Ж. Х. Бакуев, З. Х. Хамарова. – Нальчик : СКНИИГиПС, 2007. – 46 с.

2. Алиев, И. Н. Естественная растительность на техногенных землях в Кабардино-Балкарской республике [Текст] : монография / И. Н. Алиев, Я. В. Панков. – М. : ФЛИНТА. Наука, 2011. – 110 с.

3. Алиев, И. Н. Естественное восстановление суглинистых карьеров в Кабардино-Балкарии [Текст] / И. Н. Алиев, Я. В. Панков // Лесное хозяйство, 2011. – № 2. – С. 20-22.

4. Алиев, И. Н. Древесные растения на песчано-гравийных отвалах Центральной части Северного Кавказа [Текст] / И. Н. Алиев, З. Х. Хамарова // Горный журнал, 2008. – № 4. – С. 102-105.

5. Минерально-сырьевая база строительной индустрии Российской Федерации [Текст]. – Республика Кабардино-Балкария, 2004. – Т. 44. – 24 с.

6. Панков, Я. В. Защитные лесонасаждения на техногенно нарушенных землях [Текст] / Я. В. Панков // Агролесомелиорация. – Волгоград : ВНИАЛМИ, 2006. – С. 502-517.

7. Панков, Я. В. Инженерно-биологические работы на техногенных ландшафтах [Текст] : учебное пособие / Я. В. Панков // Инженерная биология с элементами ландшафтного планирования. – Майкоп – М. : Т-во научн. изданий КМК, 2006. – С. 113-130.

8. Панков, Я. В. Рекультивация ландшафтов [Текст] : учебник с грифом УМО / Я. В. Панков. – Воронеж, 2010. – 164 с.

9. Сводный отчет о рекультивации земель, снятии и использовании плодородного слоя почвы в КБР за 2011 год [Текст]. – Нальчик, 2012. – 4 с.

10. Трещевская, Э. И. Рекомендации по повышению плодородия песков и песчано-меловых смесей при лесной рекультивации отвалов Курской магнитной аномалии [Текст] / Э. И. Трещевская, Я. В. Панков, А. М. Бабец [и др.]. – Воронеж – Губкин, 2012. – 18 с.

DOI: 10.12737/4503
УДК 502.4(05)(470.343)

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЛИПЫ (TILIA CORDATA MILL.) И ВЯЗА (ULMUS LAEVIS PALL.) В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник **Т. Ю. Браславская**
ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
t.braslavskaya@gmail.com

Старовозрастные леса – важный объект в исследованиях лесных сукцессий. Их изучение дает информацию о результатах предшествующей долговременной динамики и создает основу для прогноза динамики на период предстоящей смены поколений древостоя. Ключевой компонент лесных сообществ – популяции древесных

видов, особенно деревьев-лесообразователей. Именно состояние и динамика популяций этих видов выступают как регуляторы многолетних сукцессий, поэтому для выявления закономерностей динамики старовозрастных лесных сообществ необходим мониторинг с применением популяционно-демографических методов и выяснением особенностей онтогенеза лесообразователей [4].

Старовозрастные (спелые и перестойные – см. табл. 1) широколиственные и темнохвойно-широколиственные пойменные леса – один из объектов охраны в государственном природном заповеднике «Большая Кокшага» (Республика Марий Эл, 21 554 га). Согласно материалам лесоустройства 1994 г., они занимают около 5 % площади заповедника [10] – более половины лесопокрытой площади поймы р. Большой Кокшаги в среднем течении. Такая сохранность пойменных лесных массивов к настоящему времени – результат слабого хозяйственного освоения зандрового ландшафта Марийского полесья вплоть до середины XX века, с одной стороны, и не очень большого ущерба от лесных пожаров для регулярно затопляемой территории, с другой стороны. У ряда зональных лесообразующих видов – например, вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) – популяции многочисленны преимущественно в старовозрастных пойменных лесах, а на междуречьях они практически уничтожены пожарами. Поэтому популяционный мониторинг широколиственных и темнохвойных лесообразующих видов в старовозрастных пойменных лесах важен с точки зрения стратегии сохранения общего биоразнообразия в регионе.

Самые многочисленные лесообразователи в старовозрастных широколиственных и смешанных сообществах – липа сердцелистная (*Tilia cordata* Mill.) и вяз гладкий [2]. Согласно критериям школы Т.А. Работнова – А.А. Уранова [12] демографические спектры липы и вяза в этих лесах свидетельствуют о стабильности популяций и их способности к осуществлению непрерывного оборота поколений, поскольку включают полный набор онтогенетических состояний и характеризуются максимумом численности на прегенеративных (относящихся к подросту) особях. Однако с точки зрения А.В. Абатурова [1], заключение о состоянии популяций древесных видов и возобновительных процессов необходимо делать с учетом всей структуры лесного сообщества. Многолетними наблюдениями установлено, что среди взрослых деревьев наиболее долговечны те, которые не испытывают затенения сверху, особенно если они не испытывали его и с самого начала своего развития, и среди подроста наилучшие перспективы для онтогенетического развития тоже имеют те особи, которые растут в условиях высокой освещенности. Под пологом с сомкнутостью 70 % не только заторможено онтогенетическое развитие подроста всех видов, даже теневыносливых, но и ухудшается с течением времени его состояние, повышается вероятность отмирания при экстремальных внешних воздействиях [1]. Поэтому в оценке состояния и перспектив популяции древесного вида следует учитывать, в первую очередь, на-

