

**Т.Ю. Браславская**

**Популяционная организация  
лесообразующих видов  
в пойме равнинной средней реки  
(на примере заповедника  
«Большая Кокшага» )**



**Москва  
2019**

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Т.Ю. Браславская

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ  
В ПОЙМЕ РАВНИННОЙ СРЕДНЕЙ РЕКИ  
(НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»)**

Под редакцией д.б.н. О.И. Евстигнеева

Москва 2019

УДК 574.3+630.11+630.231

ББК 43.8

Б87

Браславская Т.Ю. Популяционная организация лесообразующих видов в пойме равнинной средней реки (на примере заповедника «Большая Кокшага»). Под редакцией д.б.н. О.И. Евстигнеева – М.: Издательство «Цифровичок», 2019 г. – 114 с.

ISBN: 978-5-91587-200-3

В монографии представлены результаты исследования демографической структуры популяций лесообразующих видов в пойменном ландшафте в условиях заповедного режима. Большая часть исследований проведена в старовозрастных темнохвойно-широколиственных и широколиственных лесах, сохранившиеся благодаря относительно слабой предшествующей антропогенной нагрузке; также изучены популяции, формирующиеся на лугах, где прекращено сенокосение. Выявлено, что структура популяций лесообразователей зависит от видоспецифичной устойчивости не только к заливанию водами половодья, но и к затенению (так же как и в лесах водоразделов). Сопоставимы с заливанием по силе влияния на лесообразователей и другие внешние факторы, действовавшие в прошлом (различные формы хозяйственной деятельности, экстремально низкие зимние температуры) или продолжающие действовать в настоящее время (патогены, фитофаги). В результате комплексного воздействия перечисленных факторов в ландшафте прослеживается частичная или почти полная дифференциация экологических ниш, используемых разными видами. Судя по демографической структуре, в современных кратко- и среднепоемных лесах наиболее стабильны многочисленные популяции липы мелколистной, в долгопоемных редколесьях – малочисленные популяции ольхи черной и березы бородавчатой. У остальных лесообразователей – ели европейской, пихты сибирской, дуба черешчатого, вяза гладкого – состав и численность популяций в лесах значительно варьируют в зависимости от случайных локальных сочетаний факторов, возобновление не устойчиво, перспективы популяций неопределенные. При этом у дуба, в отличие от всех остальных видов, выявлено интенсивное возобновление на лугах, которое может обеспечить сохранение его популяций в пойменном ландшафте. Для лесных экологов, геоботаников, ландшафтоведов, специалистов по охране окружающей среды, преподавателей и аспирантов вузов.

*Печатается по решению Ученого совета  
Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН*

Рецензенты: д.б.н. С.И. Чумаченко  
к.б.н. В.Н. Коротков

Монография подготовлена в рамках государственного задания Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук (ААА-А18-118052400130-7)

© Браславская Т.Ю., текст, иллюстрации, 2019

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2019

THE FEDERAL STATE BUDGET SCIENTIFIC INSTITUTION  
CENTER FOR FOREST ECOLOGY AND PRODUCTIVITY  
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

T.Yu. Braslavskaya

**POPULATION PATTERNS OF TREE SPECIES  
WITHIN THE FLOODPLAIN OF A MEDIUM-SIZED PLAIN RIVER  
(A CASE STUDY IN THE NATURAL STATE RESERVE  
“BOLSHAYA KOKSHAGA”)**

Edited by Dr. in Biol. O.I. Evstigneev

Moscow 2019

УДК 574.3+630.11+630.231

ББК 43.8

Б87

Braslavskaya T.Yu. Population patterns of tree species within the floodplain of a medium-sized plain river (a case study in the Natural State Reserve “Bolshaya Kokshaga”). Edited by Dr. in Biol. O.I. Evstigneev. – M.: Publishing House «Tsifrovichok», 2019. – 114 p.

ISBN: 978-5-91587-200-3

The monograph presents the results of a study of the demographic structure of tree species populations in the floodplain landscape under the conditions of the conservation regime. Most of the research was conducted in old-growth dark coniferous-broad-leaved and broad-leaved forests, preserved due to a relatively weak previous anthropogenic impact; populations forming in meadows where mowing has been stopped are also studied. It has been revealed that the structure of tree populations depends on species-specific resistance not only to inundation, but also to shading (as well as in watershed forests). Other environmental factors, acting in the past (various forms of land-use activity, extremely low winter temperatures) or continuing to influence at present (pathogens, phytophages), are comparable with inundation by intensity of impact on tree species. As a result of the complex impact of these factors, partial or almost complete differentiation of ecological niches used by different species is observed across the landscape. Judging by the demographic structure, in contemporary short- and medium-inundated forests, the most stable are numerous populations of small-leaved linden. And in long-inundated open woodlands, small populations of black alder and verrucose birch. Amongst the rest tree species – Norway spruce, Siberian fir, pedunculate oak, smooth elm – the demographic composition and number of populations in the forests vary significantly depending on random local combinations of factors; their recruitment is not stable, the perspectives of the populations are uncertain. At this, oak regeneration, in contrast to all other species, revealed intensive invasion in former-haying meadows; this process can ensure the preservation of oak populations in the floodplain landscape. The monograph is addressed to forest ecologists, geobotanists, landscape experts, environmentalists, teachers and graduate students of universities.

*Published by decision of the Academic Council  
of the Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences*

Reviewers: Dr. in Biol. S.I. Chumachenko  
Ph. D. V.N. Korotkov

The monograph was prepared as part of the state assignment of Federal State Budget Scientific Institution Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of science (AAA-A18-118052400130-7)

© Braslavskaya T. Yu., text, figures, 2019  
© Federal State Budget Scientific Institution  
Center for Forest Ecology and Productivity  
of the Russian Academy of science, 2019

## Введение

Исследования популяционной экологии растений в лесах Русской равнины проводятся уже несколько десятилетий. Обобщения результатов были сделаны в коллективных монографиях «Популяционная организация растительного покрова лесных территорий» (Смирнова и др., 1990), «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994) и «Восточноевропейские леса» (2004), где сформулированы основные положения популяционной парадигмы применительно к лесному покрову междуречий и речных террас. Но в пойменных лесах таких исследований было проведено мало. Одна из причин – поймы привлекали меньше внимания, поскольку занимают небольшую площадь суши – около 3% (Еленевский, 1936; Носов и др., 1984). Другая причина – пойменная растительность, на состав и динамику которой влияют регулярные сезонные заливания, обычно рассматривается в геоботанической литературе как сильно контрастирующая по своим характеристикам с растительностью междуречий и речных террас (Алехин, 1951; Липатова, 1980), в связи с чем методы ее исследований специфичны (Миркин, 1974). Поэтому и в популяционной организации пойменных лесов можно было ожидать специфику и необходимость применять особые методы для их изучения.

В настоящее время научный интерес к приречным лесам повышается и становится ясно, что их ландшафтное значение шире, чем выполнение водоохраных (берегозащитных) функций. В условиях, когда общая площадь лесов широкомасштабно сокращается под воздействием рубок и пожаров, во многих ландшафтах именно приречные, в том числе пойменные, леса играют роль последних рефугиумов для большинства видов лесной биоты, поэтому они рассматриваются как ключевые местообитания для поддержания биоразнообразия наземных экосистем (Revised Annex I..., 2010–2014). В связи с этим необходимы знания о том, насколько пойменные леса способны, несмотря на своеобразные экологические условия, обеспечивать самоподдержание и расселение популяций различных видов, особенно лесообразующих.

В пойме незарегулированной р. Большой Кокшаги (левого притока р. Волги в среднем течении) до настоящего времени сохранился обширный массив типичных для Приуралья темнохвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Они характеризуются повышенным видовым разнообразием лесообразующих видов, по сравнению с другими пойменными лесами в подтаежной и южнотаежной зонах Европейской России (Липатова, 1980). Во многих из них древостой включают деревья, возраст которых превышает 100 лет, что свидетельствует об относительно слабом антропогенном воздействии на лесные экосистемы в XX веке. Еще в 1950–1970-е годы этот лесной массив был объектом изучения: здесь были исследованы типологическое разнообразие и процессы возобновления пойменных лесов (Денисов, 1954, 1979). Впоследствии было проведено одно из первых исследований онтогенетической структуры популяций древесных видов в пойменных разновозрастных широколиственных лесах (Евстигнеев и др., 1993). В 1993 г. отрезок долины р. Большой Кокшаги

в среднем течении, включающий около 4,5 тыс. га пойменных лесов, вошел в состав государственного природного заповедника (ГПЗ) «Большая Кокшага». Исследования этих лесов были продолжены, в том числе в рамках научной программы заповедника; опубликованы более подробные данные о гидрологическом режиме, почвах и растительности в пойме Большой Кокшаги (Исаев, 2005, 2008; Браславская, 2008; Исаев, Толстухин, 2013 и др.).

В дальнейшем динамика пойменных экосистем, сохраняемых здесь при естественном гидрологическом режиме, будет приобретать все более и более спонтанный характер; выяснение ее закономерностей позволит существенно дополнить фундаментальные знания о процессах саморегуляции биоразнообразия в тех подразделениях наземных ландшафтов, которые принципиально важны для его поддержания. В поймах равнинных рек в условиях умеренного климата первичны экосистемы, в которых лесообразующие виды играют роль эдификаторов (Еленевский, 1936; Липатова, 1980; Восточноевропейские..., 2004), поэтому исследование популяционной жизни этих видов в относительно мало трансформированной пойме – необходимая часть комплексных работ по изучению саморегуляции биоразнообразия и самоорганизации ландшафтов.

В настоящей работе представлены результаты популяционно-демографических исследований лесообразующих видов, формирующих наиболее разнообразные по структуре и составу старовозрастные леса в пойме р. Большой Кокшаги. В этих лесах повсеместно и массово произрастают липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.; далее – липа) и вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.; далее – вяз). Повсеместно, но в небольшом количестве – дуб черешчатый (*Quercus robur* L.; далее – дуб), береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth; далее – береза), осина (*Populus tremula* L.). Местами, иногда массово – ель (*Picea abies* (L.) Karst., *P. × fennica* (Regel) Kom.). Местами, с низкой численностью – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.; далее – пихта), клен остролистный (*Acer platanoides* L.; далее – клен), ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; далее – ольха). Целью исследований было охарактеризовать в пойме незарегулированной средней реки в условиях слабой антропогенной нагрузки структуру и динамику популяций этих видов – основу структурно-функциональной организации эдификаторной синузии пойменного леса.

В полевых исследованиях принимали участие студенты: Московского педагогического государственного университета – Т.С. Проказина, Е.Ю. Бакун, И.В. Соколов, М.В. Гаврилова; Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова – О.В. Воронцова, С.Е. Петрова; Северного (Арктического) федерального университета – Т.В. Багрецова, Т.М. Алдохина; Брянского государственного университета имени И.Г. Петровского – М.В. Горнова, Ю.А. Ворочай; а также научный сотрудник ГПЗ «Большая Кокшага» А.В. Исаев.

Помощь в организации полевых исследований оказали администрация ГПЗ «Большая Кокшага» (А.И. Попов, С.Э. Попова, М.Г. Сафин) и научный отдел ГПЗ (Г.А. Богданов, А.В. Исаев). В исследовании использованы данные ежедневных гидрологических наблюдений, проведенных в 2003–2010 гг. со-

трудниками ГПЗ на постоянном водомерном посту. В период полевого сбора данных работа была частично поддержана РФФИ (03-05-64238). В период обработки данных работа была поддержана Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (2006–2008 гг.). Монография подготовлена в рамках выполнения государственного задания Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (AAA-A18-118052400130-7).



## Глава 1.

### Теоретические основы популяционных исследований в пойменных лесах

#### 1.1. Пространственная гетерогенность пойменных лесов и подходы к ее изучению

Гидрологический режим и интенсивность русловых процессов рек определяют в поймах не только увлажнение и химический состав почв (Раменский, 1938), но и общую пространственную структуру всех ландшафтных компонентов, начиная с рельефа (Еленевский, 1936; Миркин, 1974). В поймах большинства равнинных рек биогеоценотический покров характеризуется высокой и регулярно организованной гетерогенностью – многократным чередованием разнотипных участков, закономерно расположенных на формах флювиального ложбинно-гривистого микро- или мезорельефа. Структуре флювиального рельефа подчинены пространственное варьирование гранулометрического состава почв, режима дренажа суши, микроклимата, видового состава растительности (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Миркин, 1974).

Характерные размеры форм флювиального рельефа в каждой пойме своеобразны, поскольку зависят от размеров речного русла – современного или действовавшего в геологическом прошлом (Шанцер, 1951). В связи с этим исследователям пойменной растительности (в том числе лесов) требуется решать при выборе пространственного масштаба исследуемых объектов, необходимо ли чтобы эти объекты были территориально гомогенными, а если допустимо, чтобы не были, то какой уровень гетерогенности гарантирует, что объект не будет уникальным, и при этом дает возможность учесть и проанализировать наиболее существенные процессы и связи в экосистеме, влияющие на растительность и популяции растений. Описанный в литературе опыт решения этих вопросов обсуждается ниже.

1.1.1. Геоботанические подходы. Регулярно организованная гетерогенность в сложении растительного покрова описана в различных ландшафтных условиях. Т.И. Исаченко (1969) предложила в тех случаях, когда такая гетерогенность имеет локальный масштаб, рассматривать ее как особенность структуры растительного покрова и изучать методами съемочного картирования (в отличие от гетерогенности, имеющей более широкий территориальный масштаб, для анализа которой нужно применять методы районирования). Локальные гетерогенные структуры растительного покрова Т.И. Исаченко обобщенно назвала комбинациями и выделила несколько уровней их пространственной иерархии: микро-, мезо- и макрокомбинации. В сформулированных ею первоначальных определениях комбинаций разных уровней не были указаны их размерные диагностические критерии, а только было указано, что микрокомбинации состоят из фрагментов фитоценозов, мезокомбинации – из фитоценозов или микрокомбинаций, а макрокомбинации – из мезокомбинаций, фитоценозов или микрокомбинаций.

Практическое применение таких определений требует понимания, в чем разница между фитоценозом и фрагментом фитоценоза. Для этих целей больше всего подходят, видимо, следующие критерии: фрагмент фитоценоза – это 1) участок растительности, имеющий малый размер и поэтому целиком подверженный воздействиям краевых эффектов, в том числе – проникновению корневых систем растений, произрастающих за его пределами (Лавренко, 1959: с. 30; Ниценко, 1971: с. 84–86); 2) участок, у которого отличия от окружающих участков по видовому составу и структуре растительности обусловлены неравномерностью размещения растений в результате их влияния друг на друга или на условия экотопа, причем в последнем случае – влияния, имеющего флюктуирующий характер или создающего лишь небольшие вариации (Сукачев, 1931 – цит. по: Сукачев, 1972: с. 45–46; Ниценко, 1971: с. 84–86). Одним из результатов дискуссий о различиях между полноценными фитоценозами и их фрагментами было появление формулировок размерных критериев первых на основе площади выявления флоры, например: «в практике советских геоботаников принято при описании сложного лесного фитоценоза брать пробную площадь не менее 400–500 м<sup>2</sup>, а иногда и до 1000–2500 м<sup>2</sup>, а при описании травянистых фитоценозов – около 100 м<sup>2</sup> (если площадь фитоценоза не достигает таких размеров, то она описывается вся)» (Шенников, 1964, с. 87). Другим результатом этих дискуссий была констатация, что в некоторых типах растительности выделение фитоценозов в качестве объектов исследования, обособленных структурно или функционально, – практически трудноосуществимая задача, зато вполне информативно могут быть охарактеризованы микро- и мезокомбинации (Ниценко, 1960; Мазинг, 1965; Миркин, 1971; Норин, 1979; Матвеева, Заноха, 1986; Матвеева, 2007).

Б.М. Миркин (1971), основываясь на своем опыте исследований в поймах рек, где комбинации в составе растительного покрова очень широко распространены, уточнил размерные критерии для комбинаций разных рангов. Он указал, что под элементами микрокомбинации понимает фрагменты фитоценозов, имеющие линейные размеры не более 10 м, под элементами мезокомбинации – контуры растительности протяженностью порядка 10<sup>1</sup>–10<sup>2</sup> м, а макрокомбинации могут быть выделены только в тех поймах, ширина которых превышает 500 м. Опыт наших исследований (Евстигнеев, Браславская, 1999; Браславская, 2008) показывает, что в облесенных поймах равнинных средних рек гетерогенность растительного покрова, связанная с характерными размерами форм мезорельефа, обычно соответствует масштабу мезокомбинаций в понимании Б.М. Миркина (рис. 1.1, 1.2).

1.1.2. Ландшафтные подходы. В ландшафтоведении территориальные подразделения различного пространственного масштаба, имеющие гетерогенную внутреннюю структуру, но рассматриваемые при этом как целостные и называемые природно-территориальными комплексами (ПТК), были объектами исследования практически изначально (Морфологическая..., 1962; Исаченко, 1965). Согласно общепринятым представлениям, ПТК иерархически организованы в соответствии со степенью их сложности. Участки с гомогенной про-

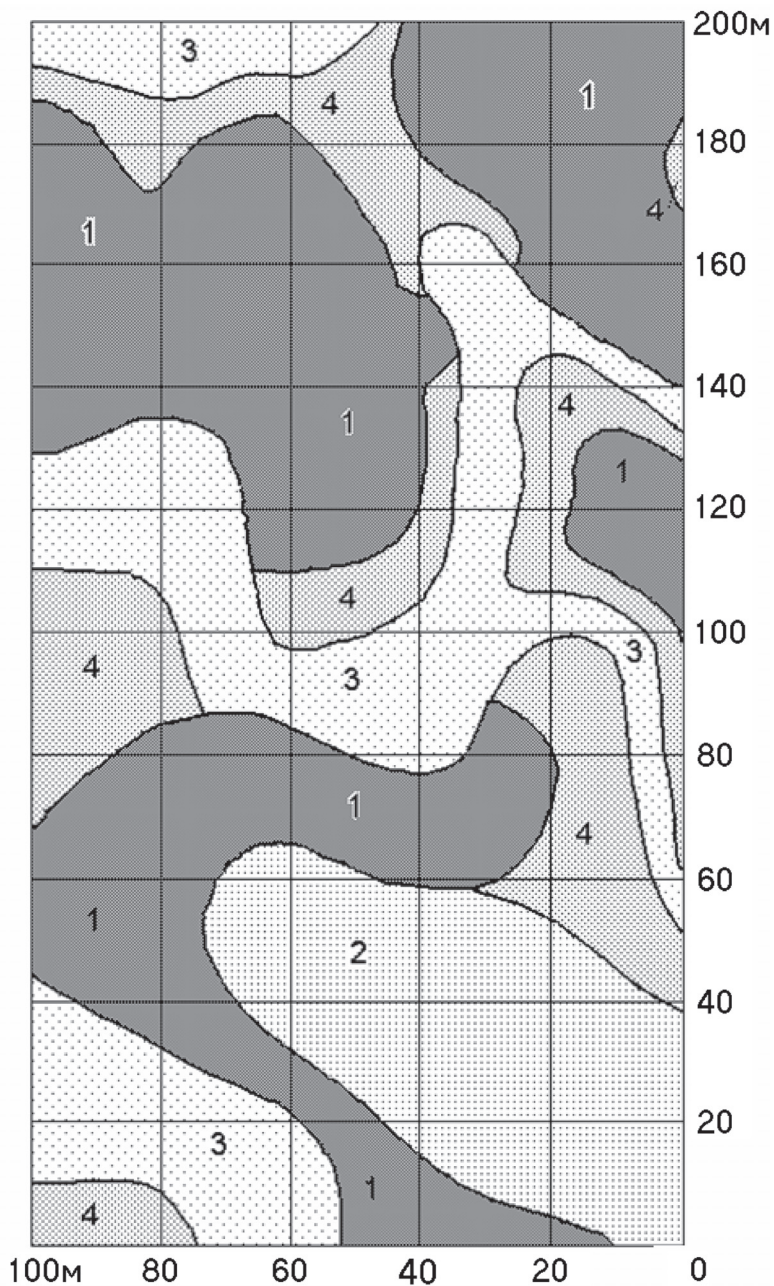


Рис. 1.1. Мозаичность растительности в центральной пойме средней реки (р. Нерусса, Брянская область). Площадь закартированного участка – 2 га. Условные обозначения фитоценозов: 1 – ясеневая дубрава неморально-травяная на верхушке гривы, 2 – ясеневая дубрава нитрофильно-неморально-травяная на склоне гривы, 3 – болотно-травяная растительность на днище межгривного понижения, 4 – черноольхово-ясеневая дубрава нитрофильно-неморально-травяная на склоне гривы. (По: Евстигнеев, Брагская, 1999.)

