
- 13 описаний внутривидовых луговых сообществ (сенокосы);
- 56 описаний зарастающих и заросших вырубок последнего столетия;
- 18 описаний вторичных лесных сообществ на бывших пашнях или выгонах.

Из общего числа (131) описаний только четыре приходятся на участки в высокой пойме реки Уфы. Остальные 127 описаний расположены на склонах разных экспозиций, вершинах гряд и по долинам ручьев. Ни одно из сообществ не было расположено в позициях стрессовых по почвенно-грунтовым условиям. Достаточно веским основанием для такого утверждения может служить высокая однородность основных экологических характеристик всех изученных сообществ (табл. 7.3).

Статистически достоверное различие средних значений для групп сообществ наблюдается только в одном случае: по шкале освещенности группа вторичных лесных сообществ имеет более низкий балл, который соответствует значениям освещенности растительности светлых лесов. По остальным факторам все группы сообществ достаточно однородны внутри себя (низкий коэффициент варьирования) и перекрываются между собой в диапазонах стандартного отклонения. Подробный анализ флористического сходства этих групп сообществ приводится ниже.

7.4.2. Статистический анализ разнообразия растительных сообществ.

7.4.2.1. Оценка разнообразия сообществ антропогенно преобразованных ландшафтов.

Флористическое сходство сообществ оценено методом кластерного анализа видовых списков с обилиями видов и с использованием евклидова расстояния в качестве метрики сходства (различия) отдельных описаний. Анализ выявил 10 совокупностей описаний (кластеров) в составе исходной выборки. Наиболее малочисленными оказались четыре кластера (третий - 4 описания, седьмой - 5 описаний, девятый - 5 описаний и десятый - 3 описания). Кластеры 3, 7 и 9 объединяют очень разнородные участки на месте вырубок, придорожных участков, зарастающих сенокосов и даже старовозрастных лесных сообществ. О случайности состава этих кластеров можно судить и по очень сильному варьированию общего числа видов растений на конкретных площадках.

Для более полного представления о растительности каждого кластера ниже приводится краткая характеристика и адрес сообществ.

Кластер 3

- Кв. 135, выд. 4 (w15_94). Ярус А: липа (g2g3), рябина (g2); Ярус В: пихта (v), липа (v2). Валеж мелкий, пеньки старые, весь подрост низкой жизнеспособности; рябина и черемуха порослевые, ильм. Участок соседствует с сенокосами вдоль дороги.
- Кв. 150, выд. 2 (w29_94). Свежая рубка хвойно-широколиственного леса. Ярус А: пихта (g2), осина (g1). Ярус В: пихта (v1), ель (v2), осина (v1), ива (v1), липа (v1v2).
- Кв. 94, выд. 4 (w45_94). Послерубочный березняк с елью. Ярус А: береза (g2). Ярус В: ель (v-g1), береза (v-g1).
- Кв. 189, выд. 7 (w55_94). Участок 50-60 летнего пихтача, высота деревьев 10-12 м.

Кластер 7

- Кв. 156, выд. 1 (p9). Площадка на геоботаническом профиле в разновозрастном лесу.
- Кв. 192, выд. 2 (w51_94). Вырубка, зарастающая пихтой, елью и липой.
- Кв. 93, выд. 57 (w6_94). Культуры ели посадки 1992 года. Ярус В: пихта (v2), ель (v)2, липа (g1). Крупные пни елей и пихт. Еще незаросшая рубка.
- Кв. 178, выд. 2 (w10_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.
- Кв. 178, выд. 9 (w6_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.

Кластер 9

- Кв. 156, выд. 1 (p93). Площадка на геоботаническом профиле в разновозрастном лесу.
- Кв. 151, выд. 10 (w25_94). Ярус А: береза (g1g2), осина (g1g2); Ярус В: береза (v2g1). Зарастающий лесной сенокос размером 100x100; все березы семенные.

- Кв. 96, выд. 1 (w44_94). Смешанный лес с березой.
- Кв. 171, выд. 40 (w54_94). Заросший сенокос с хвойными (g1, g2), липа (g1), береза (g2)
- Кв. 115, выд. 14 (w18_93). Старая вырубка с гнями хвойных деревьев, часть берез недавно срублена зимой, верхний ярус отсутствует.

Кластер 10

- Кв. 153, выд. 26 (w48_94). Луг в пойме ручья, ширина 20-30 м, береза (v2,g1) отдельными деревьями высотой 4-6 м.
- Кв. 93 (w58_94). Сероопышанник.
- Кв. 178 (W4_93). Разновозрастный лес с крупным валежом. Недифференцированная пойма реки Курганки, до 1 м над уровнем русла.

Кластер 10 объединяет одинаковые по местоположению в рельефе лесные участки, приуроченные к долинам малых ручьев, т.е. мы имеем дело с экологически детерминированным вариантом растительности переувлажненных и богатых местообитаний. Несмотря на то, что древесный ярус представлен на одной площадке березой, на другой - ольхой серой, а на третьей - разновозрастными деревьями ели, пихты и липы, на всех площадках присутствует одинаковый набор доминантных видов травяного яруса: *Urtica dioica* L., *Filipendula ulmaria*(L.) Maxim, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Geum rivale* L., *Valeriana officinalis* L., *Alnus incana* (L.) Moench. Доминирование видов черно-ольховой эколого-ценотической группы здесь явно не случайно, поскольку эта же группа представлена и наибольшим числом видов (табл. 7.4).

Таблица 7. 4. Доля эколого-ценотических групп видов во флористически однородных кластерах описаний, в процентах от общего числа видов в каждом кластере

Portion of the ecological-cenotic species groups in floristic homogeneous clusters, % from total species number of each cluster

| Эколого-ценотические группы | Кластеры флористически однородных сообществ | | | | | | | | | |
|-----------------------------|---|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | CL1* | CL2 | CL4 | CL5 | CL6 | CL8 | CL10 | CL3 | CL7 | CL9 |
| Боровая | 2.7 | 1.5 | 1.8 | 2 | 1.8 | 2.2 | 2.7 | 1.6 | 1.4 | 1.1 |
| Водно-болотная | 1.1 | 1.5 | | 3.3 | 0.9 | 1.1 | 1.4 | 1.6 | 1.4 | 2.1 |
| Высокотравная | 4.3 | 6.0 | 5.3 | 7.2 | 8.2 | 8.6 | 5.5 | 6.5 | 8.2 | 5.3 |
| Бореальная | 10.3 | 22.4 | 28.1 | 18.3 | 14.5 | 19.4 | 21.9 | 21.0 | 26 | 22.3 |
| Луговая | 31.0 | 3.0 | 1.8 | 15 | 17.3 | 8.6 | 8.2 | 4.8 | 2.7 | 5.3 |
| Неморальная | 16.3 | 38.8 | 43.9 | 23.5 | 28.2 | 33.3 | 26 | 43.5 | 39.7 | 31.9 |
| Опушечная | 9.2 | 3.0 | 3.5 | 5.2 | 11.8 | 6.5 | 2.7 | 4.8 | 2.7 | 6.4 |
| Сорно-рудеральная | 9.8 | 3.0 | | 3.9 | 4.5 | 1.1 | 1.4 | 4.8 | 1.4 | 2.1 |
| Черноольховая | 15.2 | 20.9 | 15.8 | 21.6 | 12.7 | 19.4 | 30.1 | 11.3 | 16.4 | 23.4 |

* Описание кластеров см. в тексте

* Cluster description see in text

Меньший процент неморальных видов в составе приуроченных сообществ принципиально не отличает их по эколого-ценотической структуре флоры от малонарушенных лесов, в которых наиболее многочисленны три группы видов: неморальная, бореальная и черноольховая. К тому же, переувлажненные местообитания на данной территории, не имея большой протяженности в поперечном направлении, всегда испытывают воздействие со стороны соседних с ними склоновых сообществ и, тем самым, оказываются зависимыми от структуры и динамики массива в целом.

Остальные кластеры включают в себя основное количество описаний лесных и луговых участков растительности. Эти кластеры неоднородны по составу древесных доминантов, но представляются достаточно целостными группами сообществ. Наиболее богатым по видовому составу является кластер 1. Он почти полностью состоит из описаний вторичных лесов, возникших на месте заросших пашен и выгонов (левобережье р. Уфы). О недавнем прошлом этих участков красноречиво свидетельствует высокая доля лугово-опушечных видов в современных лесных сообществах (табл. 7.4), которые в большинстве случаев уже имеют сомкнутый древесный ярус. Весьма похожими на вторичные леса оказались пять участков залуговевших вырубок и придорожные лу-

говые сообщества на многолесном правом берегу Уфы. В целом, в 20 описаниях этого кластера отмечено 194 вида сосудистых растений, при среднем количестве видов на площадке равном 42. Распределение числа площадок по видовой насыщенности имеет явно асимметричный характер. Более половины описаний содержат по 25-30 видов; остальные 8 описаний "растягивают" распределение до очень больших значений (максимально - 70 видов). Несмотря на значительное варьирование числа видов, флористическое сходство в данной группе описаний можно рассматривать как явно неслучайное явление. Здесь преобладают виды светолюбивой экологии, и, даже при столь большом видовом разнообразии, выделяется несколько устойчивых групп доминирующих видов (рис. 7.3).

Из характерных для данной группы сообществ можно назвать следующие виды: *Fragaria vesca* L., *Dactylis glomerata* L., *Padus avium* Mill, *Veronica chamaedrys* L., *Vicia sepium* L., *Achillea millefolium* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Betula* L., *Galium mollugo* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Pulmonaria mollissima* Kerner, *Salix caprea* L., *Pinus sylvestris* L., *Viola canina* L., *Poa pratensis* L.

Кластер 1

- A1 Ярус А: береза (g1g2); ярус В: береза (v1v2). Полоса деревьев шириной 60-80 м, длиной 200-300 м, подрост сильно объединен скотом; вне площадки выше по склону пастбище, ниже - поле. Первое поколение деревьев.
- A10 Лесной островок размером 20x40 м; ниже по склону ручей, сверху и по бокам - небольшие сенокосы; валеж тонкий и его мало, первое поколение деревьев (береза семенного происхождения): ярус А: береза (g1); ярус В: береза (v1v2), рябина (v-g).
- A11 Луговая опушка лесного островка размером 20x40 м. Изредка косимый луг.
- A12 Ярус А: осина (g2); ярус В: береза (v1), осина (v2g1), черемуха (g), ива (g2). Узкая полоса леса между полей (ширина 10-15 м, длина 50 м).
- A15 Осинник с сосной (погибшие культуры сосны), размер 100x200 м; периодически прокашивается. А: сосна (g1), осина (g2); ярус В: осина (v2), рябина (vg).
- A16 В: береза (v1v2), сосна (v1v2). Самосев сосны по краю поля; ниже площадки - сенокос.
- A18 А: береза (g1g2). Стоянка скота в березняке размером 200x300 м; березы порослевые, подрост очень редкий из виргинильных берез, сомкнутого верхнего полога нет.
- A2 Ярус А: береза (g2), сосна (g2); ярус В: береза (v1v2), осина (v1v2), рябина (v-g), ива (g1). Придорожная полоса шириной 10-20 м, длиной 500 м расположена вдоль склона по краю оврага; в описании вопли растения опушки. Первое поколение деревьев.
- A3 Культуры сосны. В пределах контура сомкнутые участки чередуются с полянами размером 100-200 кв.м; размер массива бывших сосновых культур 150x200 м; в лесу периодически вырубают иву, березу, осину. Первое поколение деревьев.
- A5 Ярус А: береза (g1g2); ярус В: береза (v2g1), рябина (v-g). Массив погибших культур сосны размером 100x150 м; выше по склону поле, ниже сенокос, валеж тонкий и его мало, береза вся семенного происхождения. Первое поколение деревьев.
- A6 Ярус А: береза (g1); сосна (g1); ярус В: береза (v2), рябина (v-g), ива (v2g2). Массив погибших культур сосны размером 100x300 м по пашне; сосна куртинами. Первое поколение деревьев.
- A7 Ярус А: береза (g1g2), осина (g1); ярус В: осина (im), рябина (v-g). Небольшой островок с деревьями (40x50 м) на перекрестке полевых дорог.
- A8 Ярус А: береза (g1g2); ярус В: береза (v2), осина (im-v), рябина (v-g), ива (g1). Небольшой островок (50x50 м) леса на перекрестке полевых дорог; с трех сторон поле, с одной - березняк; береза и рябина образуют кусты из поросли; подрост объединен скотом.
- A9 Ярус А: береза (g1), сосна (g1), осина (g1); ярус В: рябина (v-g), ива (g1). Массив шириной 150 м, сверху по склону поле, снизу - овраг; валеж тонкий и его мало; отдельные генеративные ивы выпадают.
- Кв. 113, выд. 9 (w11_94). Ярус В: черемуха (g), ива (v2), липа (v2), ильм (v1). Молодая вырубка с культурами ели, подрост ели практически нет.
- Кв. 135, выд. 4 (w18_94). Ярус В: Береза im, Ель v1, Sal.v1. Культуры ели по сенокосной поляне размером 100x10 м, граничит с ельником и березняком. Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ у дороги через 135 квартал.
- Кв. 134, выд. 2 (w19_94). Сенокосная поляна размером 100x100 м, граничит с пихтарником и березняком. Луговой участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ у дороги через 134-135 квартал.
- Кв. 150, выд. 6 (w28_94). Свежая вырубка 100 x 80 м на месте елово-пихтового леса.
- Кв. 95, выд. 5 (w38_94). Молодой осинник с культурами ели; ярусы А и В отсутствуют.
- Кв. 93 (w57_94). Сосняк с березой и елью.

Кластер 2 объединяет описания сообществ резко отличающихся от предыдущей группы. Это как бы другой край шкалы сукцессионной нарушенности растительности изученного района. В выборку вошло двадцать описаний разновозрастного хвойно-широколиственного массива (геоботанический профиль), два описания разновозрастных сообществ в 177 и 178 кварталах, одно описание лишая на месте разновозрастного леса и одно описание лугового сообщества на высокой пойме р. Уфы

Кластер 2

- Кв. 156, выд. 1 (p1, p82, p8, p90, p2, p73, p6, p71, p63, p91, p5, p21, p70, p83, p66, p76, p85, p32, p88, p69,). 20 площадок на профиле в разновозрастном сообществе.
- Кв. 177, выд. 3 (W13_93). Разновозрастный лес с крупным валежом, единично пшп.
- Кв. 178, выд. 9 (W8_93) Разновозрастный лес с крупным валежом
- Кв. 135, выд. 4 (W20_93) Старая вырубка с пнями хвойных деревьев, лиственный молодняк без хвойных.
- (W26_93) Центральная часть слабо дифференцированной поймы р. Уфы. Без деревьев.

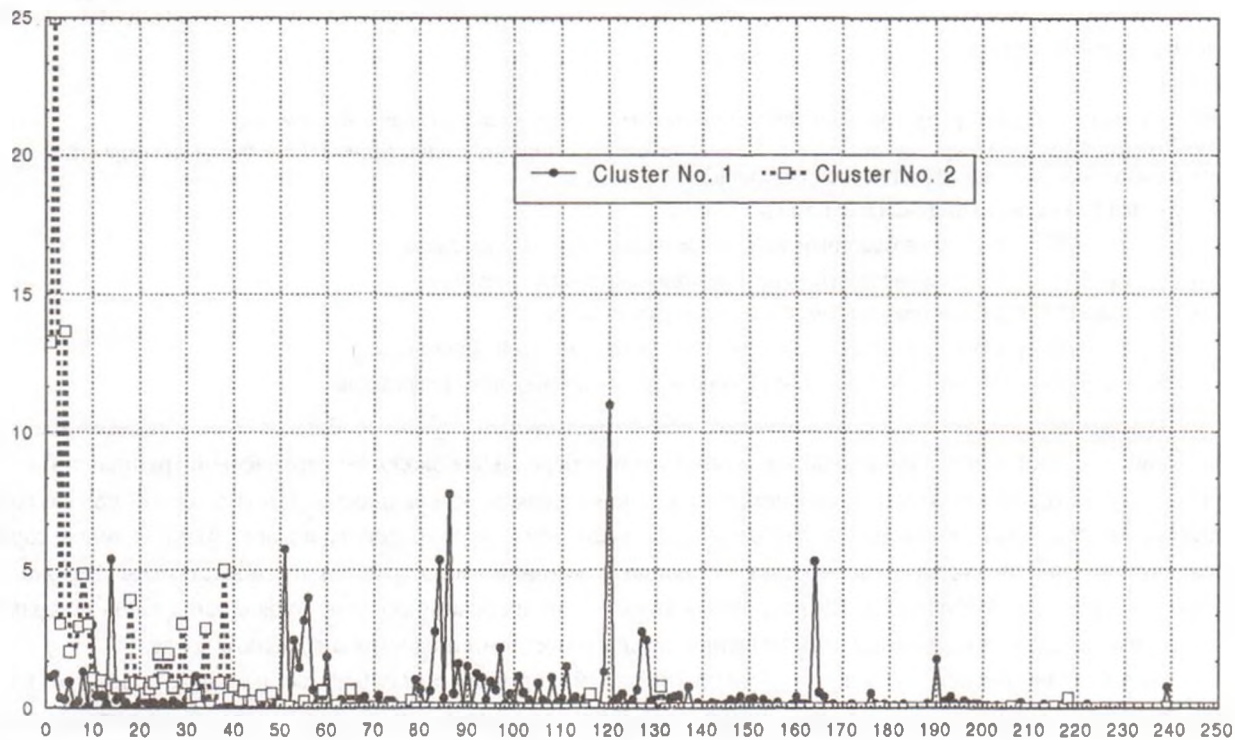


Рис. 7.3. Среднее покрытие видов в травяном ярусе сообществ из кластеров 1 и 2. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - общий видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ. Одно деление на оси X соответствует одному из 271 зарегистрированных видов

Fig. 7.3. Average cover of the species from a ground layer for clusters 1 and 2. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities. The point on the X axis indicates one of 271 recorded species.

В противоположность вторичным осветленным лесам и залуговевшим вырубкам, видовой состав разновозрастных хвойно-широколиственных сообществ весьма бедный (всего 78 видов), но очень стабильный. Гистограмма распределения видового богатства отдельных участков разновозрастного леса имеет почти нормальный характер (рис. 7.4). Наиболее часто в описаниях регистрируется 35-40 видов, и высокое флористическое однообразие малонарушенной растительности сохраняется, несмотря на значительное различие числа видов в конкретных точках.

Основу всех сообществ кластера 2 создают высоко константные виды генеральной выборки (класс константности V и IV при расчете встречаемости видов во всех изученных сообществах). Сюда входят: *Legopodium podagraria* L., *Urtica dioica* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria nemorum* L., *Asarum europaeum* L., *Athyrium*

felix-femina (L.) Roth, *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd., *Rubus idaeus* L., *Ulmus glabra* Huds. Кроме перечисленных видов для данной выборки характерны *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill., *Viola mirabilis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Oxalis acetosella* L., *Stachys sylvatica* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Cacalia hastata* L., *Picea obovata* Ledeb., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Festuca sylvatica* (Poll.) Vill., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Padus avium* Mill. На эти виды приходится хорошо заметные на рисунке 7.3 пики покрытия.

Из приведенных данных следует, что доминирующую роль в травяном покрове малонарушенных лесов играют специфические для Среднего Урала виды из группы высокоотравья. Многие из этих видов весьма редки в растительном покрове сильно преобразованной человеком территории (табл. 7.4) и никогда там не доминируют. Это различие заметно по смещению кривых доминирования видов в кластерах 1 и 2 (рис. 7.3).

Следующая группа сообществ (кластер 4) представлена 10 описаниями. Шесть описаний относятся к массиву разновозрастного леса, а два характеризуют вырубку с обильной порослью липы, вызывающей сильное затенение травяного яруса.

Кластер 4

- Кв. 156, выд. 1 (p11, p13, p35). Три площадки геоботанического профиля в разновозрастном лесу.
- Кв. 135, выд. 4 (w22_94). Ярус А: осина (g1); Ярус В: осина (v2), липа (v2), ильм (im-v2). Вырубка разновозрастного леса; липа вегетативная, у большинства осин объединена кора.
- Кв. 96, выд. 1 (w42_94). Пихто-ельник послерубочный.
- Кв. 178, выд. 6 (W1_93). Разновозрастный лес (лиственный) с крупным валежом.
- Кв. 178, выд. 2 (W11_93). Разновозрастный лес с крупным валежом, старые пни.
- Кв. 178, выд. 1 (W12_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.
- Кв. 156, выд. 4 (W14_93). Верхнего яруса нет, вырубка рядом со старой дорогой
- Кв. 156, выд. 4 (W16_93). Ярус А: липа (v2-g1), береза (g1), ильм (g2); липа порослевая.

Видовой состав еще более однообразный, чем в предыдущей группе сообществ и насчитывает всего 68 видов. Наиболее многочисленны по составу неморальная и бореальная эколого-ценотические группы (табл. 7.4) за счет видов, которые способны произрастать в условиях низкой освещенности. Из-за высокой сомкнутости древесного полога здесь очень редки светолюбивые виды всех эколого-ценотических групп, а виды сорно-рудеральной группы отсутствуют полностью. Основными доминантами в травяном ярусе выступают *Aegopodium podagraria* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Rubus idaeus* L., но их доминирование проявляется лишь по сравнению с другими видами, а не по высокому значению создаваемого ими покрытия в травяном ярусе.

Кластер 5 самый многочисленный по числу описаний и один из самых богатых по числу видов (167). Несмотря на высокое флористическое разнообразие, эти сообщества очень похожи (по константным видам) на значительно более бедные сообщества кластера 2. Во всяком случае, набор основных видов травяного покрова и подроста деревьев практически совпадают в обоих кластерах. Различаются они несколько большей ролью *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и высокой константностью *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. (рис. 7.5).