Таблица 1

Примеры сообществ старовозрастных лесов в пойме р. Большой Кокшаги

№ ПП	Местонахождение в заповеднике; ассоциация	Позиция в мезорельефе; относительная высота* (см)	Размер пробной площади (га)	Полог древостоя	Общее число деревьев (шт./га)	Формула состава (по числу стволов); максимальный возраст, выявленный по полноценным кернам	Диапазон высот деревьев (м)	Сомкнутость полога крон (%)
1	кв. 76 выд. 11; ельник с липой кисличный	верхушка и склоны гривы; 350…400	0,32	верхний	283	60Е 16Лп 12П 4Олч 3Б 2Д 2Ос 1В; Е – 136 лет, Лп – 68 лет, П – 83 года	15…27,5	30…80
				подчиненный	1809	53Лп 20В 12Е 7П 4Д 4Б+Ос+Олч+Кл; Лп – 57 лет, Е – 75 лет, П – 62 года, Д – 44 года, Кл – 29 лет	2…15	40
2	кв. 76 выд. 13; дубрава с липой, вязом и елью таволгово-крапивная	склон гривы; 200…220	0,12	верхний	298	26Д 22Лп 20Е 14Б 8В 8Олч; Е – 98 лет	13,5…28	60
				подчиненный	1034	40Лп 30В 10Д 8Б 6Олч 3Е; Лп – 45 лет, В – 43 года, Д – 68 лет	2…13	40…50
3	кв. 76 выд. 4; липняк снытевый с елью, пихтой и дубом	верхушка гривы; 300	0,16	верхний	409	70Лп 11Е 11П 7Д 1В; Лп – 186 лет, Е – 118 лет, П – 106 лет	20,5…37	20…60
				подчиненный	1045	72Лп 11Е 10В 7П; Лп – 74 года, Е – 69 лет, П – 103 года	2…19,5	60
4	кв. 63 выд. 47; липняк крапивно-будровый с дубом, вязом и елью	верхушка и склоны гривы; 200…250	0,12	верхний	244	60Лп 20Д 20Е; Е – 120 лет	20…35,5	40
				подчиненный	968	45Лп 42В 11Е 2П; Е – 157 лет, П – 114 лет, Лп – 61 год	2…19,5	40…50

Примечание. *Высота указана относительно условного нуля водомерного поста заповедника «Большая Кокшага» (74,335 м ЕБС).

личие в ней деревьев и подроста, не испытывающих затенения. В старовозрастных пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» уже начались процессы распада древостоя и формирования оконной структуры (гэп-мозаики) полога крон [4], в результате чего часть особей подроста находится сейчас в таких относительно благоприятных условиях. Цель анализа, предпринимаемого в настоящей статье, – уточнить оценки состояния популяций и успешности возобновительных процессов у самых многочисленных лесообразователей в старовозрастных пойменных лесах, учитывая ограничения и возможности, создаваемые ценотическим окружением и экотопическим режимом.

На пространственную структуру и состояние древесных популяций в лесном покрове речных пойм накладывает специфику высокая степень гетерогенности пойменного ландшафта. Эта гетерогенность обусловлена флювиальным ложбинно-гривистым мезорельефом поймы, на котором многократно чередуются краткопоемные, среднепоемные и долгопоемные участки площадью в сотые и десятые доли гектара. В зависимости от режима поемности (продолжительности заливания в периоды паводков), в таких участках различается состав лесообразующих и остальных древесных видов. Из двух многочисленных в пойме р. Большой Кокшаги лесообразователей вяз устойчив к более длительной поемности, чем липа [3], поэтому можно ожидать, что на нижних позициях мезорельефа популяционные локусы вяза будут более благополучными (например, многочисленными и/или полночленными по онтогенетическому составу). Проверка этого предположения – одна из задач проводимого анализа. Дополнительный фактор гетерогенности лесного покрова в поймах – отсутствие древесной растительности во многих долгопоемных межгривных ложбинах, занятых старичными водоемами или травяными болотами. На примыкающих к таким ложбинам склонах грив формируются лесные опушки. Если площадь необлесенной ложбины достигает одной или нескольких десятых гектара, то древесные растения на опушке получают постоянную боковую подсветку, что улучшает перспективы их роста и полного онтогенетического развития. Выяснение влияния таких опушек на состояние локусов и популяций лесообразующих видов с разной устойчивостью к продолжительному заливанию – еще одна задача исследования.

Объект и методы исследования.

Средняя река Большая Кокшага – левый приток Волги, протекает через подзону хвойно-широколиственных лесов. Заповедник «Большая Кокшага» (56°38,7’с.ш., 47°15,7’в.д.) расположен в ее среднем течении, на расстоянии 73…93 км от устья. Пойма сегментно-гривистого типа, шириной 2…5 км, сложена суглинками разнообразного гранулометрического состава с подстиланием глинами. В центральной пойме ширина грив флювиального происхождения – 5…50 м, высота грив над меженным уровнем воды – 2…3,5 м. Анализ данных ежедневных наблюдений водомерного поста заповедника за ходом уровня воды в русле в 2001…2012 гг. позволил рассчитать, что весеннее половодье заливает склоны пойменных грив во время вегетационного периода

на 2…3 недели раз в 2 года (среднепоемный режим) и на более короткий срок – в остальные годы. На этих склонах произрастают широколиственные леса из липы, дуба (*Quercus robur* L.), ели (*Picea* × *fennica* (Regel) Kom.), вяза с примесью клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и пихты (табл. 1) на аллювиальных луговых поверхностноглеенных тяжелоглинистых почвах. Верхушки грив ежегодно успевают освободиться от воды к началу вегетационного периода, а до его начала залиты менее 2 недель (краткопоемный режим). На верхушках грив произрастают темнохвойно-широколиственные леса (табл. 1) на аллювиальных дерновых луговых легко- и среднесуглинистых почвах. В долгопоемных межгривных понижениях шириной 3…30 м располагаются разнотравно-осоковые болота с редко расположенными кустами ив (*Salix cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb.), деревьями ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) на аллювиальных болотных иловато-глеевых почвах [8].