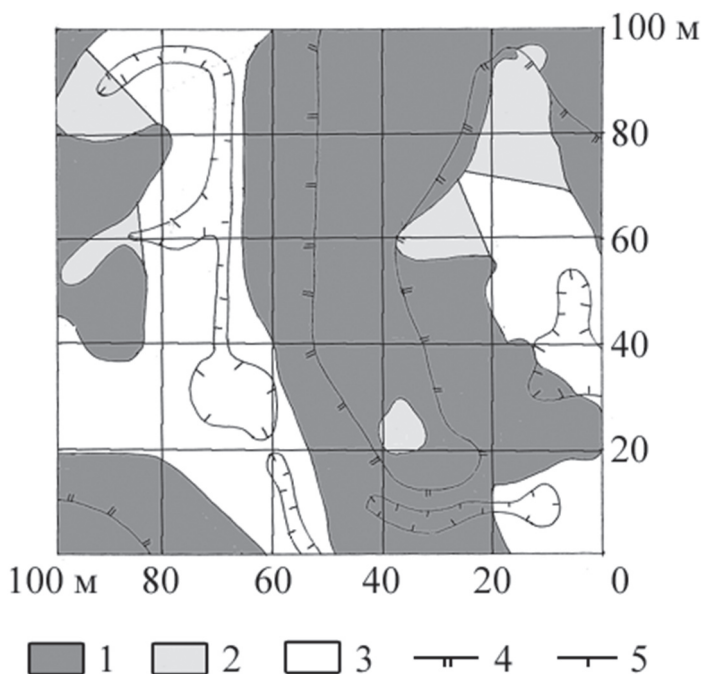


Рис. 1.2. Распределение по мезорельефу в центральной пойме средней реки (р. Большая Кокшага, Республика Марий Эл) фитоценоз с разной ярусной структурой и сомкнутостью полога древостоя. Площадь закартированного участка – 1 га. Условные обозначения: 1 – фитоценозы с сомкнутым пологом крон древостоя (0,7 и более), 2 – фитоценозы небольших «окон» в пологе (линейный размер  $\leq 20$  м), 3 – фитоценозы крупных «окон» (линейный размер  $> 20$  м), 4 – граница между верхушкой и склоном гряды, 5 – граница между склоном и дном межгрядового понижения. (По: Браславская, 2008.)

странственной структурой, обычно отождествляемые с биогеоценозами и потому выделяемые чаще всего в границах фитоценозов, называются фациями; это – базовые элементы (части) ПТК низшего ранга. Обычно ПТК низшего ранга называют урочищами, но допускается выделение дополнительного еще более низкого ранга – подурочищ (звеньев); отличие этих рангов – в соотношении фациальной гетерогенности с мезорельефом: урочище целиком занимает одну форму мезорельефа, а подурочище занимает одно местоположение (элемент мезорельефа, то есть часть в составе формы) – однородную по уклону и экспозиции поверхность (Арманд, 1952; Исаченко, 1965). В случае сложного строения мезорельефа (наложения в нем друг на друга форм нескольких порядков) может быть выделен дополнительный более высокий ранг – сложное урочище. Обычно же выделяемые локальные ПТК более высоких рангов – это местность (как синоним может употребляться название «тип местности») и ландшафт (Морфологическая..., 1962; Исаченко, 1965; Ландшафты..., 1989). Локальные гетерогенные структуры в составе растительного покрова – комби-

нации всех перечисленных выше рангов – рассматриваются как внутриландшафтные ПТК, то есть урочища и местности (Исаченко, 1969), хотя в цитируемой работе не проведены однозначные сопоставления конкретных рангов комбинаций и ПТК на основе размерных критериев.

В исследованиях пойм ландшафтный подход к членению территории трудно применять систематизированно, поскольку размеры форм флювиального рельефа бывают очень разнообразны, так как зависят от величины реки и параметров ее русла. Анализ опубликованных ландшафтных описаний, выполненных в поймах различных рек, показывает, что долину малой реки нередко всю в целом рассматривают как урочище (Исаченко, 1965; Видина, 1973; Любушкина и др., 1973), а в таком случае пойма с гривистым микрорельефом и гетерогенным растительным покровом должна рассматриваться как часть урочища, но имеющая ранг выше фации. В поймах крупных рек рассматривают в ранге урочищ флювиальные гривы (Роднянская, 1960); в таком случае должны иметь более высокий ранг сегменты пойм, состоящие из множества грив и межгривных ложбин, а пойма в целом, видимо, должна рассматриваться в ранге как минимум ландшафта (или в более высоком ранге). У средней реки, сопоставимой по масштабу с р. Большой Кокшагой, в составе поймы может быть выделено несколько типов местностей (соответствующих традиционным топографическим зонам – прирусловой, центральной и притеррасной), а пойма, таким образом, имеет ранг ландшафта (Евстигнеев, Федотов, 1999). В других случаях пойменным типом местности называют пойму средней реки всю в целом (Васильева, 1979).

1.1.3. Концепция мозаичности в лесной экологии. Дискуссия об определении базовых объектов геоботанических исследований с учетом причин и пространственного масштаба гетерогенности в структуре растительного покрова имела особое значение для лесной экологии и лесной геоботаники в связи с появлением в середине XX века «*gap*-парадигмы» (Watt, 1947; Коротков, 1991). Исследователи лесов тропического и умеренного пояса развивали представления о закономерной пространственной организации лесных массивов в форме мозаики участков, различающихся по своей ярусной структуре и, в большой степени, по видовому составу растений и их консортов (Watt, 1947; Ричардс, 1961). Эта мозаика складывается в результате событий популяционной жизни лесообразующих видов (группового или одиночного отмирания крупных взрослых деревьев, поселения и развития подроста под образовавшимися в пологе «окнами» – англ. *gaps*), а ее наличие – отражение спонтанной динамики лесного массива и обязательное условие его длительного устойчивого существования. Участки в составе мозаики называют «пятнами» (Watt, 1947), возрастными биогеоценотическими парцеллами (Дылис, 1964) или элементами мозаично-ярусной структуры (Популяционная..., 1990; Восточно-европейские..., 1994). Нередко их можно рассматривать как части фитоценоза (Дылис, 1964), и тогда исследователи не сталкиваются с методологическими проблемами. Но «окна», лишенные яруса деревьев, могут иметь большую площадь (например, если возникают в результате массовых ветровалов), а без рас-

смотрения их как части лесного покрова невозможно правильное понимание и прогнозирование его динамики (Смирнова и др., 1989, 1991). Лесообразователи с широкими экологическими амплитудами могут на разных этапах своей возобновительной динамики заселять смежные участки, различающиеся, например, по почвенным условиям или режиму увлажнения; но если из исследования исключать некоторые из таких участков, поскольку они не относятся к тому же самому фитоценозу (биогеоценозу), то содержательность результатов тоже снижается. Таким образом, необходимо учитывать гетерогенность лесного покрова при изучении происходящих в нем локальных процессов.

## **1.2. Популяционно-демографический подход в лесной геоботанике**

1.2.1. Общие положения. Популяционно-демографический подход в геоботанике первоначально получил обоснование как метод углубленного изучения свойств (прежде всего – динамики) фитоценоза; центральным понятием этого подхода стала ценопопуляция вида растений, а важнейшим методом – изучение демографической (онтогенетической) и пространственной структуры ценопопуляций (Работнов, 1950; Уранов, 1960; Корчагин, 1964; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988). Было описано существование ценопопуляции в форме совокупности локусов, возникающих в результате хронологической и пространственной дискретности семенного и вегетативного размножения (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988).

Т.А. Работнов (1950) предложил характеризовать ценопопуляцию растений спектром онтогенетических состояний, выделил несколько типов таких спектров и сформулировал их динамическую интерпретацию. Согласно его классификации, инвазионный тип демографического спектра (представлены только прегенеративные онтогенетические состояния и отсутствуют генеративные) означает, что ценопопуляция еще только начинает формироваться в фитоценозе – в результате заноса диаспор в него извне. Нормальный тип (представлены и генеративные, и прегенеративные состояния) позволяет предположить, что ценопопуляция способна самоподдерживаться в данном фитоценозе, то есть уже не зависит от поступления диаспор извне. Регрессивный тип (численно преобладают особи в старом генеративном и сенильном состояниях, а прегенеративные состояния могут отсутствовать) означает, что ценопопуляция прошла инвазионную и нормальную фазы своей динамики, но не выработала устойчивых механизмов самоподдержания, поэтому может исчезнуть из состава фитоценоза.

Впоследствии классификация демографических спектров была детализирована (Рысин, Рысина, 1966; Уранов, Смирнова, 1969; Заугольнова, Смирнова, 1978). Например, было описано самоподдержание ценопопуляции исключительно за счет вегетативного размножения прегенеративных растений при отсутствии генеративных в ее составе – в связи с тем, что их развитию препятствует неблагоприятная ценотическая или экотопическая обстановка (Рысин, Рысина, 1966).

Однако вегетативное размножение приводит к снижению генетического разнообразия в ценопопуляции растений и ухудшению ее адаптивных возможностей; способность же к размножению с участием полового процесса, повышает ее адаптивность. Свидетельством того, что в популяции регулярно происходит размножение с участием полового процесса и при этом отсутствуют препятствия для полноценного онтогенетического развития растений, то есть что поток поколений непрерывен, служит полночленность демографического спектра – полный набор онтогенетических состояний в составе ценопопуляции, обязательно включающий генеративные (Заугольнова, Смирнова, 1978; Ценопопуляции..., 1988). Такая демографическая структура рассматривается как важный диагностический признак динамического равновесия ценопопуляции и ее способности к долговременному самоподдержанию. Неполночленный же демографический спектр ценопопуляции является индикатором ее вероятной неравновесной динамики, следствием которой может стать сукцессия в фитоценозе (Ценопопуляции..., 1988). Крайний случай неполночленности – присутствие в ценопопуляции особей всего одного или двух онтогенетических состояний – получил название фрагментарного демографического спектра (Восточноевропейские..., 1994); такая демографическая структура свидетельствует о неустойчивости ценопопуляции.

В зарубежных ботанических исследованиях принято называть популяции, динамика которых определяется собственными демографическими процессами и не зависит от заноса диаспор извне, локальными популяциями (Freckleton, Watkinson, 2002). Наряду с их изучением, с середины 1960-х гг. в популяционной экологии возник и все время усиливался интерес к миграциям особей между популяциями (у растений – к переносу диаспор), поскольку эти процессы часто становятся основными для выживания вида в условиях широкомасштабной антропогенной фрагментации местообитаний и нарушения структуры многих локальных популяций. В отличие от последних, принято называть популяции, в поддержании которых играют важную роль миграции (перенос диаспор), региональными популяциями в широком смысле (Husband, Barrett, 1996; Freckleton, Watkinson, 2002; Хански, 2010).

Равновесная динамика популяции (в частности – ценопопуляции), не зависящей от миграций, характеризуется определенным количественным соотношением численностей (плотностей) демографических групп в ее составе. Это соотношение зависит от регулярности и интенсивности актов размножения, продолжительности разных демографических стадий, уровня смертности в течение пребывания особей на каждой из них (Динамическая..., 1974; Заугольнова, Смирнова, 1978; Динамика..., 1985; Ценопопуляции..., 1988). В результате наблюдения структуры ценопопуляций у видов растений с разными жизненными формами в различных условиях было сформулировано представление о существовании у каждого вида базового (характерного) демографического спектра ценопопуляции, который формируется под влиянием видоспецифичных закономерностей онтогенеза и обеспечивает самоподдержание; в составе такого спектра должны преобладать прегенеративные или генеративные группы (Заугольнова, Смир-

нова, 1978; Ценопопуляции..., 1977, 1988). В результате математического моделирования равновесной динамики популяций показано, что после установления равновесия в составе популяции численно преобладают младшие демографические группы (Динамическая..., 1974; Логофет, Уланова, 2017).

**1.2.2. Популяционно-демографические исследования в лесах.** В результате применения популяционного подхода в лесной геоботанике и биогеоценологии (Заугольнова, 1971; Чистякова, 1979, Gatzuk et al., 1980; Смирнова и др., 1988, 1989, 1993; Диагнозы..., 1989; Популяционная..., 1990) выявлено, что для древесных видов характерным является так называемый «левосторонний» полночленный демографический спектр, то есть с абсолютным максимумом численности (плотности) на прегенеративных онтогенетических группах и локальным максимумом – на группе среднего генеративного состояния. Первая особенность обусловлена резким увеличением площади поглощения у взрослых деревьев по сравнению с молодыми растениями, а вторая – большой продолжительностью среднего генеративного состояния у этих видов.

Приобщение к популяционному подходу представлений, получивших название «*gap*-парадигмы» и «мозаично-циклической концепции организации лесного покрова» (Коротков, 1991; Смирнова, 1998), привело к предложению не ограничивать популяционные исследования рамками одного фитоценоза (биогеоценоза, фации) и проводить демографический анализ популяций растений, занимающих более сложные территориальные подразделения – урочища, малые речные бассейны (Восточноевропейские..., 1994; Оценка..., 2000). Для лесообразующих видов это было обосновано величиной минимальной площади, необходимой для устойчивого существования элементарной демографической единицы (ЭДЕ) – совокупности растений, отражающей полный спектр онтогенетических состояний вида и обеспечивающей непрерывность оборота его поколений (Заугольнова и др., 1992; Заугольнова, 1994). Минимальная площадь, которая требуется для существования ЭДЕ лесообразователя, была оценена для теневыносливых видов величиной 1–5 га, а для светолюбивых (у которых молодые растения не могут расти под кронами взрослых) – величиной 5–40 га (Восточноевропейские..., 1994). Если лесной фитоценоз, выделенный по традиционным критериям (Шенников, 1964; Ниценко, 1971; Сукачев, 1972), имеет меньшую площадь, чем нужно для размещения ЭДЕ какого-либо лесообразующего вида, то ценопопуляция этого вида демографически неустойчива (Заугольнова и др., 1992; Заугольнова, 1994); это может стать причиной снижения участия лесообразователя в фитоценозе (то есть вызовет флюктуационную или сукцессионную динамику), но не обязательно приведет к его окончательному исключению, если за пределами фитоценоза на смежной территории сохраняется остальная часть ЭДЕ.

В зарубежных исследованиях при изучении видов растений, формирующих в лесах более или менее разобщенные локусы, приуроченные к разным элементам *gap*-мозаики, объект исследования обычно рассматривают как единую локальную популяцию, несмотря на гетерогенность ее местообитания (Alvarez-Buylla, 1994; Freckleton, Watkinson, 2002).



В экологии и географии растений исследования популяций часто проводят в пределах не только экотопа (по геоморфологической терминологии – местоположения, по ландшафтной – подурочища), но и более крупных локальных ПТК. Ю.К. Подгорный (1995) предложил для популяционно-генетических исследований древесных видов в пределах различных ПТК терминологию территориальной иерархии популяций, соответствующую общепринятым ландшафтными подразделениям (см. выше) и включающую такие уровни как «популяция фации» (по сути – ценопопуляция), «популяция подурочища», «популяция урочища», «местная популяция» (в пределах местности) и «популяция ландшафта». Такие названия конкретизируют пространственный масштаб и способ выделения объектов популяционных исследований, поэтому более информативны, чем общее название «локальная популяция». Первоначальной целью построения этой иерархии было отразить степень частичной репродуктивной изоляции внутри вида. Но представляется, что уместно использовать подходящие термины из этой системы и в демографических исследованиях популяций, которые осуществляют свою динамику в пределах гетерогенных территорий – ПТК низших уровней.

\*\*\*

Таким образом, подходы и концепции, применяемые в исследованиях мозаичной организации лесов и популяций лесообразующих видов – с одной стороны, и гетерогенной пойменной растительности – с другой стороны, допускают, чтобы в качестве объекта исследования была выбрана не только ценопопуляция (обитающая в гомогенных фитоценологических и экотопических условиях), но и популяция в пределах локальной гетерогенной территории. В поймах малых и средних равнинных рек, где в составе растительного покрова широко распространены микро- и мезокомбинации, целесообразно при изучении популяционной организации лесообразующих деревьев рассматривать популяции урочищ или сложных урочищ в качестве основного объекта, для которого необходимо демографическими методами определить характер динамики и степень устойчивости.

## Глава 2.

### Район исследований

#### 2.1. Географическое положение

Район исследований находится на востоке Русской равнины между  $56^{\circ}30'$  и  $56^{\circ}48'$  с. ш.,  $47^{\circ}6'$  и  $47^{\circ}19'$  в. д., в Медведевском административном районе Республики Марий Эл.

Согласно физико-географическому (ландшафтному) районированию Русской равнины, район исследований входит в состав Среднего Поволжья (Мильков, 1953; Физико-географическое..., 1964), расположен в Полесском районе Марийской низины, называемом также Марийским полесьем (Васильева, 1979; География..., 2018). В системе бассейнового деления Русской равнины эта территория относится к бассейну Волги. В системе ботанико-географического районирования – к полосе широколиственно-еловых (подтаежных) лесов в пределах Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции (Урало-Западносибирская таежная провинция, Евразийская таежная область), а пойменная растительность района исследования – к группе неморальных пойм в этой полосе (Растительность..., 1980). В системе почвенного районирования эта территория отнесена к зоне дерново-подзолистых почв южной тайги (Смирнов, 1968) и к Ветлужско-Кокшагскому району на восточной окраине Среднерусской почвенной провинции (География..., 2018).