Кластер 5

- Кв. 156, выд. 1 (p98, p54, p89, p68, p37). Пять площадок геоботанического профиля в разновозрастном лесу.
- Л17 Ярус А: береза (g1); ярус В: осина (v2), черемуха (g), липа (g1g2). Островок леса среди пастбищ в малолесной части Артинского района; видимо, это остатки леса на землях, незатронутых распахкой.
- Кв. 135, выд. 5 (w13_94). Лесной сенокос размером 20x60 м.
- Кв. 135, выд. 5 (w14_94). Ярус А: пихта (g1), береза (g2), липа (g1); ярус В: ильм (v2). Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ у дороги. Валеж мелкий и средний; все деревья, кроме липы, семенные.
- Кв. 135, выд. 4 (w16_94). Ярус В: пихта (g1), клен (v2g1), ильм (v2g1), рябина (g); участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ вдоль дороги. Валеж мелкий, за пределами площадки есть генеративные деревья ели и пихты.
- Кв. 135, выд. 6 (w2_94). Сенокосная поляна размером 0.6 га внутри лесного массива.
- Кв. 135, выд. 4 (w21_94). Ярус В: береза (v2g1), рябина (g), липа (g1), ильм (v2g1). Вырубка разновозрастного леса; липа вегетативного, береза семенного происхождения.

- Кв.114, выд.3 (w3_94). Ярус А: осина (g1g2). Сенокосная поляна размером 1 га с осинной.
- Кв.129, выд.11 (w31_94). Ярус А: пихта (g2); Ярус В: пихта (v1), рябина (g), липа (v2g1), ильм (v2g1). Сомкнувшийся молодняк на вырубке разновозрастного леса.
- Кв.96, выд.4 (w40_94). Сенокос на лесной территории, ярусы А и В отсутствуют.
- Кв.149, выд.2 (w32_94). Ярус А: пихта (g2g3), ель (g2g3), липа (g2), Ярус В: пихта (v2g1), береза (v1g1), ель (v1v2), липа (v1), ильм (v2). Разновозрастный пихто-ельник (такой лес, вероятно, был до рубки на площадке w31_94); береза семенная на пнях.
- Кв.96, выд.1 (w41_94). Липняк послерубочный.
- Кв.96, выд.1 (w43_94). Пихто-осинник послерубочный.
- Кв.96, выд.4 (w47_94). Сенокос рядом с вырубкой, ярусы А и В отсутствуют.
- Кв.174, выд.2 (w49_94). Пихтач, возраст 50-60 лет, высота 10-14 м.
- Кв.174, выд.2 (w50_94). Пихтач, возраст 50-60 лет, высота 10-14 м.
- Кв.192, выд.2 (w52_94). Смешанный лес. Ель v2-g2.
- Кв.191, выд.2 (w53_94). Смешанный лес, редкий. Ель g1-g2, липа g2.
- Кв.93, выд.39 (w7_94). Сомкнутый молодняк 20 лет из липы, ели, пихты по вырубке; семенники ели, пихты, ильма усохли. Ярус В: пихта (v1), ель (v2), ива (v1), липа (v2).
- Кв.178, выд.5 (W3_93). Разновозрастный лес с крупным валежом, единично шиш.
- Кв.178, выд.9 (W9_93). Разновозрастный лес с крупным валежом.
- Кв.135, выд.4 (W19_93). Старая вырубка с пнями хвойных деревьев.
- Кв.156, выд.4 (W15_93). Рядом со старой дорогой березняк по сенокосу.
- Кв.156, выд.4 (W17_93). Старая опушка; верхний ярус отсутствует.
- Кв.116, выд.15 (W21_93). Березо-ельник рядом с дорогой.
- W31_93 Бровка 1-й надпойменной террасы; следы свежих и старых порубок.
- Кв.136, выд.2 (W22_93). Осинник по вырубке, осина g1-g2.
- W24_93 Припойменный участок.
- W29_93 Притеррасная центральная часть слабо дифференцированной поймы р. Уфы. Верхний ярус очень редкий.

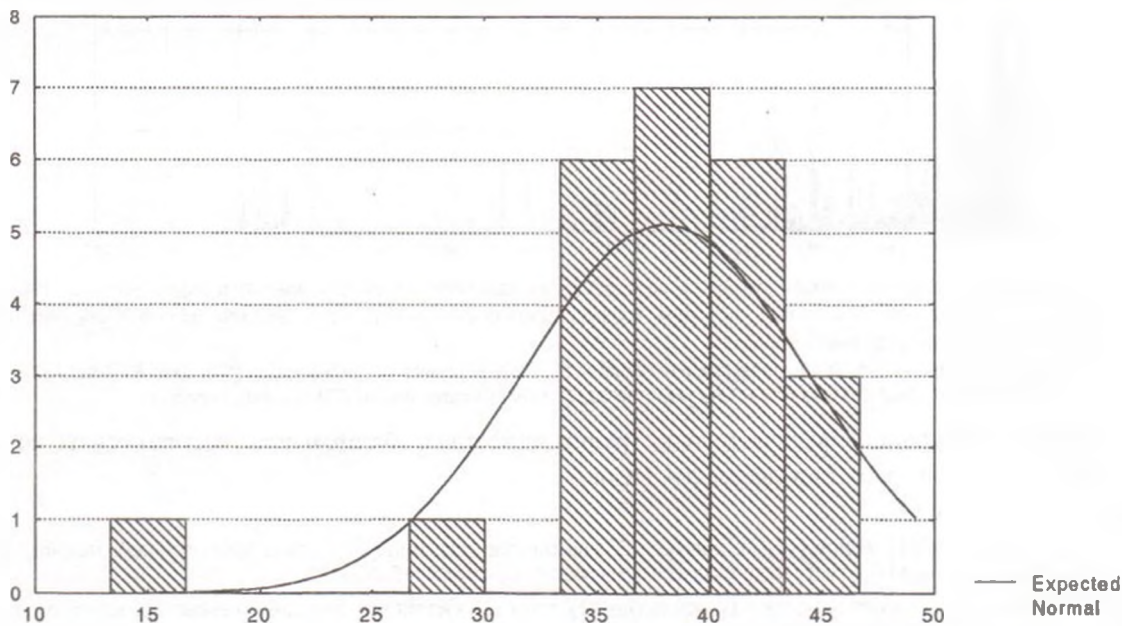


Рис. 7.4. Распределение площадок по числу видов (кластер 2, разновозрастные хвойно-широколиственные леса). Ось Y - количество описаний заданного уровня видовой богатства, ось X - видовой богатство.

Fig. 7.4. Distribution of the sample plots by species number (cluster 2, unevenaged mixed forests). Axis Y - number of observations with specified species richness, axis X - species richness.

Высокая константность сравнительно небольшого числа видов объединяет в один кластер физиономически сильно различающиеся сообщества. Сюда попадают участки разновозрастных лесов, различные варианты послерубочных древостоев (пихтарники, липняки, осинники, березняки) и очень малые по площади лесные поляны.

Сходство всей этой физиономически пестрой группы сообществ обусловлено, видимо, спецификой нарушений, которые вызвали сильные изменения в структуре и составе древесного яруса, но не привели к заметным перестройкам в травяном ярусе. О слабой преобразованности флоры можно судить и по соотношению числа видов разных эколого-ценотических групп (табл. 7.4). Здесь представлены виды всех групп и в пропорциях близких к таковым в малонарушенной растительности. Отличие данной группы описаний состоит в большем разнообразии видов луговой группы и в обедненности неморальной группы видов. Оценка закономерности появления множества небыльных видов требует более детальных исследований. Пока можно лишь предположить, что они связаны с типами нарушений (естественной или антропогенной природы) и состоянием соседних сообществ, окружающих каждую такую точку.

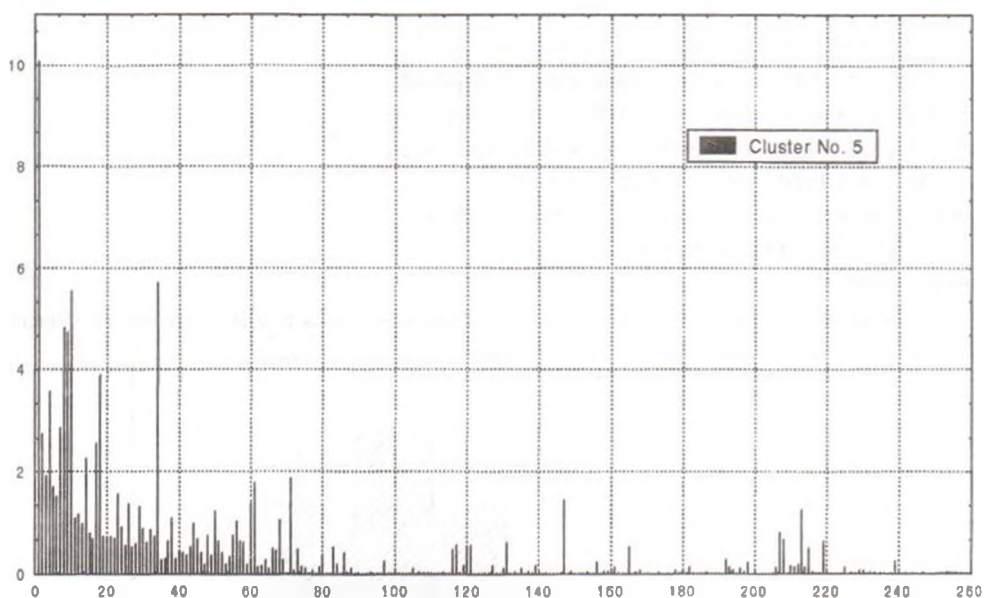


Рис. 7.5. Среднее покрытие видов в травяном ярусе сообществ из кластера 5. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - общий видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ. Одно деление на оси X соответствует одному из 271 зарегистрированных видов

Fig. 7.5. Average cover of the species in a ground layer for cluster 5. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities. The point on the X axis indicates one of 271 recorded species.

Кластер 6 (15 описаний) объединяет в одну группу древостои с обязательным участием осины, но различных по возрасту, плотности и составу древесных видов.

Кластер 6

- А13 Ярус В: береза (v2g1), осина (v2g1), ива (g2). Узкая полоса леса поперек склона между полей; ширина 10-15 м, длина более 100 м; полоса образует уступ высотой 1 м (вероятно, старая межа).
- А14 Ярус А: береза (g2), осина (g1); ярус В: осина (im-v2), ива (g2). Осинник с березой по свалке деревьев от расчистки поля, размер участка 10x40 м; ямы, пни, валеж.
- А4 Ярус А: береза (g1g2), осина (g1g2); ярус В: береза (v1), рябина (v-g). Массив погибших культур сосны размером 200x400 м; видимо, по папне. Первое поколение деревьев.
- Кв.135, выд.5 (w12_94). Ярус А: пихта (g1), осина (g1); Ярус В: клен (im), ильм (im). Бывший лесной сенокос в мозаике лесных и безлесных сообществ вдоль дороги (дорога идет по привершинной части склона вдоль водораздела).
- Кв.135, выд.5 (w20_94). Ярус А: пихта (g1), осина (g1); Ярус В: пихта (v), (im-v2). Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ около дороги. Осинник по вырубке, пни очень старые.

- Кв.130, выд.9 (w27_94). Ярус А: осина (g2); Ярус В: береза (v1v2), липа (im), ильм (im). Заросшая вырубка большой площади; береза семенная. Единичные сосны.
- Кв.129, выд.11 (w30_94). Ярус А: ель (g1), пихта (g1), осина (g2), липа (g1); Ярус В: пихта (v2), липа (v1v2), ильм (v1). Большая заросшая вырубка по разновозрастному лесу.
- Кв.149, выд.1 (w33_94). Ярус А: осина (g1g2); Ярус В: липа (v1v2). Осинник по сплошной вырубке; все осины с объединенной корой; изредка встречается генеративная ель.
- Кв.130, выд.7 (w35_94). А: пихта (g1g2), береза (g1), осина (g1); Ярус В: береза (v2), липа (v2). Березняк по вырубке елово-широколиственного леса; очень крупные еловые шишки, береза порослевая и семенная.
- Кв.130, выд.7 (w36_94). Ярус А: осина (g1g2), липа (g1); Ярус В: пихта (v2), ель (v2), липа (v2), ильм (v2). Осинник по сплошной вырубке; редкие шишки малого диаметра.
- Кв.114, выд.3 (w4_94). Ярус А: ель (g2), пихта (g1), осина (g2); Ярус В: пихта (v1), ель (v1v2). Осинник по вырубке.
- Кв.114, выд.3 (w5_94). Ярус А: ель (g2), осина (g2); Ярус В: пихта (v1), клен (im), ель (im-v), липа (im-v1), ильм (v1). Все деревья второго яруса нормальной жизнеспособности; подрост образует куртины, в которых преобладают либо хвойные виды, либо липа.
- Кв.94, выд.13 (w56_94). Осинник со старыми елями высотой 23 м (g1, g2).
- Кв.114, выд.2 (w8_94). Ярус А: ель (g2), пихта (g2), осина (g2g3). Пихто-ельник по бывшему осиннику, валеж тонкий.
- Кв.114, выд.38 (w9_94). Ярус В: береза (v2), осина (v2). Сомкнутый осинник на вырубке.

Облигатное присутствие осины - вида, который практически не встречается в малонарушенных разновозрастных лесах, свидетельствует не только о явно антропогенном происхождении данной группы сообществ, но и о специфическом характере нарушений. По преобладанию видов неморальной группы можно утверждать о тесной связи преобразованной растительности с ненарушенной. А по многочисленности видов луговой и опушечной групп (табл. 7.4) - о характере предшествующих преобразований, связанных с сенокосением в лесах. Почему осина в своем распространении тяготеет к сенокосным полянам, сегодня трудно сказать, но такая связь прослеживается во всех случаях зарастания современных сенокосов. Видимо, однажды заселив свободные пространства, осина долгое время способна сохранять свое участие в составе производных лесов, в травяном ярусе которых сохраняется практически весь набор константных видов разновозрастных лесов. Отличительной чертой таких осинников является высокая константность малого числа видов: *Populus tremula* L., *Aegopodium podagraria* L., *Aconitum excelsum* Reichenb. (рис. 7.6).

Последний кластер (8) составили описания березняков на территории заказника и прилегающих к нему кварталов Артинского лесничества. Здесь, в отличие от осиновых сообществ, большая часть высоко константных видов разновозрастных лесов встречается значительно реже (очень мало видов в левой части графика, рис. 7.6). Тем не менее, производные ценозы не только сохраняют все разнообразие эколого-ценотических групп видов, но и почти не отличаются от разновозрастных сообществ по доле участия видов каждой группы (табл. 7.4). Характерными представителями данной выборки сообществ являются: *Aegopodium podagraria* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Abies sibirica* Ledeb., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Ajuga reptans* L., *Lonicera xylosteum* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Picea obovata* Ledeb.

Кластер 8

- Кв.113, выд.8 (w10_94). Ярус А: ель (g1), пихта (g1), береза (g1); Ярус В: ель (v2). Березняк по вырубке.
- Кв.135, выд.4 (w17_94). Ярус А: береза (g2); Ярус В: пихта (v2), ель (v2), ильм (im). Лесной участок из мозаики перемежающихся лесных и луговых сообществ вдоль дороги. Береза семенного происхождения.
- Кв.154, выд.7 (w23_94). Ярус А: ель (g2), береза (g1), ива (g2); Ярус В: пихта (im-v1), ель (im). Вырубка старого леса на большой площади; береза семенная.
- Кв.153, выд.29 (w24_94). Ярус А: ель (g1), пихта (g2), береза (g1); Ярус В: пихта (v1), береза (g1), ель (v1v2), рябина (g). Вырубка разновозрастного леса; береза и порослевая.
- Кв.150, выд.5 (w26_94). Ярус А: береза (g1), ива (g2); Ярус В: липа (im), ильм (im). Заросшая большая вырубка; березы в основном семенные, единичные сосны.
- Кв.149, выд.4 (w34_94). Ярус А: пихта (g1g2), береза (g2g3), ильм (g2); Ярус В: липа (v2), ильм (g1). Старовозрастный березняк, возникший после сплошной рубки (видимо разновозрастного смешанного леса) и теперь достигший возраста своего распада.
- Кв.112, выд.3 (w37_94). Ярус А: ель (g2), береза (g1); Ярус В: пихта (v2g1), береза (v1v2), ель (v1v2), липа (v2). Разновозрастный пихто-ельник, подрост липы очень редкий.

- Кв. 95, выд. 3 (w39_94). Березняк по вырубке.
- Кв. 96, выд. 3 (w46_94). Опушка осинника к сенокосу шириной 20-30 м.

В целом, видовой состав березняков богаче (99 видов) состава разновозрастных хвойно-широколиственных сообществ, но беднее видовой состава производных осинников. Это отличие березняков от осинников, возможно, связано со значительными нарушениями почвенного покрова во время рубки и быстрым исчезновением сорно-рудеральной флоры после смыкания производных древостоев.

Заканчивая обзор флористического разнообразия изученной территории важно подчеркнуть, что открытым остается вопрос о причинах флористической бедности разновозрастных хвойно-широколиственных сообществ. Частично их ценотическую замкнутость попробуем проанализировать на примерах более детальной характеристики массива разновозрастных лесов заказника "Сабарский".

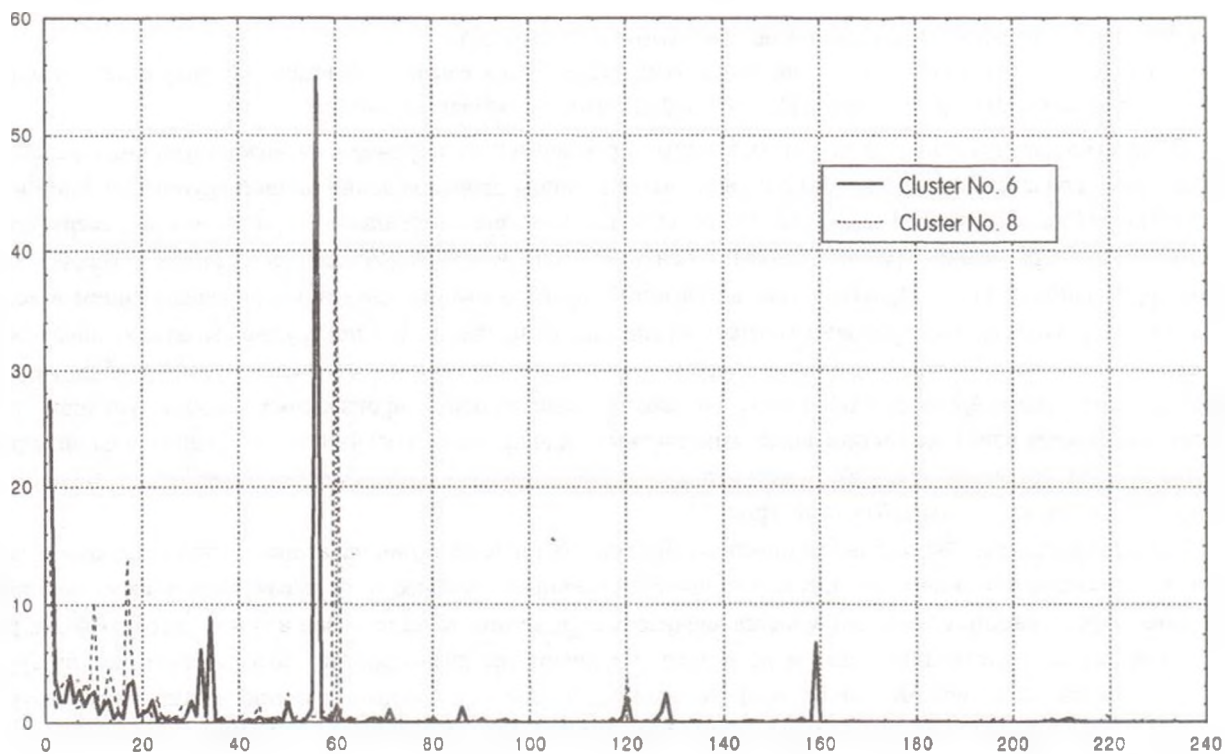


Рис. 7.6. Среднее покрытие видов в травяном ярусе сообществ из кластеров 6 и 8. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - общий видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ. Одно деление на оси X соответствует одному из 271 зарегистрированных видов

Fig. 7.6. Average cover of the species in a ground layer for clusters 6 and 8. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities. The point on the X axis indicates one of 271 recorded species.

7.4.2.2. Оценка внутривидового разнообразия ненарушенных лесов.

Для анализа была использована информация о видовом составе 106 примыкающих друг к другу площадок (20x20 м) геоботанического профиля. На непрерывной цепочке описаний можно проследить закономерности распределения растений по основным элементам рельефа от вершинных позиций до русел небольших постоянных водотоков. Высотный градиент (от 400 до 290 м над у.м.) и протяженность (2120 м) исследованного участка отражают характерные ландшафтные особенности данного региона. Разновозрастная структура древостоя в целом массиве обуславливает отсутствие резких границ между конкретными участками, поэтому разделение выборки на более однородные группы в полевых условиях не проводилось. Разбиение описаний на флористиче-

ски однородные совокупности проведсно с помощью кластерного анализа (с использованием эвклидова расстояния в качестве метрики сходства). Пять выделенных групп различаются по числу площадок и общему видовому разнообразию (рис. 7.7).

Модальными для профиля в целом оказались площадки второго (2п) и третьего (3п) кластеров (37 и 38 площадок, соответственно). Часть этих описаний входят в состав 2 и 5 кластеров ранее рассмотренной генеральной выборки описаний по всей изученной территории. Описания кластеров 2п и 3п содержат в своем составе и большую часть видового списка разновозрастного массива. В кластер 2п входят 72 вида, а в кластер 3п - 86 видов из 93 зарегистрированных на профиле. В целом, такое невысокое видовое разнообразие (меньше половины от общего списка сосудистых растений территории) видимо не случайно. С одной стороны - это может быть следствием однообразия экологических условий, а с другой - длительностью периода существования сообществ, аналогичных нынешним по составу и структуре.

