

УДК 581.526.425 (477)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГРАБОВЫХ ЛЕСОВ КАНЕВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Л. В. Бакалына

В настоящее время популяционный анализ является составной частью познания организации лесных сообществ (Заугольнова, 1971; Кожевникова, 1982; Полтинкина, 1985; Смирнова и др., 1987а, б, 1989б; Коротков, 1987, 1990; Буланая, 1986). Включив в этот анализ представления экологов о функциональной организации климаксовых ценозов (Уиттекер, 1980; Смирнова и др., 1988, 1989а, б), можно оценить состояние лесного массива и прогнозировать его сукцессивные изменения. В этой работе на основе популяционных методов и представлений о климаксовом сообществе сделана попытка анализа структуры и динамики грабовых лесов Каневского заповедника, которые сформировались на месте полидоминантных широколиственных в результате неоднократных сплошных и выборочных рубок (Любченко, 1981, 1983; Коротков, 1990; Смирнова и др., 1991).

Материал собран на 40 постоянных пробных площадях размером 0,25—1 га, заложенных во всех вариантах мозаики грабового массива. Объектом изучения были все имеющиеся на них виды древесной синузны: граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), клены остролистный (*Acer platanoides* L.), полевой (*A. campestre* L.), татарский (*A. tataricum* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth), осина (*Populus tremula* L.), ива козья (*Salix caprea* L.). Популяционный анализ синузы проводили по разработанной ранее методике (Смирнова и др., 1987а, 1989б), согласно которой все древесные растения по высоте были разделены на 2 фракции: до 50 см и более 50 см. Численность и возрастной состав 1-й фракции учитывали на площадках в 100 м² в 10-кратной повторности, 2-й фракции — по всей площади. Для каждой особи указывали возрастное состояние и происхождение (семенное или вегетативное), у части особей определяли абсолютный возраст. Выделяя возрастные состояния, мы опирались на специально разработанные методики (Чистякова и др., 1989). Возрастные состояния обозначали следующими индексами: *p* — проростки, *j* — ювенильные, *im*₁, *im*₂ — имматурные первой и второй подгруппы, *v*₁, *v*₂ — виргинильные первой и второй подгруппы, *g*₁, *g*₂, *g*₃ — молодые, средневозрастные, старые генеративные, *s* — сенильные особи.

На некоторых площадях анализировали световой режим по методике, разработанной Ю. Л. Цельникер с соавторами (1970). На трансекте длиной 150 м через каждые 5 м с 9.00 до 18.00 (в каждой точке через час) измеряли люксметром Ю-116 освещенность на высоте крон подроста. По данным этих измерений, проведенных в середине августа 1988 г., были составлены карты, отражающие суточную динамику освещенности в точках наблюдений. Одновременно был проведен анализ светового режима в климаксовом ценозе Ягоднинского лесничества Калужской обл. Описания этого массива даны в работах О. В. Смирновой с соавторами (1988, 1989а).

Режим освещенности грабовых лесов

Анализ карт показал, что грабовые леса имеют своеобразную световую обстановку. Совершенно выровненный верхний ярус, сформированный в результате сплошных рубок в прошлом и санитарных рубок в настоящем, создает под пологом леса слабую мозаичность радиационного режима (рис. 1). Каждый элемент этой мозаики из-за низкой светопроницаемости крон граба относится к областям низкой освещенности, которая в течение дня не бывает выше 1% от полной¹. В климаксовом ценозе освещенность в каждой точке под пологом леса на протяжении дня колеблется от 0,6 до 100% (рис. 1). Высокая гетерогенность пространственно-временной структуры радиационного поля климаксового леса возникает вследствие того, что мелкие вывалы небольших деревьев чередуются с крупными развалами старых генеративных дубов и других видов.