#### 2.2. Геологическое строение и рельеф

Марийское полесье – аккумулятивная равнина в низменном левобережье р. Волги (к востоку от р. Ветлуги), на среднечетвертичной террасе. Геологическое строение Марийского полесья характеризуется тем, что здесь верхнепермские осадочные отложения (переслаивающие друг друга мергели, известняки, алевролиты, песчаники, глины, пески) перекрыты комплексом четвертичных осадочных отложений – преимущественно песками, меньше распространены суглинки и глины. Мощность четвертичных отложений варьирует от 0,2–1,5 м на верхних частях водоразделов до 25–80 м в долинах рек; по генезису они очень разнообразны: флювиогляциальные, аллювиально-флювиогляциальные, современные аллювиальные и аллювиально-делювиальные, локально – озерные (глины) и болотные (торф) (Васильева, 1979; Демаков, Исаев, 2005).

В рельефе Марийского полесья многократно чередуются положительные формы (флювиогляциальные гривы, дюны и другие древние формы эолового генезиса) и отрицательные (ложбины стока, долины ручьев, болотные и озерные котловины, нередко имеющие карстовый или суффозионно-карстовый генезис). Глубина эрозионного расчленения территории – 25–50 м; слабая расчлененность обуславливает залегание грунтовых вод близко к дневной

поверхности (общая заболоченность территории – более 30%). В долине р. Большой Кокшаги ландшафт относят к типу пологоволнистых зандровых равнин. В районе исследования диапазон абсолютных высотных отметок суши: от 73,6 м в пойме р. Большой Кокшаги до 130,2 м на водоразделе между рр. Большая Кокшага и Малая Кокшага (Васильева, 1979; Демаков, Исаев, 2005).

Пойма р. Большой Кокшаги имеет общую ширину по обоим берегам до 3–5 км, относится к типу сегментно-гривистых, сложена мелкозернистыми песками и перекрывающими их средними и тяжелыми суглинками мощностью до 80–90 см. Высота берегов над средним уровнем летней межени – от 1,5 до 4,5 м. Сегменты поймы состоят из чередующихся положительных и отрицательных мезоформ рельефа – флювиальных грив шириной 2–100 м и межгривных понижений шириной 2–200(300) м; амплитуды высот между верхушками грив и днищами понижений составляют 0,5–2,0(2,5) м (Браславская, 2004; Исаев, 2008).

### 2.3. Гидрография и гидрологический режим

Р. Большая Кокшага – левый приток р. Волги, ее общая протяженность – 288 км, общая площадь бассейна – 6540 км<sup>2</sup>, исток находится в возвышенной части Волго-Вятского водораздела на юге Кировской области (Столяров, Горин, 2013). Общее направление течения – преимущественно меридиональное (с севера на юг); русло сильно меандрирует. Протяженность реки от истока до южной границы района исследований (пос. Старожильск) – около 218 км; для водомерного поста Старожильск, действовавшего в 1985–1987 гг., указывают площадь бассейна 3060 км<sup>2</sup> (Государственный..., 1985). Таким образом, р. Большая Кокшага в районе исследований имеет параметры средней реки (ГОСТ 19179-73; Малые..., 1981). В пределах ГПЗ длина русла составляет 28,1 км, ширина – 15–65 м (в среднем – 30–35 м), продольный уклон возрастает от 0,07 до 0,2–0,3 м/км, глубина в межень составляет: на плесах – 3,0–5,5 м, на перекатах – 0,5–0,8 м, коэффициент извилистости русла – 2,55; река принимает здесь 6 малых притоков и имеет 5 порядков по восходящей системе (Демаков и др., 2005).

Р. Большая Кокшага не зарегулирована. Она характеризуется смешанным питанием с преобладанием снегового и весенним половодьем восточно-европейского типа (Исаев, Толстухин, 2013). Расход воды в районе водомерного поста Гришкино (площадь бассейна – 5750 км<sup>2</sup>): 28,0 м<sup>3</sup>/с – среднегодовой, 461 м<sup>3</sup>/с – в период половодья (Ресурсы..., 1971). По данным наблюдений в 2001–2012 гг. на постоянном водомерном посту кордона «Шимаево» в ГПЗ (условный ноль поста – 74,335 м по Балтийской системе), в период весеннего половодья превышение уровня воды над средним уровнем летней межени составляет 3,88 м в среднем (максимально – 4,39 м), а во время летне-осенних дождевых паводков – 1,51 м в среднем (максимально – 2,45 м) (Исаев, Толстухин, 2013). По данным того же поста, дата ледохода на р. Большой Кокшаге приходится на период 1–24 апреля, весеннее половодье начинается в период 27 марта – 15 апреля (среднеголетняя дата – 8 апреля), максимальный

подъем воды наблюдается в период 30 марта – 19 апреля (средне многолетняя дата – 15 апреля). Окончанием половодья считается момент, когда уровень воды опускается ниже деления 200 см на рейке поста (то есть становится не более чем на 1,6 м выше среднего уровня летней межени) и река входит в берега; продолжительность половодья составляет 26–49 дней (в среднем – 36). Период летней межени устанавливается в середине июня и продолжается 90–100 дней – до середины сентября. Дождевые паводки различной продолжительности (до полутора месяцев) возможны в любой момент летней межени и в осенний период, но в большинстве случаев они не приводят к выходу реки из берегов (см. выше). Ледостав на р. Большой Кокшаге происходит в период 8–29 ноября (средне многолетняя дата – 14 ноября) (Исаев, Толстухин, 2013; География..., 2018).

## 2.4. Климат

В Республике Марий Эл климат – умеренно-континентальный. Средняя годовая температура воздуха составляет +2,6 °С, средняя годовая сумма осадков – 538 мм, из которых 387 мм (около 72%) выпадает в теплый период. Абсолютный минимум температуры составляет –48 °С, а абсолютный максимум +39 °С. Самый теплый месяц года – июль (тогда же максимальна месячная сумма осадков, выпадающих в виде сильных, но кратковременных и нечастых ливней); самый холодный месяц – январь (Агроклиматический..., 1961; Агроклиматические..., 1972; Демаков, 2005).

Практически каждую зиму температура опускается до отметки –30 °С, а с 30%-ной обеспеченностью (расчетной вероятностью) случаются морозы с температурой воздуха –40 °С и ниже; однако периоды сильных морозов кратковременны и, наряду с ними, почти каждую зиму случаются оттепели. Устойчивый переход температуры воздуха через 0 °С (критерий начала и конца зимы) наблюдается, в среднем, 26 октября и 7 апреля – таким образом, средне многолетняя продолжительность зимы составляет 164 дня; продолжительность наиболее морозной части зимы (с температурой воздуха ниже –10 °С) – 89 дней. Средне многолетний максимум высоты снежного покрова, наблюдаемый в третью декаду февраля, – 41 см (по данным замеров на постоянной рейке); средне многолетнее значение влагозапаса в снежном покрове в это время – 116 мм (там же).

Период без заморозков в воздухе длится 90 дней с 95%-ной обеспеченностью, а в среднем (что соответствует 50%-ной обеспеченности) – 121 день; весной последний заморозок в воздухе наблюдается в среднем 19 мая (самый поздний срок – 11 июня), осенью же первый заморозок в воздухе наблюдается в среднем 17 сентября (самый ранний срок – 16 августа). Средняя продолжительность периода без заморозков на поверхности почвы – 104 дня: средняя дата последнего весеннего заморозка на почве – 27 мая (самая поздняя – 21 июня), а средняя дата первого осеннего заморозка на почве – 10 сентября (самая ранняя – 7 августа) (там же).

Период вегетации растений (с температурой воздуха выше +5 °С) продолжается, в среднем, 167 дней (начало – 21 апреля, конец – 6 октября), сумма температур за это время составляет 2284 °С. Активная вегетация (при температуре воздуха выше +10 °С) продолжается, в среднем, 128 дней (начало – 9 мая, конец – 15 сентября); среднемноголетняя сумма температур за это время составляет 1986 °С, а сумма осадков – 240 мм (около 45% от годовой суммы) (там же).

В р. Большой Кокшаге весной температура воды становится выше +10 °С в период 30 апреля – 5(14) мая (Государственный..., 1984–1989), то есть до окончания половодья (см. раздел 2.3).

Преобладающие в течение года направления ветра – юго-западное, западное и южное; средняя скорость ветра составляет 4–5 м/с, однако иногда увеличивается до 28–29 м/с, а при порывах – до 35 м/с. В июне–июле практически ежегодно на территорию Республики Марий Эл вторгаются сухие континентальные воздушные массы с юго-востока (суховеи, имеющие скорость 5 м/с и более), что сопровождается уменьшением относительной влажности воздуха до 30% при его температуре +30 °С, то есть засухой. В среднем, в течение года наблюдается 16 дней с относительной влажностью воздуха 30% и менее. Наиболее продолжительные засухи отмечали в 1891, 1901, 1921, 1936, 1946, 1948, 1957, 1972, 2002, 2010 гг. (Агроклиматические..., 1972; Демаков, 2005). В периоды засух возникают широкомасштабные лесные пожары: по оценкам М.Д. Данилова (1956), с XVIII в. они повторяются через каждые 30–40 лет; в XX в. с засухами были связаны, например, крупные пожары 1921 г. (Полевщиков, 2005) и 1972 г.

## 2.5. Почвы

На водоразделах района исследований в почвенном покрове преобладают разновидности подзолов, подзолистых и дерново-подзолистых песчаных почв, а также широко распространены торфянисто-подзолисто-глеевые, торфяно- и торфянисто-глеевые почвы (Смирнов, 1968; Васильева, 1979; Шарафутдинов, 2005; Исаев, 2012). Мощность песчаных и супесчаных отложений, подстилаемых суглинками и глинами, определяет режим почвенно-грунтового увлажнения (Васильева, 1979).

В пойме р. Большой Кокшаги выявлены различные подтипы аллювиальных почв (флювисолей). Г.В. Добровольский в результате своих исследований отметил, что пойменные почвы, на которых произрастают леса, имеют ряд отличий от достаточно хорошо изученных пойменных почв под сенокосными лугами (Добровольский, 1968). Он описал в прирусловой пойме под широколиственными лесами на высоких гривах легкосуглинистые почвы с развитым гумусовым горизонтом (небольшой мощности), имеющим выраженную зернистую структуру, которые назвал дерново-лесными. Под широколиственными лесами на высоких гривах центральной поймы он описал суглинистые почвы с более мощным (до 30 см) зернистым гумусовым горизонтом, в связи с чем они

были им названы дерново-лугово-лесными. Под хвойно-широколиственными лесами в таких же условиях он отметил в суглинистых почвах признаки оподзоленности и назвал такие почвы пойменными подзолистыми и дерново-подзолистыми. Он рассматривал их как этап в процессе, который сопровождает трансформацию поймы в надпойменную террасу по мере врезания русла, – в постепенном развитии зональных почв из пойменных. Характеризуя пойменные почвы с признаками оподзоливания, он указал их особенности, обусловленные влиянием заливаний: преобладание микроэлементов не в иллювиальном горизонте, а в опадогенном и гумусовом; высокое содержание подвижного железа и присутствие железных конкреций по всему профилю; высокое содержание валовых форм кальция, магния, фосфора и серы; довольно высокая (по сравнению с автоморфными зональными почвами) насыщенность основаниями (подробнее – см. главу 4). На более низких (склоновых) поверхностях центральной поймы он описал под широколиственными и мелколиственными лесами оглеенные почвы тяжелого механического состава, которые назвал лугово-лесными оглеенными. В слабо дренированных участках притеррасной поймы им были описаны под черноольховыми и осиново-березово-черноольховыми лесами перегнойно-железисто-глеевые почвы.

В позже разработанной классификации почв СССР (Классификация..., 1977) не нашли отражения подход Г.В. Добровольского и предложенная им для пойменных почв номенклатура (с использованием эпитета «лесные»). В современном исследовании, которое провел А.В. Исаев (2008), описаны подтипы суглинистых и глинистых гумусированных (в некоторых подтипах – в той или иной степени оглеенных) почв под широколиственными лесами на гривах центральной поймы; в названии этих подтипов применяется эпитет «луговые». Как и Г.В. Добровольский, под центральнопойменными лесами с преобладанием темнохвойных лесообразователей А.В. Исаев выявил почвы с признаками оподзоливания и отнес их к подтипу аллювиальных оподзоленных. Кроме того, им выявлены несколько подтипов слоистых песчаных и супесчаных аллювиальных почв на гривах прирусловой поймы – примитивные слабодерновые и слоисто-дерновые. В заболоченных межгривных понижениях центральной и притеррасной поймы выявлены аллювиальные почвы гидроморфных подтипов – лугово-болотные и иловато-глеевые.

## 2.6. Растительность

Почти всю территорию Марийского полесья покрывают леса (94,6%); среди них преобладают сосновые и мелколиственные, а также представлены темнохвойные (еловые и пихтовые), широколиственные (липовые, реже дубовые) и черноольховые леса, но три последние формации занимают суммарно менее 10% территории (Данилов, 1956; Васильева, 1979). Сосновые леса произрастают на водоразделах и речных террасах, более половины их относятся к типу зеленомошных (эколого-флористическая ассоциация *Dicrano–Pinetum sylvestris* Preissing et Knapp ex Oberdofer 1957 – см.: Заугольнова, 2006–2012),

нередки также лишайниково-зеленомошные; кроме них выявлены сложные, долгомошные, травяно-болотные, сфагновые (Данилов, 1956; Васильева, 1979). Еловые леса чернично-зеленомошного типа (ассоциация *Linnaeo borealis–Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962) произрастают на суглинистых и супесчаных участках междуречий (Данилов, 1956; Васильева, 1979; Заугольнова, 2006–2012). В широких и слабо дренированных речных долинах иногда встречаются приустьевые, травяно-болотные евтрофные и сфагновые мезотрофные ельники. Производные березовые и осиновые леса на междуречьях и речных террасах относят к тем же типам и эколого-флористическим ассоциациям, что и замещенные ими сосновые и еловые леса: так, выявлены зеленомошные, сложные и травяные типы мелколиственных лесов. В переувлажненных местоположениях междуречий и речных террас березовые леса также произрастают: их относят к травяно-болотному, долгомошному и сфагновому типам. Большинство темнохвойно-широколиственных, широколиственных и черноольховых лесов (см. ниже) в настоящее время приурочены к поймам рек. Из нелесных типов растительности в Марийском полесье отмечены болота (травяные низинные, травяно-сфагновые переходные и кустарничково-сфагновые верховые), луга (пойменные и суходольные) (Данилов, 1956; Васильева, 1979).

В пойме р. Большой Кокшаги растительность характеризуется мозаичной горизонтальной структурой, которая согласована, в первую очередь, с ложбинно-гривистым строением флювиального мезорельефа (Браславская, 2004, 2011, 2012). Кроме того, в современных мезофитных и гигромезофитных лесах поймы неравномерно сомкнут полог кроны – вследствие прошлых выборочных рубок (см. раздел 2.7) и начавшегося распада господствующей части древостоя.

На верхушках и верхних частях склонов флювиальных грив произрастают мезофитные смешанные (дубово-липовые с примесью ели и пихты или темнохвойные с участием широколиственных) леса ассоциации *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* субассоциации *abietetosum sibiricae* Morozova et al. 2017 класса *Carpino–Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968 (Заугольнова, 2006–2012; Морозова и др., 2017). В региональной типологии пойменных лесов такие мезофитные леса отнесены к типам дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый и дубняк прирусловый липово-разнотравный (Денисов, 1979). Сомкнутость полога древостоя варьирует от 0,3 (в этом случае обилеен подрост) до 0,8. В древостое обычно доминирует липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) или с ней со-доминирует ель (*Picea abies* (L.) Karst., *P. × fenica* (Regel) Kom.), реже – еще и береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth). Как примесь в древостое участвуют дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), осина (*Populus tremula* L.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), береза, иногда – вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.). Выпадение деревьев из древостоя происходит, но образующиеся в пологе окна (просветы) имеют небольшую площадь: не более 100 м<sup>2</sup>; преобладающая причина выпадения ели и пихты – слом ствола у комля. Сомкнутость яруса подроста и подлеска варьирует от 0,1 до 0,6. В подросте доминируют липа и вяз, редко с ними со-доминируют ель, дуб или клен остролистный (*Acer platanoides* L.); константные виды в подросте (кроме липы

и вяза) – ель, дуб, рябина (*Sorbus aucuparia* L.), черемуха (*Padus avium* Mill.); реже встречаются пихта, клен, ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Из кустарников подлеска обычны бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), в жизненной форме невысокого стланика – калина (*Viburnum opulus* L.); несколько реже встречаются дерен белый (*Swida alba* (L.) Opiz), крушина (*Frangula alnus* Mill.) (Браславская, 2008). Очень редка лещина (*Corylus avellana* L.): например, в ходе проведенных исследований только 1 раз был отмечен единичный куст; причиной редкости лещины в современных лесах Республики Марий Эл в литературе называют ее массовое вымерзание зимой 1978/1979 гг. (Демаков, 2005). Проективное покрытие травяного (кустарнички отсутствуют) яруса варьирует от 15% до 60%. В нем со-доминируют виды неморального широколиственного леса: *Aegopodium podagraria* L., *Convallaria majalis* L., иногда – *Mercurialis perennis* L.; константны различные виды неморального и бореального мелкотравья: *Circaea lutetiana* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Paris quadrifolia* L., *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Rubus saxatilis* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., а также папоротники *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, некоторые злаки (*Elymus caninus* (L.) L.), луговые виды (*Lysimachia nummularia* L., *Glechoma hederacea* L.). Проективное покрытие напочвенных мхов не превышает 2–3%, мхи на основаниях стволов произрастают выше среднемноголетнего уровня заливания и не обильны; напочвенные лишайники отсутствуют. Покрытие опада на почве не превышает 1–3%, поскольку его ежегодно смывает половодье, а в период межени – интенсивно разлагает почвенная микрофлора (Исаев, 2008). Нанорельеф, формирующийся в результате распада древостоя (ветровальные бугры, ямы, валеж), пока еще развит слабо. Проективное покрытие валежа обычно составляет около 1% на 100 м<sup>2</sup>, но в участках небольших окон достигает 15% (Браславская и др., 2011).