Таблица 7.5. Доминанты травяного яруса и видовая насыщенность флористически однородных участков разновозрастного хвойно-широколиственного леса

Dominants of the herb layer and species richness on floristic homogeneous parts of unevenaged forest

| Виды | Флористически однородные кластеры описаний | | | | |
|--|--|-------|-------|-------|-------|
| | 1п | 2п | 3п | 4п | 5п |
| <i>Aconitum excelsum</i> Reichenb. | + | | | + | |
| <i>Aegopodium podagraria</i> L. | + | + | + | + | + |
| <i>Athyrium crenatum</i> (Sommerfl.) Rupr. | | + | + | | |
| <i>Cicerbita uralensis</i> (Rouy) Beauverd | | + | | + | + |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth | | | + | | |
| <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. | | | | | + |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> L. | | | | | + |
| <i>Oxalis acetosella</i> L. | | | + | | |
| <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort. | | | + | | |
| <i>Rubus idaeus</i> L. | | | + | | |
| <i>Stachys sylvatica</i> L. | | + | | | |
| <i>Stellaria nemorum</i> L. | + | + | + | + | + |
| <i>Tilia cordata</i> Mill. | | | + | + | |
| <i>Urtica dioica</i> L. | + | + | | + | + |
| Среднее число видов на площадке | 36.90 | 36.89 | 42.29 | 33.60 | 41.20 |

Двадцать один вид присутствует на всех площадках профиля. Это: *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria nemorum* L., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Urtica dioica* L., *Tilia cordata* Mill., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Asarum europaeum* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Rubus idaeus* L., *Ulmus glabra* Huds., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Impatiens noli-tangere* L., *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm., *Paris quadrifolia* L., *Stellaria holostea* L., *Adoxa moschatellina* L., *Milium effusum* L. Если учесть, что на каждой площадке в среднем встречается от 33.6 до 42.3 видов, то различия между отдельными площадками окажутся совсем незначительными. При столь консервативном составе растений, выделенные совокупности все же различаются по степени доминирования тех или иных видов в травяном покрове (табл. 7.5).

В четырех из пяти кластеров доминантами выступают высоко константные виды, которые являются константами не только для профиля, но и для растительных сообществ изученной территории. Только в кластере 5п доминантом может быть *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., вид, который имеет четкую экологическую приуроченность к местам с проточным избыточным увлажнением.

Поскольку каждое описание имеет территориальную привязку, можно попытаться проследить топографические закономерности распространения близких по флористическому составу участков. На рисунке 7.8 видно, что описания, наиболее похожих между собой групп, располагаются на самых разных частях склонов.

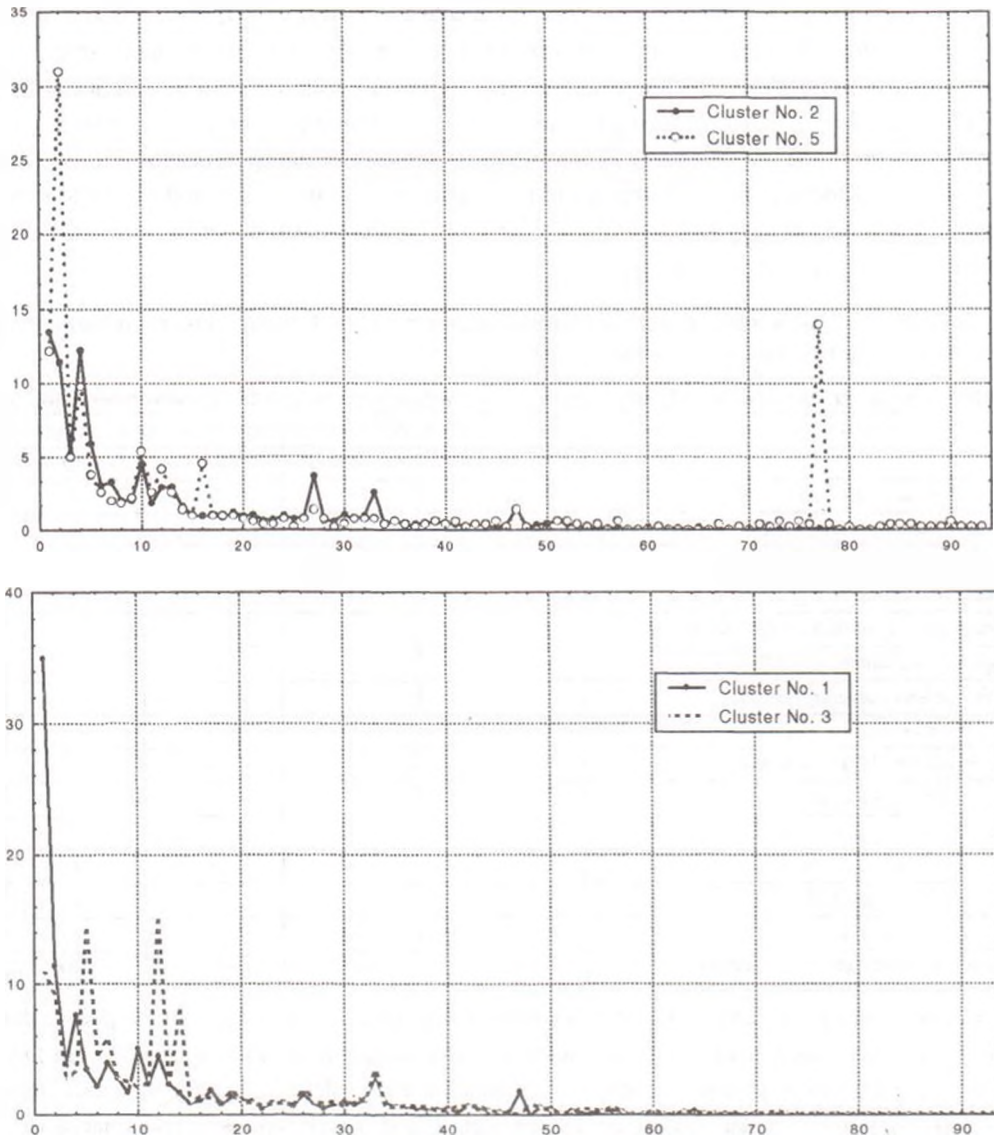


Рис. 7.7. Среднее покрытие видов в травяном ярусе на флористически однородных участках разновозрастного леса. Ось Y - покрытие каждого вида (%), ось X - видовой список сосудистых растений всех изученных сообществ (деление оси X соответствует одному виду).

Fig. 7.7. Average cover of the species from a ground layer on floristic homogeneous parts of unevenaged forest. Axis Y - cover of each species (%), axis X - total list of the vascular plants of all studied communities.

Во многих случаях описания из разных кластеров образуют всевозможные сочетания из ближайших соседей. По крайней мере, в двух случаях наблюдаются протяженные участки одинакового флористического состава, что дает возможность говорить о существовании "верхнего предела" внутриценотической мозаики размером 5-7 га. Несмотря на то, что профиль целиком расположен в пределах единого разновозрастного массива, древесный ярус не образует однородного полога на всем протяжении. Более того, плотность верхнего яруса варьирует в значительных пределах (рис. 7.9).

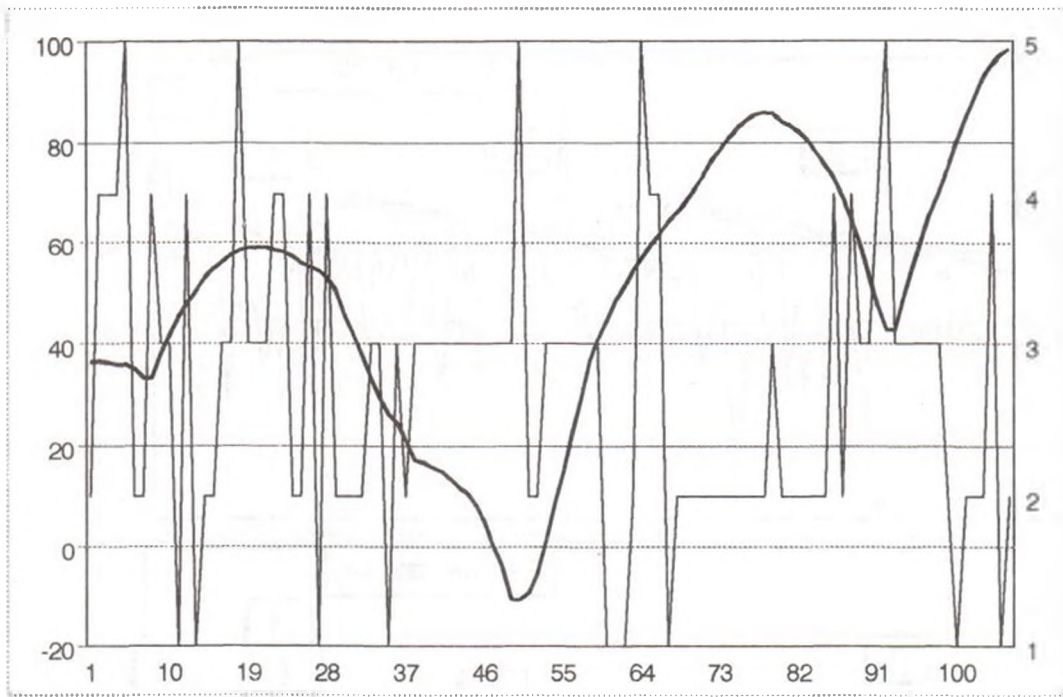


Рис. 7.8. Расположение площадок флористически однородных кластеров по формам рельефа. Левая ось Y - относительная высота площадки, м, правая ось Y - номер флористического кластера; ось X - порядковый номер площадки.

Fig. 7.8. Topographic gradient and allocation of the plots belonging to the floristic clusters. Left Y axis - relative elevation of the plot, m; right Y axis - the number of the floristic cluster; X axis - the number of plot.

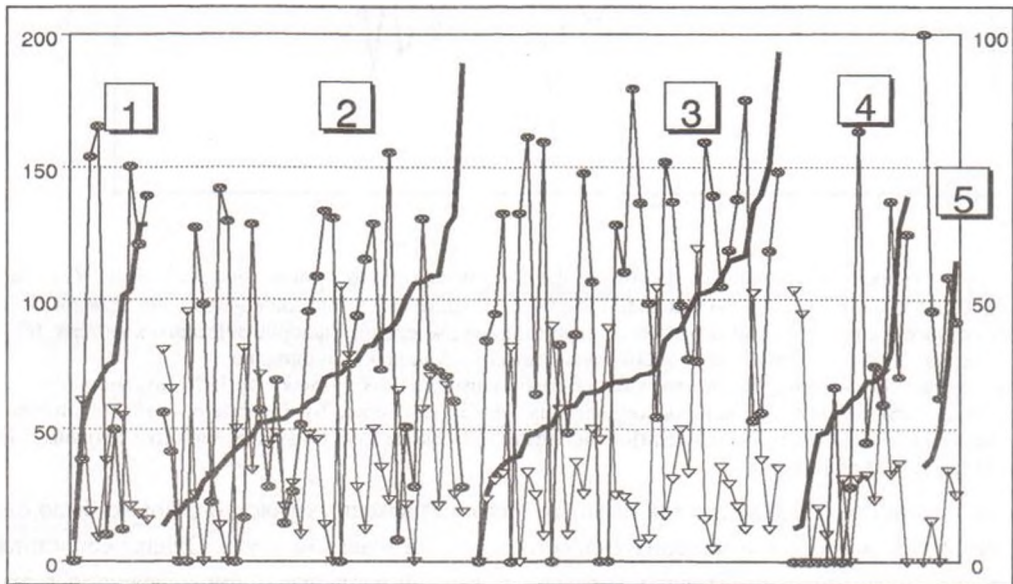


Рис. 7.9. Изменчивость плотности древостоя и состава древесных доминантов в пределах флористически однородных участков. Левая ось Y - сумма площадей сечения стволов (м²/площ.); правая ось Y - доля вида в составе древостоя (%), ось X - учетные площадки. Цифрами обозначены серии площадок каждого флористического кластера.

Fig. 7.9. Variability of stand density and portion of wood dominants within floristic clusters. Left Y axis - sum of basal area (m²/plot); right Y axis - portion of species in the stand (%); X axis - sample plots. Numbers indicate the series of plots belonging to each floristic cluster.

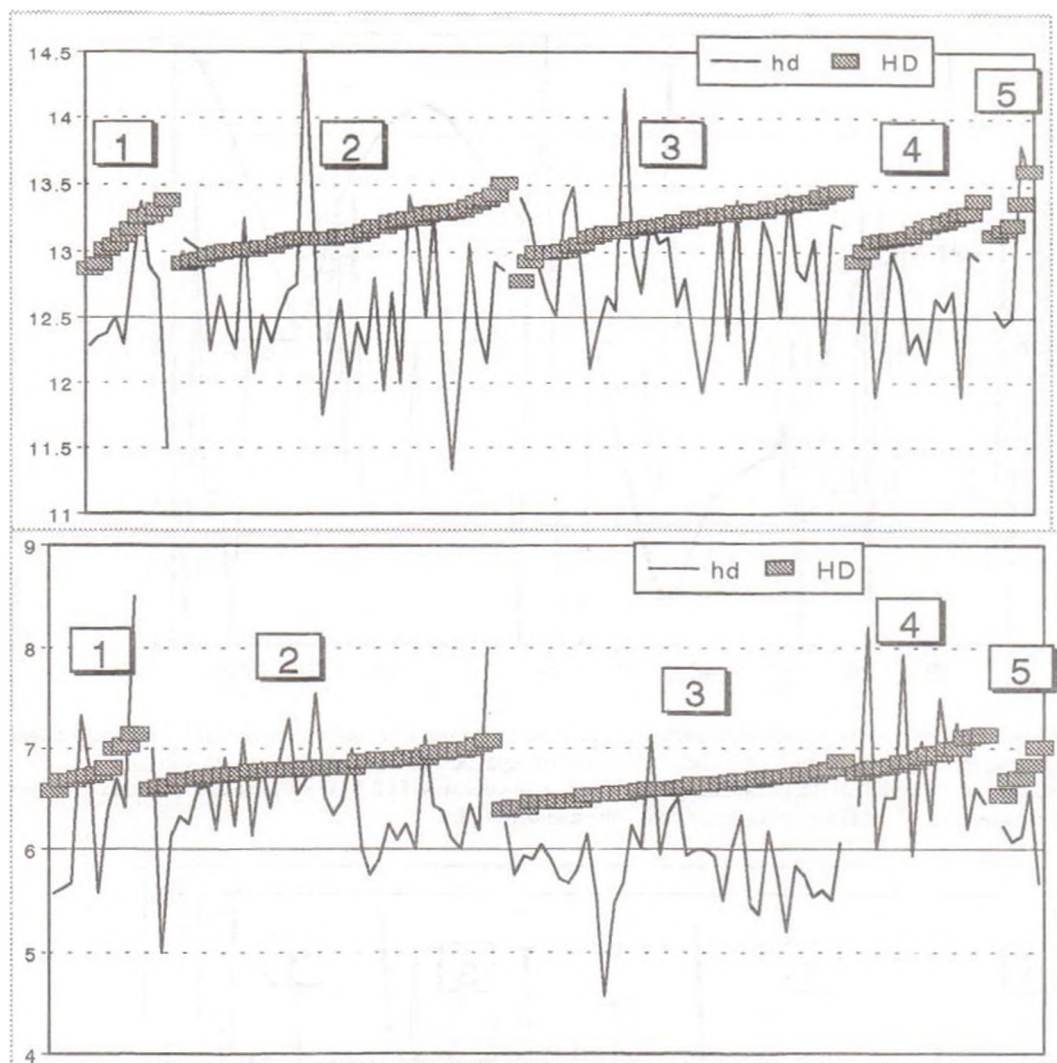


Рис.7.10. Балловая оценка экологических факторов флористически однородных участков. Ось Y - баллы по шкале Д.Н.Цыганова, ось X - учетные площадки. График А - оценка по шкале влажности почвы, график В - оценка по шкале доступного азота. Цифрами обозначены серии площадок каждого флористического кластера, hd - оценка по видам с низкой встречаемостью, HD - оценка по всему списку видов на площадке.

Fig. 7.10. Score assessment of ecological factors within floristic clusters. Y axis - score by D.N.Tsyganov scale; X axis - sample plots. Fig.A - assessment by the scale of soil humidity. Fig.B - assessment by the scale of available nitrogen. Numbers indicate the series of plots belonging to each floristic cluster. hd - assessment by species with low frequency; HD - assessment by total species list of each plot.

Имея достаточно большое число как плотных, так и разреженных участков, можно было ожидать сопряженного с плотностью древостоя изменения видового состава в травяном ярусе. Однако сопоставление данных по суммам площадей сечения генеративных деревьев на каждой площадке с принадлежностью этих же площадок к одному из флористических кластеров показывает, что описания, попадающие в любой из них, встречаются и под плотным, и под редким покровом деревьев. В данном случае оказалось, что более чем двукратно увеличение плотности древостоя может не сопровождаться заметным изменением видового состава "сообщества". Нечувствительным оказался видовой состав травяного яруса и к составу доминантов древостоя. Близкие по флоре участки есть в местах преобладания и ели, и пихты.

Удивительная нечувствительность состава травяного яруса на положение участка в рельефе и на плотность разновозрастного древостоя коррелирует с экологической однородностью местообитаний в пределах массива. Расчет экологических характеристик "сообществ" по балловым оценкам пяти факторов (увлажнение, доступность азота, солевой режим почв, кислотность почв и освещенность) показывает практически полную идентичность всех площадок. Максимальные различия по любому из факторов не выходят за пределы одного балла (рис. 7.10).

Несколько большие различия между отдельными площадками наблюдаются в оценках экологических факторов при расчете их значений на основе неконстантных видов, т.е. в расчет попадали виды с константностью менее 40%. Однако и при таком способе расчета различия между отдельными площадками невелики. Наблюдаемые отклонения, возможно, отражают неоднородность более мелкой мозаики местообитаний. По шкале увлажнения (рис. 7.10а) "флуктуирующая" часть видов на многих площадках несколько занижает оценки и характеризует как бы более сухие "микросайты" в пределах относительно больших площадок. По шкале доступного азота (рис. 7.10в) оценки по неконстантным видам дают систематическое занижение лишь в двух группах описаний (кластеры 3 и 5), которые имеют наибольшую видовую насыщенность.

7.4.2.3. Анализ роли светового фактора в формировании мозаики травяного покрова.

Несмотря на низкое варьирование балловых оценок по шкале освещенности, была предпринята попытка детального анализа роли светового фактора в формировании неоднородности травяного яруса. Для анализа были использованы материалы детального картирования деревьев на постоянной пробной площади, дополнительного картирования физиономически однородных микрогруппировок (контуров) в ярусе трав и фотометрического способа определения уровня освещенности (метод полусферических снимков). Из первоначального набора 36 типов контуров были выделены 5 группировок. Объединение контуров в группировки выполнено таким образом, чтобы, имея общие границы, они не перескакались, и делили пространство пробной площади без остатка. Подробное исследование на пробных площадках размером 1х1 м показало, что различия между группировками связаны главным образом с тем, какой вид (или виды) в данной группировке имеют максимальное покрытие. Кроме того, есть отличия между группировками по размерам растений одного вида (высоте побегов), по числу ярусов травостоя, а также по освещенности.

Было установлено, что по флористическому составу выделенные группировки не показывают четких различий. Часто набор видов на площадках, описанных в пределах разных группировок, весьма сходен (как это наблюдается и на больших площадках геоботанического профиля). Следовательно, целый ряд видов может существовать в разных микроусловиях, проявляя ту или иную степень пластичности, либо проходя в разных группировках разные стадии онтогенеза.

Группировка 1 имеет небольшое общее проективное покрытие и невысокий одноярусный травостой. Приурочена она к участкам с наименьшей освещенностью, расположенным, как правило, под пологом хвойных деревьев (рис. 7.11). Максимальное покрытие (2 - 3 балла) имеет *Galium odoratum* (L.) Scop. Кроме него, достаточно обильны (до 1 балла) *Chrysosplenium alternifolium* L., который часто занимает приствольные повышения крупных экземпляров ели и пихты.

Группировка 2 приурочена к участкам средней освещенности. Здесь преобладают вегетативные раметы *Aegopodium podagraria* L. (покрытие от 2 до 4 баллов). Относительно обильно могут быть представлены некоторые другие вегетативно-подвижные виды, например, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. Травостой нередко отчетливо двухъярусный. В нижнем ярусе располагаются виды первой группировки (*Galium odoratum* (L.) Scop. и др.), в верхнем - более крупные виды (*Aegopodium podagraria* L., а также *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Aconitum septentrionale* Koelle и некоторые другие). Эта группировка обычно характерно окаймляет участки группировки 1.

Группировка 3 приурочена к участкам с относительно хорошей освещенностью. Доминирующих видов два: *Rubus idaeus* L. (покрытие 2-3 балла) и *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (покрытие 3-4 балла). Достаточ-

но обильны на некоторых площадках и другие крупные травянистые виды - *Aconitum septentrionale* Koelle (обычно цветет), *Equisetum sylvaticum* L., *Stachys sylvatica* L., *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell. (обилие до 3 баллов), *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. В этой группировке часто встречаются генеративные побеги *Aegopodium podagraria* L. Травостой обычно двухъярусный, и, подобно предыдущей группировке, в нижнем ярусе трав представлены виды группировки 1.