В лесных парцеллах на пойменных гривах общая сомкнутость полога древесных крон – не менее 70 %. Полог сложный по вертикальной структуре, в нем не выражены отчетливые границы между ярусами в диапазоне высот от 5 до 28 м [2]. Кроме того, деревья одинаковой высоты не образуют крупных групп (что бывает характерно для лесов с длительной спонтанной динамикой, регулируемой массовыми ветровалами), поэтому горизонтальная структура основного полога довольно мелкоконтурная. Причина формирования такой структуры – проведение во второй половине XX века выборочных рубок старого дуба [5], после чего небольшие, но частые прорывы в пологе затянулись деревьями, выросшими из имевшегося подроста.

Учеты популяций липы и вяза проведены (вместе с учетами всех остальных древесных видов) в 2002…2010 гг. на пробных площадях размером 0,12…1,0 га, заложенных в различных урочищах центральной поймы в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах. Чтобы подробнее учесть гетерогенность условий мезорельефа и гэп-мозаику полога, каждую пробную площадь разбивали на квадратные площадки 0,04 га (400 м^2 – минимальная площадь популяционного локуса у древесных видов, см. [4]). Для каждой такой учетной площадки отмечали, какие она включает: 1) позиции мезорельефа (верхушку гривы, склон гривы, межгривное понижение); 2) элементы гэп-мозаики (сомкнутый полог без просветов, просветы – разрывы полога со всеми линейными размерами не более 20 м, крупные окна – у которых хотя бы один линейный размер превышает 20 м). Для общей характеристики лесной растительности проводили геоботаническое описание каждой площадки, в ходе которого глазомерно определяли сомкнутость крон древостоя и подлеска над ней в 5…6 точках (при разных сочетаниях элементов гэп-мозаики с позициями в мезорельефе).

Всего по такой системе было заложено и обследовано 211 учетных площадок, в том числе в составе 7 пробных площадей размером 1 га. Большинство площадок захватывают те или иные экотонные зоны (между верхушкой гривы и склоном, на склоне, между склоном и днищем меж-

гривного понижения, на опушках крупных окон), то есть гетерогенны по условиям поемности и освещенности. Это – объективное следствие ложбинно-гривистой структуры мезорельефа, из-за которой в пойменном ландшафте фактически только для единичного дерева можно рассматривать экотопические и ценотические условия как строго гомогенные, но популяционный локус обычно охватывает довольно широкий диапазон условий хотя бы в отношении поемности. Попытки добиться гомогенности в пределах учетных площадок приводят к потере информации о той части популяции, которая занимает экотоны. Поэтому в такой ситуации целесообразнее не добиваться гомогенности на площадке, а подбирать гибкие и информативные методы анализа гетерогенности.

В настоящей публикации использованы данные со 132 площадок, расположенных в условиях краткопоемного и среднепоемного режима: на верхушках грив (под равномерно сомкнутым пологом – 22, под пологом с просветами – 17), в зонах контакта верхушек и склонов гривы (под сомкнутым пологом – 14, под пологом с просветами – 30, в зоне опушки – 11), на склонах грив (под сомкнутым пологом – 5, под пологом с просветами – 23, в зоне опушки – 10).

На площадках были проведены учеты деревьев и кустарников всех видов с определением по морфологическим критериям онтогенетических состояний и жизненности у всех особей [6, 11]. Морфологические критерии онтогенетических состояний у деревьев (форма и структура кроны, выраженность корки на стволе, общий габитус) универсальны, но в различных климатических и экотопических условиях варьируют размеры и возраст, при которых особи разных видов проходят разные стадии своего онтогенеза. Чтобы в условиях поймы Большой Кокшаги охарактеризовать размеры и календарный возраст различных онтогенетических состояний, на 16 площадках в ходе учетов еще были измерены диаметры всех стволов на высоте 1,3 м и радиусы всех крон (4 в каждой) и указано для каждой особи, затенена ли она непосредственно сверху и сбоку (с одной-нескольких сторон). Это обследование охватило 1270 особей в следующих онтогенетических состояниях [6, 12]: у деревьев – старшее имматурное (im2), младшее и старшее виргильное (v1 и v2), молодое генеративное (g1), средневозрастное генеративное (g2) и старое генеративное (g3), сенильное (s); у кустарников – те же, кроме старшего имматурного. Также были выборочно (5…30 особей в каждом онтогенетическом состоянии) измерены оптическим высотомером высоты деревьев разных видов и у этих же деревьев взяты керны стволов у основания.