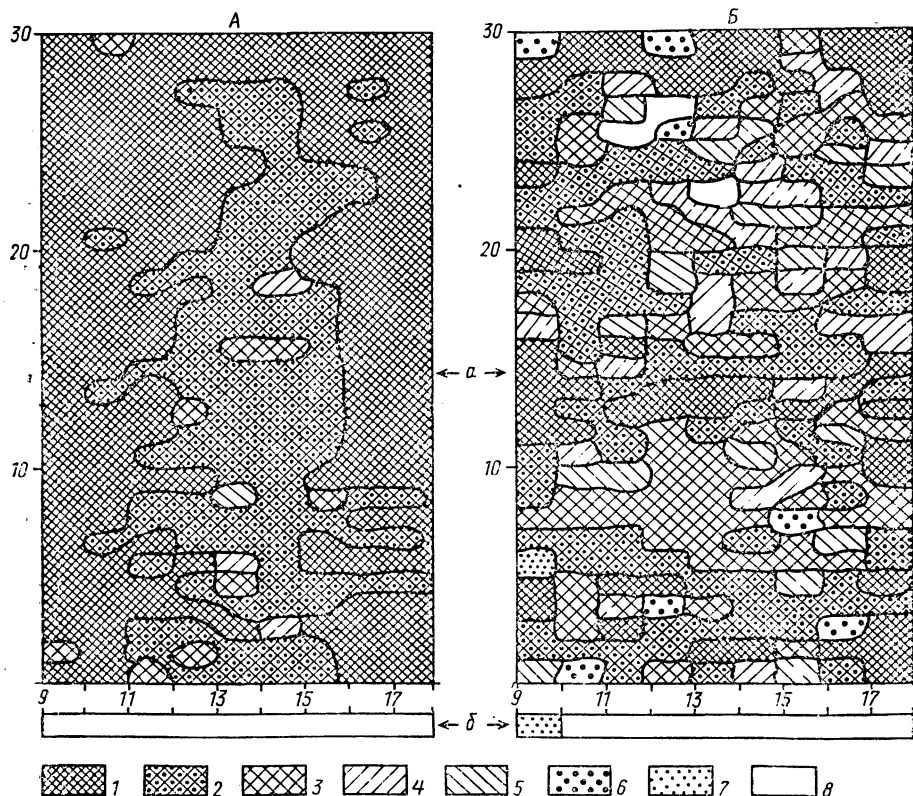


Рис. 1. Динамика дневной освещенности на линии измерений в лесных сообществах разной степени нарушенности: А — производный грабовый лес Капеевского заповедника, кв. 13; Б — ненарушенная дубрава Ягоднинского лесничества Калужской обл., кв. 8. Градации освещенности, тыс. лк: 1 — 0—0,8; 2 — 0,8—1,6; 3 — 1,6—3,2; 4 — 3,2—6,4; 5 — 6,4—12,8; 6 — 12,8—25,6; 7 — 25,6—51,2; 8 — 51,2 и больше; а — освещенность в лесу, б — освещенность на открытом месте; по оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — точки измерений

¹ При полном развитии полога в середине вегетационного периода.

Высокая мозаичность светового режима в климаксовых сообществах наряду с другими факторами определяет нормальное существование практически всех ценозообразователей. В этих условиях исход развития древесных растений, проявляющийся в разном положении видов в сообществе, определяется в большей степени особенностями их биологии. Совершенно иная ситуация в темных грабовых лесах. Здесь основным лимитирующим фактором развития подроста является низкая освещенность. Многочисленные экспериментальные работы (Карманова, 1969; Трескин, 1969; Мишнев, 1973; и др.), проведенные в лесах с подобным световым режимом, четко выявили два момента: 1) удаление корневой системы взрослых деревьев не улучшает жизненного состояния подроста; 2) минеральные вещества, находящиеся в почве, недоиспользуются растениями. Таким образом, выживание подроста в грабовых лесах в основном зависит от адаптации растений к низкой освещенности, что существенным образом сказывается на их популяционной структуре.