Группировка 4 приурочена к местам с хорошей освещенностью (крупные развалы) (рис. 7.12). Доминирующих видов два: *Urtica dioica* L. (покрытие до 4-5 баллов) и *Rubus idaeus* (покрытие до 4 баллов). Кроме того, обильно представлены прочие крупные травянистые виды: *Aconitum septentrionale* Koelle (до 3 баллов, обычно цветет), *Stachys sylvatica* L. (до 2 баллов), *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd (цветет, обилие небольшое), *Aegopodium podagraria* L. (цветет, обилие небольшое), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (обычно не цветет). В травостое различима ярусность: верхний ярус составляют очень крупные экземпляры крапивы и малины, второй ярус образован растениями средних размеров (*Aconitum*, *Aegopodium*, *Cicerbita*, *Calamagrostis*), относящиеся к группировкам 2 и 3, третий ярус составляют мелкие растения, относящиеся к группировке 1.

Группировка 5 отличается очень высоким обилием и плотным покрытием *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Приурочена она к сравнительно недавним развалам, которые уже успели зарастить подростом липы имма-турного и виргинильного состояния. Ярусность в этом типе группировки слабая, так как под пологом страусника почти нет света для растений небольших размеров.

Таким образом, виды, доминирующие в травяном покрове, можно разделить на две категории. В одну категорию входят виды константные в пределах своей группировки: *Galium odoratum* (L.) Scop., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Aegopodium podagraria* L., *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Urtica dioica* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. В другую категорию отнесены виды со средним обилием (содоминанты), которые не показывают четкой приуроченности к какому-либо одному типу группировок. Сюда относятся: *Aconitum septentrionale* Koelle, *Cicerbita uralensis* (Round) Beauverd, *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Milium effusum* L., *Stachys sylvatica* L., *Equisetum sylvaticum* L.

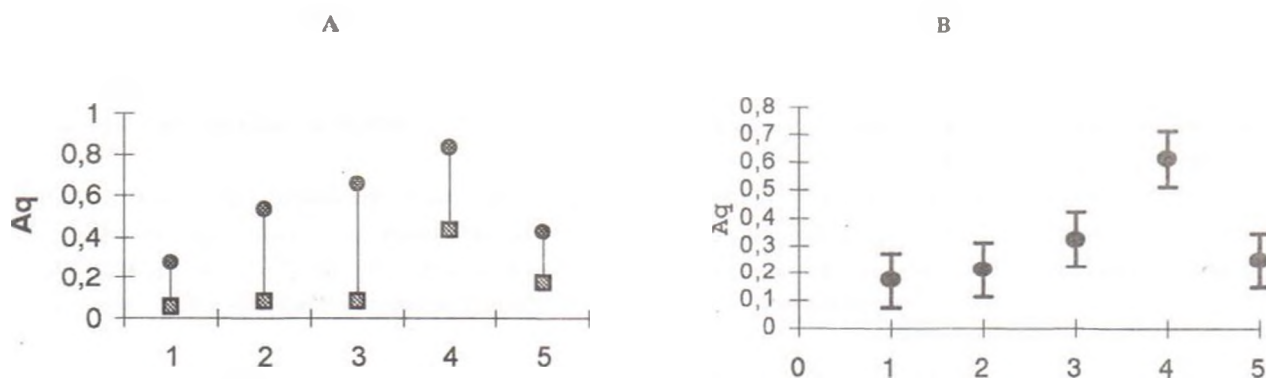


Рис. 7.11. Средний уровень освещенности (А) и диапазоны освещенности (В) в микрогруппировках. Ось Y - относительная освещенность, ось X - группировки.

Fig. 7.11. Means (A) and limits (B) of light under patches in herb layer. Y axis - relative light, X axis - type of patches.

Несмотря на выявленные закономерности изменения доминирования видов в разных участках сообщества, строгого соответствия группировок растений и полей освещенности в приземном слое нет. Каждая группи-

ровка встречается на участках с широким диапазоном освещенности, и различаются группировки преимущественно по значениям верхних пределов освещенности (рис. 7.11).

Ширина диапазонов группировок сказывается на относительном вкладе каждой группировки в общую площадь травяного покрова. Самый широкий диапазон у группировки 3, она же занимает и самую большую относительную площадь.

Обобщая анализ состояния травяного яруса и условий освещенности отдельных участков разновозрастного сообщества, можно предложить следующую схему микросукцессии. После отмирания взрослых деревьев на открывшихся участках доминируют крупнотравные виды (группировка 4 и местами группировка 5). По мере роста деревьев молодого поколения, доминирование крупных видов ослабляется, и возникают группировки 3, 2 и 1. Строгой последовательности переходов между группировками в таком ряду нет, поскольку наиболее затененные участки (группировка 1) могут не иметь значительного распространения в местах с малочисленным подростом деревьев.

7.5. Структурное и демографическое разнообразие популяций древесных эдификаторов.

Структурное разнообразие сообществ, подобно флористическому, обусловлено как экотопическими и биологическими, так и антропогенными причинами. Из древесных видов-эдификаторов только один - *Alnus*

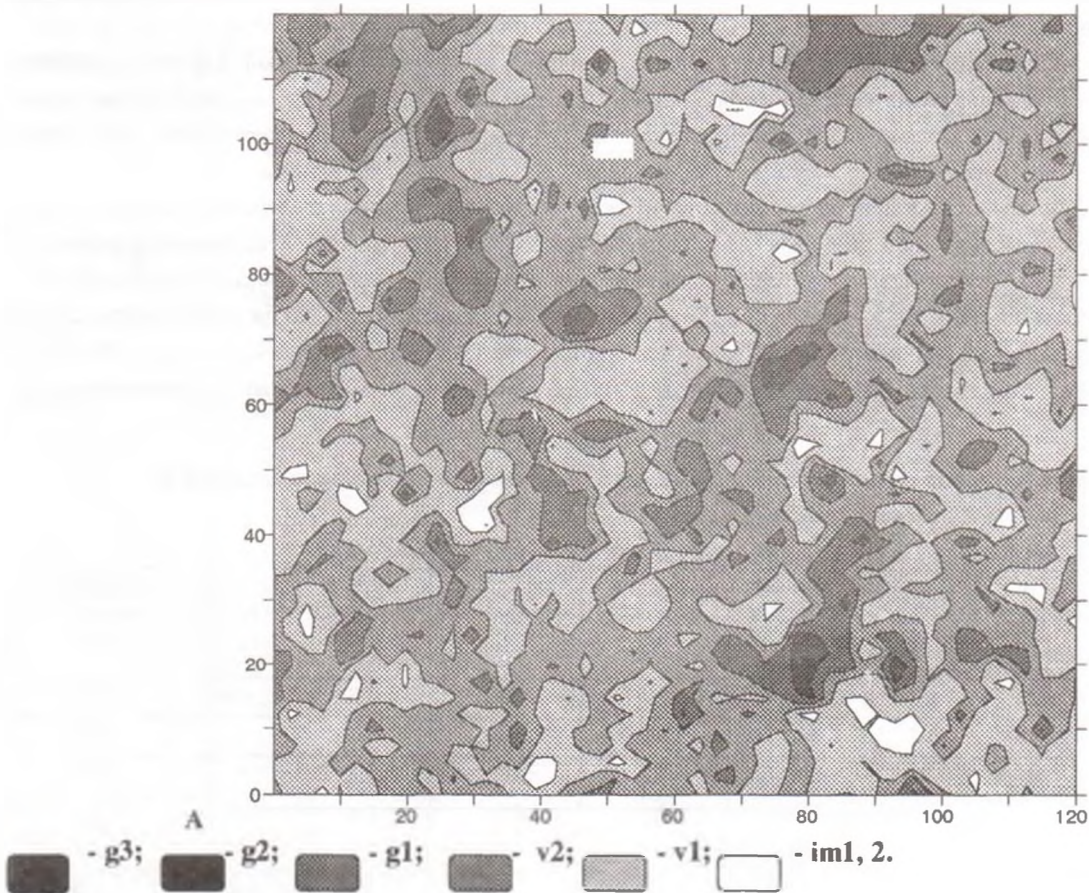


Рис. 7.12. Возрастная мозаика популяций деревьев на постоянной пробной площади. Группы деревьев: im1,2 -имматурная; v1 - молодая виргинильная; v2 - виргинильная; g1 - молодая генеративная; g2 – средневозрастная генеративная; g3 - старая генеративная.

Fig.7.12. Age mosaic of tree population on the permanent sample plot. Groups of trees: im1,2 - immature; v1 - young virginile; v2 - virginile; g1 - young generative; g2 – middle age generative; g3 - old generative.

исана - проявляет четкую экологическую приуроченность к переувлажненным участкам долин речек и ручьев. Остальные виды могут произрастать повсеместно, включая и местообитания благоприятные для ольхи. В связи с этим, структурные особенности лесных сообществ оказываются зависимыми либо от биологических, либо от антропогенных факторов. Поскольку онтогенетическая структура популяций древесных видов тесно связана со структурными характеристиками сообщества в целом (состав, ярусность, мозаичность), постараемся проанализировать растительность по совокупности этих параметров. Возраст, состав и площадь сообщества отражают не только его нынешнее состояние, но и существенно определяют возможные изменения в будущем.

7.5.1. Структурное разнообразие одновозрастных производных древостоев.

По возрасту древесного яруса вся выборка изученных сообществ распадается на две большие группы: одновозрастные (в широком диапазоне возрастов) и разновозрастные. Особое место занимают сенокосные поляны, которые бывают полностью лишены древесной растительности, либо имеют в своем составе отдельные деревья или малые группы деревьев. Как показал флористический анализ, разновозрастные и одновозрастные леса образуют пересекающиеся по видовому составу множества, когда в один флористический кластер могут попасть и те, и другие сообщества. Только первый кластер, основу которого составляют вторичные леса на месте сельскохозяйственных, однозначно объединяет одновозрастные ценозы. Эта же группа сообществ имеет и наиболее бедный видовой состав древесной синузии. Здесь практически полностью отсутствуют основные эдификаторы смешанных хвойно-широколиственных лесов: ель, пихта, липа, ильм, клен остролистный. Основу древесных ценозов составляют три вида: осина, береза и сосна, причем последний вид всегда искусственного происхождения. В древостоях с верхним ярусом из средневозрастных генеративных деревьев, как правило, всегда есть подрост имматурного и/или виргинильного состояния, чаще всего - это молодые особи рябины.

В производных лесах современное размещение и размеры участка, при определенных условиях, могут заметно сказываться на дальнейшей динамике их состава. Так, сообщества островных участков вторичных лесов, независимо от занимаемой площади, имеют незначительные шансы на восстановление популяций большинства видов древесной синузии, а на вырубках в лесном массиве, даже там, где почвенный покров сильно нарушен, одновозрастные сообщества повторно заселяются древесными видами. Последнее утверждение справедливо при условии, что размеры вырубок не становятся препятствием для разноса зачатков древесных растений.

Таблица 7.6. Средние значения основных таксационных характеристик древостоев заказника "Сабарский"

Average timber-production parameters of stands from the Protected Area "Sabarskij"

| Главная порода | Доля занимаемой площади, % | Средняя площадь выдела, га | Средняя высота древостоя, м | Средний возраст, лет | Средний запас древесины, м ³ /га | Средний класс бонитета | Средняя густота подроста шт./га | Средняя высота подроста, м |
|----------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------|---|------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| Ель | 49.0 | 36.0 | 22.8 | 125 | 230 | 2.8 | 1000 | 2.8 |
| Липа | 26.1 | 23.0 | 12.7 | 40 | 100 | 3.2 | 129 | 2.0 |
| Береза | 9.0 | 9.9 | 19 | 69 | 180 | 2.3 | 911 | 1.7 |
| Пихта | 8.8 | 24.6 | 21.6 | 110 | 200 | 2.6 | 13644 | 1.4 |
| Осина | 3.2 | 5.7 | 21.2 | 65 | 180 | 2.2 | 412 | 1.4 |
| Сосна | 0.8 | 4.4 | 23 | 94 | 60 | 2.2 | 1333 | 1.8 |
| Ольха | 0.5 | 4.2 | 12 | 50 | 30 | 4.1 | | |
| Поляны | 2.6 | 1.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | |

Одновозрастные древостои по вырубкам текущего столетия, расположенные внутри крупного лесного массива на правобережье реки Уфы имеют большое флористическое сходство, несмотря на разнообразие доминантов во всех ярусах. Все эти сообщества сохраняют видовое богатство древесной синузии (табл. 7.6).

На территории заказника доминантами древесного яруса одновозрастных лесов выступают пять видов: ель, пихта, липа, береза и осина. В пределах заказника из 88 участков таких древостоев наибольшее число приходится на ценозы с преобладанием липы (32 выдела). Площади возобновившихся липой вырубок варьируют в пределах от 5 до 25 га. Березовые сообщества отмечены для 26 выделов, а их площади изменяются в тех же пределах, что и у древостоев липы. Несколько меньше участков с доминированием осины (15), и каждый из них имеет несколько меньшую площадь (от 2 до 10 га). Еще меньше производных древостоев с доминированием ели (10 выделов), но площади их варьируют в несколько большем интервале (от 3 до 30 га). Меньше всего производных пихтарников (всего 5 выделов). Размеры выделов составляют от 2 до 20 га. Из этих данных следует, что лесосеки последних 100 лет в основном были небольшого размера. Преобладание одного из пяти видов на каждом конкретном участке, видимо обусловлено множеством случайных причин.

Таблица 7.7. Численность молодого поколения деревьев в производных сообществах (шт./20 м²)

Number of saplings in secondary forests (stem/20 m²)

| ВИД | IM1 | | | IM2 | | | V1 | | | V2 | | |
|-----------------------------|--------|---------|--------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|
| | Норм.* | Пониж.* | Низк.* | Норм. | Пониж. | Низк. | Норм. | Пониж. | Низк. | Норм. | Пониж. | Низк. |
| Лишай (Кв. 176, выд. 12) | | | | | | | | | | | | |
| <i>Abies</i> | | | | | 6 | | 1 | 1 | | 1 | | |
| <i>Acer</i> | 50 | 21 | 3 | | | | | | | | | |
| <i>Picea</i> | | | | | | | | | | 6 | | |
| <i>Prunus</i> | | | | | | | | | | 2 | | |
| <i>Sorbus</i> | 3 | | | 1 | 3 | | | | | | | |
| <i>Tilia</i> | 24 | 3 | | 51 | 105 | | | | | 1 | | |
| <i>Ulmus</i> | 3 | 3 | | | 6 | | | | | | | |
| Ельник (Кв. 177, выд. 7) | | | | | | | | | | | | |
| <i>Abies</i> | | 6 | | 3 | | 6 | 1 | 2 | 1 | 2 | | |
| <i>Picea</i> | | 3 | 3 | 6 | | | | | | 1 | | |
| <i>Sorbus</i> | 9 | 3 | | | | | | | | | | |
| <i>Tilia</i> | | 4 | | 12 | 9 | | 4 | 3 | | | 1 | |
| <i>Ulmus</i> | 12 | 12 | | 13 | 10 | 3 | | | | | 1 | |
| Пихтарник (Кв. 196, выд. 1) | | | | | | | | | | | | |
| <i>Abies</i> | | | | | | | | | | 1 | 1 | 2 |
| <i>Acer</i> | 3 | | | | | | | | | | | |
| <i>Picea</i> | 9 | | | | | | | | | | | |
| <i>Tilia</i> | 18 | 3 | | 21 | 15 | | 3 | | | 5 | 2 | 4 |
| <i>Ulmus</i> | 48 | 18 | 3 | 6 | | | | | | 1 | | |

* норм. - особи нормальной жизнненности, пониж. - особи пониженной жизнненности, низк. - особи низкой жизнненности.

* норм. - saplings with normal vitality, пониж. - saplings with subnormal vitality, низк. - saplings with low vitality

В большинстве случаев производные древостои смешанные: в составе любого древостоя присутствует не менее трех видов деревьев. Во всех ценозах старше 50-60 лет, где основной полог состоит из генеративных деревьев, есть достаточно многочисленный подрост из иматурных и виргинильных особей, но его состав отличается от состава верхнего яруса. Так, в подросте не встречаются береза и осина, но бывает многочисленным подрост клена и ильма, которые не доминируют в верхнем ярусе (табл. 7.7).

Какого-либо закономерного сочетания доминантов верхнего яруса с доминантами более молодого поколения не наблюдается. Чистый хвойный подрост может быть и под пологом пихтово-еловых, и под пологом лиственных древостоев. Можно отметить только, что более частым случаем является сложный видовой состав молодого поколения деревьев во всех типах производных ценозов. Этот же признак существенно отличает од-

новозрастные послерубочные леса в крупном лесном массиве от сходных одновозрастных лесов на бывших пашнях левобережья реки Уфы.

Прежде чем перейти к анализу разновозрастных сообществ, отметим основные черты лесных по составу флоры, но недревесных, по состоянию верхнего яруса, ценозов. Эти сообщества поддерживаются человеком как лесные сенокосные поляны небольших размеров. Из 67 участков в пределах заказника 41 сенокос имеет площадь менее одного гектара. Максимальная площадь сенокоса - 7,9 га. Нередко встречаются частично заросшие деревьями сенокосы, но поселяющиеся здесь особи березы, осины или ивы козьей еще мало влияют на состав травянистых доминантов. Наиболее интенсивно зарастают луговые ценозы площадью меньше 1 га, но этот факт может быть связан не столько с возможностями повторного поселения древесных видов, сколько с менее регулярным прокашиванием мелких участков.

7.5.2. Структурное разнообразие разновозрастных хвойно-широколиственных древостоев.

Разновозрастные лесные ценозы характерны только для многолесного правобережья Уфы, но и здесь крупные участки площадью более 100 га отмечены только в заказнике. За пределами охраняемой территории такие участки, как правило, имеют меньшую площадь.

Детально внутрисенотическую неоднородность разновозрастных сообществ можно продемонстрировать на примере площадок геоботанического профиля. Общая площадь учета демографических и количественных характеристик древостоя составляет более 4 га. Профиль целиком расположен внутри лесного массива площадью около 200 га, который не имеет резких экотонных границ. Несмотря на размытость мозаики верхнего яруса, количественные характеристики густоты древостоя существенно меняются от площадки к площадке (рис. 7.13).

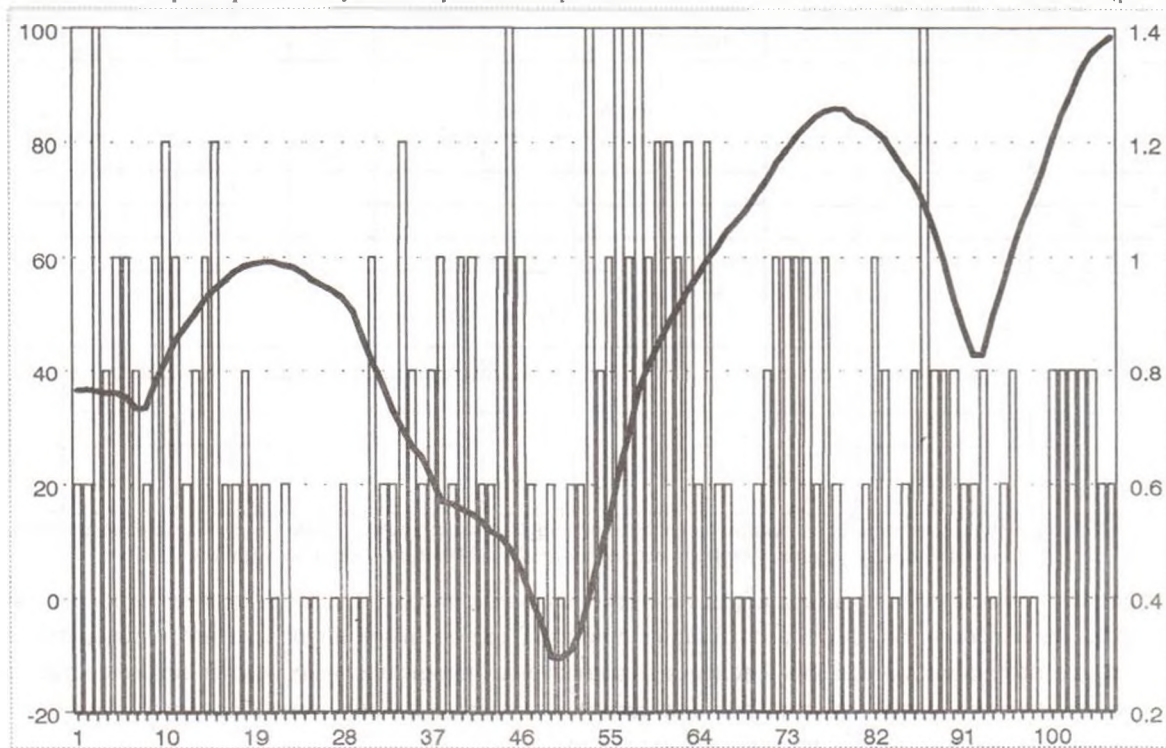


Рис. 7.13. Плотность древостоя (сумма площадей сечения) на площадках геоботанического профиля. Ось X - номера площадок геоботанического профиля, левая ось Y - относительные высоты положения площадок на профиле (м), правая ось Y - стандартизованные значения сумм площадей сечения деревьев (m^2) на площадках.

Fig. 7.13. Stand density alongside topographical gradient on geobotanic cross-section. X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - sum of basal area (m^2 /plot) standardized by mean.

Наблюдаемое варьирование плотности древесного яруса носит достаточно случайный характер, хотя проявляются и некоторые закономерности. Наиболее разреженные участки приурочены к привершинным частям гряд и к руслам водотоков. В последнем случае низкая плотность отмечается буквально на 1-2 площадках, которые расположены на самом дне ложбин. Здесь главным фактором, действующим на растительность, видимо является режим стока в поймах. Эти же площадки имеют и специфический состав травяного яруса, в котором доминантом выступает *Filipendula ulmaria*. Разреженные участки на вершинах гряд состоят из большего числа площадок и маркируют "окна" диаметром более 100 м. Надо отметить, что уменьшение плотности древостоя происходит постепенно, достигая максимальных значений в центральной части "окна". В отличие от приручных участков, низкая плотность на вершинах и склонах в значительной степени обусловлена патологическим отпадом взрослых деревьев, преимущественно пихты, ильма и ели (рис. 7.14).