В ходе камеральной обработки данных расчеты проводились в программах Excel и Statistica. Рассчитали площади горизонтальных проекций крон на основе измерений радиусов по формуле площади эллипса. Для всех древесных видов в каждом онтогенетическом состоянии и уровне жизненности были рассчитаны выборочные статистические показатели (медианы, поскольку многие выборки деревьев были небольшими по объему) высоты, диаметра ствола и площади проекции кроны. Обработка и анализ кернов

деревьев включали сканирование в электронном лазерном сканере и анализ изображений с помощью демо-версии программы Cybis CooRecorder v.7.1 (www.cybis.se). Сканирование проводили с разрешением 720 dpi. На полученном растровом изображении керна проводили разметку границ годичных колец и измерение их ширины (с точностью до 0,01 мм) при увеличении 300 %, что соответствует увеличению 14х в оптических измерительных приборах. Автоматически генерируемый табличный файл с результатами измерений анализировали в программе Excel.

Выборки площадок, отражающие различные экотопические и ценотические условия, сравнили по частоте встречаемости особей липы и вяза в различных онтогенетических состояниях (без разделения по жизненности); статистическую значимость различий частот проверяли по критерию хи-квадрат.

В более ранней публикации [2] нами было показано на примере анализа площадей проекций крон на 16 площадках, что для характеристики взаимоотношений древесных растений в лесном сообществе, имеющем сложную вертикальную структуру полога, удобно применять следующий прием: рассчитывать накопленную сумму площадей проекций крон в порядке убывания высоты деревьев и кустарников, пока величина этой суммы не составит 98…103 % площади участка (небольшое отклонение от 100 % может получиться из-за погрешностей в измерениях крон и расчетах площадей проекций). Деревья, проекции крон которых включены в расчет этой суммы (100 %-го проективного покрытия), не затенены сверху – это подтверждается сведениями о них в учетных ведомостях. В отношении режима освещенности они могут считаться наиболее благополучными в популяционных локусах, населяющих данный участок. Такой прием был применен для выявления на всех площадках деревьев, освещенных сверху. Для этого в едином ряду были ранжированы выборочные медианы высот, рассчитанные для всех древесных видов в разных онтогенетических состояниях и уровнях жизненности, а затем в порядке убывания этого ранжирования рассчитывали накопленную сумму площадей проекций крон, приняв величину 390…410 м^2 за пороговое значение для прекращения суммирования. Затем выборки площадок, отражающие различные экотопические и ценотические условия, сравнили по числу освещенных сверху особей липы и вяза. В связи с небольшим объемом этих выборок проверяли статистическую значимость различий между ними при помощи непараметрического метода – медианного теста.

Результаты и обсуждение

При сравнении размерных характеристик одинаковых онтогенетических состояний оказывается, что липа в пойменных лесах Большой Кокшаги, в целом, крупнее, чем вяз – во всех онтогенетических состояниях (табл. 2). Эти данные отличаются от сведений, известных для зоны широколиственных лесов [6], где генеративные деревья липы и вяза сходны по высоте и диаметру ствола, а в виргинильном состоянии вяз даже достигает более крупных размеров, чем липа. Следует отметить, что в пойменных лесах Большой Кокшаги выявленный по кернам максимальный возраст вяза – 61 год, а максимальный возраст

Таблица 2

Размерные характеристики онтогенетических состояний у вяза и липы в старовозрастных пойменных лесах р. Большой Кокшаги

Вид	Онт. состояние*	Объем выборки**	Общая высота (м)			Площадь проекции кроны ($м^2$)			Диаметр ствола (см)		
			Med***	Min	Max	Med	Min	Max	Med	Min	Max
Вяз	v1	11	3,7	2,8	5,5	4,33	2,54	6,68	2	1	4,1
	v2	13	7	5,1	12,3	11,64	5,89	22,48	6,4	4	9,9
	g1	7	12	4,8	19,1	24,73	12,56	28,59	10,2	8.3	14,6
	g2	5	15	13,2	19,6	26,88	17,73	41,47	20	13.7	22,3
Липа	v1	16	6,5	2,5	13,5	5,82	0,91	14,7	4,75	1	9
	v2	16	13,45	7,2	16	11,63	4,32	22,05	11,8	6.4	14
	g1	12	17,75	14,5	24,5	27,705	11,69	40,52	19	17	26
	g2	10	22,25	15,5	28,2	30,645	17,22	64,32	26	23	49
	g3	5	27,8	25,5	33	34,02	20,73	92,94	50	39,8	54,4

Примечание. *Полные названия онтогенетических состояний (по: [6]) приведены в разделе «Объект и методы исследования». **Представлены данные о деревьях, у которых измерены высоты. ***Med – выборочная медиана, Min – выборочный минимум, Max – выборочный максимум.

липы – 186 лет. Причиной отставания вяза от липы по размерам и по общей продолжительности жизни в этих лесах может быть поражение его особей голландской болезнью, поскольку известно, что она замедляет ростовые процессы и приводит к отмиранию больного дерева в течение нескольких лет [7]. При отборе возрастных кернов, мы наблюдали симптоматичное для голландской болезни сокотечение из ствола у большинства модельных генеративных деревьев вяза.

Онтогенетическое развитие и размер дерева слабо связаны с его календарным возрастом (табл. 3), потому что регулируются доступностью ресурсов для роста, прежде всего – света, и другими внешними ограничениями. Эти данные – дополнительный аргумент в пользу выбранного нами подхода к оценке состояния и перспектив популяционных локусов на основе анализа структуры полога в лесном сообществе.