На средних и нижних частях склонов высоких грив и на верхушках низких грив произрастают гигромезофитные дубово-вязово-липовые широколиственные леса ассоциации ***Filipendulo ulmariae–Quercetum roboris*** Polozov et Solomeshch 1998 (Полозов, Соломещ, 1998) класса ***Alno glutinosae–Populetea albae*** P. Fukarek et Fabijanić 1968; в региональной типологии пойменных лесов они отнесены к типам дубняк среднепойменный липово-вязовый и дубняк долгопоемный вязово-черемуховый (Денисов, 1979). Сомкнутость полога древостоя варьирует от 0,3 (в этом случае обильны подрост) до 0,7; начинается вываливание старых деревьев из древостоя – среди сомкнутого полога имеются разрывы, однако площадь каждого из них не более 150 м<sup>2</sup>. В древостое этих лесов доминирует липа, участвуют как примесь дуб, ель, вяз, ольха, береза, осина, иногда – пихта. Сомкнутость яруса подроста и подлеска тоже варьирует от 0,3 до 0,7. В подросте константны и со-доминируют липа, вяз и черемуха, иногда встречаются в небольшом количестве ель, береза или ольха, реже – дуб, клен, пихта, рябина. Состав подлеска варьирует: в нем могут быть встречены калина (обычно – в жизненной форме невысокого стланика), а также бересклет бородавчатый или жимолость лесная (Браславская, 2008). Проективное



покрытие травяного яруса варьирует от 20% до 80% (высокое покрытие обычно создает папоротник *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.). В этом ярусе преобладают виды нитрофильного лесного и опушечного крупнотравья: *Urtica dioica* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Rubus caesius* L., а также *Convallaria majalis* L.; константны *Equisetum sylvaticum* L., *Geum urbanum* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Paris quadrifolia* L. Проективное покрытие напочвенных мхов не превышает 1%, часто они отсутствуют; синузия мхов на основаниях стволов деревьев – практически не развита. Покрытие опада – не более 1%. На склонах пойменных грив встречаются единичные вывалы березы, ели и дуба с вывернутой корневой системой. Ветровальный нанорельеф пока еще развит слабо: валежа мало, вывальные ямы – неглубокие (Браславская и др., 2011).

На днищах флювиальных межгривных понижений произрастают гигрофитные и гидрофитные черноольховые леса и редколесья с доминированием в напочвенном покрове гидрофильных осок (*Carex acuta* L., *C. cespitosa* L., *C. vesicaria* L.), относящиеся к эколого-флористической ассоциации ***Carici elongatae–Alnetum glutinosae*** Koch 1926 (Заугольнова, 2006–2012) и к типам ольшаник топяной крапивно-таволговый и ольшаник топяной осоковый (Денисов, 1979). Также эти местоположения могут быть заняты гидрофитной травяной растительностью союза ***Cicution virosae*** Hejny 1960 класса ***Phragmiti–Magno-Caricetea*** Klika in Klika et Novak 1941 (Ермаков, 2012). На сенокосных лугах (в прошлом расчищенных от леса) верхушки и склоны грив заняты мезофитной и гигромезофитной травяной растительностью ассоциаций ***Carici praecocis–Alopecuretum pratensis*** Spanikova 1975 и ***Lysimachio vulgaris–Filipenduletum ulmariae*** Bal.-Tul. 1978 (Ямалов и др., 2012) класса ***Molinio–Arrhenatheretea*** Tx. 1937, нижние части склонов и днища межгривных понижений – гигрофитной растительностью союза ***Calthion*** R.Tx. 1937 того же класса.

## 2.7. История природопользования

Низкое плодородие песчаных почв и заболоченность плоских и слабо дренируемых равнин были причинами слабого сельскохозяйственного освоения Марийского полесья на протяжении всей истории, вплоть до настоящего времени. Однако поселения людей, занимавшихся собирательством (охотой, рыболовством, добычей дикого мёда, сбором грибов и ягод), существовали здесь уже в 3-м тысячелетии до новой эры; в том числе в долине р. Большой Кокшаги на территории современного ГПЗ и в его окрестностях известно около 20 небольших мезолитических стоянок (Васильева, 1979; Полевщиков, 2005). Собирательская деятельность преобладала в хозяйстве до нового времени.

В XVIII в. в районе исследования существовали 2 деревни – Аргамач (в северной части территории ГПЗ) и Шаптунга (в южной части территории ГПЗ), через которые проходили дороги из уездного города Царевококшайска в Вятскую губернию (на север) и к Волге (на юг). Население этих деревень насчитывало по несколько десятков человек и занималось уже не только собирательством, но и различными видами производящей деятельности: животноводством

(в том числе для получения шерсти), полеводством (выращиванием волокнистых культур), кустарным ткачеством для местных потребностей и на продажу, заготовкой леса и его сплавом к Волге, смолокурением. Объектом лесозаготовок был дуб, поставляемый для кораблестроения; рубки были приисковыми (выборочными), сплав проводили преимущественно плотами; на берегах реки были сделаны расчистки под многочисленные лесные пристани. К концу XIX в. численность постоянного населения в каждой деревне превышала 100 человек, а также туда приходили десятки рабочих на время лесосплава. В этот период было организовано государственное Большекокшагское лесничество, которое регулировало лесозаготовки, в том числе внедрило систему сплошных рубок с шириной лесосек около 50 м в хвойных лесах и около 100 м – в лиственных. Лесистость территории лесничества в это время составляла 88%: более половины приходилось на сосновые леса, почти половина – на еловые (в составе площади, покрытой хвойными лесами, 47% приходилось на старовозрастные – 100–150 лет и более); около 4% приходилось на мелколиственные (в том числе послерубочные), менее 1% – на старовозрастные широколиственные (Полевщиков, 2005).

В начале XX в. Большекокшагское лесничество было разделено на несколько более мелких, при этом современная территория ГПЗ вошла в состав Аргамачинского лесничества, которое по площади почти совпадало с ней. Среди сведений о его дальнейшей деятельности примечательна информация о побочных лесных пользованиях, которые лесничество тоже регулировало (получая от этого 0,3% своего общего дохода). К таким пользованиям относились: выпас скота (взимаемая за него плата составляла почти три четверти дохода от побочных пользований), сбор хвороста, сухостоя и валежника, мха, грибов и ягод. Примерно в это время объектом лесозаготовок стали, кроме дуба, также хвойные виды; кроме того, начались посадки сосны на вырубленных водораздельных участках (до начала первой мировой войны в Аргамачинском лесничестве было создано около 100 га посадок). Пожарами 1921 г. было пройдено 38% территории Аргамачинского лесничества (на террасах р. Большой Кокшаги и водоразделах); по мнению М.Д. Данилова (1956), из-за отсутствия своевременного лесовозобновления пожары способствовали повышению заболоченности полесских ландшафтов. После пожаров 1921 г. лесозаготовительная нагрузка на оставшиеся хвойные леса значительно возросла, так как в 1920-е годы (начало индустриализации) масштабы лесозаготовок и сплава вообще были увеличены; в связи с этим в районе исследования был основан поселок при новой лесной пристани Шушьер; лесозаготовители активно занимались обустройством русла р. Большой Кокшаги для улучшения его пропускной способности – перекопкой перекатов, спрямлением меандров, уборкой нависших с берега деревьев. В 1930-е годы в трех населенных пунктах, существовавших на современной территории ГПЗ, постоянно проживало около 550 человек (Полевщиков, 2005) и содержались сотни используемых в транспортировке леса лошадей, для обеспечения которых сеном были устроены сенокосы разной площади в пойме р. Большой Кокшаги.

В 1950–1960-е годы в хвойных лесах регулярно заготавливали древесины больше, чем было запланировано лесоустройством (согласно лесохозяйственной терминологии – делали перерубы расчетной лесосеки), а в лиственных – заготавливали меньше, чем было запланировано (Полевщиков, 2005). К югу от пос. Старожильск и к северу от д. Аргамач проводили сплошные лесовосстановительные рубки в пойменных лесах, после чего сформировались вторичные древостои с преобладанием осины и березы (Полевщиков, 2005; План..., 1994). Однако этими нарушениями не были затронуты большая часть Аргамачинского лесничества и современная охранная зона ГПЗ, благодаря чему старовозрастные пойменные леса сохранились в районе исследований. В 1970-е гг. в пойме р. Большой Кокшаги выше д. Аргамач были проведены мелиоративные мероприятия, которыми была затронута ограниченная площадь (около 100 га) на современной территории ГПЗ – на 8–12 км выше по течению, чем участки, где проведены исследования (План..., 1994).

Практика перерубов расчетной лесосеки в хвойных лесах постепенно привела к исчерпанию ресурсов деловой древесины. В конце 1970-х годов общую лесистость Марийского полесья оценивали на уровне 94–95% (Васильева, 1979), но в составе лесопокрытой площади доля мелколиственных лесов увеличилась до 42% (в 10 раз, по сравнению с показателями 100-летней давности) – за счет резкого сокращения доли еловых лесов, в меньшей степени – за счет доли сосновых; доля площади хвойных лесов составляла 52%, причем старовозрастные хвойные занимали только 0,1%; около 5% лесопокрытой площади занимали старовозрастные лиственные леса (Полевщиков, 2005) – это были преимущественно пойменные (в составе древостоя которых произрастали темнохвойные виды). По мере ослабления интенсивности лесозаготовок, а затем и их прекращения закрывались лесоучастки и пристани – это привело к оттоку населения из деревень и, как следствие, к уменьшению нагрузки на пойменные леса от побочных пользований.

Подготовка к организации ГПЗ «Большая Кокшага» началась в Республике Марий Эл в 1990 г. Постановления об организации заповедника были приняты правительствами Республики Марий Эл и Российской Федерации в 1993 г. К этому моменту лесистость района исследований по-прежнему составляла около 94% (Полевщиков, 2005). Особенностью режима охраны этого ГПЗ стало разрешение проводить побочное пользование лесами (сбор грибов и ягод, сенокошение, заготовку дров) постоянным жителям деревень, вошедших в состав территории заповедника, но не выселенных из-за отсутствия средств (Положение..., 2001–2009). Большинство жителей в момент организации заповедника уже находились в пенсионном возрасте, поэтому численность населения продолжала постепенно сокращаться.

## Глава 3.

### Объекты и методы исследований

#### 3.1. Сбор и предварительная камеральная обработка данных

Сбор материала проведен в 2002–2012 гг. в среднем течении р. Большой Кокшаги, на территории ГПЗ «Большая Кокшага» и его охранной зоны (рис. 3.1).

3.1.1. Критерии выбора и характеристика пунктов и объектов исследований. Объекты исследования – старовозрастные леса – выбирали на основе материалов лесоустройства ГПЗ (1994 г.) по следующим критериям, свидетельствующим об относительно слабой антропогенной трансформации лесов: 1) наличие в древостое деревьев темнохвойных или широколиственных видов, достигших возраста 120–140 и более лет, 2) отсутствие или минимальное участие мелколиственных видов (березы, осины, ольхи) в древостое. Также при выборе была учтена удаленность пунктов исследований от постоянного водомерного поста ГПЗ на кордоне «Шимаево» (рис. 3.1), поскольку для организации гидроло-

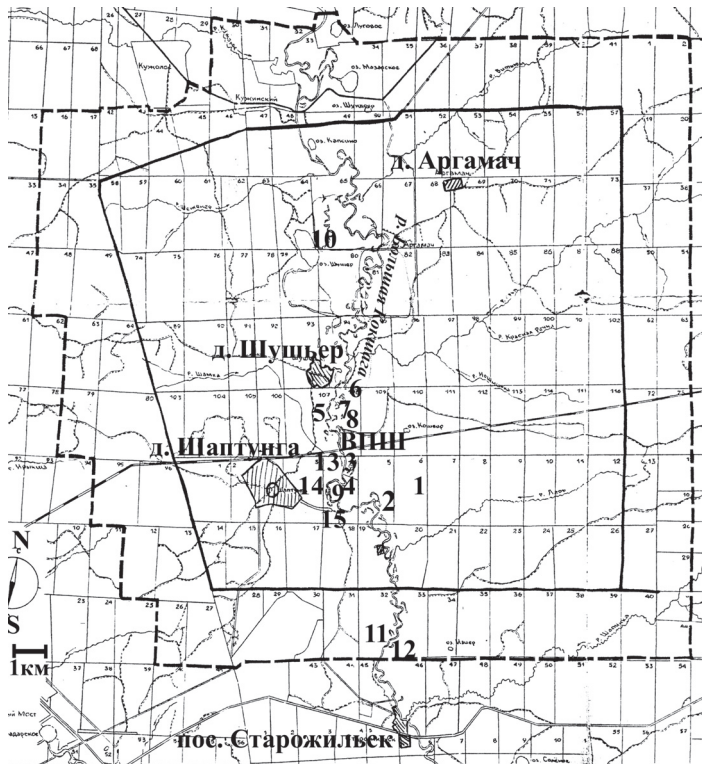


Рис. 3.1. Картограмма района исследований. Условные обозначения: №№ 1–15 – пункты заложения временных пробных площадей с соответствующими номерами; ВПШ – водомерный пост на кордоне Шимаево; жирная сплошная линия – граница ГПЗ «Большая Кокшага»; жирная пунктирная линия – граница охранной зоны ГПЗ; тонкие сплошные прямые линии – просеки квартальной сети.

гических наблюдений было необходимо, чтобы в период весеннего половодья ход уровней воды на пойме в выбранных пунктах соответствовал ходу уровней воды в русле, наблюдаемому на посту. Окончательный выбор объектов исследования был сделан в ходе маршрутного обследования намеченных пунктов.

Выбранные участки расположены в топографической центральной зоне поймы, некоторые из них выходят на высокие подмываемые участки берега или примыкают к склону первой надпойменной террасы (табл. 3.1). На этих участках развит типичный для сегментно-гривистых пойм флювиальный ложбинно-гривистый микро- и мезорельеф. В связи с таким строением рельефа, а также (локально) – с вкраплением в лесной массив следов прошлой хозяйственной деятельности (лугов площадью 0,5–5,0 га, где сенокосение было прекращено в 1990-е годы), растительность гетерогенна – представлена мезокомбинациями. Таким образом, каждый выбранный участок представляет собой урочище. Мезокомбинации растительности включают фитохоры мезофитных и гигромезофитных лесов, лесных опушек, гигрофитных редколесий, мезофитных и гигромезофитных лугов, прибрежно-водной растительности.

3.1.2. Методы исследования растительности. Исследования растительности и популяций лесобразующих видов проводили во время межени, во второй половине вегетационного периода (июль–август). В выбранных пунктах были заложены временные пробные площади (ВПП): 11 из них – в урочищах, где мезокомбинации растительности включали леса; величина этих ВПП варьировала от 0,12 до 2,0 га (табл. 3.1). 4 ВПП величиной от 0,02 до 0,08 га были заложены в урочищах бывших сенокосных лугов, включавших только травяную растительность (табл. 3.1).

При заложении ВПП внутри них размечали сетку учетных квадратов размером 20 × 20 м (в урочищах, включавших леса) или 10 × 10 м (в луговых урочищах). Для характеристики гетерогенности мезорельефа и растительности составляли на основе размеченной сетки план ВПП в масштабе 1:500 – 1:5000 (пример плана – на рисунке 1.2). На план наносили контуры флювиальных грив и межгривных понижений, фитохор в составе *gap*-мозаики (с разной ярусной структурой и сомкнутостью полога древесных крон). При этом различали следующие местоположения (элементы мезорельефа): верхушки грив, днища межгривных понижений, склоны. Среди фитохор различали леса (суммарная сомкнутость полога крон деревьев и подроста – более 0,4), редколесья, опушки лесов и безлесные (не имеющие древостоя). Среди безлесных фитохор различали небольшие окна (имеющие хотя бы один линейный размер менее 20 м, т. е. меньше высоты примыкающего древостоя) и крупные окна (имеющие линейный размер более 20 м в нескольких направлениях). Границу полога леса и окна проводили по границам вертикальных проекций крон. Опушкой леса считали зону под кронами всех деревьев, у которых одна сторона кроны была обращена к крупному окну.

На ВПП выполняли по 2–6 геоботанических описаний – в преобладающих по площади фитохорах на характерных местоположениях; площадь описания составляла 100–400 м<sup>2</sup> (в зависимости от площади фитохоры и местоположения). В описании указывали его приуроченность в пойме (топографическую

Таблица 3.1. Общие сведения о временных пробных площадях (ВПП)

№ ВПП <sup>1</sup>	Площадь, га	Административная принадлежность территории	№ л/у <sup>2</sup> квартала	№ л/у <sup>2</sup> выдела	Расстояние (км) до водоема мерного поста	Топографическая зона поймы	Типы растительности в составе мезокомбинации	Число учетных квадратов в составе	Число учетных площадей 2 × 2 м	
1 (2002)	2,0	ГПЗ «Большая Кокшага»  Колхоз «Пробуждение» <sup>5</sup> ГПЗ «Большая Кокшага» Старожильское лесничество ГПЗ «Большая Кокшага»	77	10 (юго-восток)	2,3	центральная		50 <sup>3</sup>	200	
2 (2002)	1,0		77	10 (северо-запад)	1,8					25 <sup>3</sup>
3 (2003)	1,16		64	31	0,3	прирусловая, центральная и шов причленения к террас	леса, прибрежно-водная растительность	29 <sup>3</sup>	174	
4 (2003)	1,02		77	1	0,9	центральная и прирусловая		25 <sup>3</sup>	150	
5 (2003)	0,22		63	13	0,9					4 <sup>3</sup>
6 (2003)	0,02		64	11	1,1		луга	2 <sup>4</sup>	6	
7 (2003)	0,08		64	21	0,7			8 <sup>4</sup>	24	
8 (2003)	0,04		64	22	0,7			4 <sup>4</sup>	12	
9 (2003)	0,04		-	-	1,4			3 <sup>4</sup>	9	
10 (2004)	0,48		35	14/16	4,5	центральная		12 <sup>3</sup>	60	
11 (2004)	1,0		6	29/40	6,5			25 <sup>3</sup>	125	
12 (2004)	1,0		18	44	7,5			25 <sup>3</sup>	125	
13 (2010)	0,32		76	11	1,5			леса, прибрежно-водная растительность	8 <sup>3</sup>	0
14 (2010)	0,12		76	4 (юг)	1,0				3 <sup>3</sup>	0
15 (2010)	0,16		76	4/5	0,7				4 <sup>3</sup>	0

Примечания. <sup>1</sup>В скобках – год проведения исследований. <sup>2</sup>л/у – лесоучасток; номера кварталов и выделов указаны по лесоучастку 1994 г. <sup>3</sup>Размер квадрата 20 × 20 м. <sup>4</sup>Размер квадрата 10 × 10 м. <sup>5</sup>500 м к югу от выдела 1 в квартале 77 ГПЗ.

зону) и в мезорельефе (включая характеристику уклона), покрытие воды на поверхности (при ее наличии), характеристики микрорельефа, сомкнутость – для ярусов А (древостой) и В (подрост деревьев и кустарники подлеска), общее проективное покрытие – для ярусов С (травы и мелкие древесные растения) и D (мхи на почве, валеже и основаниях стволов деревьев). Составляли полный список видов сосудистых растений с указанием их проективного покрытия в баллах по шкале Браун-Бланке и принадлежности к ярусам (в ряде случаев делали примечания об особенностях субстрата, на котором произрастает вид). Видовой состав напочвенных и эпифитных мхов не исследовали: их покрытие во всех исследуемых фитоценозах составляло не более 1–2%. Напочвенные лишайники в исследуемой растительности отсутствовали.