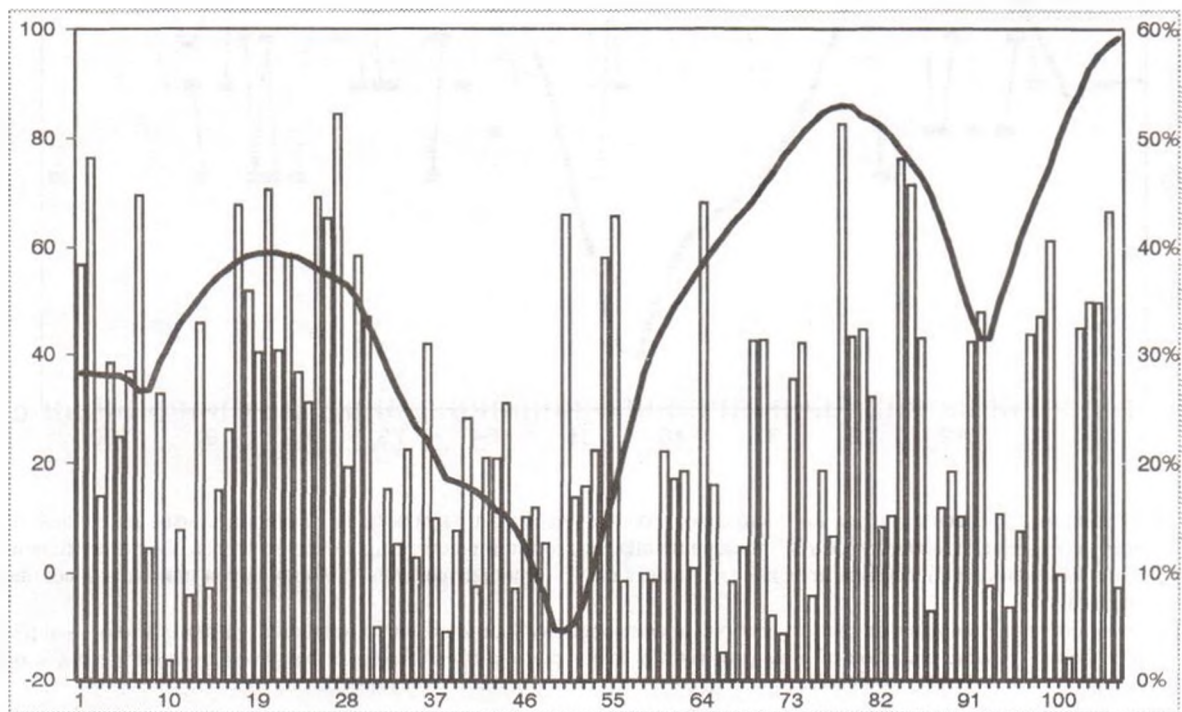


Рис. 7.14. Доля отпада деревьев всех видов на геоботаническом профиле (в % от суммы площадей сечения деревьев на площадке). Ось X - номера площадок геоботанического профиля, левая ось Y - относительные высоты положения площадок на профиле (м), правая ось Y - процент сухих деревьев в сумме площадей сечения всех деревьев на площадке.

Fig. 7.14. Portion of dead trees (snag) on plots of geobotanic cross-section (% from total sum of basal area per plot). X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - % dead trees from total sum of basal area per plot).

В сильной и средней степени усыхание деревьев (свыше 30% от суммы площадей сечения всех деревьев на площадке) наблюдается на вершинных участках профиля, реже на крутых склонах юго-восточной и юго-западной экспозиций. Это усыхание однозначно связано с высокой зараженностью данных участков грибными возбудителями корневых гнилей *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. и *Armillaria mellea* (Vahl.:Fr.) Kumm.

Абсолютное доминирование липы в составе верхнего яруса на этих участках (рис. 7.15), при повсеместном ее преобладании в подчиненных ярусах, можно рассматривать как процесс внутриценотической динамики. Изреживание верхнего яруса создает условия для быстрого роста наиболее многочисленного подроста липы, что приводит к появлению нового доминанта. Поскольку взрослые деревья липы никогда не дорастают до размеров взрослых особей ели и пихты, а качественный состав сообщества (во всех синузиях) остается неизменным, такос

изменение в структуре верхнего яруса не вызовет необратимых преобразований в массиве. По мере взросления молодого поколения ели и пихты, господство липы ослабнет, и она снова будет представлена в древесном ярусе как примесь, что и наблюдается на большинстве площадок.

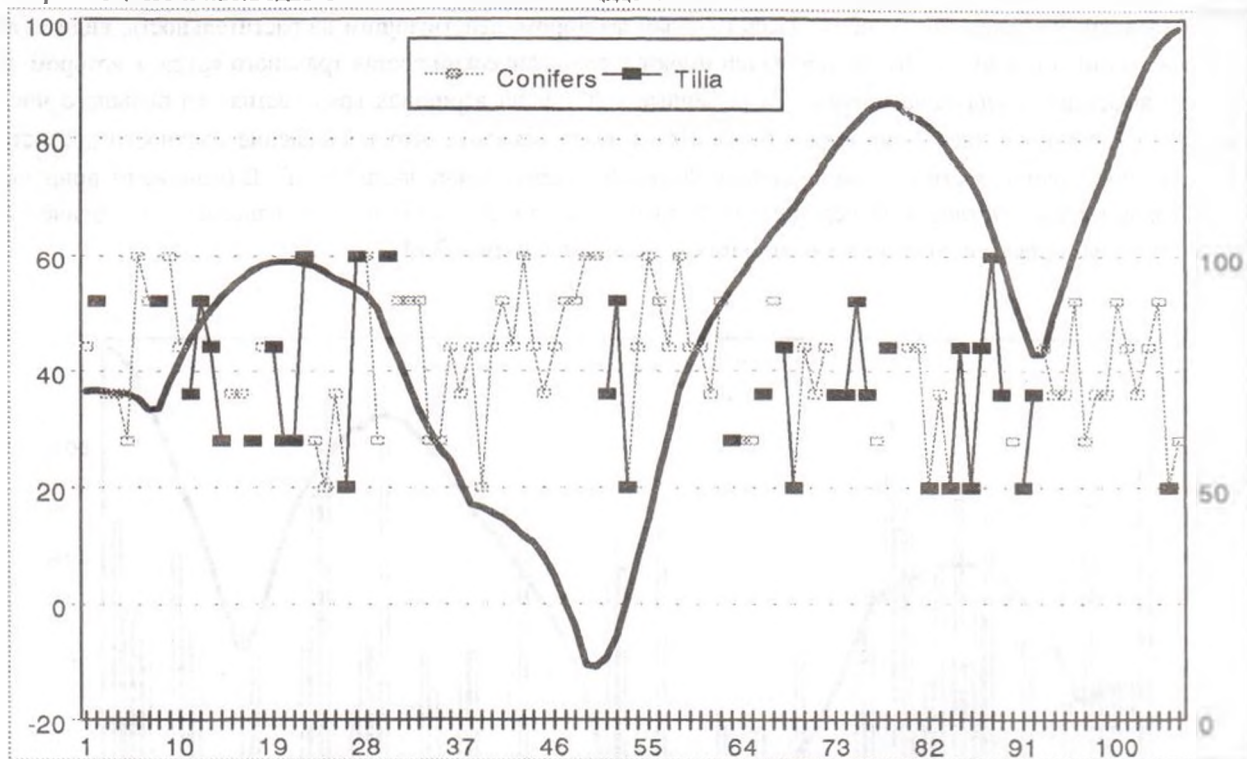


Рис.7.15. Доминанты древесного яруса на площадках геоботанического профиля (в % от общей суммы площадей сечения всех деревьев на площадке). Ось X - номера площадок геоботанического профиля, левая ось Y - относительные высоты положения площадок на профиле (м), правая ось Y - процентная доля хвойных пород или липы в составе древостоев.

Fig.7.15. Overstorey tree dominants on plots of geobotanic cross-section (% of total sum of basal area per plot). X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - portion of coniferous or basswood trees on a plot (% of basal area).

Мозаичность древостоя напоминает мозаичность травяного яруса: от участка к участку изменяется доминирование видов, но практически неизменным сохраняется видовой состав. Во всех синузиях основные ценозообразователи присутствуют на всех элементах рельефа, участвуя во всех структурных вариантах сообщества.

Такая стабильность позволяет считать эту пространственную неоднородность элементами циклического процесса возобновления и отмирания в древесных популяциях. При этом структурные варианты вряд ли жестко детерминированы. Всевозможные сочетания доминантов в древесном и травяном ярусах формируются случайным сочетанием средовых и биотических факторов.

7.5.3. Демографическая структура разновозрастных древостоев.

Свидетельством в пользу циклической воспроизводимости структурных элементов разновозрастного массива служит онтогенетическая структура популяций основных ценозообразователей. Онтогенетические спектры ели, пихты, липы и ильма практически одинаковы для плотных и разреженных участков древостоя на профиле (рис. 7.16). Характер распределения по числу особей разных поколений изменяется незначительно при большом варьировании абсолютного числа деревьев соответствующих онтогенетических групп. Важно подчеркнуть, что онтогенетическая структура популяций деревьев принципиально не изменяется (по сравнению со средней по

массиву) даже на участках со значительным патологическим отпадом. То есть, существующий уровень поражения патогенами лишь модулирует внутриситотическую мозаику. Так, на площадках с сильным и средним по интенсивности патологическим отпадом хвойных деревьев можно наблюдать снижение их численности, особенно деревьев старших возрастов, при явном увеличении численности виргинильного подроста липы. Однако такие площадки часто соседствуют с площадками с низким уровнем отпада и высокой плотностью древостоя. На них ситуация близка к обратной: явно возрастает численность старших поколений ели и пихты, при относительно низких значениях численности подроста липы.

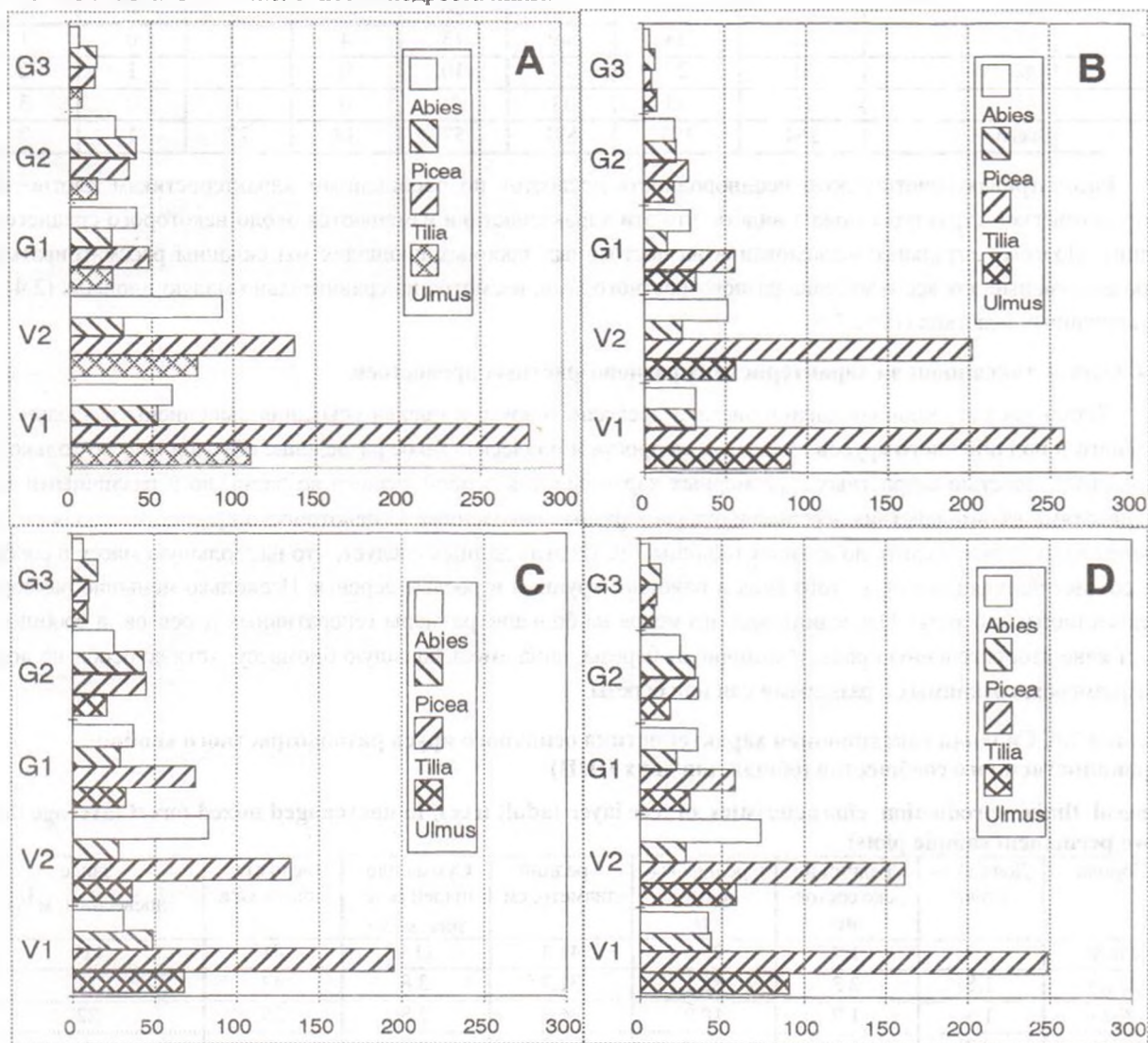


Рис. 7.16. Онтогенетические спектры основных лесообразующих пород.

- A - участки с низким уровнем отпада деревьев,
- B - участки со средним уровнем отпада деревьев,
- C - участки с высоким уровнем отпада деревьев,
- D - все площадки геоботанического профиля.

Fig 7.16. Ontogenetic spectra of tree populations.

- A - plots with low decay rate;
- B - plots with mean decay rate;
- C - plots with high decay rate;
- D - total number of plots.

Таблица 7.8. Численность деревьев нормальной жизнеспособности в популяциях древесных видов в разновозрастном хвойно-широколиственном сообществе (по данным ППП)

Number of trees with normal vitality in population from unevenaged mixed forest (data for permanent sample plots)

| Онтогенетические группы | Виды деревьев | | | | | | | |
|-------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|-------------|---------------|
| | <i>Abies</i> | <i>Picea</i> | <i>Tilia</i> | <i>Ulmus</i> | <i>Padus</i> | <i>Sorbus</i> | <i>Acer</i> | <i>Betula</i> |
| v1 | 55 | 32 | 292 | 7 | 22 | 2 | 0 | 0 |
| v2 | 116 | 38 | 211 | 26 | 22 | 6 | 0 | 1 |
| g1 | 72 | 33 | 49 | 13 | 4 | 11 | 0 | 1 |
| g2 | 31 | 29 | 27 | 10 | 0 | 7 | 1 | 2 |
| g3 | 10 | 43 | 11 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 |
| Всего | 284 | 175 | 591 | 57 | 48 | 27 | 1 | 7 |

Рассматривая ценотическую неоднородность древостоя по обобщенным характеристикам плотности и онтогенетической структуры можно видеть, что эти характеристики изменяются около некоторого среднего состояния. Поэтому детальные исследования на постоянных пробных площадях мы склонны рассматривать как репрезентативные для всего массива разновозрастного леса, несмотря на сравнительно малую площадь (2.44 га) картированных участков (табл. 7.8).

7.5.4. Общая таксационная характеристика разновозрастных древостоев.

Детальная таксационная характеристика древесного яруса и оценка усыхания выполнены отдельно для основного и подчиненного ярусов древостоя, подроста и подлеска. Такое разделение обусловлено не только высокой изменчивостью возрастных и размерных характеристик особей разного возраста, но и различными закономерностями взаимодействия деревьев и отпада в разных поколениях. О ценотической роли древесных видов в верхнем ярусе можно судить по данным таблицы 7.9. Из этих данных следует, что наибольшую массу в сообществе создает популяция ели; у этого вида и наиболее крупные взрослые деревья. Несколько меньшие размеры у деревьев пихты и березы. Последний вид, несмотря на большие размеры генеративных деревьев, в сообществе играет явно второстепенную роль. В отличие от березы, липа имеет большую биомассу, хотя ее особи не достигают размеров, сравнимых с размерами ели или березы.

Таблица 7.9. Сводная таксационная характеристика основного яруса разновозрастного хвойно-широколиственного сообщества (общая для двух ППП)

General timber-production characteristics of tree layer (adult trees) in unevenaged mixed forest (average data of two permanent sample plots)

| Порода | Доля в составе | Средний индекс состояния | Средняя высота, м | Средний диаметр, см | Сумма площадей сечения, м ² /га | Число стволов, экз./га | Запас древесины, м ³ /га |
|---------------|----------------|--------------------------|-------------------|---------------------|--|------------------------|-------------------------------------|
| <i>Picea</i> | 6.5 | 1.7 | 23.8 | 41.4 | 11.9 | 81 | 110 |
| <i>Abies</i> | 1.8 | 2.3 | 21.1 | 31.3 | 3.8 | 47 | 31 |
| <i>Tilia</i> | 1.3 | 1.7 | 18.9 | 36.2 | 2.8 | 25 | 22 |
| <i>Betula</i> | 0.3 | 1.6 | 20.0 | 44.3 | 0.7 | 4 | 6 |
| <i>Ulmus</i> | 0.1 | 2.3 | 19.1 | 31.5 | 0.1 | 2 | 1 |
| Всего | | 1.8 | 22.4 | 38.7 | 19.3 | 159 | 170 |

- Класс бонитета - 3. Формула состава - 6.5 Е (120 лет) 1.8 Пх (100 лет) 1.3 Лп (100 лет) + Б (120 лет), Вз (100 лет). Относительная полнота древостоя - 0.5.
- Productive class - 3. Portion of tree species - 6.5 Spruce (120 yr.); 1.8 Fir (100 yr.); 1.3 Basswood (100 yr.); + Birch (120 yr.) and Elm (100 yr.). Density (by score) - 0.5.

Различаются взрослые фракции популяции и по индексу санитарного состояния. Меньше всего от патогенов страдает береза, больше всего - пихта и ильм, которые сильно повреждаются грибными болезнями. Доста-

точно хорошее состояние генеративных деревьев ели и крупные их размеры делают этот вид вполне закономерно основным эдификатором разновозрастного ценоза. Береза по этим параметрам очень похожа на ель, но не занимает таких же позиций в сообществе. Из этого следует, что для березы "узким местом" в динамике популяции являются начальные этапы онтогенеза, а не вторая его половина. Для пихты же, высокая повреждаемость взрослых деревьев существенно ограничивает его ценотическую роль в разновозрастных сообществах.

Отчасти эти предположения подтверждаются состоянием более молодых фракций в популяциях подчиненного яруса древостоя (табл. 7.10). Пихта, несмотря на сравнительно небольшие размеры и высокую зараженность, в подчиненном ярусе играет большую роль, чем ель. То есть, последствия заражения грибами в полной мере проявляются несколько позже, на заключительных этапах онтогенеза. Наибольшая биомасса липы в этом ярусе отражает максимум потенций данного вида на краю своего арсала, поскольку ее господство обеспечивается исключительно за счет высокой численности. Здоровые особи липы имеют небольшие размеры и сопоставимы с размерами видов подлеска широколиственных лесов. Полнота подчиненного яруса меньше, чем основного (в среднем 0.3) и деревья размещены по площади еще более неравномерно. Однако снижение плотности этого яруса не означает его обеднения. Видовой состав его богаче, в нем присутствуют взрослые фракции популяций видов, которые никогда не дорастают до уровня верхнего яруса. Состояние подчиненного яруса несколько хуже, особенно сильно повреждаются ильм, черемуха и рябина. Причиной этого может быть угнетение верхним ярусом и грибные патологии, инициированные этим стрессом.

Таблица 7.10. Сводная таксационная характеристика подчиненного яруса хвойно-широколиственных насаждений

General timber-production characteristics of tree layer (pole trees) in unevenaged mixed forest (average data for two permanent sample plots)

| Порода | Доля в составе | Средний индекс состояния | Средняя высота, м | Средний диаметр, см | Сумма площадей сечения, м ² /га | Число стволов, экз./га | Запас древесины, м ³ /га |
|---------------|----------------|--------------------------|-------------------|---------------------|--|------------------------|-------------------------------------|
| <i>Tilia</i> | 4.1 | 1.9 | 8.7 | 11.5 | 2.8 | 227 | 12 |
| <i>Abies</i> | 3.5 | 2.0 | 9.8 | 13.5 | 2.5 | 160 | 11 |
| <i>Ulmus</i> | 0.9 | 2.4 | 9.0 | 14.0 | 0.9 | 48 | 3 |
| <i>Picea</i> | 1.2 | 1.9 | 10.3 | 14.3 | 0.9 | 48 | 4 |
| <i>Betula</i> | 0.1 | 1.9 | 11.0 | 16.1 | 0.1 | 3 | 0 |
| <i>Sorbus</i> | 0.2 | 2.4 | 8.6 | 12.9 | 0.2 | 14 | 1 |
| <i>Padus</i> | 0.0 | 2.4 | 7.6 | 10.5 | 0.0 | 5 | 0 |
| Всего | | 2.0 | 9.3 | 12.7 | 7.5 | 505 | 31 |

Характеристики молодых фракций популяций деревьев приведены в таблице 7.11. В кустарниковом ярусе преобладание липы проявляется с наибольшей силой. Численность молодых особей липы на порядок превосходит численность любого другого вида. Это обусловлено интенсивным вегетативным размножением, которое можно сравнить разве что с возобновительным потенциалом черемухи в крупных "окнах" распада. Доли участия ели и пихты имеют приблизительно такое же соотношение, что и в подчиненном древесном ярусе, т.е. популяция пихты и в этом возрасте многочисленнее популяции ели. По ростовым характеристикам (высоте и диаметру) пихта превосходит ель, чего не наблюдается на более поздних стадиях онтогенеза этих видов. В целом состояние иматурного и виргинильного подроста ели показывает относительно высокую уязвимость вида в начале онтогенеза, поскольку основной эдификатор верхнего яруса в молодом возрасте по численности и габитусу особей уступит не только пихте, но и липе.