Выявленные размерные соотношения между липой и вязом означают, что в пойменных лесах Большой Кокшаги липа обычно перехватывает больше света, чем вяз в таком же онтогенетическом состоянии. Поэтому, например, при равной численности липы и вяза в одинаковых онтогенетических состояниях следует рассматривать популяционный локус (или популяцию) липы как заведомо более благополучный. Эта ситуация наглядно демонстрирует, насколько важно в популяционных исследованиях учитывать данные, полученные в ходе исследований на индивидуальном (организменном) уровне. На основе таких размерных соотношений можно заключить, что при срав-

Таблица 3

Минимальный возраст, выявленный у онтогенетических состояний вяза и липы, и соответствующие ему размеры деревьев

Вид	Онт. состояние	Общее число модельных деревьев с установленным возрастом	Выборочный минимум возраста	Общая высота (м)	Площадь проекции кроны ($м^2$)	Диаметр ствола (см)
Вяз	v1	2	17	3,6	3,39	4
	v2	12	15	7	7,55	5
	g1	5	40	11	26,51	11
	g2	4	24	14,7	17,73	14
Липа	v1	8	25	3,1	5,5	3
	v2	10	28	13,5-13,7	11,48-19,44	9-12
	g1	10	32	15	34,71	18
	g2	3	68	15,5	54,11	25
	g3	1	186	33	34,02	51

нении демографического состава и численности популяционных локусов липы и вяза на одном и том же участке надо рассматривать следующие пары: v2 у вяза и v1 у липы, g1 у вяза и v2 у липы, g2 у вяза и g1 у липы. Если локус липы включает средневозрастные генеративные (g2) деревья (наиболее долговечные и важные для воспроизводства популяции), то вероятнее всего, что на таком участке локус вяза в течение длительного времени не сможет достичь стабильности, поскольку будет оставаться слишком мало ресурсов для полноценного развития его генеративных деревьев. Для этого вязу необходима высокая освещенность в окнах площадью не менее 600 $м^2$ [9]. Также при высокой численности виргинильных (v1 и v2) особей липы младшие виргинильные (v1) особи вяза на таком участке, видимо, уже не могут рассматриваться как благонадежный резерв возобновления для его локуса (или популяции), поскольку практически не имеют перспективы получить доступ к свету.

Анализ общей частоты встречаемости особей липы и вяза на различных позициях мезорельефа и в различных условиях освещенности (табл. 4) показал, что у липы для деревьев g2 прослеживается разница в приуроченности, ожидаемая на основе сведений о низкой устойчивости этого вида к заливанию [3]. Деревья липы в состоянии g2 реже растут на склонах грив, чем на верхушках ($p<0,001$ при проверке по критерию хи-квадрат). Однако виргинильный (v1, v2) подрост и молодые генеративные (g1) деревья липы одинаково часто произрастают на верхушках и на склонах грив, более-менее независимо от наличия окон в лесном пологе. Возможны несколько объяснений такой ситуации. Во-первых, в пойме Большой Кокшаги не очень велика разница режима

Таблица 4

Абсолютная частота встречаемости (число площадок) онтогенетических состояний вяза и липы в различных условиях

Сочетание условий	Всего площадок	Особи в составе локусов	Вяз						Липа					
			g3	g2	g1	v2	v1	im2	g3	g2	g1	v2	v1	im2
верхушка гривы, сомкнутый полог	22	все	-	-	8	12	12	5	-	3	21	20	18	8
		освещенные сверху	-	-	6	1	1	-	-	3	19	11	4	-
верхушка гривы, полог с просветами	17	все	-	1	4	11	11	3	2	6	15	15	14	7
		освещенные сверху	-	-	3	2	2	1	2	5	14	9	4	-
верхушка и склон гривы, сомкнутый полог	14	все	-	1	3	7	9	6	-	5	14	14	13	2
		освещенные сверху	-	1	1	2	3	3	-	4	13	12	8	1
верхушка и склон гривы, полог с просветами	30	все	-	1	9	19	28	2	2	22	28	28	30	3
		освещенные сверху	-	1	2	7	3	1	2	20	25	20	13	1
верхушка и склон гривы, полог с опушкой	11	все	-	2	6	9	10	-	-	6	9	10	11	4
		освещенные сверху	-	2	6	9	8	-	-	6	9	10	11	3
склон гривы, сомкнутый полог	5	все	-	-	2	2	5	-	-	-	4	5	5	-
		освещенные сверху	-	-	1	1	3	-	-	-	4	5	4	-
склон гривы, полог с просветами	23	все	1	4	12	18	20	1	-	4	20	23	22	5
		освещенные сверху	1	3	7	9	7	-	1	5	20	19	16	2
склон гривы, полог с опушкой	10	все	1	2	7	10	9	-	1	2	7	9	10	-
		освещенные сверху	-	-	5	8	8	-	-	1	6	7	8	-

заливания между верхушками и склонами грив, как показал анализ гидрологических данных 2001…2012 гг., и поэтому нет сильных препятствий для произрастания липы на склонах. Во-вторых, возможно, что в период приживания и начальных этапов онтогенеза современных g2-деревьев липы (около 70 лет назад и ранее – см. табл. 3) режим заливания на склонах грив был более неблагоприятен для них и сильнее влиял на их размещение. Сокращение сроков заливания могло произойти в результате мелиорации поймы в верхнем течении, проведенной после правительственных решений 1966 г., после чего стала возможна активная инвазия различных лесообразователей, в том числе и липы, на склоновые участки. При этом имматурные особи липы (как и деревья g2) на склонах встречаются реже, чем на верхушках грив. Видимо, это связано

с тем, что особи липы, внедрившиеся на склоны и достигшие к настоящему времени виргинильного и молодого генеративного состояния, еще не начали размножаться так же активно, как деревья g2, произрастающие на верхушках грив.