Возрастная структура популяций лиственных деревьев в грабовых лесах

Климаксовое лесное сообщество характеризуется полночленными популяциями всех ценозообразователей, в которых осуществляется нормальный оборот поколений (Смирнова и др., 1988, 1989а). У древесных видов возрастная структура в климаксовых лесах левостороннего типа, в котором численность более молодых особей преобладает над более зрелыми. Такой спектр назван базовым (Заугольнова, 1976) (рис. 2, 1). К этой возрастной структуре возвращается популяция после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий (Смирнова и др., 1987а). В лесных сообществах восстановление нормальной структуры популяций осуществляется через развитие сети демутационных сукцессий. Анализ возрастной структуры древесной синузии в грабовых лесах показал, что у большинства видов нарушен нормальный оборот поколений и у них неодинаковы возможности участия в сукцессионных процессах.

В популяциях слаботеневыносливых видов (береза, осина, ива) присутствуют только отдельные экземпляры старых генеративных деревьев (рис. 2). Они сохранились после освоения лесом открытых пространств в виде пашен и сплошных рубок. Молодое поколение осины, ивы и березы полностью отсутствует в грабовых лесах, поскольку размеры «окон» (50—250 м²), образующихся в результате вывалов одного-двух деревьев граба, недостаточны для удовлетворения их светопотребностей (Евстигнеев, 1990).

Возрастная структура популяций дуба и ясеня, которые характеризуются несколько большей теневыносливостью, прерывисто-неполночленная. Сеянцы этих видов, способные приживаться под пологом леса, доживают лишь до j и im_1 возрастных состояний (рис. 2). Отсутствие в популяции $im_2—g_1$ возрастных групп связано с тем, что с возрастом у ясеня и дуба резко увеличиваются потребности в свете и они не в состоянии противостоять низкой освещенности грабовых лесов. Кроме того, единичные экземпляры сеянцев дуба и ясеня, присутствующие в массиве, не способны быстро реагировать на улучшение световой обстановки. В «окнах» их обгоняет и подавляет клен остролистный, который эффективнее использует свет для образования продукции (Цельникер, 1978; Евстигнеев, 1990).

У видов со средней теневыносливостью (липа, граб, вяз, клен татарский) также нарушен нормальный оборот поколений, поскольку на