В кустарниковом ярусе на пробных площадях полностью отсутствует береза, в древесном ярусе представленная крупными здоровыми особями. Такое несоответствие между хорошим состоянием взрослых растений и полным отсутствием подроста говорит о специфичности "микросайтов", благоприятных для приживания

молодого поколения березы. Видимо высокий и густой травяной ярус разновозрастных лесов лишь в редких случаях оказывается "проницаемым" для ювенильных и иматурных особей.

Таблица 7.11. Сводная таксационная характеристика подроста и подлеска хвойно-широколиственных насаждений

General timber-production characteristics of understorey in unevenaged mixed forest (average data for two permanent sample plots)

| Порода | Доля | Число стволов, экз./га | Средняя высота, м | Средний диаметр, см | Сумма площадей сечения, м ² /га | Средний индекс состояния |
|---------------|------|------------------------|-------------------|---------------------|--|--------------------------|
| Подрост: | | | | | | |
| <i>Tilia</i> | 53% | 339 | 4.7 | 4.6 | 0.6 | 2.0 |
| <i>Abies</i> | 20% | 77 | 4.6 | 5.9 | 0.2 | 2.6 |
| <i>Picea</i> | 11% | 47 | 3.7 | 5.5 | 0.1 | 2.2 |
| <i>Ulmus</i> | 1% | 7 | 5.3 | 4.5 | 0.0 | 2.7 |
| Подлесок | | | | | | |
| <i>Padus</i> | 10% | 43 | 3.7 | 5.6 | 0.1 | 2.6 |
| <i>Sorbus</i> | 4% | 12 | 4.8 | 7.0 | 0.0 | 2.2 |
| Всего | 100% | 526 | 4.6 | 5.0 | 1.2 | 2.1 |

Из краткого обзора структуры разновозрастного сообщества можно сделать вывод, что ценотическая роль древесных видов на разных этапах онтогенеза сильно меняется, и только проследив все стадии развития, можно оценить динамические тенденции сообщества в целом. Наиболее яркий пример - динамика поколений ели и пихты.

7.5.5. Возрастные изменения структурных характеристик разновозрастных древостоев.

Основываясь на данных о большей численности подроста одного из эдификаторов (пихты), возникает соблазн интерпретировать это как надежный аргумент для прогноза смены им нынешнего доминанта

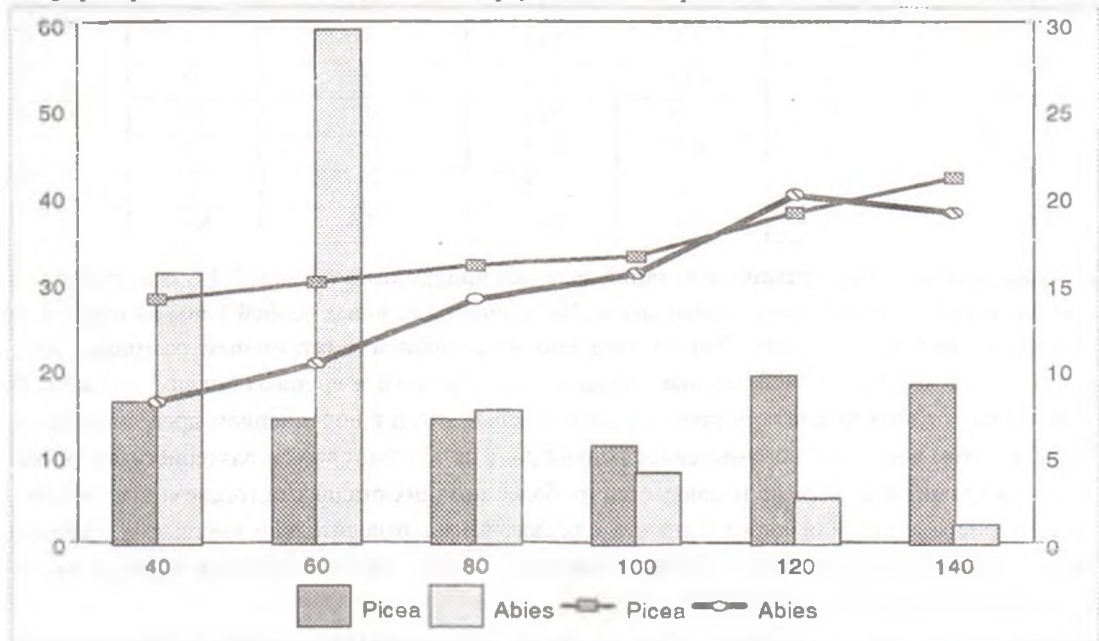


Рис.7.17. Высота и численность деревьев ели и пихты разного возраста на пробных площадях. Ось X - возраст деревьев (лет), ось Y (левая) - численность деревьев (экз./га), ось Y (правая) - средняя высота деревьев (м).

Fig.7.17. Height and number of spruce and fir trees of different age cohorts. X axis - age trees (year); left Y axis - number of trees (stem/ha); right Y axis - average height of trees (m).

(ели) в будущем. Однако прямолинейная экстраполяция оказывается несправедливой. Из-за различий в характере отмирания и темпах развития деревьев из ныне многочисленного молодого поколения в состав верхнего яруса войдет лишь малая часть особей. Достаточно наглядно это демонстрируют кривые численности и высоты деревьев ели и пихты одинаковых классов возраста (рис. 7.17). Ввиду того, что пихта старше 80 лет практически полностью поражена комлевыми гнилями, в большинстве случаев с образованием дупла, поэтому приведенные результаты для этой породы могут содержать некоторую ошибку, занижающую как возраст, так и среднюю высоту деревьев.

Численность пихты с возрастом резко убывает, в то время как число деревьев ели на протяжении ста лет практически не изменяется. К 150-летнему возрасту доживают лишь единичные деревья пихты, а ель продолжает расти еще не менее 50 лет (предельный возраст ели на пробной площади 205 лет). Столь большие различия в продолжительности онтогенеза, видимо, и приводят к заметным различиям габитуальных параметров старых деревьев и значительно большей биомассе ели в верхнем ярусе. Быструю убыль пихты в верхнем ярусе трудно интерпретировать онтогенетическими причинами или межвидовой конкуренцией. Гораздо больше оснований есть для рассмотрения вклада патогенных организмов в динамику популяции вида.

Об этом может свидетельствовать, например, распределение деревьев на пробных площадях по высоте (рис. 7.18). Ярко выраженное бимодальное распределение ели по ступеням высоты, в отличие от всех остальных древесных пород, имеет и наибольший размах по абсолютным значениям высоты деревьев. Таким образом, распределение деревьев главных древесных пород по ступеням высоты в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах Сабарского заказника показывает, что наибольшая размерная изменчивость характерна только для ели и пихты. Липа и ильм имеют четко выраженное унимодальное распределение, тяготеющее к низким ступеням, что свидетельствует об их преобладании в нижних ярусах насаждения. Обилие подроста липы и ильма обеспечивает резерв замены ими хвойных пород в верхнем ярусе.

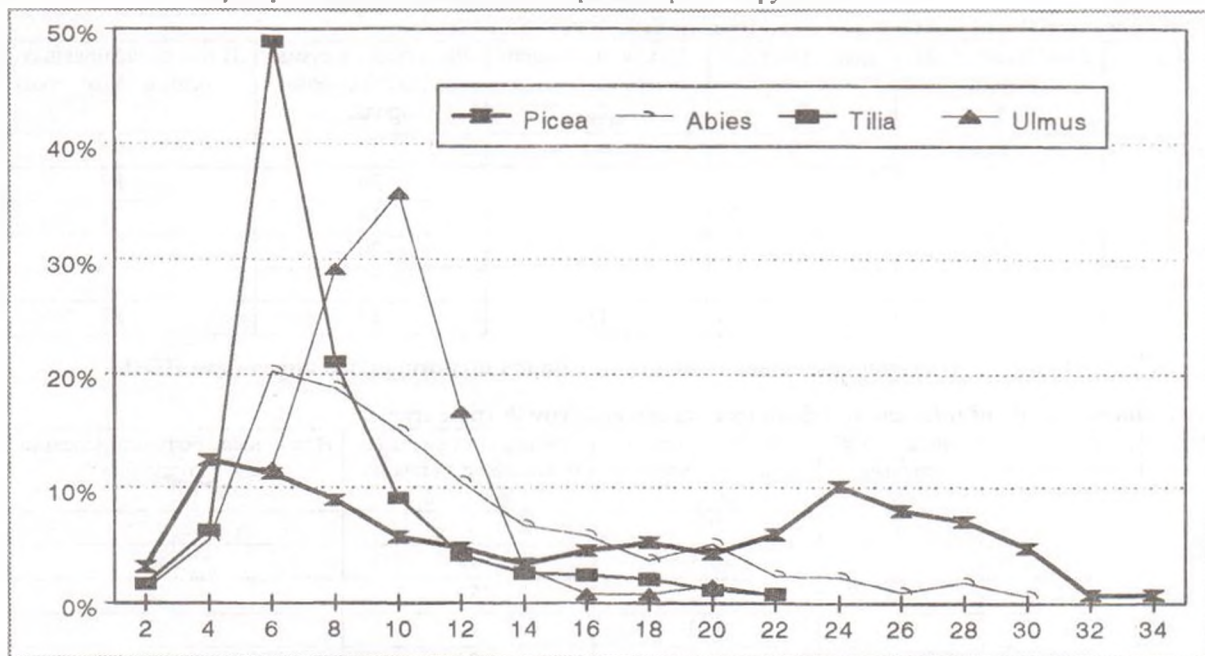


Рис. 7.18. Относительное распределение деревьев по ступеням высоты в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах заказника (по данным пробных площадей). Ось X - ступени высоты деревьев (м), ось Y - процентная доля деревьев в ступени высоты от общей численности деревьев данного вида на пробных площадях (общая численность Picea - 175 экз./га, Abies - 284 экз./га, Tilia - 591 экз./га, Ulmus - 57 экз./га).

Fig. 7.18. Distribution of trees by height classes (% of total number of trees of each species) in unevenaged mixed forests on Protected Area (data from permanent sample plots). X axis - height classes (m); Y axis - portion of species (% from total number of each species). Total number of trees - Picea - 175 stem/ha; Abies - 285 stem/ha; Tilia - 590 stem/ha; Ulmus - 56 stem/ha.

7.5.6. Роль патологических факторов в структуре разновозрастных древостоев.

Маршрутным лесопатологическим обследованием насаждений заказника выявлено, что основной причиной массового усыхания пихты и ели являются возбудители корневых гнилей - опенок осенний (*Armillariella mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm.) и корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми -ксилофагами, состав которых подробно не исследовался.

Массовые очаговые усыхания ели и пихты отмечены почти на трети площади заказника. Как правило, это комплексные очаги совместного заражения ели и пихты корневой губкой и опенком. Ослабление деревьев усугубляется значительным присутствием стволовых вредителей на этих породах. При явно очаговом характере заражения и усыхания хвойных деревьев на территории заказника отмечается повсеместно. Усыхание широколиственных пород, в особенности ильма, связано не только с опенком, но и с сосудистым микозом, симптомы которого довольно явно выражены.

Для определения величины усыхания в древостоях заказника и встречаемости крупных очагов были заложены 20 круговых площадок в елово-пихтовых древостоях, располагающихся вдоль квартальной просеки. Общая протяженность профиля - 5 км, направление - с севера на юг. Древостой считали относительно здоровым при доле сухостоя 2.5 -5% от общего запаса. Доля таких насаждений на территории заказника, по нашим оценкам, составила 17.6%. Не более 30-35% площади хвойных насаждений можно отнести к пораженным в слабой степени. До 23-25% площади хвойных лесов поражены в средней степени. Сильно поврежденных и усохших - не более 20% общей площади хвойных лесов. Оценки потерь в запасе древостоя показали, что массовое поражение насаждений корневыми гнилями и последующее очаговое усыхание приводят к потере до 50% в запасе древесины без учета очагов сплошного усыхания.

Таблица 7.12. Общая характеристика отпада древесных пород основного яруса (для ППП)

General characteristic of infected and dead trees in overstorey (adult trees).

| Вид | Доля больных деревьев, % | Доля сухих деревьев, % | Сумма площадей сечения сухостоя, м ² /га | Доля сухих в сумме площадей сечения породы, % | В том числе больных деревьев, % от сухих |
|---------------|--------------------------|------------------------|---|---|--|
| <i>Picea</i> | 45 | 10 | 1.2 | 9 | 91 |
| <i>Abies</i> | 85 | 33 | 2.1 | 36 | 89 |
| <i>Tilia</i> | 2 | 15 | 0.5 | 14 | 27 |
| <i>Betula</i> | 10 | 9 | 0.2 | 20 | |
| <i>Ulmus</i> | 50 | | | | |
| Всего | | 19 | 4.0 | 17 | 82 |

Таблица 7.13. Общая характеристика отпада древесных пород подчиненного яруса (для ППП)

General characteristic of infected and dead trees in second growth (pole trees).

| Вид | Доля больных деревьев, % | Доля сухих деревьев, % | Сумма площадей сечения сухостоя, м ² /га | Доля сухих в сумме площадей сечения породы, % | В том числе больных деревьев, % от сухих |
|---------------|--------------------------|------------------------|---|---|--|
| <i>Tilia</i> | | 3 | 0.2 | 6 | 20 |
| <i>Abies</i> | 37 | 9 | 0.3 | 12 | 82 |
| <i>Ulmus</i> | 1 | 46 | 1.2 | 56 | 22 |
| <i>Picea</i> | 18 | 3 | 0.01 | 3 | 67 |
| <i>Sorbus</i> | | 26 | 0.1 | 34 | 8 |
| <i>Betula</i> | | 13 | 0.01 | 6 | 100 |
| <i>Padus</i> | | 37 | 0.01 | 38 | |
| Всего | 14 | 13 | 1.9 | 20 | 34 |

Количественная оценка зараженности древостоев патогенными грибами на постоянных пробных площадях (табл. 7.12). В верхнем ярусе патогенными грибами поражены в сильной степени пихта, ель и ильм. В абсо-

плотном выражении преобладает отпад пихты и ели, который практически полностью обусловлен корневыми патогенами.

Во втором ярусе (табл.7.13) отмечается повышенный отпад ильма (в абсолютном выражении) и пород подлеска (в относительном выражении). Зараженность корневыми патогенами хвойных пород здесь несколько ниже, чем в первом ярусе, ниже и обусловленность отпада этих пород патологией, особенно для ели. Для подчиненных ярусов отпад может быть сопряжен с угнетением, снеголомом и снеговалом.

Для отпада подроста и подлеска (табл.7.14) фактор патологии не имеет существенного значения, хотя обусловленность усыхания корневыми патогенами сохраняется на значительном уровне (32% для пихты и 43% для ели).

Таблица 7.14. Общая характеристика отпада древесных пород подроста и подлеска (для ППП)

General characteristic of infected and dead trees in understorey (sapling trees).

| Вид | Доля больных деревьев, % | Доля сухих деревьев, % | Сумма площадей сечения сухостоя, м ² /га | Доля сухих в сумме площадей сечения породы, % | В том числе больных деревьев, % от сухих |
|---------------|--------------------------|------------------------|---|---|--|
| Подрост | | | | | |
| <i>Tilia</i> | | 2 | 0.1 | 15 | |
| <i>Abies</i> | 6 | 23 | 0.1 | 28 | 32 |
| <i>Picea</i> | 2 | 6 | 0.1 | 40 | 43 |
| <i>Ulmus</i> | 6 | 33 | 0.0 | 37 | 13 |
| Подлесок | | | | | |
| <i>Padus</i> | | 13 | 0.0 | 16 | 6 |
| <i>Sorbus</i> | | 14 | 0.0 | 17 | 20 |
| Всего | 1 | 8 | 0.3 | 22 | 21 |

На схеме пробной площади (рис. 7.19) видно размещение очагов усыхания ели и пихты верхних ярусов (выделены ломаной линией), образовавшиеся окна в пологе древостоя интенсивно зарастают липой и видами подлеска. В целом, характер размещения очагов усыхания (рис. 7.19) свидетельствует о довольно высокой скорости деградации данных древостоев, в особенности, их верхнего яруса. Характер усыхания и вывала деревьев показывает, что агрессивность опенка осеннего высока, в наибольшей степени подвержены его воздействию пихта, ель и, вероятно, ильм. Этот патоген действует не избирательно на древесные породы и, скорее всего, его активность возрастает по мере роста площади очагов усыхания.

Наилучшее состояние у липы, имеющей обильное возобновление. Хотя ее доля в первом ярусе древостоя невысока, она абсолютно преобладает в подчиненных ярусах древостоя. Ежегодный отпад липы колеблется около 1 % от общего количества деревьев данной породы, и это самый низкий уровень отпада среди основных лесобразующих пород массива.

Распределение деревьев разных пород на пробных площадях по онтогенетическим (возрастным) группам (рис.7.20) отражает их устойчивость не только к грибным патогенам, но и к прочим факторам усыхания деревьев в этих древостоях. Помимо грибных патологий важной причиной отпада деревьев в массиве являются ветровые нагрузки на лес. В разновозрастных хвойно-широколиственных лесах Сабарского заказника до 30% деревьев повреждены ветром, в основном это особи, зараженные корневыми или стволовыми гнилями. Корневой губкой и опенком на этих участках заражено в среднем 26% деревьев ели и 45% пихты, в основном старших поколений. Такие пропорции будут наблюдаться и в численности деревьев, поврежденных ветровалом и буреломом, изменяя соотношения не только между возрастными группами внутри одного древесного вида (рис.7.20), но также изменение соотношения между видами.

По совокупности рассмотренных характеристик таксационное строение древостоев заказника можно считать типичным для естественных разновозрастных хвойно-широколиственных лесов данной зоны. Несмотря на относительно невысокую численность, основным эдификатором разновозрастных хвойно-широколиственных

лесов остается ель, преобладающая и по численности, и по запасу древесины в старших поколениях. Однако ценотическую структуру в подчиненных ярусах и на ранних стадиях возобновления определяют флуктуации таких эдификаторов, как липа и пихта.

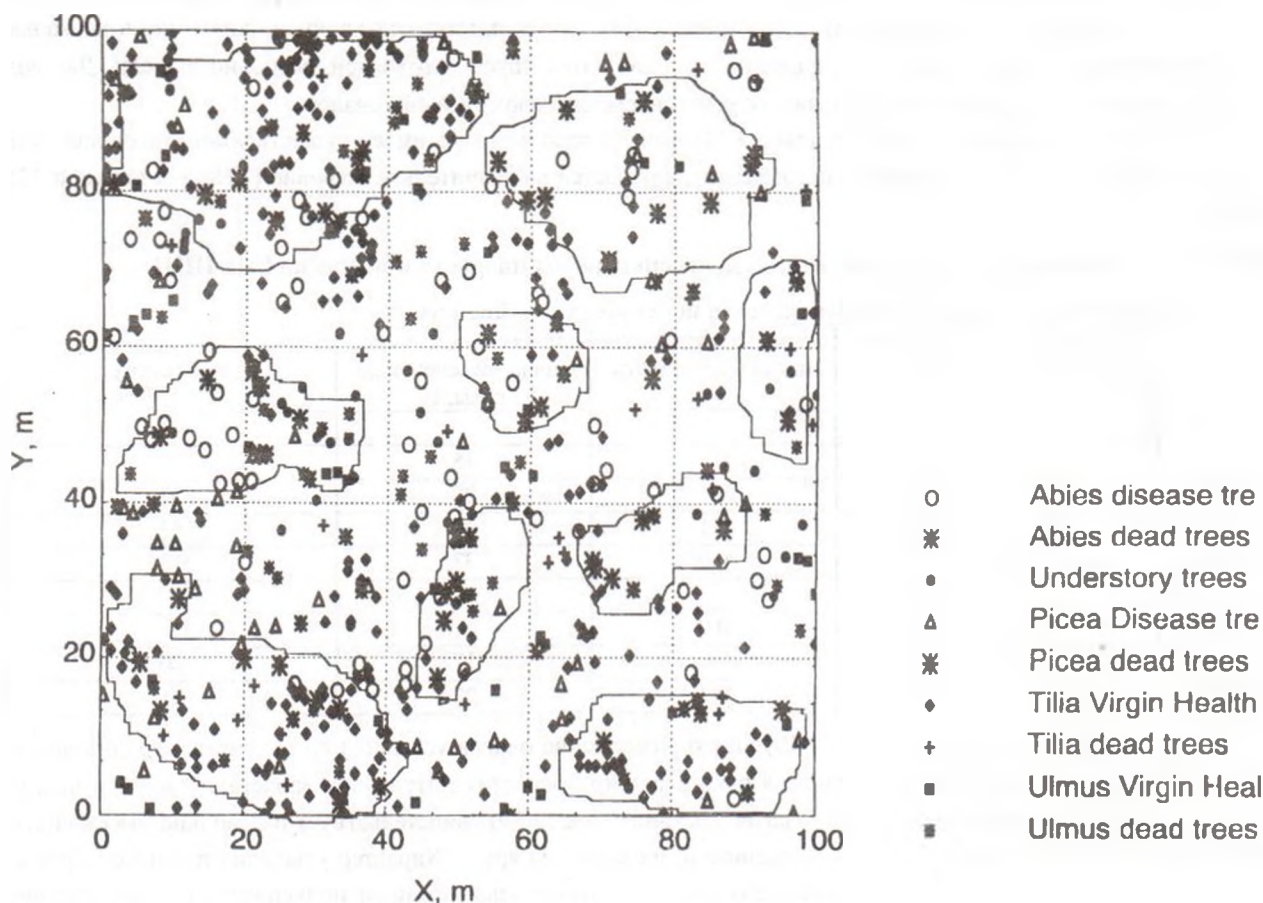


Рис.7.19. Размещение сухостоя хвойных и лиственных пород, зараженных корневыми гнилями деревьев ели и пихты и возобновления лиственных видов (план пробной площади ППП 1)

Fig.7.19. Allocation of dead trees that were infected by root rots (the map of the permanent sample plot No.1).