На основе выполненных геоботанических описаний было определено положение исследованной лесной и травяной растительности в эколого-флористической классификации по диагностическим признакам, разработанным для европейской части России (Полозов, Соломещ, 1998; Заугольнова, 2006–2012; Ермаков, 2012; Ямалов и др., 2012; Морозова и др., 2017).

Для лесной растительности также было определено положение в системе типов пойменных лесов Поволжья (Денисов, 1979). При этом использована информация о почвах в пойме р. Большой Кокшаги (Исаев, 2005, 2008), в том числе на ВПП 3, которая служила одним из ключевых участков в ходе почвенных исследований.

В лесных урочищах поймы р. Большой Кокшаги варьирует участие темнохвойных видов в древостое (ярусе А) лесов. Можно выделять урочища, в которых их участие (особенно – ели) очень заметно физиономически (далее они для краткости называются темнохвойно-широколиственными лесами) и урочища с небольшой примесью темнохвойных видов в составе древостоя или с их полным отсутствием (далее – широколиственные леса). При сравнительном анализе и обсуждении состояния популяций использовано разделение ВПП на группы по признакам наличия/отсутствия лесов и участия темнохвойных видов в преобладающих на ВПП лесах.

**3.1.3. Методы исследования популяций лесообразующих видов.** В демографических учетах популяций счетной единицей служил 1 ствол. В ходе учета указывали для счетных единиц онтогенетическое состояние и уровень жизненного состояния (жизненности), определяя их по диагностическим признакам, установленным для исследуемых видов (Диагнозы..., 1989; Махатков, 1991; Леонова, 1999; Романовский, 2001). Различали следующие онтогенетические состояния: ювенильное ( $j$ ), младшее имматурное ( $im_1$ ), старшее имматурное ( $im_2$ ), младшее виргинильное ( $v_1$ ), старшее виргинильное ( $v_2$ ), молодое генеративное ( $g_1$ ), зрелое генеративное ( $g_2$ ), старое генеративное ( $g_3$ ), старческое ( $s$ ). Учитывали живые и сухие стволы, у живых различали три уровня жизненности: нормальную, пониженную и низкую. Кроме этих характеристик, указывали для счетной единицы сведения о жизненной форме (одноствольное дерево или ствол в составе многоствольного дерева или колонии, или стланика), наклоне или искривлении ствола, усыхании или других повреждениях кроны,

приуроченности в мезорельефе и в *gap*-мозаике. Все счетные единицы в онтогенетических состояниях  $v_1$  и старше подсчитывали в квадратах, на которые были размечены ВПП. Счетные единицы в онтогенетических состояниях  $p-im_2$  подсчитывали на площадках размера  $2 \times 2$  м, которые закладывали по 3–6 в каждом учетном квадрате (кроме ВПП 13–15 – см. таблицу 3.1), размещая так, чтобы отразить разнообразие элементов мезорельефа и *gap*-мозаики в квадрате пропорционально занимаемой этими элементами площади. Также на этих учетных площадках выполняли геоботанические описания, указывая их приуроченность в мезорельефе и *gap*-мозаике, покрытие и глубину воды (при ее наличии) и покрытие опада, для ярусов А, В и D – только общую сомкнутость (покрытие), а для яруса С – покрытие и полный список сосудистых растений с указанием баллов проективного покрытия по шкале Браун-Бланке.

С целью уточнить характеристики онтогенетических состояний у лесобразующих видов в районе исследований, на ВПП 13–15 в ходе учета деревьев (в онтогенетических состояниях  $v_1$  и старше) измеряли у них диаметр ствола на высоте 1,3 м и радиусы крон в 4-х направлениях (северном, южном, западном и восточном). Во всех онтогенетических состояниях (раздельно по уровням жизненности), представленных в результатах этих учетов, были выбраны в качестве модельных по 1–12 одноствольных деревьев, у которых были измерены высоты; у модельных деревьев темнохвойных и широколиственных видов также брали керн в основании ствола при помощи возрастного бурава.

Все результаты демографических учетов были введены в электронную базу данных, разработанную на платформе MS Access. В этой базе проведены расчеты плотности (шт./га) популяций (раздельно по онтогенетическим состояниям и уровням жизненности) на каждой ВПП. Для всех популяций были определены онтогенетические спектры с учетом рассчитанных значений плотности всех онтогенетических групп.

У всех деревьев, включенных в учет на ВПП 13–15, была рассчитана площадь проекции кроны по формуле площади эллипса на основе значений 4-х радиусов кроны:

$$S = \frac{\pi \times (R_{\text{сев}} + R_{\text{южн}}) \times (R_{\text{зап}} + R_{\text{вост}})}{4} \quad (3.1)$$

где  $S$  – площадь проекции, а  $R_{\text{сев}}$ ,  $R_{\text{южн}}$ ,  $R_{\text{зап}}$ ,  $R_{\text{вост}}$  – соответственно северный, южный, западный и восточный радиусы кроны.

У 137 модельных деревьев, исследованных на ВПП 13–15, был определен календарный возраст путем подсчета годовых колец на кернах. Для этого у каждого керна, закрепленного по всей длине в специальной струбине, обстругивали тонким острым ножом одну боковую сторону во влажном состоянии, добиваясь выравнивания поверхности, после чего сканировали эту поверхность в электронном лазерном сканере с разрешением 720 dpi. На полученном растровом изображении керна в программе Cybis CooRecorder v.7.1 ([www.cybis.se](http://www.cybis.se); демо-версия) проводили разметку границ годовых колец при увеличении 300% (соответствует увеличению 14x в оптическом бинокляре). Табличный файл



с результатами измерений загружали в программу MS Excel, в ней вычисляли общее число колец на керне и их ширину.

**3.1.4. Методы исследования мезорельефа и режима заливаний.** Для характеристики режима заливаний на ВПП измеряли при помощи гидроуровня (Кавунец, 1961) относительные высотные отметки на большинстве площадок  $2 \times 2$  м и на других характерных местоположениях в учетных квадратах. В качестве реперов (точек отсчета измерений) использовали помеченные деревья, выбирая их так, чтобы они были равномерно размещены на ВПП. Согласно рекомендованной методике привязки относительных высот (Алексеенко, 1973), в 2003–2005 гг. в период максимумов половодья (2–3-я декада апреля) возле реперных деревьев были промерены глубины воды – одновременно с измерениями ее уровня в русле, которые проводили сотрудники ГПЗ на постоянном водомерном посту «Шимаево». Затем проводили привязку относительных высотных отметок поверхности поймы в местах расположения реперов к нолю водомерного поста. Для этого принимали, что уровень воды на каждом репере равен уровню, зарегистрированному в те же часы на рейке поста, и рассчитывали разность между уровнем на рейке и глубиной заливания, измеренной на репере: эта разность и была относительной высотной отметкой (выраженной в делениях рейки) поверхности поймы в основании репера. Привязав репер к нолю водомерного поста, пересчитывали в значения делений рейки высотные отметки на ВПП, измеренные относительно этого репера, чтобы они тоже были привязаны к нолю поста.

## 3.2 Анализ данных

В ходе анализа данных основной объем расчетов выполнен в среде R (R..., 2017) и программе MS Excel.

**3.2.1. Расчет продолжительности заливаний.** Среднегодовую продолжительность заливаний на ВПП рассчитывали на основе данных ежедневных наблюдений за ходом уровней воды в русле на посту «Шимаево» в 2003–2010 гг., которые любезно предоставил научный отдел ГПЗ. В расчет были включены данные наблюдений за апрель – начало октября каждого года (период половодья и часть меженного периода, совпадающего с периодом вегетации). Сначала для всех высотных отметок на верхушках и склонах пойменных грив (то есть в условиях свободного стока) была рассчитана продолжительность заливания в каждом году – как сумма числа дней, когда вода стояла на некоторой отметке, и числа дней, когда вода стояла на более высоких отметках.

Далее для всех высотных отметок была рассчитана обеспеченность (среднегодовая расчетная вероятность) заливаний разной продолжительности по формуле:

$$P = \frac{m - 0,3}{n + 0,4} \times 100\% \quad (3.2)$$

где  $m$  – ранг продолжительности в каком-либо году в составе многолетнего ряда рассчитанных значений,  $n$  – общее число членов многолетнего ряда

(Клибашев, Горошков, 1971). В Приложении 1 приведены результаты расчета обеспеченности заливаний разной продолжительности для различных высотных отметок.

Используя результаты этих расчетов, классифицировали среднеголетний режим заливания на всех высотных отметках по грациям (табл. 3.2), которые выделил Л.Г. Раменский (1938) по степени прямого влияния заливаний на наземную растительность. В итоге были установлены высотные уровни (диапазоны относительных высотных отметок), на которых продолжительность заливания соответствует грациям Л.Г. Раменского (табл. 3.2, рис. 3.2).

Таблица 3.2. Режим заливания поймы р. Большой Кокшаги в районе исследований (на основе данных ежедневных наблюдений в 2003–2010 гг.)

Градации режима заливаний по продолжительности (Раменский, 1938)	Высотные уровни поймы (м)*, заливаемые половодьем в период вегетации
Особо долгопоемный – более 40 дней	менее 2,0
Долго-среднепоемный – 15–40 дней	2,0–3,7
Краткопоемный – не более 14 дней, не ежегодно	3,8–4,5
Почти не бывает заливаний	более 4,5

Примечания. \*Значения высотных отметок указаны относительно условного поля водомерного поста «Шимаево» (см. раздел 2.3).

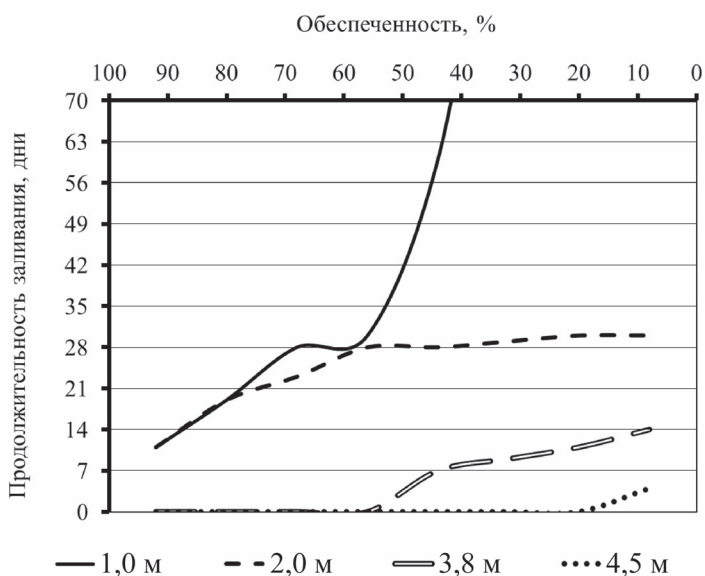


Рис. 3.2 Обеспеченность (среднеголетняя расчетная вероятность) заливаний разной продолжительности во время вегетационного периода на характерных (табл. 3.2) высотных отметках в пойме р. Большой Кокшаги; по данным наблюдений 2003–2010 гг. (пост Шимаево, ГПЗ «Большая Кокшага»).

Измерения относительных высотных отметок на ВПП показали, что они обычно составляют в центральной топографической зоне поймы на верхушках грив 3,5–4,8 м (режим заливания во время вегетации – преимущественно краткопоемный, в условиях свободного стока), а на склонах грив – 2,0–4,3 м (режим заливания во время вегетации – от долго- до краткопоемного). Относительные высотные отметки менее 2,0 м характерны в исследуемой пойме для днищ межгривных понижений, где режим заливаний – особо долгопоемный. Вместе с тем, на днищах бессточных межгривных понижений режим заливаний обычно долгопоемный или особо долгопоемный, даже если они расположены на отметках более 3,0 м.

3.2.2. Классификация комбинированных режимов заливаний и освещенности. В обследованных пойменных урочищах с гетерогенной структурой мезорельефа и растительности велико разнообразие режимов как заливания, так и освещенности, в том числе оно велико во многих учетных квадратах каждой ВПП (см. рисунок 1.2). Характер пространственной гетерогенности достаточно информативно отражает существенные особенности этих режимов. Поэтому для их систематизации были проанализированы нанесенные на планы ВПП сочетания местоположений (элементов мезорельефа) и фитоценозов с разной ярусной структурой и сомкнутостью полога древостоя (яруса А), которые были выявлены в учетных квадратах (всего – 213 квадратов).

Результаты первого этапа систематизации режимов и соответствующей классификации учетных квадратов отражает таблица 3.3. Из нее видно, что во многих квадратах были выявлены сочетания всех или нескольких возможных местоположений и одновременно – всех или нескольких выделенных градаций ярусной структуры и сомкнутости полога (комбинации №№ 6, 7, 14, 15, 22, 23). В этих случаях режим заливаний и освещенности имеет промежуточный (часто – сезонно флюктуирующий) характер между режимами в гомогенных участках (комбинации №№ 1, 4, 9, 12, 17, 20). Кроме того, некоторые из перечисленных примеров гомогенности только условно могут считаться таковыми: это – склоновые местоположения (комбинации №№ 9 и 12), у которых верхние и нижние части различаются по режиму заливания. Под влиянием промежуточного и флюктуирующего экологического режима варьирование параметров растительности и популяций приобретает континуальный характер, из-за чего четкие различия по этим параметрам прослеживаются только между ситуациями, наиболее контрастирующими друг с другом по заливанию и освещенности (Браславская, 2012). При этом некоторые из таких контрастирующих ситуаций редки в ландшафте, что затрудняет их анализ: например, в обследованных урочищах не были выявлены днища понижений, над которыми сформирован сомкнутый полог древостоя (№ 17 в таблице 3.3), потому что для таких местоположений более характерны гигрофитные редколесья или открытые участки с прибрежно-водной растительностью (№ 20 там же).

С учетом сказанного выше, первично выявленные комбинации целесообразно на втором этапе генерализовать (чтобы была возможность включать в дальнейший анализ результаты демографических учетов и других исследова-

Таблица 3.3. Комбинации режимов заливания и освещенности, выявленные на учетных квадратах в составе всех ВПП

Местоположения в мезорельефе и их сочетания	верхушка гривы	верхушка и склон гривы	склон гривы	склон гривы и понижение	понижение	верхушка, склон гривы и понижение
Фитохоры с разными параметрами ярусной структуры и сомкнутости полога древостоя и их сочетания	№ 1* 22	№ 5 14	№ 9** 5	№ 13 0	№ 17 0	№ 21 1
сомкнутый (0,8–0,9) полог древостоя	№ 2 17	№ 6 30	№ 10 23	№ 14 15	№ 18 0	№ 22 15
сомкнутость полога древостоя – 0,6–0,9 (сочетание сомкнутого полога с разреженным, в том числе – с небольшими окнами)	№ 3 1	№ 7 11	№ 11 10	№ 15 25	№ 19 0	№ 23 15
сомкнутость полога древостоя – не более 0,6–0,7 (сочетание сомкнутого полога с разреженным, в том числе с небольшими окнами) и наличие опушки крупного окна	№ 4 2	№ 8 4	№ 12 0	№ 16 3	№ 20 4	№ 24 5
крупное окно (нет древостоя) или редколесье (сомкнутость полога древостоя не более 0,4)						

Примечания. \* В ячейках таблицы – №№ комбинаций и число учетных квадратов (20 × 20 м или 10 × 10 м), отнесенных к каждой из них. \*\* Серой заливкой ячеек отмечены комбинации, которые в собранном материале не представлены или не могут быть проанализированы по отдельности из-за малого объема выборки.

ний, относящиеся к редко встреченным комбинациям). Для этого редкие комбинации были объединены с теми более распространенными, с которыми они были сходны по существенным особенностям режимов заливания и освещенности. Результат генерализации показан в таблице 3.4: выделено 7 вариантов комбинированного режима, охватывающих в общей сложности 210 учетных квадратов (редко встреченные комбинации №№ 3 и 4 не были включены ни в один из вариантов). Вариант I характеризуется гомогенностью местоположений (верхушки грив) и режима заливания (стабильный краткопоемный режим) и слабой гетерогенностью по режиму освещенности (все окна в пологе – небольшие по площади). Вариант VII характеризуется гомогенностью режима освещенности (фактически к нему отнесены только участки без древостоя – луга) и гетерогенностью местоположений и режима заливания (от кратко- до долгопоемного).

Остальные варианты характеризуются гетерогенностью одновременно местоположений и ярусной структуры растительности. Они образуют разные отрезки градиентов по режиму заливаний (в строках таблицы 3.4) и по режиму освещенности (в столбцах там же). Например, варианты I, II и IV сопоставимы по ярусной структуре растительности (полог древостоя с небольшими окнами) и образуют градиент по возрастанию продолжительности заливания. Варианты III и V – это участки, включающие опушки в зоне контакта крупных окон и лесной растительности (у которой сомкнутость полога – от 0,4 до 0,7); по режиму заливаний они тоже образуют между собой градиент. В вариант VI фактически были включены только гигрофитные черноольховые редколесья, то есть он отличается от варианта VII (луга) не только режимом заливания, но и наличием разреженного древостоя. Можно также рассматривать два градиента освещенности, которые отличаются друг от друга по режиму заливаний: один градиент включает варианты IV, V и VI (фон режима заливаний – от среднепоемного до особо долгопоемного), а другой – варианты II, III и VII (фон режима заливаний – от краткопоемного до долгопоемного).

На основе генерализованной классификации комбинированных режимов заливаний и освещенности (табл. 3.4) в составе каждой ВПП была определена доля площади, которую занимают учетные квадраты, отнесенные к каждому выделенному варианту.

3.2.3. Анализ реакции лесообразующих видов на разные варианты комбинированного режима. Для каждого вида была рассчитана частота встречаемости генеративных деревьев в учетных квадратах I–VI вариантов комбинированного режима заливаний и освещенности (в VII варианте у всех видов отсутствуют генеративные деревья). Разделение деревьев по состояниям  $g_1$ ,  $g_2$  и  $g_3$  не проводили, поскольку по отдельности их частоты слишком малы для анализа. Значимость различий между вариантами по частоте встречаемости генеративных деревьев оценивали на основе критерия хи-квадрат.