У вяза разница в приуроченности прослеживается только для имматурного и виргинильного подроста (для особей im2 и v1 – $p<0,001$; для особей v2 – $p<0,05$). В его размещении выражена положительная связь со склоновыми участками, как это описано в литературе [3], даже под сомкнутым пологом. Кроме того, отчетливо прослеживается связь с наличием просветов в пологе на верхушках грив и на склонах и с опушками на склонах (табл. 4). Однако в размещении генеративных деревьев (g1, g2, g3) не проявляется какая-либо особая приуроченность, что может быть обусловлено их низкой общей встречаемостью. Причиной низкой встречаемости генеративных деревьев вяза в исследуемых лесах, как и их небольшой высоты, может быть поражение голландской болезнью ильмовых, приводящей к быстрому отмиранию. Кроме того, современное господство в большинстве экотопов, даже склоновых, виргинильных и молодых генеративных особей липы, затеняющих вяз (табл. 2), может препятствовать массовому развитию его деревьев до генеративного состояния (см. выше).

Обобщенный онтогенетический состав популяционных локусов на площадках 400 м^2 в разных экотопических и ценотических условиях представлен на рис. 1, 2. Укажем на статистически значимые различия между липой и вязом по численности особей, освещенных сверху. На верхушках грив и на склонах в условиях равномерно сомкнутого полога численность вяза (рис. 1, А и Б) в онтогенетических состояниях v2, g1 и g2 гораздо меньше, чем у липы (рис. 1, Б и Г) в состояниях такой же высоты (v1, v2 и g1 соответственно). Виргинильные и молодые генеративные особи липы и вяза, освещенные сверху в ситуации сомкнутого полога, – это те, кроны которых затянули давно образовавшиеся окна. Как и можно было предполагать, на верхушках грив липа более успешно, чем вяз, осуществила внедрение в небольшие окна. Однако то же самое произошло и на склонах, где вяз мог иметь преимущество в связи с его большей устойчивостью к заливанию (Бяллович, 1957), но это не оказало положительного влияния на его позиции в лесной растительности.

При наличии на склонах просветов в пологе – недавно образовавшихся и еще не полностью затянутых небольших окон – вяз (рис. 2, А) проходит онтогенетическое развитие до состояний g2 и g3, но такие особи в составе популяционных локусов немногочисленны. И поскольку в тех же условиях все равно больше численность молодых генеративных особей липы (рис. 2, Б), которые по высоте превосходят генеративные деревья вяза, и есть примеры того, что единично липа на склонах тоже иногда развивается до состояний g2 и g3, можно предполагать, что в перспективе позиции многих локусов вяза в этих экотопах неустойчивы.

На склонах с опушками крупных окон численность освещенных сверху молодых генеративных деревьев вяза (рис. 2, В) не меньше, чем освещенных сверху особей липы в состоянии v2 (рис. 2, Г). То есть на опушках позиции локусов вяза прочнее, чем