7.6. Восстановительные тенденции в сообществах с разным уровнем антропогенного преобразования.

После рассмотрения текущего состояния очень широкого набора растительных сообществ, постараемся выявить наиболее общие направления возможных изменений растительности в условиях заповедания. Несмотря на то, что вся территория не является заповедной, такие прогнозы имеют свой смысл. В условиях заповедания наиболее четко проявляются внутренние потенции видов и сообществ в целом, и зная, в каком направлении будут происходить изменения без участия человека, можно оценить какие хозяйственные воздействия будут идти в разрез с ними. При несогласованности производственных планов с динамикой популяций хозяйственно ценных пород получение нужного результата конечно же возможно, но со значительно большими затратами, чем при лесопользовании с опорой на естественные процессы формирования лесных экосистем.

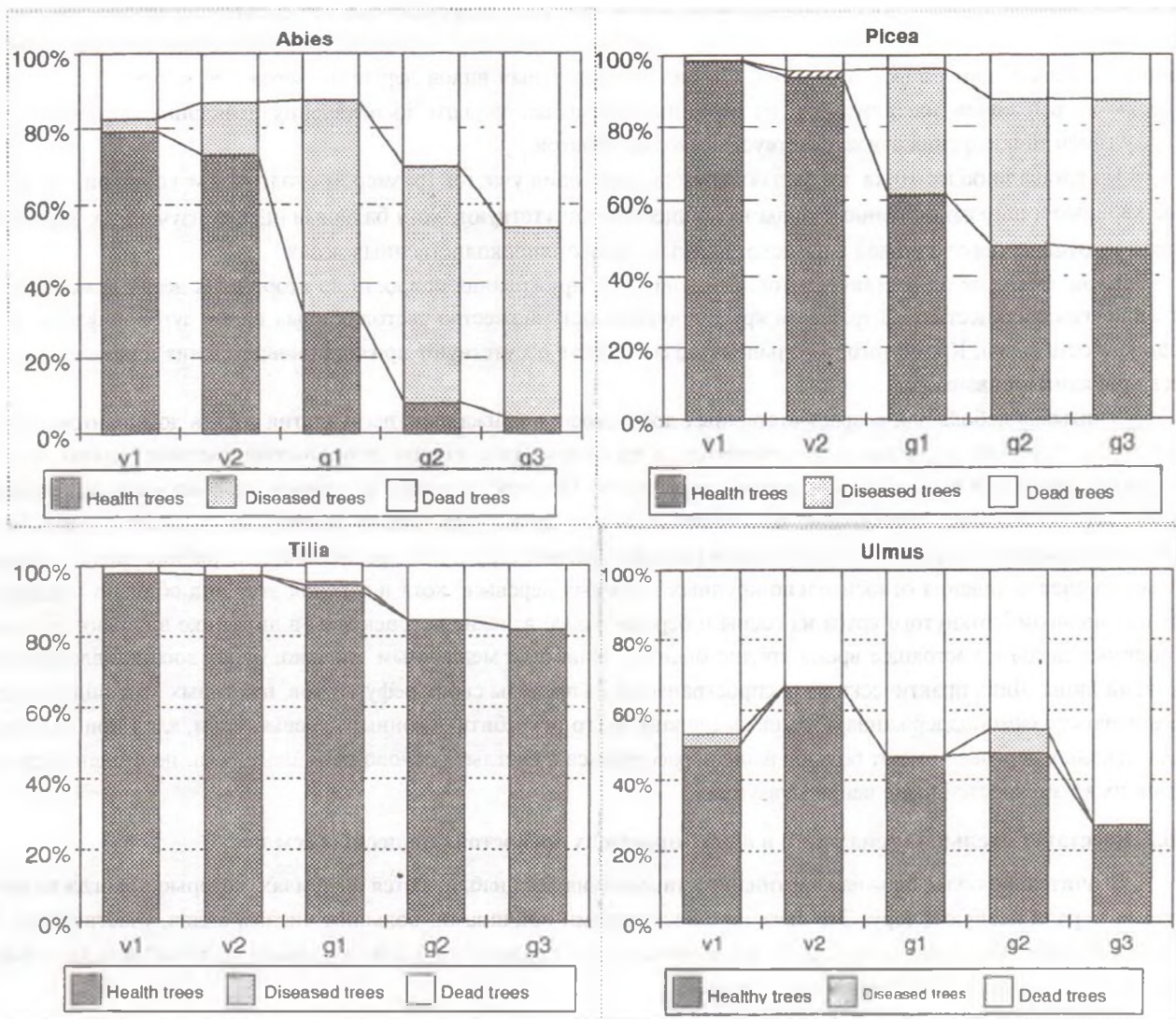


Рис.7.20. Распределение здоровых, больных и сухих деревьев разных онтогенетических групп в популяциях лесобразующих пород в разновозрастных сообществах заказника.

Fig. 7.20. Distribution of healthy, diseased, and dead trees by ontogenetic groups of dominant tree population in unevenaged forests in Protected Area. X axis - ontogenetic groups of individuals: im - immature; v1 - young virginile; v2 - virginile; g1 - young generative; g2 - generative; g3 - old generative. Y axis - number of individuals (% from total number of each species).

7.6.1. Восстановительные тенденции одновозрастных древостоев на нелесных землях.

Наиболее простой для прогноза можно считать лесную растительность в малолесной части района на левом берегу реки Уфы. Большинство исследованных древостоев представляет собой предельно обедненные в синузиях деревьев и кустарников сообщества, возникшие после очень сильного нарушения не только растительности, но и местообитаний в целом. В послепахотных лесах под весьма прозрачным пологом генеративных деревьев сосны, березы или осины к 30-40 годам появляется подрост и подлесок. Видовой состав кустарников столь же бедный, как и состав деревьев. Значительно богаче видами травяной ярус, но только в тех сообществах, где древесная растительность появилась на залуговавших участках.

Наличие или отсутствие древесных видов во вторичных лесах объясняется достаточно просто. Высокая встречаемость сосны обусловлена посадкой деревьев этого вида, береза и осина легко расселяются даже от одиночных деревьев вдоль дорог и оврагов. Отсутствие остальных видов деревьев, вероятнее всего, обусловлено полным истреблением их популяций на огромных площадях задолго до появления нынешних древостоев. В пользу такой точки зрения свидетельствует несколько фактов.

На площади более 10 кв. км был обнаружен лишь один участок (размером около 400 м²) с липой. Остальные хвойные и широколиственные виды в сообществах отсутствуют, хотя балловая оценка изученных экотопов ничем не отличается от таковой в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах.

Судя по видовому составу, световые условия для приживания подроста во вторичных лесах даже лучше, чем в других сообществах. В травяном ярусе произрастает множество светолюбивых видов луговой флоры, а в подросте есть сосна. Кроме того, в большинстве сообществ отсутствуют признаки повреждения подроста и подлеска рубками или выпасом.

Учитывая небольшой возраст вторичных древостоев, в ближайшие десятилетия состав доминантов существующих лесов принципиально не изменится, а на вновь зарастающих сельскохозяйственных землях будут возникать древостои весьма схожие с существующими. По мере старения материнского поколения популяций сосны, березы и осины, наибольшие изменения в составе древостоев можно ожидать на участках с обильным подростом рябины. На стадии формирования разновозрастной структуры древостоев доля рябины может увеличиться за счет появления относительно крупных взрослых деревьев, хотя и сегодня этот вид обильно плодоносит под пологом сомкнутого яруса из сосны и березы. Более далекие перспективы в динамике видового состава вторичных лесов в настоящее время трудно оценить. Наиболее медленным, видимо, будет восстановление популяций липы. Липа практически не распространяется за пределы своих рефугиумов, в которых этот вид, за счет вегетативного самоподдержания, оказалось сложнее всего истребить. Хвойные деревья, ильм, клен при наличии генеративных деревьев имеют больше шансов расселиться в светлые сосново-березовые леса, но степень реализации их возможностей ныне непредсказуема.

7.6.2. Восстановительные тенденции в одновозрастных древостоях на лесных землях.

Значительно более сложная картина восстановления леса наблюдается на землях, которые никогда полностью не теряли лесную флору. Это связано с несколькими причинами: большим числом видов, участвующих в восстановлении; большим разнообразием растительности, предшествующей нынешним сообществам; большим временным интервалом восстановления лесов.

7.6.2.1. Характеристика динамики восстановления на вырубках

В многолесной части района по правому берегу реки Уфы наиболее распространенным видом нарушений растительного покрова являются рубки. Лесосеки (особенно сплошные рубки последних десятилетий) очень сильно меняют весь облик лесной растительности, но все же не так, как это происходит на распаханых землях. Безусловно, способы рубок, площади рубок, характер предшествовавшего вырубке леса сказываются как на сохранности видов, так и на восстановительных возможностях растений всех синузий.

В данной работе не ставилось целью проследить восстановительную динамику конкретных участков с подробным анализом роста и развития растений на вырубках. Это предмет самостоятельного исследования. Здесь предпринята попытка выявить основные этапы восстановления популяций эдификаторов хвойно-широколиственных лесов и видового разнообразия лесной флоры.

Как было показано в предыдущих разделах, весь комплекс производных сообществ в пределах крупного лесного массива поддерживает достаточно богатый набор видов трав, кустарников и деревьев. Каждое конкретное сообщество значительно беднее видами, но четких связей между видовым разнообразием и типом производного ценоза не прослеживается. Все восемь групп сообществ (исключая кластеры 1 и 2), выделенных по сходству видового состава, включают в себя ценозы разного происхождения и состава древесных доминантов.

Оказалось, что в некоторых случаях отдельные участки разновозрастного хвойно-широколиственного леса по набору видов могут сильнее отличаться между собой, чем от послерубочного липняка или осинника. Например, кластер 4, наряду с описаниями разновозрастных массивов (квартал 156 и квартал 178) включает и участки зарастающих осинной сплошных вырубок (квартал 135), и сомкнутого пихто-ельника (квартал 96), и липняка по опушке сенокоса (квартал 156). Похожая картина наблюдается и в других флористически близких группах сообществ. Вполне естественно, что столь различные по доминантам участки леса будут восстанавливать разновозрастную структуру с разной скоростью и на этапе сомкнутого спелого древостоя будут иметь разное хозяйственное значение. Однако с позиций долгосрочной перспективы и общеэкологических функций леса все они равноценные, поскольку уже сейчас в них произрастают основные представители лесной флоры района.

Различаясь по составу доминантов верхнего яруса, послерубочные сообщества различаются и по подросту. Правда, различия эти не столько качественные, сколько количественные (табл. 7.7).

Преобладание ели, пихты, липы, ильма или клена под пологом современных одновозрастных древостоев нельзя напрямую интерпретировать как свидетельства доминирования этих видов в будущих спелых и, тем более, разновозрастных древостоях. Такая неоднозначность связана с тем, что современный верхний ярус еще несколько десятилетий будет определять условия роста и развития нынешнего молодого поколения, из которого до взрослого состояния сохранится лишь небольшая часть особей. Преимущество в процессе возрастной дифференциации имеют хвойные деревья, особенно ель, которая в данных условиях имеет наиболее продолжительный период роста и наибольшие размеры взрослых деревьев. За счет этого из сравнительно малочисленного подростка ели в будущем может сформироваться нормальная популяция естественного эдификатора разновозрастных хвойно-широколиственных лесов.

В противоположной ситуации находятся современные популяции березы и осины, которые неизбежно станут очень малочисленными даже на тех участках, где после рубки эти виды заняли доминирующие позиции. Особенно быстро они уступят место хвойным и широколиственным деревьям на небольших вырубках в окружении хвойных древостоев. Поскольку большинство современных березняков и осинников занимает площадь менее 10 га, то, в отсутствие интенсивных лесозаготовок, во всем массиве через 40-50 лет (к моменту распада материнского поколения) березовые и осиновые леса практически исчезнут. Однако потеря доминирующей роли не означает исчезновения видов из состава массива и подтверждением тому служат очень разреженные популяции березы в крупных разновозрастных выделах (геоботанический профиль).

7.6.2.2. Зарастание сенокосных полей

Еще один блок производных сообществ составляют участки внутри лесных сенокосов. По составу флоры их можно отнести к лесной растительности, хотя древесные виды здесь участвуют лишь как компоненты ценозов. Столь высокое сходство луговых участков с лесными обусловлено способом создания сенокосов, многие из которых возникли после многократного прокашивания крупных окон в разновозрастных лесах. В некоторых случаях для создания полей прибегали к вырубке леса, но при этом не нарушался напочвенный покров. Косвенным свидетельством ненарушенности почв является высокая степень сохранности именно лесной флоры. Обычные (константные) виды послепашотных лугов и лесов здесь либо не встречаются вовсе, либо присутствуют как примесь. Напомним, в кластер 1, основу которого составляют вторичные леса на послепашотных землях, не попал ни один участок лесных сенокосов.

До тех пор пока сенокосы регулярно прокашиваются, говорить о восстановлении древесной растительности не приходится. Инвазия популяций деревьев становится возможной при периодическом забрасывании косимых участков. На нынешний день в массиве заказника можно наблюдать несколько стадий зарастания многочисленных сенокосов, которые есть почти во всех кварталах, но каждый такой участок занимает площадь менее 2 га. Наиболее распространенный вариант зарастания - постепенное сокращение площади открытых пространств по краям от стены леса. В этом случае на луговых участках поселяются все виды деревьев и со временем вдоль опушек появляются осинники, березняки, липняки, пихтачи и ельники. На возвышенных местах не-

большие поляны быстро зарастают березой, которая формирует достаточно плотные инвазионные докусы. Позже сюда проникают другие виды деревьев, но их инвазионные популяции изначально развиваются под пологом березы. Более редко встречающийся вариант - разреженные осинники, которые возникают в наиболее влажных местах. Их появление, вероятно, связано с вегетативной инвазией вида на нерегулярно прокашиваемых оскоках. Часть деревьев осины (из корневых отпрысков) успевает дорасти до относительно крупных размеров и уже не погибает при очередном прокашивании. Таким путем появляются редины паркового типа с мощным травостоем и отдельно растущими деревьями осины. Другие виды деревьев, размножающихся семенным путем, не успевают закрепиться на таких участках из-за медленного роста молодого поколения под пологом крупнотравья.

Во всех случаях восстановления леса на полянах отличается от восстановления вырубок значительно меньшей ролью липы, которая здесь очень редко образует многочисленное молодое поколение. В остальном, процессы восстановления лесной растительности на вырубках и сенокосах качественно не различаются и, по мере старения одновозрастных древостоев, ныне заметные флористические отличия будут стираться.

Заканчивая рассмотрение восстановительных тенденций на вырубках и полянах, важно подчеркнуть хорошую сохранность лесной флоры. Из этого следует, что нынешний уровень деградации растительности не достиг критического уровня, за которым следует трудновосполнимая потеря основных представителей флоры. Тем не менее, изменение структуры доминирования древесных видов означает не только изменение ресурсного потенциала территории. Существующая практика лесопользования может привести к ослаблению восстановительных возможностей растительности и те же воздействия, ныне безвредные, превратятся в разрушительные. Некоторые аспекты опосредованного влияния сильно нарушенной растительности на разновозрастные хвойно-широколиственные леса заказника рассмотрим в следующем подразделе.

7.6.3. Циклическая эндогенная динамика в разновозрастных лесах.

При анализе разновозрастного массива в 156, 157 кварталах Артинского лесничества (глава 7.5) было выявлено, что существующая популяционная и флористическая структура сообществ способна к длительному самоподдержанию. Локальные флуктуации доминирования в древесном и травяном ярусах не прерывают циклов возобновления эдификаторных видов, хотя и сказываются на продолжительности и интенсивности процессов смены поколений в популяциях деревьев.

Несмотря на достаточно большие размеры разновозрастного массива, он все же существует не обособленно от других территорий и оказывается зависимым от состояния соседних участков со значительно большим уровнем антропогенного преобразования лесной растительности. В данном случае эта зависимость носит сильно опосредованный характер, так как по условиям обеспеченности зачатками разновозрастные сообщества полностью самодостаточны. Не имея прямых доказательств, тем не менее, можно предположить, что высокий уровень грибных заболеваний в разновозрастных древостоях отчасти связан с огромным количеством мертвой древесины, оставляемой на вырубках. Нужно помнить, что массовые рубки расширяют нишу для патогенов, поскольку распространение агрессивных грибных патогенов зависит не только от ослабленности растений-хозяев, но и от структуры комплексов грибной флоры. Патогенные грибы - возбудители болезней деревьев, хвоелистогрызущие и стволовые насекомые, накопив достаточные ресурсы для экспансии на антропогенно нарушенных территориях, легко распространяются в сопредельные с ними ненарушенные или малонарушенные леса.

Патогенные воздействия на структуру и состав растительных сообществ могут принимать катастрофический характер, но на изученной территории произошедшие изменения практически повсеместно носят обратимый характер. Патогены лишь ускоряют распад взрослого поколения разновозрастных древостоев, но при этом не меняют направленность восстановительных циклов и не изменяют природы внутриценотических циклических микросукцессий.

В массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов можно наблюдать достаточно сложную мозаику пятен, интерпретируемых как различные стадии циклов состояний растительных сообществ. Естест-

внешний распад доминирующего яруса может происходить под действием самых разнообразных причин абиотической и биогической природы, постоянных или случайных, различного пространственного масштаба

На исследованной территории по данным геоботанического профиля и постоянных пробных площадей, можно вычленил несколько типичных ситуаций, которые выглядят как различные стадии сукцессионных циклов. Дополнительные сведения для реконструкции динамических циклов были получены по методике маршрутных учетов.

Визуально были выделены 5 основных стадий восстановительного цикла в сложных разновозрастных хвойно-широколиственных древостоях:

1. Стадия (фаза) начального распада - наблюдается активное очаговое усыхание и вывал хвойных пород (преимущественно пихты) из основного яруса древостоя; образование "окон" относительно небольшого размера, зарастающих молодыми деревьями лиственных пород (в основном липой, реже березой, ильмом и кленом).
2. Стадия (фаза) распада - заканчивается активное очаговое усыхание хвойных деревьев в основном пологом древостоя и смыкание "окон" усыхания, начинается зарастание образовавшихся прогалов, преимущественно кустарниками и липой; в верхнем пологе доминируют лиственные породы; общая полнота древостоя снижается.
3. Стадия (фаза) начального восстановления - рост очага усыхания прекращается и начинается активное возобновление хвойных пород под пологом лиственных доминантов; в онтогенетических спектрах наблюдается левосторонняя асимметрия; общая полнота верхнего яруса древостоя минимальная, или взрослые генеративные деревья отсутствуют.
4. Стадия (фаза) восстановления - признаков активного патологического усыхания деревьев не отмечается; верхний полог смешанный, преобладают лиственные породы; онтогенетические спектры популяций ели и пихты полночленные.
5. Стадия (фаза) модалного древостоя - усыхание деревьев основного яруса имеет диффузный непатологический характер; доля сухостоя не превышает 5% по запасу древостоя; насаждение имеет вертикальную сомкнутость; в составе верхнего яруса преобладает ель и пихта, во втором ярусе хорошо представлены широколиственные деревья. Присутствие березы в составе сообщества - единичное

В разновозрастном хвойно-широколиственном массиве заказника древостои первых двух стадий занимают около половины всей площади. Третья и четвертая стадии идентифицируются сложнее, что затрудняет количественную оценку их распространности. Часто можно наблюдать множество промежуточных вариантов этих фаз. В одном очаге усыхания могут присутствовать участки как с массовым усыханием хвойных деревьев и обильным возобновлением липы так и со слабым патологическим усыханием пихты и ели старших поколений и диффузным возобновлением липы.

Более подробно мы рассмотрим основные характеристики восстановительного цикла на примере данных 106 площадок геоботанического профиля.

Первая стадия (рис. 7.21) занимает 21.7% общего протяжения профиля, но непосредственно примыкающих площадок данной стадии можно встретить не более 4, т.е. на пространстве до 80 м в линейном протяжении. Площадки первой стадии, как правило, соседствуют с площадками второй фазы восстановительного цикла (24.5% протяжения профиля), поэтому размеры очагов усыхания (распада) значительно больше и могут достигать 120-140 м в диаметре. Третья стадия - окна полного распада верхнего яруса, которые зарастают подростом липы и видами подлеска (черемухой и рябиной) - занимает 7.5% протяжения профиля. В рельефе эта стадия приурочена, в основном, к вершинам холмов. В большинстве случаев площадки третьей стадии восстановительного цикла вкраплены между площадок четвертой стадии, которая занимает наибольшую площадь (30.2% профиля). Наиболее длинные (около 100 м) последовательности площадок четвертой стадии наблюдаются в привершинных частях склонов и, смыкаясь с участками модалного древостоя (последняя стадия восстановительного цикла) образуют пятна внутриценотической мозаики до 200 м в линейном измерении.