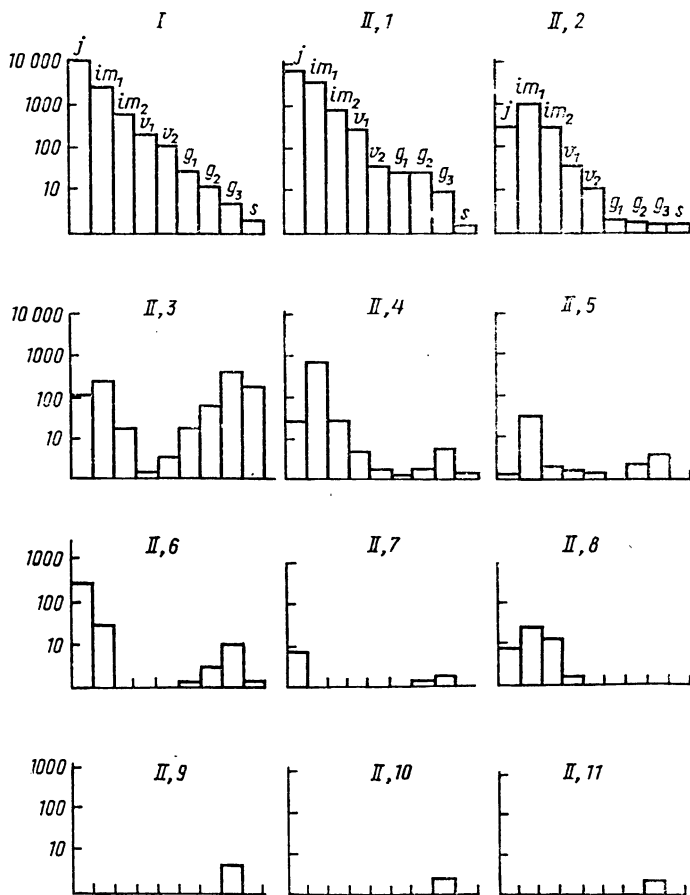


Рис. 2. Возрастной состав популяций лиственных деревьев грабовых лесов Каневского заповедника (усредненные данные по 40 постоянным пробным площадям): I — базовый спектр, II — конкретные спектры: 1 — клен остролистный, 2 — клен полевой, 3 — граб обыкновенный, 4 — вяз шершавый, 5 — липа сердцевидная, 6 — ясень обыкновенный, 7 — дуб черешчатый, 8 — клен татарский, 9 — береза бородавчатая, 10 — осина, 11 — ива козья; по оси абсцисс — возрастные состояния, по оси ординат — плотность особей на гектар

долю наиболее требовательных к свету возрастных состояний (im_2 , v_1 , v_2 , g_1) приходятся единичные особи или они полностью отсутствуют (рис. 2). В этой группе наиболее критическое состояние отмечено у липы, что обусловлено, помимо низкой освещенности, несколькими причинами. Во-первых, потенциальные возможности липы к вегетативному разрастанию (Чистякова, 1982) в грабовых лесах не реализуются. Видимо, слабую роль вегетативного потомства в поддержании популяции можно объяснить сухостью субстрата, а также слабостью семенных особей, которые не способны обеспечить достаточным количеством пластических веществ спящие почки, определяющие вегетативную подвижность вида. Во-вторых, высокой требовательностью семян к водообес-

печенности (Евстигнеев, 1990). Не случайно, что на 40 га леса обнаружено всего 50 ювенильных особей липы.

Устойчивое положение в грабовых лесах занимают клены остролистный и полевой. Их популяционная структура в наибольшей степени соответствует базовому спектру (рис. 2). Полночленность и левосторонний характер возрастной структуры кленов сопряжены с их высокой теневыносливостью (Цельникер, 1978; Евстигнеев, 1990).

В результате популяционного анализа выяснилось, что грабовые леса находятся в сукцессионном состоянии. Об этом свидетельствует регрессивный характер популяций граба, в которых преобладают старые генеративные и сенильные особи, а также неполночленная структура большинства сопутствующих видов. Демутационные процессы в грабовых лесах организуются наиболее теневыносливыми видами: кленом остролистным, кленом полевым и частично вязом шершавым. Популяции остальных видов из-за высокой требовательности к свету и недостаточного заноса семян не способны участвовать в сукцессионных процессах и восстановить нормальный оборот поколений в темных грабовых лесах.

Механизмы демутационных смен в грабовых лесах заповедника

В грабовом массиве Каневского заповедника выделяются три варианта демутационных рядов: 1) смена граба кленом остролистным; 2) смена граба кленами остролистным и полевым одновременно; 3) смена граба кленами и вязом шершавым. Рассмотрим механизмы смен отдельно в каждом ряду.

Маршрутные исследования и картирование подроста показали, что особи разных возрастных групп клена остролистного размещены неравномерно. Они образуют скопления (популяционные локусы), различающиеся по преобладающим возрастным состояниям (рис. 3). Характер размещения подроста определяется режимом освещенности и сомкнутостью грабового полога. Возрастные скопления клена остролистного характеризуют разные этапы в смене граба кленом остролистным. Первый этап представлен j и частично im_1 подростом, который из-за низкой освещенности не может вырасти выше травяного покрова. На этих участках освещенность составляет около 1% от полной, что обусловлено большой плотностью грабового полога (возраст 60—70 лет), которая может достигать 2 тыс. генеративных деревьев на гектар. Однако численность клена остролистного на этих участках может быть огромной — 162 тыс. экземпляров на гектар. Такая численность обусловлена не только высокой теневыносливостью, но и малой требовательностью его семян к водообеспеченности (Евстигнеев, 1990). Благодаря хорошему плодonoшению взрослых деревьев осуществляется постоянное пополнение j фракции семян и создается буферная часть популяции, которая реализуется при некотором улучшении светового режима.