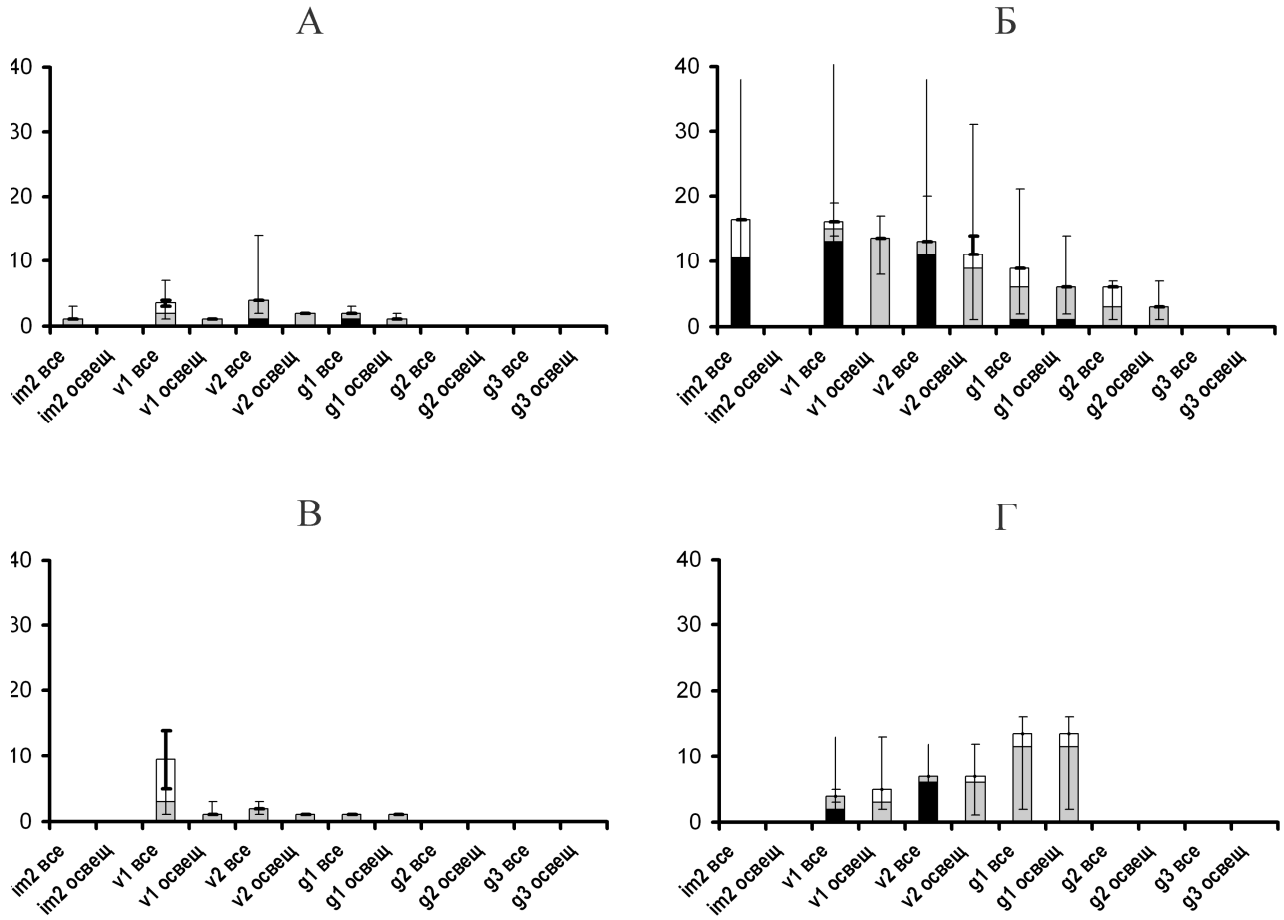

Рис. 1. Демографические спектры популяционных локусов вяза (А, В) и липы (Б, Г) на верхушках (А, Б) и склонах грив (В, Г) в условиях сомкнутого полога. Условные обозначения. По горизонтальной оси – индексы онтогенетических состояний (полные названия см. в разделе «Объект и методы исследования»). «Все» – полный состав локусов, «освещ.» – особи, которые (согласно проведенному расчету) освещены сверху. По вертикальной оси – число особей (шт.) на 400 м^2. Высота столбиков – выборочная медиана, размах варьирования – от минимума до максимума. Черная заливка столбиков – нормальная жизненность, серая заливка – пониженная жизненность, белая заливка – низкая жизненность. Варьирование: тонкая линия без засечек – нормальная жизненность, тонкая линия с засечками – пониженная жизненность, жирная линия с засечками – низкая жизненность

на склонах с небольшими просветами. Насколько долгосрочно такое соотношение – может показать только дальнейший мониторинг, поскольку собранные данные не дают однозначного ответа на вопросы, сильно ли отличается ли расположение генеративных и виргинильных деревьев липы и вяза на таких опушках и смогут ли многочисленные сейчас особи липы в состоянии v1, освещенные сверху, благополучно развиваться до генеративного состояния.

Несмотря на обусловленное присутствием липы неблагополучие многих популяционных локусов вяза в краткопоемных и среднепоемных условиях, в пойменных лесных массивах р. Большой Кокшаги есть тер-