У модельных деревьев, исследованных на ВПП 13–15, была оценена значимость различий по высоте, площади проекции кроны и календарному возрасту при произрастании на верхушках грив (I вариант комбинированного режима

Таблица 3.4. Генерализованная\* классификация комбинированных режимов заливания и освещенности

Обобщенная характеристика ярусной структуры и сомкнутости полога древостоя		Режим заливания**		Кратко-посемный	От краткопосемного до долгопосемного		От среднепосемного до особо долгопосемного		
		Сочетание местоположений в мезосфере			верхушка гряды	верхушка и склон гряды	склон гряды	склон гряды и понижение	понижение
Сомкнутость полога не менее 0,6	Сочетание параметров ярусной структуры и сомкнутости полога древостоя	Сочетание местоположений в мезосфере		№ 1 22	№ 5 14	№ 21 1	№ 9 5	№ 13 0	№ 17 0
	Сомкнутость полога 0,6–0,9 (сочетание сомкнутого полога с разреженным, в том числе – с небольшими окнами)	Сочетание параметров ярусной структуры и сомкнутости полога древостоя		I № 2 17	№ 6 30	№ 22 15	№ 10 23	№ 14 15	№ 18 0
Сомкнутость полога не более 0,6–0,7 и наличие опушки крупного окна	Сочетание местоположений в мезосфере	Сочетание местоположений в мезосфере		№ 3 1	№ 7 11	№ 23 15	№ 11 10	№ 15 25	№ 19 0
	Сомкнутость полога 0,6–0,7 (сочетание сомкнутого полога с разреженным, в том числе с небольшими окнами) и наличие опушки крупного окна	Сочетание местоположений в мезосфере		№ 4 2	№ 8 4	№ 24 5	№ 12 0	№ 16 3	№ 20 4

Примечания. \*Структурированы ячейки тех комбинаций (см. таблицу 3.3), которые были объединены; группы (генерализованные варианты режима) обозначены рамками в виде жирных линий; римские цифры – номера генерализованных вариантов. Комбинации №№ 3 и 4 не включены в генерализованные варианты. \*\*См. таблицу 3.2.

заливаний и освещенности – см. таблицу 3.4) и на склонах грив (II и IV варианты комбинированного режима – там же). Для этого было сделано сравнение по критерию Краскела–Уоллиса (Kruskal–Wallis) выборок деревьев (объемом не менее 3) в одинаковых онтогенетических состояниях и при одинаковой жизненности.

3.2.4. Анализ демографической структуры популяций лесообразующих видов. На каждой ВПП у всех видов были проанализированы спектры популяций по составу и плотности (рассчитанной для ВПП в целом) онтогенетических групп. В анализе были использованы критерии оценки состояния популяций растений, предложенные Т.А. Работновым и другими авторами (см. раздел 1.2), а также информация об условиях на ВПП и об экологических и биологических характеристиках видов (см. главу 4), которые могут быть причиной того или иного состояния популяций. По результатам анализа были сделаны выводы об устойчивости или неустойчивости популяций в пойменных лесах в настоящее время и в перспективе.

3.2.5. Моделирование динамики популяций лесообразующих видов. Благодаря наблюдениям за динамикой древостоев на постоянных пробных площадях (ППП), которые с 1995 г. проводят в пойменных темнохвойно-широколиственных лесах ГПЗ «Большая Кокшага» профессор Поволжского государственного технологического университета, доктор биологических наук Ю.П. Демаков и научный сотрудник ГПЗ, кандидат сельскохозяйственных наук А.В. Исаев, в настоящее время опубликованы данные об изменениях, произошедших в период 1995–2015 гг. (Исаев, Демаков, 2017). Эти данные могут служить основой для калибровки матричной модели динамики популяций (Динамическая..., 1974; Логофет, Уланова, 2017). В такой модели требуется информация о численности (плотности) младших демографических групп в составе популяций, но их учеты не были проведены на ППП. Вместе с тем, в ходе популяционно-онтогенетических исследований на ВПП (см. раздел 3.1.3), которые были заложены в том же ландшафте и в сходных условиях, была получена информация о младших демографических группах. Поэтому для калибровки модели был использован комбинированный набор данных с ППП и с ВПП.

Структура разработанной матричной модели и методы ее калибровки подробно описаны в главе 6. Модель реализована в среде MATLAB (демо-версия), в которой проведены расчеты условий равновесия моделируемых популяций и их равновесной структуры. Подготовительные калибровочные расчеты демографических параметров популяций проведены в программе MS Excel.

## Глава 4.

### Аутэкология исследуемых лесообразующих видов

Для интерпретации результатов наблюдений за составом и структурой популяций лесообразователей необходима информация об их биологических свойствах и экологических диапазонах. В настоящей главе изложена такая информация о лесообразователях, произрастающих в пойме р. Большой Кокшаги: липе мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), вязе гладком (*Ulmus laevis* Pall.), дубе черешчатом (*Quercus robur* L.), клене остролистном (*Acer platanoides* L.), ели (*Picea abies* (L.) Karst., *P. × fennica* (Regel) Kom.), пихте сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), березе бородавчатой (*Betula pendula* Roth), осине (*Populus tremula* L.), ольхе черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.).

#### 4.1. Отношение к факторам окружающей среды

Отношение лесообразующих видов к свету (светолюбие) и затенению (теневыносливость) – это основа конкурентоспособности и самоподдержания их популяций, а в конечном счете – организации и динамики лесов (Малкина и др., 1970; Цельникер, 1978; Смирнова и др., 1990). В качестве показателя теневыносливости предложено использовать минимальное количество света, при котором растение способно выжить (Евстигнеев, 1994; Ninemets, Valladares, 2006; Evstigneev, 2018). В качестве показателя светолюбия предложено использовать продукцию при полном освещении и отсутствии стресса, обусловленного водным режимом и/или почвенными условиями (Евстигнеев, 1994; Evstigneev, 2018), то есть показатель эффективности использования света в оптимальных условиях. Систематизированный сравнительный анализ и ранжирование основных лесообразующих видов европейской части России по теневыносливости и светолюбию провел О.И. Евстигнеев (Evstigneev, 2018). В результате своего исследования он пришел к выводу, что у ряда видов эти свойства меняются в ходе онтогенеза, поэтому ранжирование следует проводить в каждом онтогенетическом состоянии особо. По его данным (табл. 4.1), среди лесообразователей, произрастающих в пойме Большой Кокшаги, выделяются своей слабой теневыносливостью во всех прегенеративных состояниях дуб, осина и береза. У клена и вяза теневыносливость во всех прегенеративных состояниях очень высокая, у прегенеративной ели – меньше, чем у клена и вяза, но больше, чем у дуба. Липа отличается от перечисленных видов тем, что проявляет лабильность по теневыносливости: в начальных онтогенетических состояниях она сходна по теневыносливости с елью, то есть уступает клену и вязу, а в состоянии  $v_2$  приближается к двум последним по теневыносливости, превосходя ель почти в 1,5 раза.

Изменения же светолюбия в ходе онтогенеза наблюдаются у всех видов (табл. 4.1). Так, у липы, вяза, клена перед их вступлением в генеративный период светолюбие возрастает, причем клен (самый теневыносливый вид) одно-



Таблица 4.1. Некоторые экологические характеристики лесообразующих видов: отношение к наиболее важным экологическим факторам, действующим в пойме р. Большой Кокшаги

Характеристики	Виды							Ольха	
	Липа	Вяз	Дуб	Клен	Ель	Пихта	Береза		Осина
Ранг <sup>1</sup> в ряду убывания теневыносливости в онт. состоянии $\chi_2$	2-3	4	9	1	5	теневыносливый вид <sup>2</sup>	12	11	слабая теневыносливость <sup>3</sup>
Ранг <sup>1</sup> в ряду убывания светотолерности в онт. состоянии $\chi_1$	3	12	7	5	11	нет данных	8	13	близко к березе и осине <sup>4</sup>
Ранг <sup>1</sup> в ряду убывания светотолерности в онт. состоянии $g_1$	5	9	7	3	11	в состоянии $g_1$ переходят деревья с освещенной верхушкой <sup>5</sup>	10	12	близко к березе и осине <sup>4</sup>
Ранг <sup>1</sup> в ряду убывания светотолерности в онт. состоянии $g_2$	7	5	11	4	13	нет данных	10	8	близко к березе и осине <sup>4</sup>
Продолжительность заливания, которую вид способен выдержать <sup>6</sup>	до 20 дней (в б.-м. проточной воде с $t < +10^\circ\text{C}$ )	до 3-4 мес. (в б.-м. проточной воде с широким диапазоном $t$ )	до 3 мес. (в б.-м. проточной воде с $t < +20^\circ\text{C}$ )	до 20 дней (в б.-м. проточной воде с $t < +10^\circ\text{C}$ )	до 1,5 мес. (в б.-м. проточной воде с $t < +10^\circ\text{C}$ )	до 1,5 мес. (в б.-м. проточной воде с $t < +10^\circ\text{C}$ )	до 3 мес. (в б.-м. проточной воде с $t < +20^\circ\text{C}$ )	какое-то время выдерживает (при б.-м. проточном режиме) <sup>8</sup>	до 5 мес. (в б.-м. проточной воде с широким диапазоном $t$ )
Морозоустойчивость	взрослые деревья и подрост: чувствительность к весенним заморозкам <sup>8</sup>	взрослые деревья и подрост: чувствительность к весенним заморозкам <sup>9</sup>	взрослые деревья: до $-40^\circ\text{C}$ ; подрост: чувствительность к весенним и осенним заморозкам <sup>10</sup>	взрослые деревья: до $-20^\circ\text{C}$ , чувствительность к заморозкам в период цветения <sup>12</sup> ; подрост: устойчивость к весенним и осенним заморозкам <sup>11</sup>	взрослые деревья и подрост: чувствительность к весенним заморозкам <sup>13</sup>	взрослые деревья: до $-50^\circ\text{C}$ ; подрост: чувствительность к весенним заморозкам <sup>2</sup>	нет данных; вероятно – выше, чем у дуба и липы	взрослые деревья и подрост: до $-50^\circ\text{C}$ ; <b>устойчивость к весенним заморозкам<sup>7</sup></b>	нет данных

Примечания. Источники информации: <sup>1</sup> – Evstigneev, 2018; <sup>2</sup> – Фалалеев, 1982; <sup>3</sup> – Ninemets, Valladares, 2006; <sup>4</sup> – Евстигнеев, 2004; <sup>5</sup> – Махатков, 1991; <sup>6</sup> – Бяллович, 1957; <sup>7</sup> – Михайлов, 1985; <sup>8</sup> – Мурахтанов, 1981; <sup>9</sup> – Васильев, 1986; <sup>10</sup> – Лосицкий, 1981; <sup>11</sup> – Букштынов, 1982; <sup>12</sup> – Мушинская и др., 1978; <sup>13</sup> – Казимиров, 1981.

временно превосходит все остальные лесообразующие виды и по своему светолюбию; в генеративном периоде сохраняется лидирующее положение клена по светолюбию. Вяз в состоянии  $g_1$  уступает дубу и липе по светолюбию, но в состоянии  $g_2$  начинает превосходить и их, и мелколиственные виды (березу, осину). Липа в прегенеративных и генеративных онтогенетических состояниях не только более теневынослива, чем дуб и мелколиственные лесообразователи, но еще и более светолюбива, чем они. Способность генеративных деревьев вяза и липы использовать свет эффективнее, чем это свойственно остальным видам, обеспечивает их популяциям повышенную конкурентоспособность при изменениях режима освещенности в лесу. Светолюбие дуба возрастает к моменту вступления в генеративный период, но в состоянии  $g_2$  он использует свет уже не так эффективно, как другие широколиственные виды. Светолюбие ели в ходе онтогенеза постепенно снижается, и в состоянии  $g_2$  этот вид уже становится наименее светолюбивым среди лесообразователей, то есть наименее способным физиологически отреагировать на улучшение режима освещенности при формировании оконной структуры полога. Однако сохранение высокой теневыносливости позволяет ели успешно удерживать свои позиции в лесных сообществах, пока оконная структура не начала формироваться.

Для пихты сибирской и ольхи черной пока еще не были проведены столь же детальные исследования их отношения к затенению и свету на разных этапах онтогенеза; для этих видов возможна только приблизительная и общая характеристика таких свойств. Ольху характеризуют как очень светолюбивый вид (Ninemets, Valladares, 2006). Пихту – как очень теневыносливый, в пользу чего приводятся следующие аргументы: низко опущенная крона, высокая численность подроста под пологом леса и его способность выживать в таких условиях до 60 лет, ежегодно прирастая в высоту не более чем на 2–3 мм (Фалалеев, 1982). С другой стороны, отмечено, что условием перехода пихты в генеративное состояние является полное или почти полное освещение верхушки дерева (Махатков, 1991).

Обсуждая произрастание видов в речных поймах, необходимо рассматривать влияние на них заливания, возникающего в периоды паводков (Еленевский, 1936; Миркин, 1974). Для аборигенных и интродуцированных древесных видов Русской равнины Ю.П. Бялловичем (1957) был проведен сравнительный анализ их устойчивости к заливанию разной продолжительности. В этом исследовании отмечено, что результат воздействия заливания на растения может сильно различаться в зависимости от степени проточности и температуры воды, а также от общих метеорологических условий, которые определяют возможность или невозможность вегетации. Соответственно, устойчивость видов к заливанию не является абсолютной. Наиболее распространенная причина стресса, которому растения должны противостоять при заливании, – кислородное голодание подземных и надземных органов; его ослабляют проточный режим заливания, низкая температура воды, не полное погружение надземных побегов в воду или же пребывание растений в состоянии покоя, когда им не требуется высокая интенсивность дыхания (Бяллович, 1957; Веретенников, 1989).

Поэтому в поймах малых и средних рек с не очень большими водосборами, где весенние паводки не очень продолжительны и могут заканчиваться еще до начала вегетационного периода, заливание влияет на растения не так сильно, как в поймах крупных рек, и виды могут проявлять более разнообразную приуроченность к различным местоположениям в мезорельефе. Чтобы выдерживать стресс от длительного полного или частичного погружения в воду во время вегетации, необходимо большое количество ресурсов для интенсивного дыхания – фотоассимилятов. В связи с этим закономерно, что при сравнительном анализе лесообразующих видов у них наблюдается обратная корреляция между устойчивостью к заливанию и теневыносливостью (Ninemets, Valladares, 2006). Так, ольха черная – слабо теневыносливый вид (там же) и одновременно очень устойчивый к длительному слабопроточному заливанию (Бяллович, 1957).

В последнее время внимание исследователей привлечено к дополнительному аспекту влияния заливаний на растения – гидрохории, то есть распространению плодов или других диаспор текущей водой (Санников, Санникова, 2007; Nielsen et al., 2010). Как и для стресса от заливания, оценивать роль гидрохории в популяционной жизни растений надо с учетом локальных условий: соотношения сроков паводка с характерными для видов сроками созревания плодов, диссеминации и прорастания семян (см. ниже). В жизни гидрофильных и аллювиафильных видов гидрохория имеет большое значение (Nielsen et al., 2010), но можно предполагать, что она не является столь же важной для мезофильных видов, способных произрастать в поймах только в средне- и краткочетных экотопах.

Благодаря заливанию, в пойменные почвы регулярно поступают (в составе осаждающихся тонкодисперсных наносов и в растворенном состоянии) соединения различных элементов минерального питания растений. В результате этого в гумусовом горизонте (A1) пойменных почв содержание азота, фосфора, калия, кальция, магния, железа выше, по сравнению с автоморфными зональными почвами (Добровольский, 1968; Сабиров, Газизуллин, 2001; Исаев, 2008). Кроме того, заливание создает режим интенсивного промывания, поэтому во многих случаях для пойменных почв характерна почти нейтральная реакция гумусового горизонта (Добровольский, 1968; Сабиров, Газизуллин, 2001; Исаев, 2008). Такие особенности химического состава почвы были отмечены в том числе и в пойме р. Большой Кокшаги (Добровольский, 1968; Исаев, 2008). На примере фосфора и калия здесь показано, что поступление зольных элементов минерального питания в пойменные лесные почвы тесно связано именно с заливанием: так, на прирусловых гривах содержание фосфора и калия на порядки больше, чем на гривах центральной и притеррасной поймы (Исаев, 2008). Указанные почвенные условия благоприятны для всех широколиственных и темнохвойных лесообразователей. Поскольку запас элементов регулярно пополняется, то режим минерального питания, видимо, не является для этих видов лимитирующим фактором при их совместном произрастании в пойменных лесах (даже несмотря на конкуренцию). Поэтому далее, при обсуждении по-

пуляционной жизни и взаимоотношений лесообразующих видов в пойменных лесах, не будет рассматриваться аспект отношения этих видов к питательному режиму почв.

Реакцию лесообразователей на заливание и освещенность в пойме р. Большой Кокшаги демонстрируют данные о приуроченности их генеративных деревьев к выявленным здесь характерным вариантам режима (табл. 4.2). При анализе и интерпретации наблюдаемых частот встречаемости можно учитывать, что на присутствие/отсутствие генеративных деревьев некоторых видов (дуба, ели) могли оказать влияние приисковые выборочные рубки, проводившиеся до организации заповедника. Однако, поскольку представленные данные включают деревья в состоянии  $g_1$ , которые должны были развиваться после прекращения рубок (в том числе – из подроста, уже существовавшего к моменту рубок) и в период действия заповедного режима, все же допустимо рассматривать выявленную картину приуроченности видов как отражение спонтанных природных процессов.

Таблица 4.2 позволяет видеть, что среди лесообразователей поймы Большой Кокшаги вяз и береза проявляют наибольшую эвритопность по отношению к режиму заливаний, но в краткопоемных условиях их генеративные деревья встречаются реже, чем в средне- и долгопоемных. Достаточно разнообразна приуроченность также у липы, дуба, ели и осины: во всех рассматриваемых вариантах условий, за исключением долгопоемных заболоченных редколесий, отмечены генеративные деревья этих видов, хотя их встречаемость значимо снижается по мере возрастания продолжительности заливания. Таким образом, тенденции приуроченности противоположны у вяза и березы, с одной стороны, и у липы, дуба, ели и осины – с другой. При этом в экотонах между краткопоемными и среднепоемными местоположениями все перечисленные виды способны формировать нормальные популяционные локусы (и это происходит довольно часто).

Ольха проявляет более выраженную стенопотность по отношению к заливанию, чем береза и вяз: у нее частота встречаемости в долгопоемных экотопах – еще выше, а в краткопоемных – еще ниже, чем у этих видов. Пихта сходна с елью по приуроченности генеративных деревьев к разным вариантам режима, но более стенопотна: ее встречаемость в среднепоемных и долгопоемных условиях гораздо меньше, чем у ели, хотя по оценкам Ю.П. Бялловича (1957; см. таблицу 4.1), оба эти вида способны выдерживать среднепоемный и даже долгопоемный режим при условии проточности и низкой температуры воды. У клена приуроченность, в общем, соответствует оценкам Ю.П. Бялловича (табл. 4.1): генеративные деревья отсутствуют в долгопоемных экотопах; сравнить их приуроченность к средне- и краткопоемным экотопам невозможно из-за слишком малой общей встречаемости клена в пойме Большой Кокшаги.