На втором этапе смены граба кленом остролистным на листовую поверхность кленового подроста падает больше света. Улучшение светового режима связано с разреживанием грабового полога, возраст которого достигает в среднем 70—80 лет. На этих участках плотность генеративных деревьев граба составляет 960—1350 особей на гектар, а освещенность над подростом клена 2—3%. При таком световом режиме в спектрах клена остролистного преобладают иматурные особи (рис. 3). В этих локусах смена может задерживаться на длительное время, что обеспечивается: 1) большой длительностью жизни отдельных особей

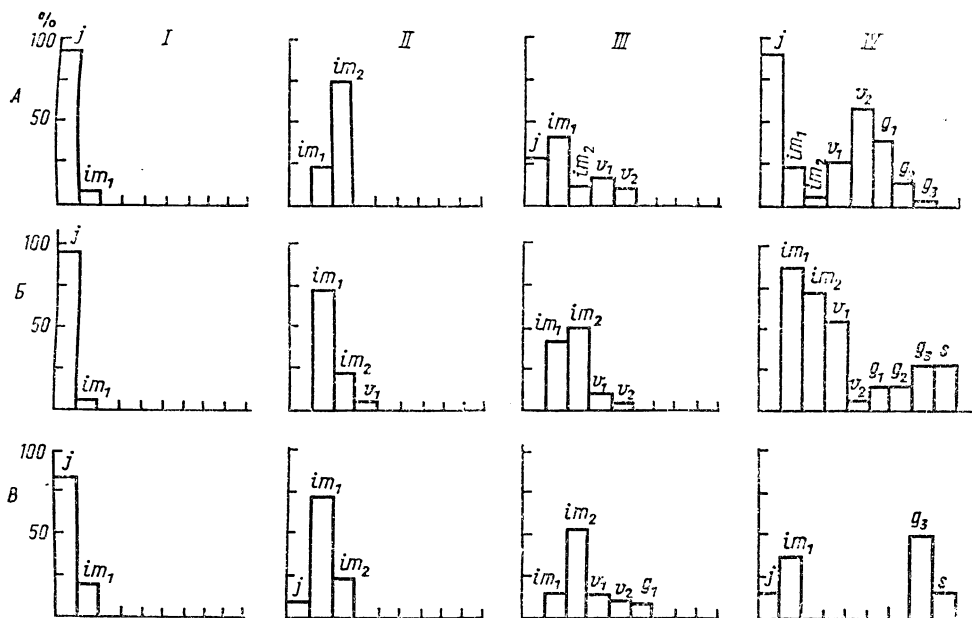


Рис. 3. Возрастные спектры клена остролистного (А), клена полевого (Б) и вяза шершавого (В) на разных этапах демутации (I, II, III, IV). По оси абсцисс — возрастные состояния, по оси ординат — численность особей

клена остролистного (средний их возраст в этих локусах 26, максимальный — 38 лет); 2) переходом части особей в квазисенильное состояние (Смирнова и др., 1984), при этом у них уменьшается требовательность к свету, так как в общем балансе организма становится меньше дышащих органов; 3) замещением погибших *im* растений ювенильными особями, которые всегда имеются в этих локусах. Видимо, подобные механизмы стабилизации возрастных локусов характерны при соответствующем световом режиме и для других видов.

На третьем этапе плотность старых генеративных и сенильных особей граба (возраст 80—100 лет) снижается до 900—500 экз/га. Освещенность на уровне подростка кленов становится выше — 4—5% от полной. В этих возрастных локусах господство переходит к виргинильным особям. Средняя длительность жизни подростка 32 года, максимальная 40. В этих условиях у особей формируется зонтиковидная крона, улавливающая поток солнечного света с большей поверхности. Общая плотность *j* и *im* особей под их кронами резко уменьшается. Соответственно роль более молодой фракции в поддержании структуры популяции в этих локусах снижается.

На четвертом этапе начинается интенсивная гибель старых деревьев граба, которые достигают предельного возраста (100—120 лет). Плотность деревьев граба значительно уменьшается и составляет 316—135 экз/га. С появлением массовых вывалов происходит заметное осветление участка (освещенность 10—20%), что приводит к усиленному росту и развитию клена. Часть особей переходит в генеративное состояние, достигая второго и первого яруса (рис. 3).