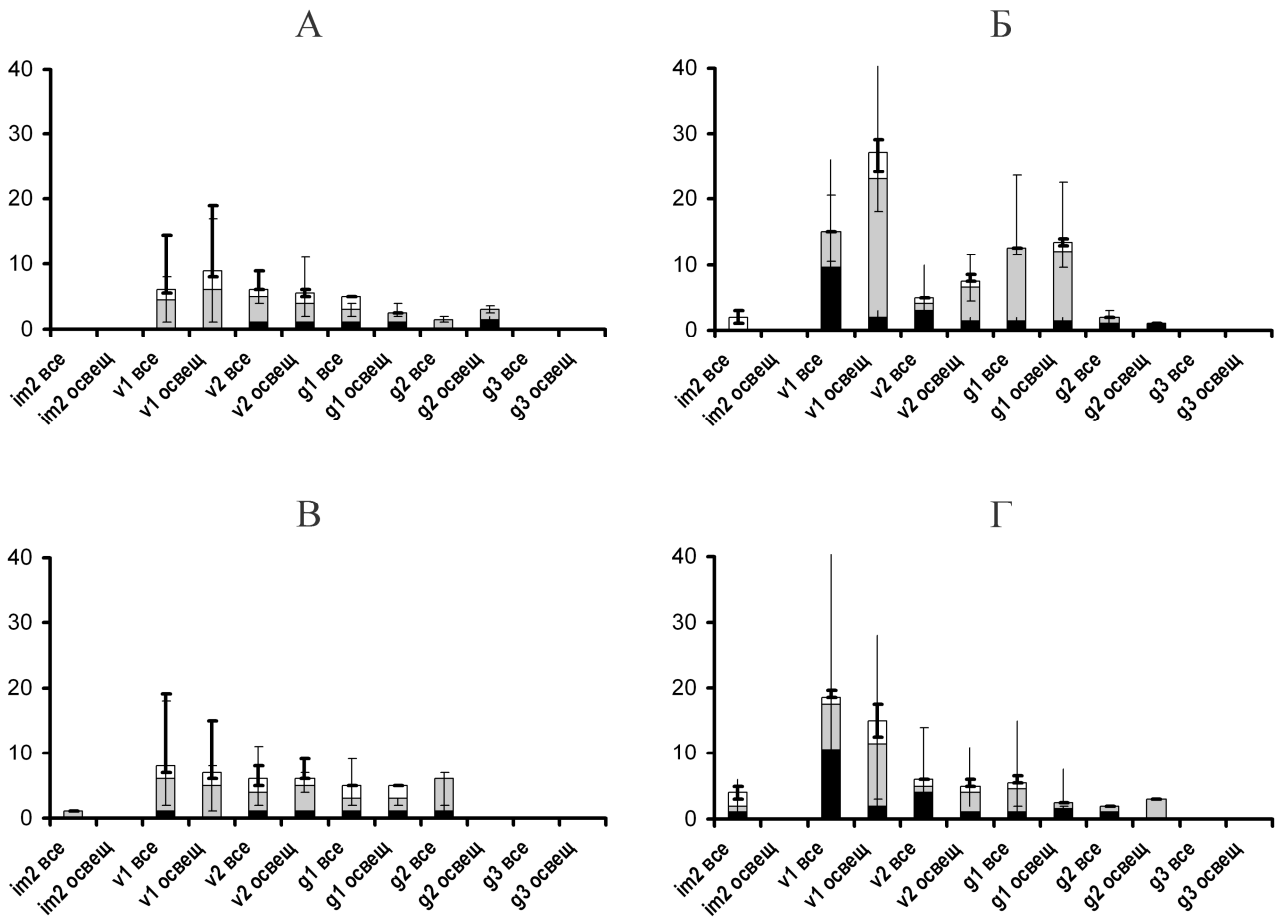

Рис. 2. Демографические спектры популяционных локусов вяза (А, В) и липы (Б, Г) на склонах грив при наличии просветов в пологе (А, Б) и опушки крупного окна (В, Г). Условные обозначения – см. рис. 1

ритории, куда внедрение липы затруднено, – это долгопоемные межгривные ложбины с черноольховыми редколесьями. Там вяз приживается и проходит развитие до генеративных состояний на пристволовых повышениях ольхи, хотя его популяционные локусы в таких сообществах малочисленны и очень разрежены. Выяснение роли этих локусов в поддержании популяции вяза в исследуемом пойменном лесном массиве – задача отдельного исследования.

Выводы:

1. Особенности онтогенетического развития особей вяза и липы в современных старовозрастных лесах поймы р. Большой Кокшаги в краткопоемных и среднепоемных условиях создают предпосылки для господства липы над вязом на популяционном уровне. Липа эффективнее, чем вяз, использует улучшение режима освещенности при образовании просветов в пологе леса.

2. В краткопоемных условиях популяционные локусы липы благополучнее, чем локусы вяза, и имеют долгосрочные перспективы продолжать свое существование, тогда как у локусов вяза нет таких перспектив. В среднепоемных условиях это соотношение сохраняется при сомкнутом пологе и при наличии в нем небольших просветов. На среднепоемных опушках крупных окон вяз

сформировал наиболее полные по онтогенетическому составу локусы, имеющие долгосрочные перспективы существования, поскольку его генеративные деревья не затенены генеративными деревьями липы.

Благодарности:

Полевые исследования проведены, благодаря содействию администрации государственного природного заповедника «Большая Кокшага» и лично А.И. Попова, С.Э. Поповой и М.Г. Сафина. Помощь в выполнении полевых исследований оказали студенты Т.С. Проказина, Е.Ю. Бакун, И.В. Соколов, М.В. Гаврилова, О.В. Воронцова, М.В. Харлампиева, Т.В. Скоморохова, Ю.А. Табунщик, Т.М. Алдохина.

Библиографический список

1. Абатуров, А. В. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье [Текст] : монография / А. В. Абатуров, П. Н. Меланхолин. – Тула, 2004. – 336 с.

2. Браславская, Т. Ю. Материалы к характеристике онтогенеза и популяционной динамики лесообразующих видов в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» [Текст] / Т. Ю. Браславская [и др.] // Научные труды гос. природного зап. «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола, 2012. – Вып. 5. – С. 109-126.

3. Бяллович, Ю. П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению [Текст] / Ю. П. Бяллович // Бот. журн. – 1957. – Т.42. – № 5. – С.734-740.

4. Восточноевропейские широколиственные леса [Текст] : монография / Р. В. Попадюк [и др.]; под ред. О. В. Смирновой; Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов РАН. – М.: Наука, 1994. – 362 с.

5. Денисов, А. К. Пойменные дубравы лесной зоны [Текст] : монография / А. К. Денисов. – М.–Л. : Гослесбумиздат, 1954. – 84 с.

6. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники [Текст] : метод. разработки для студентов биологич. спец. / А. А. Чистякова [и др.]; под ред. О. В. Смирновой; МГПИ им. В.И. Ленина. – М. : Прометей, 1989. – 106 с.

7. Дудина, В. С. Голландская болезнь ильмовых пород [Текст] : монография / В. С. Дудина. – М. : Сельхозгиз, 1938. – 46 с.

8. Исаев, А. В. Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшага») [Текст] : монография / А. В. Исаев. – Йошкар-Ола, 2008. – 240 с.

9. Леонова, Н. А. Состояние популяций вяза в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах [Текст] / Н. А. Леонова // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 59-64.

10. Полевщиков, А. В. Страницы истории территории заповедника [Текст] / А. В. Полевщиков // Научные труды гос. природного зап. «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола, 2005. – Вып. 1. – С. 5-22.

11. Романовский, А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье [Текст] / А. М. Романовский // Бот. журн. – 2001. – Т. 86. – № 8. – С. 72-85.

12. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) [Текст] : монография / Л. Б. Заугольнова [и др.]; отв. ред. Серебрякова Т. И., Соколова Т. Г. – М. : Наука, 1988. – 183 с.