С выделенными стадиями восстановительного цикла положительную значимую сопряженность имеют: относительное превышение площадок профиля (т.е. высота над уровнем моря), доля хвойных пород в составе древостоя, суммарная доля отпада генеративных деревьев ели и пихты (рис. 7.22). Сравнение парных корреляций

относительной высоты площадок профиля с характеристиками древесного яруса показало, что с увеличением высоты площадки значительно уменьшается численность ели и березы на них (коэффициент корреляции $-0.32 - 0.36$), а также абсолютная полнота древесного полога (0.26). Положительная сопряженность с относительной высотой площадок отмечена для численности липы, ильма и пород подлеска. Особенно высока корреляция для особой виргинильного состояния (до 0.34).

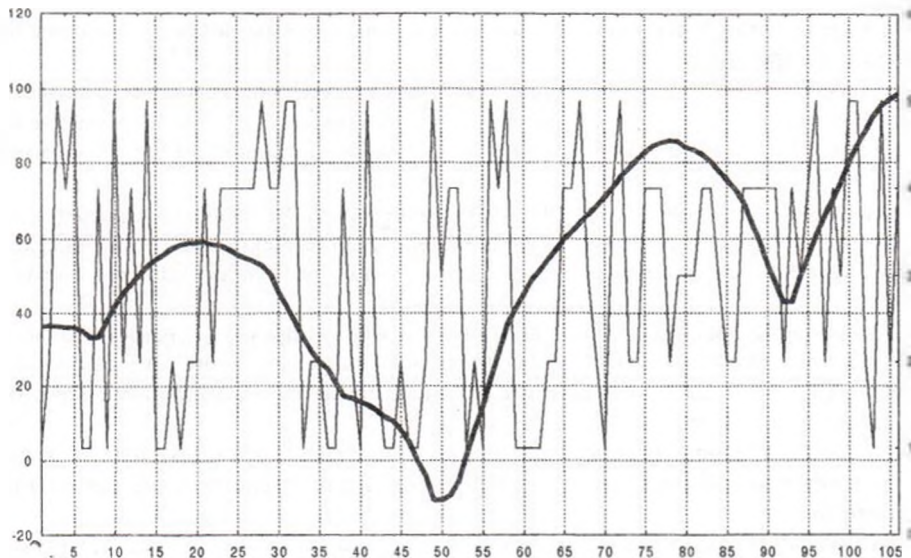


Рис. 7.21. Расположение площадок геоботанического профиля, находящихся на разных стадиях микросукцессионного цикла. Ось X - номера площадок геоботанического профиля, ось Y (левая) - относительная высота положения площадок на профиле (м), ось Y (правая) - номера стадий микросукцессионного цикла: 1 - начального распада; 2 - распада; 3 - начального восстановления; 4 - восстановления; 5 - модального древостоя.

Fig. 7.21. Allocation of plots representing phases of microsuccessional cycle alongside the geobotanic cross-section. X axis - sample plots; left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - phases of microsuccessional cycle: 1 - initial destruction; 2 - destruction; 3 - initial restoration; 4 - restoration; 5 - modal stand.

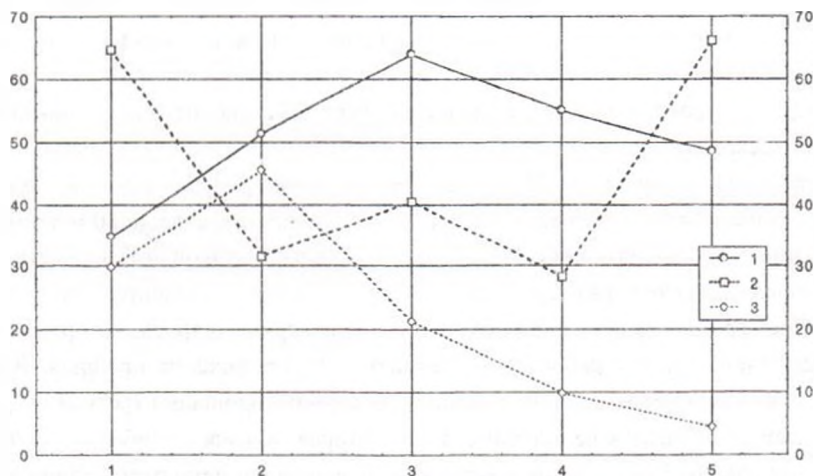


Рис. 7.22. Зависимости между относительной высотой площадок на профиле (1), долей хвойных пород в составе основного полога древостоев (2), долей отпада взрослых хвойных деревьев (3) и микросукцессионными стадиями (ось X): 1 - начального распада; 2 - распада; 3 - начального восстановления; 4 - восстановления; 5 - модального древостоя. Левая ось Y - относительная высота (м); правая ось Y - доля (%).

Fig. 7.22. Correlation between relative elevation of plots (1), portion of coniferous species in overstorey (2), portion of dead trees in overstorey (3) and defined microsuccessional phases X axis: 1 - initial destruction; 2 - destruction; 3 - initial restoration; 4 - restoration; 5 - modal stand. Left Y axis - relative elevation of plots (m); right Y axis - portion (%).

Можно предположить, что патологический распад верхнего яруса на относительно сухих вершинах холмов приводит к формированию на них древостоев с преобладанием липы. Однако доминирование липы не препятствует хорошему возобновлению популяций ели и пихты. В пересчете на 1 га численность подроста составляет 2.3-2.8 тыс. шт. (табл. 7.15).

Сравнение количественных характеристик древостоев различных стадий восстановительного цикла показано в таблице 7.15. Статистически значимые различия между выделенными стадиями отмечены для относительного превышения учетной площадки, доли хвойных в составе основного яруса древостоя, степени усыхания хвойных пород основного яруса, суммы площадей сечения всех деревьев на площадке, суммарной численности и суммы площадей сечения генеративных деревьев хвойных пород, численности генеративных деревьев ели, пихты, липы и подлеска на учетных площадках профиля, численности виргинильной липы и видов подлеска, а также численности сухостоя генеративной пихты и суммарной численности сухостоя ели и пихты.

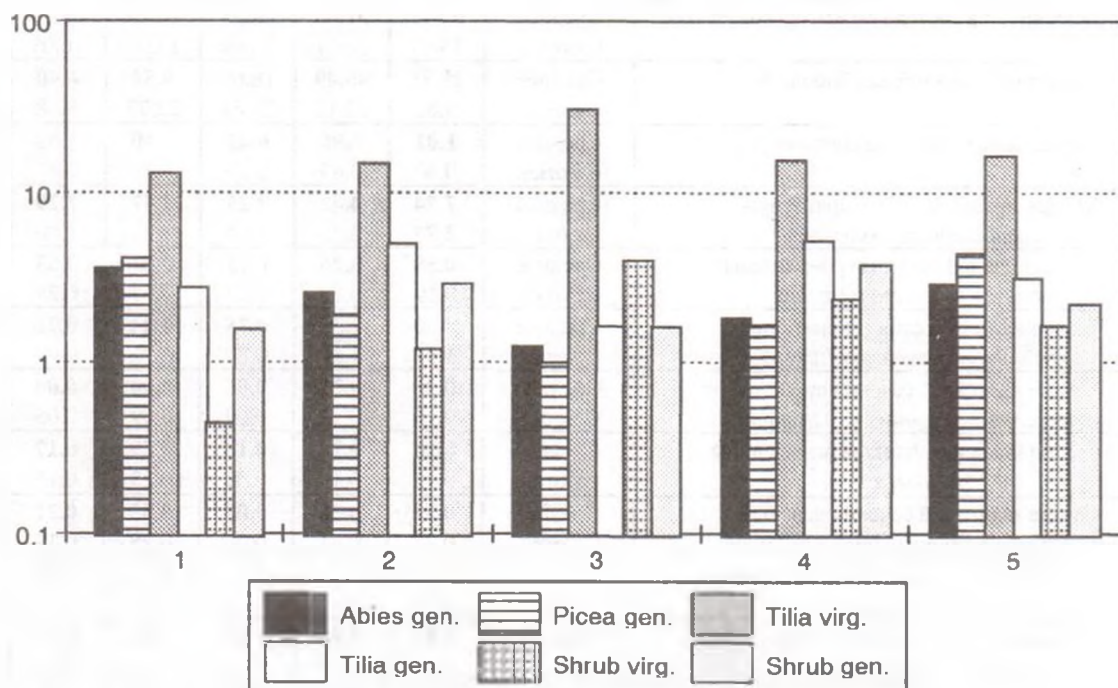


Рис. 7.23. Численность деревьев основных древесных пород на площадках, отнесенных к различным стадиям восстановительного цикла. (На оси ординат - логарифм численности деревьев (экз./площ.), по оси абсцисс - стадии сукцессионного цикла).

Fig. 7.23. Number of key tree species on plots from the microsuccessional phases. Y axis - logarithm of number (stem/plot); X axis - microsuccessional phases: 1-initial destruction; 2 - destruction; 3 - initial restoration; 4 - restoration; 5 - modal stand.

Сопряженность в изменении численности основных лесообразующих пород показана на рисунке 7.23, где видно, что изменение численности виргинильных особей липы и видов подлеска обратно изменению численности генеративных особей хвойных видов. Кроме того, численность генеративных особей липы и видов подлеска тоже как бы замещает пространство на площадках после выпадения хвойных деревьев.

Безусловно, предлагаемая нами интерпретация мозаики разновозрастного хвойно-широколиственного сообщества весьма условна. Выделенные 5 стадий микросукцессионного цикла отражают только основные этапы динамики структуры и состава девственных хвойно-широколиственных лесов. В природе наблюдается многообразие переходных состояний, как по структуре древостоев, так и по продолжительности деградационных и восстановительных процессов. В ряде случаев может отсутствовать фаза полного распада древостоя, так как высокая возобновительная активность популяций основных эдификаторов обеспечивает относительно быстрое за-

растание образующихся прогалин. То есть, возможна редукция фаз за счет более дробной мозаики (рис. 7.21) популяционных локусов в очагах патологического усыхания и тогда смена пород может протекать постепенно, без разрушения сомкнутости древесного яруса. В немалой степени такой сценарий будет зависеть не только от структуры и состояния древесного яруса, но и от биологических и популяционных особенностей патогена.

Таблица 7.15. Средние и стандартные отклонения основных количественных параметров древостоев на разных стадиях микросукцессионного цикла разновозрастного хвойно-широколиственного леса.

Means and standard deviations for the set of quantitative characteristics which indicate microsuccessional phases of unevenaged mixed forest

| Признак | | Фазы сукцессионного цикла | | | | | Все фазы |
|--|----------|---------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| Относительная высота площадки, м | Среднее | 34.76 | 51.28 | 63.94 | 54.90 | 48.52 | 49.30 |
| | Ст.откл. | 23.41 | 27.51 | 32.43 | 24.06 | 27.02 | 26.84 |
| Доля хвойных в составе верхн. ярусов, % | Среднее | 64.77 | 31.48 | 40.53 | 28.29 | 66.19 | 43.99 |
| | Ст.откл. | 15.07 | 12.61 | 26.59 | 13.93 | 16.05 | 22.77 |
| Доля отпада хвойных пород, % | Среднее | 29.81 | 45.49 | 18.60 | 9.54 | 4.40 | 22.61 |
| | Ст.откл. | 9.82 | 22.12 | 22.44 | 22.77 | 5.68 | 24.00 |
| Абсолютная полнота древостоев, м2 | Среднее | 1.01 | 0.96 | 0.42 | 0.90 | 1.05 | 0.93 |
| | Ст.откл. | 0.40 | 0.49 | 0.10 | 0.49 | 0.41 | 0.46 |
| Общая численность генеративных деревьев ели и пихты, экз. | Среднее | 7.74 | 4.42 | 2.25 | 3.47 | 7.29 | 5.15 |
| | Ст.откл. | 2.73 | 2.23 | 1.04 | 2.23 | 3.80 | 3.22 |
| Сумма площадей сечения генеративных хвойных деревьев, м2/площ. | Среднее | 0.58 | 0.26 | 0.12 | 0.23 | 0.63 | 0.37 |
| | Ст.откл. | 0.19 | 0.16 | 0.07 | 0.17 | 0.25 | 0.26 |
| Численность сухостоя генеративных хвойных деревьев, экз./площ. | Среднее | 2.70 | 2.38 | 0.75 | 0.44 | 0.71 | 1.47 |
| | Ст.откл. | 1.52 | 1.50 | 0.89 | 0.76 | 0.99 | 1.54 |
| Сумма площадей сечения сухостоя генеративных хвойных, м2/площ. | Среднее | 0.26 | 0.22 | 0.06 | 0.04 | 0.04 | 0.13 |
| | Ст.откл. | 0.15 | 0.13 | 0.09 | 0.09 | 0.05 | 0.15 |
| Сумма площадей сечения деревьев липы, м2/площ. | Среднее | 0.16 | 0.28 | 0.18 | 0.29 | 0.17 | 0.23 |
| | Ст.откл. | 0.12 | 0.19 | 0.09 | 0.25 | 0.15 | 0.19 |
| Сумма площадей сечения деревьев остальных лиственных пород, м2/площ. | Среднее | 0.22 | 0.38 | 0.08 | 0.35 | 0.21 | 0.29 |
| | Ст.откл. | 0.27 | 0.41 | 0.06 | 0.28 | 0.19 | 0.30 |
| Численность виргинильных деревьев пихты, экз./площ. | Среднее | 5.48 | 4.73 | 4.25 | 3.94 | 4.41 | 4.57 |
| | Ст.откл. | 3.95 | 4.02 | 3.69 | 4.58 | 4.00 | 4.12 |
| Численность генеративных деревьев пихты, экз./площ. | Среднее | 3.61 | 2.54 | 1.25 | 1.81 | 2.88 | 2.51 |
| | Ст.откл. | 2.46 | 1.84 | 0.89 | 1.65 | 3.14 | 2.23 |
| Численность сухостоя генеративных деревьев пихты, экз./площ. | Среднее | 2.13 | 1.81 | 0.25 | 0.31 | 0.47 | 1.09 |
| | Ст.откл. | 1.66 | 1.70 | 0.46 | 0.59 | 0.80 | 1.46 |
| Численность виргинильных деревьев ели, экз./площ. | Среднее | 3.39 | 3.92 | 0.88 | 1.94 | 2.76 | 2.79 |
| | Ст.откл. | 3.65 | 4.72 | 0.99 | 2.45 | 3.27 | 3.53 |
| Численность генеративных деревьев ели, экз./площ. | Среднее | 4.13 | 1.88 | 1.00 | 1.66 | 4.41 | 2.64 |
| | Ст.откл. | 1.58 | 1.61 | 1.07 | 1.45 | 1.54 | 1.96 |
| Численность виргинильных деревьев липы, экз./площ. | Среднее | 13.09 | 14.92 | 30.63 | 15.59 | 16.71 | 16.20 |
| | Ст.откл. | 12.14 | 12.85 | 26.20 | 8.95 | 11.85 | 13.40 |
| Численность генеративных деревьев липы, экз./площ. | Среднее | 2.74 | 5.04 | 1.63 | 5.25 | 3.12 | 4.04 |
| | Ст.откл. | 2.51 | 3.33 | 1.92 | 4.30 | 2.50 | 3.50 |
| Численность виргинильных деревьев подлеска, экз./площ. | Среднее | 0.43 | 1.19 | 4.00 | 2.34 | 1.65 | 1.66 |
| | Ст.откл. | 0.59 | 1.52 | 4.38 | 2.62 | 2.18 | 2.37 |
| Численность генеративных деревьев подлеска, экз./площ. | Среднее | 1.57 | 2.88 | 1.63 | 3.78 | 2.18 | 2.66 |
| | Ст.откл. | 1.59 | 2.67 | 2.26 | 2.21 | 2.60 | 2.41 |

Выделены жирным шрифтом значения средних, для которых различия между стадиями значимы при $p < 0.05$.

Разнообразие состояний разновозрастного сообщества, выявленное на геоботаническом профиле, укладывается в схему циклического обновления популяций древесных эдификаторов. Однако онтогенетический

ритм "распада-возобновления" существенно модифицируется под влиянием патологических агентов эндогенных микросукцессий - дсрворазрушающих грибов.

Учитывая масштабы усыхания хвойных пород в заказнике можно говорить о ведущей роли патогенных грибов в современной микросукцессионной динамике изученного массива. Возросшая роль грибных патогенов пока не привела к потере стабильности массива в целом, но состояние разновозрастных лесов заказника в будущем может оказаться еще более зависимым от масштабов хозяйственной деятельности на окружающих территориях. Такая опасность вполне реальна, поскольку нынешний уровень повреждения лесов заказника в значительной мере обусловлен высоким фоновым заражением соседних с ним массивов сплошных вырубок.

7.7. Заключение.

Изложенные в седьмой главе результаты полевых исследований отражают состояние растительного покрова обширной территории в Артинском районе Свердловской области. Обследованные участки расположены в местах с малонарушенной растительностью разновозрастных хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала (заказник "Сабарский"), на различных типах вырубок в лесах Артинского лесхоза, на землях Артинского совхоза со вторичными лесами на месте брошенных полей и выгонов. Описаны природные условия и история освоения лесов данного региона. Представлены материалы комплексных геоботанических, популяционно-демографических, лесоводственно-таксационных и лесопатологических исследований.

Детальный анализ флористического разнообразия территории с использованием статистических методов подтвердил ведущую роль антропогенных нарушений в преобразовании растительности. Видовое богатство флоры нарушенных территорий значительно повышается за счет луговых и сорно-рудеральных видов, но при этом сохраняется основной набор видов, характерных для ненарушенных лесов. Внутриценотическая мозаика флористического разнообразия разновозрастных лесов сохраняет свою стабильность даже при серьезных преобразованиях структуры лесных сообществ. Микросукцессионные циклы разновозрастного леса не затрагивают стабильности сформировавшегося состава растительных сообществ и детерминируют только спектр восстановительных вариантов и структурных преобразований растительности. Оценки структуры и тенденций развития растительности на сплошных вырубках позволяют надеяться на сохранение восстановительного потенциала местной флоры.

Анализ структурного и демографического разнообразия популяций древесных эдификаторов позволил дать не только характеристику состояния лесов заказника, но и оценить роль сплошнолесосечных рубок и грибных патологий в динамике растительности. По нашим данным, баланс в самоподдержании структуры популяций лесного массива заказника "Сабарский" уже сильно нарушен интенсивными лесозаготовками на соседних территориях, что серьезно повлияло на устойчивость хвойных лесов к возбудителям корневых гнилей. В настоящее время структурная мозаика и состав микросукцессионных циклов лесной растительности определяется преимущественно, распространением и активностью грибных болезней, вызывающих масштабные усыхания хвойных пород. Воздействие патогенов способно привести к временному, хотя и продолжительному, доминированию липы в составе основного яруса лесных сообществ, при сохранении хвойных пород в составе древесных эдификаторов. Доминирование мелколиственных пород наблюдается только в производных древостоях при зарастании вырубок и бывших лесных сенокосов. Выявленные закономерности изменения в составе и структуре лесных сообществ позволили проанализировать тенденции восстановления растительности на нарушенных землях и выявить спектр циклических преобразований структуры разновозрастных хвойно-широколиственных лесов.

Сохранение сложившихся тенденций хозяйственного использования территории способно ускорить процесс деградации лесов заказника "Сабарский", что чревато сокращением площадей коренных хвойно-широколиственных лесов и распространением производных мелколиственных древостоев. Флористическое богатство при этом временно будет увеличиваться, но будет снижаться и хозяйственная ценность лесов. При снижении уровня антропогенных нарушений возможно восстановление коренных хвойно-широколиственных ле-

сов, но только на лесных землях. На бывших сельхозземлях и безлесных пространствах вблизи поселений практически нет шансов естественного восстановления зональных типов лесных сообществ в обозримые сроки.

В результате проведенных исследований получены новые данные, подтверждающие целесообразность ранее выдвинутых предложений по расширению территории заказника и повышению природоохранного статуса данной территории. К сожалению, многократные попытки части авторов данного сборника изменить статус заказника "Сабарский" до заповедного пока не нашли поддержки у лиц, принимающих решения.

Resume

In the chapter 7 are presented results of the field investigations which reflex the vegetation cover status in large area of Artinskij rajon Sverdlovskaja oblast. The studied plots are situated in the areas with limited disturbed unevenage coniferous-broadleaved forests of Midle Urals (Protected Forest "Sabarskij"), in the different types of clear-cuttings and forests replaced former arable lands and pastures. The nature conditions and history of land using is described. The materials of complex investigations in such areas as geobotany, population ecology, plant demography, forestry and forest pathology are presented.

The anthropogenic influence as the main factor of vegetation transformation was confirmed by statistic analysis of floristic diversity. The species diversity of flora of disturbed areas increases due to ruderal and meadow species. Anyway the core species composition of non-disturbed forests still remains. The intercoenotic mosaic of floristic diversity is stable even after significant transformations of forest community structure. The evaluation of structure and development tendencies of vegetation on the clear-cuttings shows good perspectives for conservation of the flora regeneration capability.

The analysis of structural and demographic diversity of tree species populations makes possible to characterize the status of the protected forests, find out the role of clear cuttings and fungi pathologies in the vegetation dynamics. According presented data, the balance in the self-maintenance of the population structure in the Protected Forest "Sabarskij" is already disturbed by intensive clear-cuttings in the neighboring territories. It caused the decrease of the resistance of coniferous forests to the root rot agents and drying of stands as result. It was showed the temporary dominance of lime in the disturbed stands. The regularities were found out for the cyclic transformations of structure in the unevenaged coniferous-broadleaved forests and tendencies of the vegetation restoration in the disturbed lands.

The ongoing type of forest management in the region would cause the degradation of the forests, wide distribution of deciduous forests and reduction of coniferous forest areas. In spite of the fact that floristic diversity will increase, the economical value of forests will decrease. Should the anthropogenic press go down there are good possibilities for virgin forests restoration in the clear-cuttings. The virgin zonal type forest restoration in the areas of former arable lands and pastures considered being more difficult. The practical activity should include the expanding of the protected territory.