Описанная последовательность развития популяционных локусов отражает их закономерную смену при демутациях, которые начались с

введением заповедного режима в 1931 г. К настоящему времени смена граба кленом остролистным охватила более 60% территории грабовых лесов.

Второй вариант смены, широко распространенный в лесах заповедника,— это смена граба кленами остролистным и полевым одновременно. Этот вариант принципиально не отличается от первого. Парцеллы с внедряющимися кленами проходят те же этапы развития, что и описанные выше (рис. 3). Некоторые различия, касающиеся стабилизации возрастных локусов, определяются биологическим своеобразием клена полевого. Так, с начальных этапов демутиации существенную роль в поддержании локусов этого клена играют особи вегетативного происхождения. На их долю в молодой фракции подроста приходится от 9 до 100% (в среднем по массиву $65 \pm 3,5$). Вегетативное разрастание и размножение встречается и у клена остролистного, но оно играет значительно меньшую роль в самоподдержании популяции ($2,2 \pm 0,09\%$).

Общая площадь демутиационных процессов с участием клена полевого в грабовых лесах в 2 раза меньше, чем с участием клена остролистного. Это объясняется следующими причинами: 1) относительно меньшей теневыносливостью клена полевого; 2) относительно слабой реакцией на осветление, что не позволяет ему быстро реагировать на прорывы в верхнем ярусе; в «окнах» его обгоняет клен остролистный, присутствующий во всех группировках; 3) малым количеством плодоносящих деревьев (на 40 обследованных гектарах леса количество генеративных деревьев клена полевого было 193, тогда как клена остролистного 1508).

Смена граба вязом шершавым с участием кленов — это третий вариант демутиационных рядов. Вяз шершавый, обладая меньшей теневыносливостью, чем клен, предпочитает возобновляться в местах, где начался интенсивный развал грабового полога (рис. 3). Потенциально вяз способен активно участвовать в сукцессионных процессах. Так, для него свойственна высокая вегетативная подвижность. На долю вегетативного потомства в локусах вяза приходится в среднем по массиву $31 \pm 7,1\%$ подроста. Отдельные квазисеменные особи этого вида могут существовать под пологом леса до 50 лет. Он обладает также высокой эффективностью использования света, что способствует его быстрому росту в образующихся прогалинах (Евстигнеев, 1990).

Однако группировки вяза, находящиеся на разных этапах развития, охватывают только 8% грабового массива. Относительно небольшое участие этого вида в демутиационных сукцессиях можно объяснить следующими причинами. Во-первых, высокими темпами развития, определяющими быструю смену особей в микрогруппировках подроста, сдерживаемых низкой освещенностью. Так, средний возраст особей в имматурной группировке вяза составляет 11 лет, клена остролистного — 26, клена полевого — 21 год. Во-вторых, плохой приживаемостью семенного поколения вяза в современных лесах. Его сеянцы предъявляют высокое требование к водообеспеченности (Евстигнеев, 1990). Определение абсолютного возраста вяза в локусе, где он был в j и im_1 возрастных состояниях, выявило, что все особи вяза возникли одновременно в один год. Им было по 7 лет. Этот пример, видимо, показывает, что для приживания сеянцев вяза в грабовом лесу заповедника необходимо по крайней мере стечение двух обстоятельств: обильного плодonoшения взрослых деревьев и благоприятного года по метеоусловиям. Однако для популяции биологически не выгодно отдавать судьбу возобновления на волю случая. Маршрутные наблюдения за возобновлением вяза в климаксовых лесах Ягоднинского лесничества, где он до

статочно обилён, выявили, что семена вяза предпочитают прорастать на перегнивающих колодах отмерших деревьев, которые характеризуются постоянством водного режима. Санитарные рубки, проводящиеся в грабовых лесах заповедника, существенно сокращают семенные инвазии вяза шершавого.