Для большинства лесообразователей не была выявлена в ходе проведенного анализа значимая специфическая связь между частотой встречаемости генеративных деревьев и наличием/отсутствием опушек в средне- и долгопоемных экотопах (то есть значимая разница между вариантами II и III или варианта-

Таблица 4.2. Частота встречаемости в пойме р. Большой Кокшаги генеративных деревьев лесообразующих видов в разных вариантах комбинированного режима заливаний и освещенности

Вариант условий (объем выборки)	I (39)		II (60)	III (26)	IV (43)	V (35)	VI (7)
	кратко-посемный	сомкнутость не менее 0,6	от кратко- до долгопоемного	сомкнутость не более 0,6–0,7 и наличие опушки крупного окна*	сомкнутость не менее 0,6	от средне- до особо долгопоемного	особо долгопосемный
Режим заливания							
Структура полога древостоя							
Вид							
Липа	94,9 <sup>VI**</sup>	95 <sup>VVI</sup>	92,3 <sup>VVI</sup>	86,0 <sup>VI</sup>	62,9 <sup>I–III,VI*</sup>	0,0 <sup>I–V</sup>	крупное окно или редколесье (сомкнутость не более 0,4)
Вяз	30,8 <sup>IV–VI</sup>	41,7 <sup>IV–VI</sup>	53,8 <sup>VI</sup>	65,1 <sup>III</sup>	74,3 <sup>III</sup>	85,7 <sup>III</sup>	
Дуб	33,3 <sup>III–VI</sup>	45,0 <sup>VI</sup>	57,8 <sup>VI</sup>	62,8 <sup>IV,VI</sup>	40,0 <sup>IV,VI</sup>	0,0 <sup>I–V</sup>	
Клен	5,1	1,7	3,8	0,0	0,0	0,0	
Ель	71,8 <sup>III–VI</sup>	56,7 <sup>III,VI</sup>	34,6 <sup>III</sup>	46,5 <sup>IV,VI</sup>	20,0 <sup>I,III,IV,VI</sup>	0,0 <sup>I–V</sup>	
Пихта	69,2 <sup>II–VI</sup>	31,7 <sup>III–VI</sup>	3,8 <sup>III</sup>	11,6 <sup>III</sup>	2,9 <sup>III</sup>	0,0 <sup>III</sup>	
Береза	20,5 <sup>IV–VI</sup>	25,0 <sup>IV–VI</sup>	23,1 <sup>IV–VI</sup>	44,2 <sup>I–III</sup>	45,7 <sup>I–III</sup>	57,1 <sup>I–III</sup>	
Осина	43,6 <sup>I,III–VI</sup>	13,3 <sup>I</sup>	11,5 <sup>I</sup>	27,9 <sup>VI</sup>	20,0 <sup>I,VI</sup>	0,0 <sup>IV,VI</sup>	
Ольха	0,0 <sup>III–VI</sup>	5,0 <sup>III–VI</sup>	26,9 <sup>II</sup>	27,9 <sup>IV</sup>	65,7 <sup>I–III,IV,VI</sup>	100,0 <sup>I–V</sup>	

Примечания. \* Опушки крупных окон обычно расположены в нижних частях склонов, поэтому продолжительность заливания на них максимальна. \*\* Надстрочные индексы при номере варианта обозначают номера тех вариантов, с которыми у него выявлены статистически значимые различия по частоте встречаемости вида (критерий хи-квадрат,  $p < 0,05$ )

ми IV и V – см. таблицу 4.2). Это обусловлено тем, что использованный метод сравнения частот (критерий хи-квадрат) требует анализа достаточно больших выборок, поэтому пришлось выполнить агрегацию некоторых исходно выделенных вариантов режима (в том числе для склонов – объединить варианты с наличием опушек и с наличием только просветов в пологе). В исследуемых лесах оконная структура полога крон (сформированная проведенными в прошлом выборочными рубками или же возникшая после их прекращения и под влиянием спонтанных процессов отмирания старых деревьев) широко распространена, поэтому достаточно давно режим освещенности не только на опушках благоприятен для полноценного развития даже слаботеневыносливых видов (дуб, береза, осина). Вероятно, уточнить оценку реакции лесообразователей именно на наличие опушек можно в результате применения более мощных методов анализа частот (допускающих меньший объем выборок, то есть подробное подразделение данных).

Климат и его проявление в форме микроклиматических условий рассматривается как важный фактор, влияющий на состояние популяций древесных видов в лесах заповедника «Большая Кокшага»; в частности указывается, что сильные зимние морозы, ослабляют и даже массово повреждают деревья широколиственных видов (Демаков, 2005). Видимо, из всех климатических факторов наиболее существенным для лесообразующих видов в пойме может быть именно годовой режим отрицательной температуры воздуха. В связи с этим для обсуждения популяционной жизни лесообразователей полезна информация об их отношении к отрицательной температуре (табл. 4.1). Имеющиеся данные свидетельствуют, что клен (самый пластичный среди рассматриваемых видов по своему отношению к свету) проявляет зимой наименьшую морозоустойчивость взрослых деревьев. Вместе с тем, в начале вегетации почти у всех видов, кроме осины, к отрицательным температурам может быть чувствителен подрост, а у вяза и клена в этот период могут быть чувствительны также и взрослые деревья: гибнут распускающиеся листья, у клена к тому же снижается интенсивность цветения (Мушинская и др., 1978).

## 4.2. Экологические стратегии

В основе экологической стратегии и популяционной жизни вида лежат закономерности его онтоморфогенеза и репродуктивной биологии (Grime, 1979; Чистякова, Евстигнеев, 1994; Марков, 2012). У большинства лесообразующих видов, произрастающих в пойме Большой Кокшаги, эти процессы в той или иной мере изучены (Вахрамеева, 1974; Чистякова, 1979; Диагнозы..., 1989; Рысин, Рысина, 1990; Махатков, 1991; Леонова, 1999; Романовский, 2001; Давыдычев, Кулагин, 2010 и др.). Найденные в литературе сведения представлены в таблице 4.3.

Эта информация позволяет заключить, что лесообразователи, произрастающие в исследуемых пойменных лесах, сходны между собой по многим характеристикам, определяющим проявление экологической стратегии и влияющим

Таблица 4.3. Некоторые характеристики онтоморфогенеза и репродуктивной биологии лесобразующих видов

Характеристики	Виды									
	Липа	Вяз	Дуб	Клен	Ель	Пихта	Береза	Осина	Ольха	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Жизненные формы (классификация по: 1)	одно- или немногоствольное дерево, факкультативный стланник <sup>2,4</sup>	одноствольное (реже – немногоствольное) и куртинообразующее дерево <sup>2,5</sup>	одно- или немногоствольное дерево <sup>2,6</sup>	одноствольное или куртинообразующее дерево <sup>2,7</sup>	одноствольное дерево <sup>8,9</sup>	одноствольное или куртинообразующее дерево <sup>10</sup>	одно- или немногоствольное дерево <sup>2,11</sup>	куртинообразующее дерево <sup>2,12</sup>	одно- или немногоствольное дерево <sup>13</sup>	
Продолжительность жизни (годы) 1-ствольной счетной единицы	I ярус: до 400 <sup>3</sup> , II ярус: до 160 <sup>2</sup>	200 (до 400 – у здоровых деревьев) <sup>5</sup>	250–400 (отл. – до 1500) <sup>2,6,14</sup>	140–200(220) <sup>2,7,15</sup>	250–300(400) <sup>8</sup>	160–180(200) <sup>10,16</sup>	120–150 <sup>2</sup>	60–90 (до 150 – у здоровых деревьев) <sup>2,12</sup>	100–160 <sup>17</sup>	
Возраст (годы) начала семенного размножения счетной единицы в условиях леса	семенные: 20–30 <sup>2,3</sup> , вегетативные: 25 <sup>4</sup>	25–50 <sup>18</sup>	(25)40–60 <sup>2,6</sup>	20–40 <sup>2,15</sup>	40–60 (только в I ярусе) <sup>8</sup> 70–80 (пониж.) <sup>9</sup>	ок. 40–50 (норм.*), ок. 70–80 (пониж.) <sup>10,16,19</sup>	15 (норм.) <sup>2,11</sup> , 40 (пониж.) <sup>2</sup>	15–30 <sup>2</sup>	30 <sup>17</sup>	
Возраст прекращения семенного размножения счетной единицы	I ярус: 160–200 <sup>2,3</sup> , II ярус: 110 <sup>2</sup>	100–150 <sup>5</sup>	350 (норм.*), 180 (пониж.) <sup>2</sup>	130–170 <sup>2</sup>	нет данных	не менее 200 <sup>10</sup>	110–130 <sup>2</sup>	85–90 <sup>2</sup>	нет данных	

Продолжение таблицы 4.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Способы и др. характеристики вегетативного размножения	ксилоризомы (отводки), порослеобразование на пнях, корнесотпрысковость <sup>2,3</sup>	корнеотпрысковость, порослеобразование на живых стволах и пнях <sup>3,20</sup>	порослеобразование до 100–150 лет на живых стволах и пнях <sup>2,6</sup>	ксилоризомы (отводки), порослеобразование до 50–60 лет на пнях, корнеотпрысковость <sup>7,15</sup>	в зоне хв.-широк. лесов практически не выражено <sup>9</sup>	ксилоризомы (отводки) <sup>10</sup>	порослеобразование на живых стволах и пнях <sup>2,11</sup>	корнесотпрысковость с 3–7 лет <sup>2,12</sup>	порослеобразование на живых стволах и пнях, корнеотпрысковость <sup>13,17</sup>
Продолжительность (годы) периода между годами обильного плодоношения	около 6 <sup>3</sup>	1–2 <sup>5</sup>	около 8–9 <sup>6</sup>	1–4 <sup>27,15</sup>	в зоне хв.-широк. лесов: 3–4 <sup>8</sup>	1–10 (в зависимости от жизненности дерева) <sup>21</sup>	1 <sup>2,11</sup>	1 <sup>2,12</sup>	3–4 <sup>17</sup>
Тип опыления	энтомофилия <sup>3</sup>	анемофилия, самонесовместимость <sup>20,22</sup>	анемофилия <sup>6</sup>	энтомофилия, физиологическая двулюдность <sup>15,23</sup>	анемофилия	анемофилия	анемофилия <sup>11</sup>	нет данных	анемофилия <sup>17</sup>
Способность к апомиксису	выражена, но семена не прорастают <sup>24</sup>	выражена <sup>20,22</sup>	нет данных	слабо выражена <sup>15</sup>	нет данных	выражена <sup>21</sup>	выражена <sup>11</sup>	нет данных	сильно выражена <sup>17</sup>
Тип распространения семян	зоохория, анемохория <sup>25,26</sup>	анемохория <sup>20,26</sup> , зоохория <sup>25</sup>	барохория <sup>6</sup> , зоохория <sup>25</sup>	анемохория <sup>15,26</sup> , зоохория <sup>25</sup>	зоохория, анемохория <sup>25,26</sup>	анемохория, зоохория <sup>10</sup>	анемохория <sup>11,26</sup>	анемохория <sup>12</sup>	анемохория, гидрохория <sup>17</sup>
Максимальная дальность диссеминации (м)	зоохория: 470 <sup>25</sup> , анем.: 30(80) <sup>26</sup>	зоохория: 150 <sup>25</sup> , анем.: 50–55(160) <sup>20,22,26</sup>	зоохория: 470 <sup>25</sup>	зоохория: 470 <sup>25</sup> , анем.: 45–60(208) <sup>26</sup>	зоохория: 470 <sup>25</sup> , анемохория: 25–50(500) <sup>26</sup>	анемохория: 50–90(140) <sup>27</sup>	190–220(530) <sup>26</sup>	нет данных	анемохория: 30–60(100) <sup>13,17</sup>



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сроки диссеминации	конец осени (если поз-же – семена иссушаются и теряют всхо-жесть) <sup>3</sup>	июнь – июль <sup>18</sup>	конец сен-тября – ок-тябрь <sup>14</sup>	конец осени (если ран-ше – иссу-шение семян и 2-летний покой) <sup>15</sup>	осень в год созревания, зима и весна следующего года <sup>8</sup>	сентябрь – октябрь <sup>16</sup>	лето и осень в год созрева-ния <sup>11</sup>	конец мая – начало июня <sup>2</sup>	осень <sup>17</sup>
Всхожесть семян	3% в год созре-вания; 40–60% после зимнего покоя и стра-тификации <sup>3</sup>	«высокая» <sup>5</sup> , в большин-стве случаев нет периода покоя <sup>5,18</sup>	30–80% <sup>6</sup>	90% после зимнего покоя и стратифика-ция; «низ-кая» – после 2-летнего покоя <sup>15</sup>	30–85% в год созрева-ния <sup>8</sup>	50–65% в год созрева-ния <sup>10,28</sup>	не более 60% в год созрева-ния <sup>11</sup>	сохра-няются менее 1 суток <sup>2</sup> ; нет других данных	до 80% (в завис. от жизненно-сти дерева и погоды); жизнеспо-собны после 12 мес. зато-пления <sup>17</sup>
Сроки прорастания семян	середина мая – середи-на июля <sup>2</sup>	середина июня – начало августа <sup>5,18</sup>	осень в год созревания <sup>14</sup> ; в следующем году: конец апреля – июнь (редко – до середины августа) <sup>2</sup>	конец апре-ля – начало мая <sup>15</sup>	через 12–30 дней после контакта с подходя-щим суб-стратом <sup>8</sup>	через 18–36 дней после контакта с подходя-щим суб-стратом <sup>16</sup>	с августа до лета следующего года <sup>11</sup>	конец мая – начало июня <sup>2</sup>	осень (с конца сентября) и сезон следующего года <sup>17</sup>

Примечания. \* норм. – нормальная жизнеспособность, пониж. – пониженная жизнеспособность. Источники информации: <sup>1</sup> – Чистякова, 1994; <sup>2</sup> – Диагнозы ..., 1989; <sup>3</sup> – Мураханов, 1981; <sup>4</sup> – Чистякова, 1979; <sup>5</sup> – Васильев, 1986; <sup>6</sup> – Лосицкий, 1981; <sup>7</sup> – Букштынов, 1982; <sup>8</sup> – Казимиров, 1981; <sup>9</sup> – Романовский, 2004; <sup>10</sup> – Фалалеев, 1982; <sup>11</sup> – Гроздова, 1989; <sup>12</sup> – Михайлов, 1985; <sup>13</sup> – Капустинский, 1959; <sup>14</sup> – Рысин, Рысина, 1990; <sup>15</sup> – Вахрамеева, 1974; <sup>16</sup> – Крылов и др., 1986; <sup>17</sup> – Claessen et al., 2010; <sup>18</sup> – Леонова, 1999; <sup>19</sup> – Махатков, 1991; <sup>20</sup> – Venturas et al., 2014; <sup>21</sup> – Некрасова, Рябинков, 1978; <sup>22</sup> – Perea et al., 2013; <sup>23</sup> – Мушинская и др., 1978; <sup>24</sup> – Salvesen, 1995; <sup>25</sup> – Евстигнеев и др., 2013; <sup>26</sup> – Евстигнеев и др., 2017; <sup>27</sup> – Савченко, 1966; <sup>28</sup> – Давыдычев и др., 2016.

на их популяционную жизнь. Все же можно обратить внимание на некоторые различия. Так, способность к вегетативному размножению выражена у всех рассматриваемых видов, кроме ели; некоторые виды (липа, вяз, клен, пихта, осина) проявляют еще и вегетативную подвижность, формируя ксилоризомы и/или корневые отпрыски. С другой стороны, обильное плодоношение менее регулярно у дуба, липы и ели, по сравнению с остальными мезофильными видами. В пойме для лесообразователей существенны различия в сроках прорастания семян: соотнося их со сроками весеннего половодья р. Большой Кокшаги (см. главу 2), можно заключить, что появление семенного потомства наиболее сильно регулируется заливанием (если всходы не способны его выдержать) у дуба, клена, ели и пихты; у остальных мезофильных видов (липа, береза, осина) заливание в меньшей степени оказывает влияние на этот процесс. Распространение же диаспор во время весеннего половодья возможно, наверное, у видов, у которых диссеминация происходит осенью и выражен период покоя семян или же диссеминация происходит весной перед началом половодья; среди рассматриваемых лесообразователей такими свойствами характеризуются все, кроме вяза. Но, в конечном счете, эффективность гидрохории определяется сроками прорастания семян и устойчивостью всходов к заливанию, поэтому она вряд ли существенна для популяций клена, ели и пихты.

В литературе (Чистякова, Евстигнеев, 1994; Евстигнеев, 2004), на основе сравнительного анализа ростовых и репродуктивных характеристик организменного уровня, для большинства лесообразователей, произрастающих в пойме Большой Кокшаги, охарактеризована степень проявления ими свойств различных экологических стратегий – конкурентной (К или С), стресс-толерантной (S) и реактивной (R). Так, согласно сделанным оценкам, дуб и ель превосходят остальные виды по проявлению конкурентных свойств взрослыми деревьями. Однако дуб, вместе с березой и осиной, отнесены к группе видов, которые практически не проявляют свойств толерантной стратегии, из-за чего их прегенеративные особи уязвимы в обстановке напряженной фитоценотической конкуренции. В наибольшей же степени проявляет свойства толерантной стратегии ель; близки к ней в этом отношении липа и клен; у вяза эти свойства проявляются слабее: он охарактеризован как вид, промежуточный по отношению к дубу и мелколиственным, с одной стороны, и клену – с другой. Свойства реактивной стратегии, обеспечивающие быстрый захват высвобождающихся в сообществе ресурсов, в наибольшей степени проявляют мелколиственные лесообразователи – осина, береза, ольха (часто называемые пионерными); в меньшей степени эти свойства проявляет вяз, в еще меньшей – ель, липа и дуб, наименее реактивен клен.