Заключение

Рассмотрев особенности популяционной структуры грабовых лесов и механизмы их демутационных смен, следует отметить, что они представляют собой крайний вариант антропогенной дигрессии широколиственных ценозов. Об этом свидетельствует необратимое нарушение нормального оборота поколений основных ценозообразователей (дуба, ясеня, липы) и неполнота возрастных демутационных локусов, представленных только наиболее теневыносливыми видами (кленами, вязом). Увеличение доли остролистного и полевого кленов в структуре всех ярусов заповедника приведет к созданию мелкой мозаики возрастных локусов, которые будут соизмеримы с площадью «окон», образованных вывалами кленов и граба (50—250 м²). Приживание в этих локусах подроста дуба, ясеня и липы, взрослые особи которых еще сохраняются в культурах, окажется невозможным. В результате через несколько десятилетий на большей части грабовых лесов заповедника сформируется устойчивый грабово-кленовый субклимакс. Подтверждением реальности этих прогнозов являются также разновозрастные локусы, существующие ныне в популяциях кленов, где под их генеративными деревьями уживаются *j*, *im* и *v* особи (рис. 3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буланая М. В. Структура ценопопуляций черемухи обыкновенной в разных эколого-ценологических условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 2.

Евстигнеев О. И. Фитоценоотипы и отношение лиственных деревьев к свету: Автореф. канд. дис. М., 1990.

Заугольнова Л. Б. Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 6.

Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976.

Карманова И. В. О конкурентном взаимодействии надземных и подземных частей древесной на рост подроста // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л., 1969.

Кожевникова Н. Д. Биология и экология тьянь-шаньской ели (ценопопуляционный анализ). Фрунзе, 1982.

Коротков В. Н. Демутационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника // Докл. МОИП. Использование и охрана ресурсов флоры и фауны СССР. М., 1987.

Коротков В. Н. Опыты по ускорению демутационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 2.

Любченко В. М. Грабовий ліс Канівського заповідника // Укр. бот. журн. 1981. № 1.

Любченко В. М. Сукцессионные процессы в фитоценозах грабового леса Каневского заповедника // Лесоведение. 1983. № 5.

Мишнев В. Г. Биологические основы буковых лесов Крыма: Автореф. докт. дис. Минск, 1973.

Полтинкина И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 2.

Смирнова О. В. и др. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 2.

Смирнова О. В. и др. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины // Там же. 1987а. Т. 48, № 2.

Смирнова О. В. и др. Структура широколиственных лісів у просторі і часі // Укр. бот. журн. 1987б. № 5.

Смирнова О. В. и др. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10.

Смирнова О. В. и др. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. 1989а. № 11.

Смирнова О. В. и др. Популяционная организация буковых горных лесов Закарпатья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989б. Т. 94, вып. 5.

Смирнова О. В. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 6.

Трескин П. П. Опыт экспериментального изучения морфогенеза семян ели обыкновенной и дуба черешчатого в биогеоценозах южной тайги: Автореф. канд. дис. Л., 1969.

Уиттекер Р. Х. Сообщества и экосистемы. М., 1980.

Цельникер Ю. Л. и др. Фотосинтез и дыхание подроста. (Методические подходы к изучению баланса органического вещества). М., 1970.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978.

Чистякова А. А. Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. № 2.

Чистякова А. А. и др. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Ч. 1. М., 1989.

Биологический факультет МГУ,
Каневский заповедник

Поступила в редакцию
20.03.91

POPULATION ORGANIZATION OF THE HORNBEAM FOREST OF KANEV RESERVE

O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov, L. V. Bacalina

Summary

Results of population structure analysis of trees species on 40 sample plots of 0,25—1 ha each in hornbeam (*Carpinus betulus* L.) forest of Kanev reserve (Cherkassk region, the Ukrainian SSR) are discussed. Light regime, age (ontogenetic) structure of hardwood trees species and reestablishment succession in the hornbeam forest are considered. Prognosis of the development the hornbeam forest, changing to oligodominant hornbeam-maple (*Acer platanoides* L., *A. campestre* L.) subclimax forest is given.