Параметры онтогенетических состояний, выявленные у лесообразующих видов в лесах поймы р. Большой Кокшаги при кратко- и среднепоемном режиме заливания, представлены на рисунке 4.1 и в Приложении 2. В варьировании размеров и темпов развития деревьев у липы, ели, пихты, вяза и дуба не выявлены тенденции, которые можно было бы связывать с различиями условий заливания. Видимо, это объясняется тем, что измерения и определение возраста

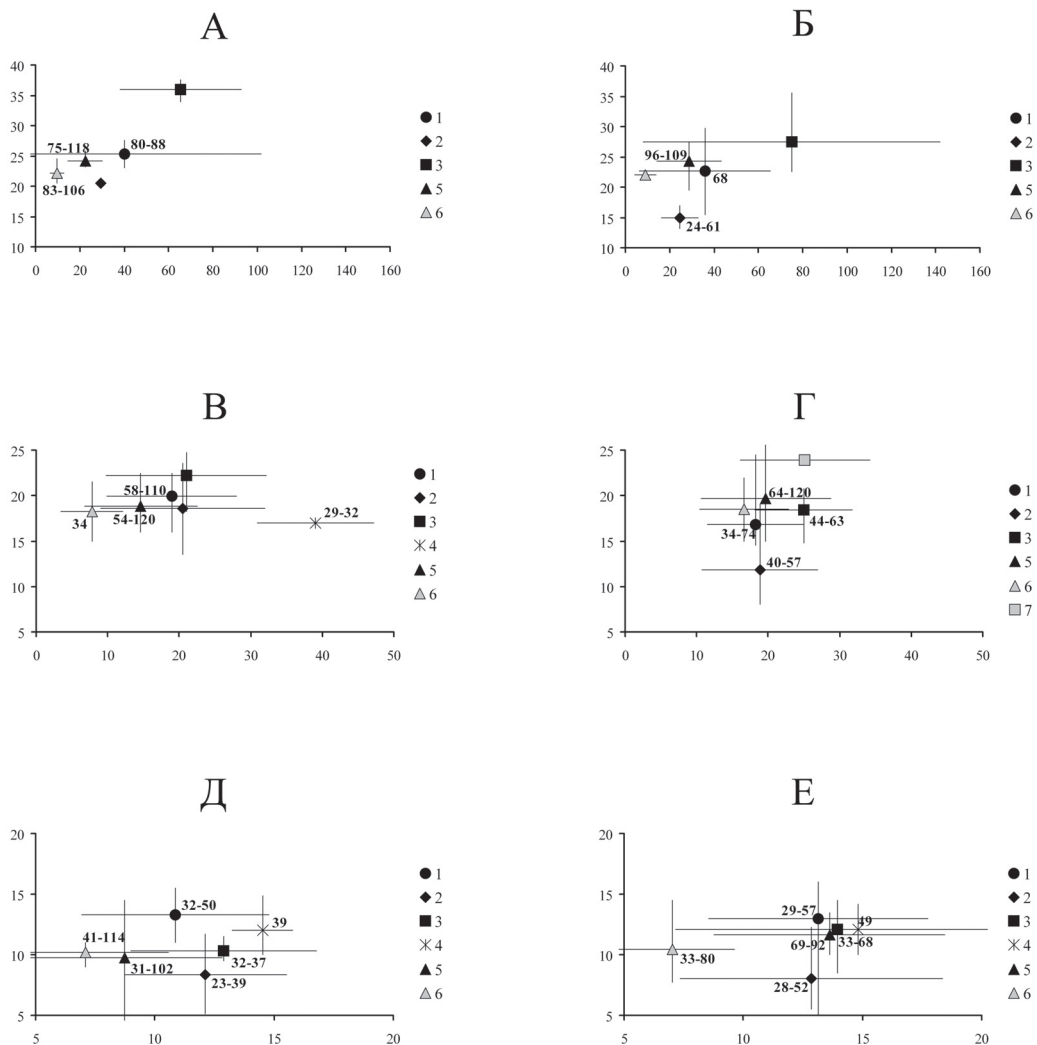


Рис. 4.1. Размеры и возраст лесообразующих видов деревьев в виргинильном и генеративном состояниях (при пониженном уровне жизненности) в темнохвойно-широколиственных лесах поймы р. Большой Кокшаги (ВПП 13–15). По оси абсцисс – площадь проекции кроны ( $m^2$ ), по оси ординат – общая высота дерева (м). Условные обозначения видов: 1 – липа, 2 – вяз, 3 – дуб, 4 – клен, 5 – ель, 6 – пихта, 7 – ольха. Точки – средние значения у видов, планки точек – стандартные отклонения или (для малых выборок) выявленные диапазоны от минимума до максимума; подписи возле точек – выявленные диапазоны возраста деревьев. Условия произрастания: А, В, Д – на короткопоемных верхушках грив при сомкнутости полога 0,6–0,7 (I вариант – см. таблицу 3.4); Б, Г, Е – на среднепоемных склонах грив при сомкнутости полога 0,6–0,7 (II и IV варианты – см. там же). Онтогенетические состояния: А, Б –  $g_2$ ; В, Г –  $g_1$ ; Д, Е –  $v_2$ .

деревьев выполнены в тех урочищах, где в прошлом были проведены выборочные рубки, сформировавшие «оконную» структуру полога крон (Браславская, 2013б), после чего развитие деревьев проходило при более благоприятном режиме освещенности, чем в лесах с равномерно сомкнутым пологом. При этом локальные особенности поступления света к каждому дереву в течение всего периода вегетации, влияли на ход развития больше, чем переувлажнение в начале этого периода и даже остаточное переувлажнение после половодья. В пользу такой точки зрения свидетельствуют и выявленные у всех перечисленных видов – как в кратко-, так и в среднепоемных условиях – случаи, когда деревья в молодом календарном возрасте успели достичь старших онтогенетических состояний и более крупных размеров, чем наблюдается у старых деревьев (Браславская, 2014).

Полученные данные (рис. 4.1) демонстрируют, что с середины XX века у липы, вяза, ели, пихты и дуба в ходе пополнения популяций в темнохвойно-широколиственных лесах деревья в составе одной и той же возрастной когорты дифференцировались не только по уровням жизненности, но и по онтогенетическим состояниям. Современные деревья в онтогенетических состояниях  $v_2$  и  $g_1$  нередко оказываются медленно растущими ровесниками тех деревьев, которые уже достигли состояния  $g_2$ . Роль таких медленно растущих деревьев в динамике популяций – неоднозначна: она зависит от интенсивности их плодоношения, способности/неспособности ускорить развитие при улучшении условий произрастания (освещенности) и от смертности среди них.

Поскольку индивидуальное варьирование темпов развития велико у каждого из перечисленных видов, то не прослеживаются значимые различия между видами по размерам и календарному возрасту в одинаковых онтогенетических состояниях. Некоторая разница наблюдается в том, что ель и пихта могут задерживаться в виргинильном состоянии в 1,5–2 раза дольше, чем широколиственные виды (рис. 4.1, Д, Е), тем самым демонстрируя более выраженное проявление толерантной стратегии. Вместе с тем, выявленный минимальный срок достижения генеративного состояния у всех перечисленных видов не очень сильно отличается: (25)35–55 лет (рис. 4.1, Б, В, Г). Способность быстро развиваться при наличии подходящих для этого условий является одним из проявлений реактивной стратегии (Евстигнеев, 2004). При этом результат взаимоотношений между популяциями разных видов может зависеть, с одной стороны, от интенсивности их размножения, а с другой стороны – от характерной продолжительности жизни (см. таблицу 4.3).

\*\*\*

Сведения об экологических стратегиях видов и видоспецифичных реакциях на различные факторы окружающей среды позволяют глубже понимать взаимоотношения, которые складываются между популяциями при совместном произрастании видов. Результаты проведенного выше анализа аутоэкологических характеристик лесообразователей далее будут использованы в ходе изложения результатов популяционных исследований.

## Глава 5.

### Демографическая структура популяций лесообразующих видов

ВПП, где проведены исследования популяций, характеризуются пространственной гетерогенностью экологического режима и растительности (табл. 5.1). Степень этой гетерогенности обычно тем больше, чем больше площадь ВПП. В урочищах с темнохвойно-широколиственными лесами (ВПП 10–15) велика доля площади, занятой краткопоемными местоположениями (в составе вариантов I и II комбинированного режима заливаний и освещенности – см. таблицы 3.4 и 5.1). Широколиственные леса (ВПП 1–5) часто произрастают в урочищах, где преобладают местоположения с режимом заливания от средне- до долгопоемного (в составе III–V вариантов комбинированного режима – см. там же) и фитохоры со сформированной в различной степени оконной структурой полога. Однако из обеих этих тенденций есть исключения (см. ниже), обсуждение которых позволяет глубже понять процессы формирования и самоподдержания пойменных лесов с повышенным видовым разнообразием лесообразователей.

Луга в пойме – примерно 0,7% площади ГПЗ (Корнеев и др., 2011) и уголья других землепользователей, – где в начале–середине 1990-х годов было прекращено сенокосение, выделены как особый вариант (VII) комбинированного режима заливаний и освещенности (табл. 3.4, 5.1). Формирование там популяций лесообразующих видов представляет интерес, поскольку на этих открытых пространствах подрост не испытывает затенения и может благополучно развиваться, что существенно для светлюбивых и слабо теневыносливых видов. Кроме того, у всех исследуемых лесообразователей деревья, сформировавшиеся в условиях свободного роста, быстро переходят в генеративное состояние, регулярно и обильно плодоносят (Казимиров, 1981; Лосицкий, 1981; Мурахтанов, 1981; Букштынов, 1982; Михайлов, 1985; Васильев, 1986; Гроздова, 1989; Махатков, 1991). Поэтому у тех видов, которые способны внедряться на луга, улучшаются перспективы долговременного повышения численности. Для изучения внедрения лесообразующих видов на луга были проведены учеты популяций на ВПП 6–9, а также включены в состав ВПП 4 и 5 участки кратко- и среднепоемных лугов, примыкающие к лесам с генеративными деревьями, которые служат источниками диаспор для заселения этих лугов.

#### 5.1. Темнохвойно-широколиственные леса

В темнохвойно-широколиственных лесах на ВПП 13–15 демографические учеты лесообразующих видов (рис. 5.1–5.3) были дополнены изучением состава онтогенетических групп ( $v_1$  и более старших) по календарному возрасту. При этом было установлено, что в популяциях липы, вяза, ели, пихты, дуба нет значимых различий по возрасту между деревьями в онтогенетических состояниях

Таблица 5.1. Условия произрастания на временных пробных площадях (ВПП), где проведены учеты популяций лесобразующих видов

№ ВПП	Площадь, га	Топографическая зона поймы	Диапазон относительных <sup>1</sup> высотных отметок (м)	Синтаксоны растительности <sup>2</sup> в составе мезокомбинации	Типы леса <sup>3</sup> в составе мезокомбинации	Доля (%) площади, занимаемой разными вариантами комбинированного режима заливаний и освещенности <sup>4</sup> , в составе ВПП								
						I	II	III	IV	V	VI	VII		
1	2,0	центральная	2,6–4,5	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <sup>2</sup> <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый, ольшаник топяной крапивно-таволговый, ольшаник топяной осоковый	8,0	38,0	22,0	2,0	26,0	4,0	- <sup>5</sup>		
2	1,0					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый	-	36,0	4,0	44,0	16,0	-	-
3	1,16	прирусловая, центральная и приключенная к террасе	2,0–5,3	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Caric.-Alopecur.</i> , <i>Lysim.-Filipend.</i> , <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый, ольшаник топяной крапивно-таволговый, ольшаник топяной осоковый	-	10,3	34,5	10,3	31,0	13,8	-		
4	1,02					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Caric.-Alopecur.</i> , <i>Lysim.-Filipend.</i>	дубняк среднепойменный липово-снытевый	-	11,8	19,6	15,7	39,2	11,8	2,0
5	0,22	центральная и прирусловая	2,6–3,9	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Caric.-Alopecur.</i> , <i>Lysim.-Filipend.</i>	дубняк среднепойменный липово-снытевый	40,0	-	40,0	-	-	-	20,0		
6	0,02					лесные: <i>Caric.-Alopecur.</i> , <i>Lysim.-Filipend.</i> , <i>Calthion</i>	нет	-	-	-	-	-	-	-
7	0,08	центральная	2,5–3,5	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Caric.-Alopecur.</i> , <i>Lysim.-Filipend.</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый	-	-	-	-	-	-	100,0		
8	0,04					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый	-	-	-	-	-	-	100,0
9	0,04					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый	91,7	8,3	-	-	-	-	-
10	0,48	центральная	3,8–4,1	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый	16,0	52,0	-	32,0	-	-	-		
11	1,0					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый	52,0	24,0	-	24,0	-	-	-
12	1,0					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый	25,0	37,5	-	37,5	-	-	-
13	0,32	центральная и приключенная к террасе	3,5–4,0	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый, ольшаник топяной осоковый	-	-	-	66,7	33,3	-	-		
14	0,12					лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый, ольшаник топяной осоковый	50,0	25,0	-	-	25,0	-	-
15	0,16	центральная и приключенная к террасе	3,9–4,2	лесные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , травяные: <i>Rhod.-Pic. abiet.</i> , <i>Filipend.-Quer.</i> , <i>Caric.-Aln.</i> ; травяные: <i>Cicution</i>	дубняк припойменный елово-липовый, дубняк среднепойменный липово-снытевый, дубняк среднепойменный липово-вязовый, ольшаник топяной осоковый	50,0	25,0	-	-	25,0	-	-		

Примечание к таблице 5.1. <sup>1</sup>Относительно условного поля водомерного поста Ши-маево (см. раздел 2.3). <sup>2</sup>Условные обозначения синтаксонов: *Rhod.-Pic. abiet.* – асс. *Rhodobryo-Piceetum* субасс. *abietetosum sibiricae*, *Filipend.-Quer.* – асс. *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris*, *Caric.-Aln.* – асс. *Carici elongatae-Alnetum glutinosae*; *Caric.-Alopecur.* – асс. *Carici praecocis-Alopecuretum pratensis*, *Lysim.-Filipend.* – асс. *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae*, *Calthion* – союз *Calthion, Cicution* – союз *Cicution virosae*. <sup>3</sup>по: Денисов, 1979. <sup>4</sup>Римские цифры – номера вариантов режима (см. таблицу 3.4). <sup>5</sup>Вариант режима не представлен на ВПП.

$v_2$  и  $g_1$ , а у липы, вяза (в ряде случаев – также у ели и пихты) деревья в состояниях  $v_1$  и  $g_2$  тоже не отличаются от них по возрасту значимо (рис. 4.1, Приложение 2). (При этом не прослеживается тесной связи между местоположениями, на которых произрастают деревья, и наблюдаемой у них дифференциацией по онтогенетическим состояниям и жизненности; то есть гидрологический режим не является наиболее существенной причиной этой дифференциации: ее достаточно сильно регулируют также другие факторы, прежде всего – режим освещенности.)

На ВПП 13–15 наиболее полный онтогенетический ряд (от  $v_1$  до  $g_3$ ) характерен для популяций липы (гистограммы А на рисунках 5.1–5.3). Менее полный – наблюдается у вяза (гистограммы Б там же) и ели (гистограммы Г там же), резко неполночленный в некоторых случаях – у дуба (гистограммы В на рисунках 5.1–5.3) и пихты (гистограммы Д на рисунках 5.1 и 5.2).

В онтогенетических спектрах популяций липы обычно выражен максимум плотности на группе  $v_1$ , в составе которой достаточно много деревьев с нормальной жизненностью. Изучение календарного возраста и хода радиального роста показало, что деревья липы в состояниях  $v_1$  и  $v_2$  – обычно не старше 25–30 лет (по состоянию на 2010–2012 гг.); их массовое появление в популяциях можно связывать с проведением выборочных рубок (Браславская, 2013б). Таким образом, наблюдаемая демографическая структура популяций липы согласуется с полученными дендрохронологическими данными о наличии в их прошлой динамике периода массового пополнения. Успешному массовому развитию виргинильных и молодых генеративных деревьев липы способствовало, видимо, типичное в лесах поймы р. Большой Кокшаги отсутствие ее теневыносливых конкурентов – лещины (см. раздел 2.6) и клена (см. ниже).

Однако в современных популяциях липы не представлены деревья в состоянии  $s$ . Можно заключить, что эти популяции еще не вполне завершили восстановление своей структуры и динамики после прекращения хозяйственной деятельности (см. раздел 2.7), которая могла ранее нарушить в них непрерывность онтогенетического развития деревьев и оборота поколений.

У вяза, ели, пихты и дуба анализ календарного возраста модельных деревьев в онтогенетических состояниях  $v_1$  и  $v_2$ , исследованных на ВПП 13–15, показывает (рис. 4.1, Д, Е; Приложение 2), что многие из них являются отставшими в росте (угнетенными) представителями тех же возрастных когорт, что и генеративные деревья. В популяциях вяза, ели, пихты и дуба на ВПП 13–15 обычно не выражен максимум плотности на группе  $v_1$  – это свидетельствует, что

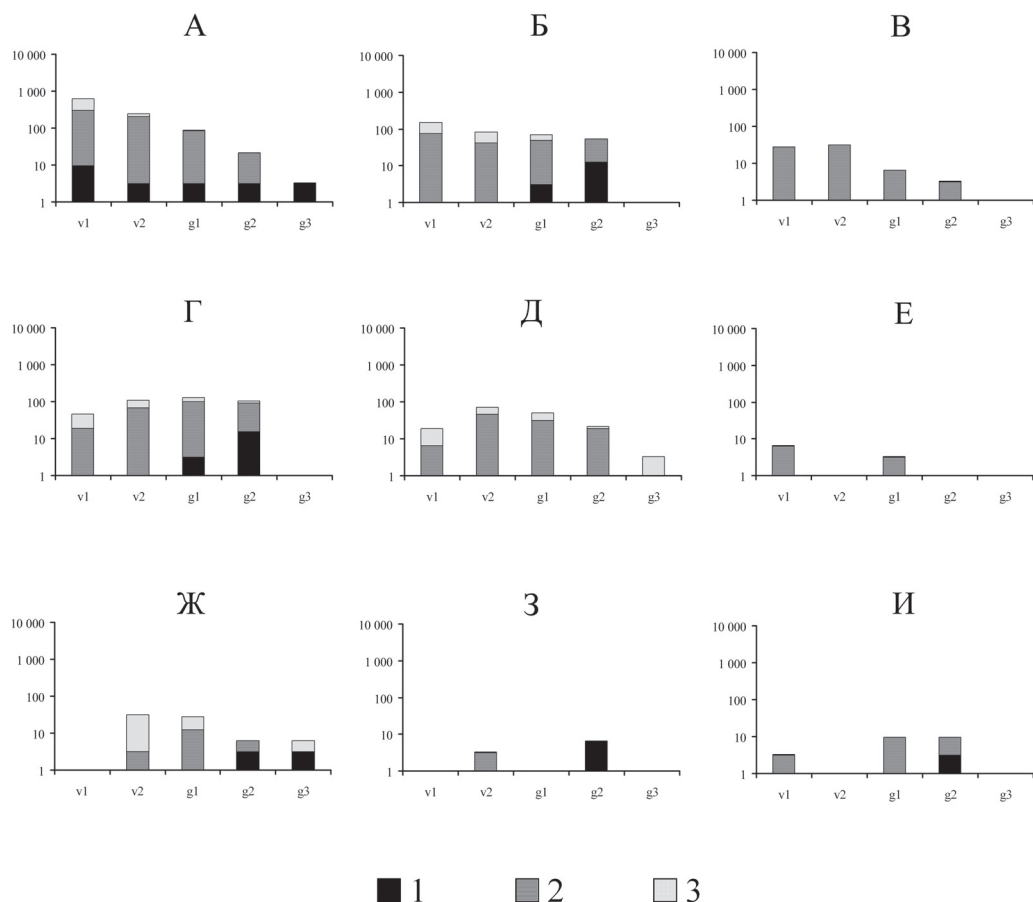


Рис. 5.1. Спектры популяций лесобразующих видов на ВПП 13 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен, Ж – береза, З – осина, И – ольха. По оси абсцисс – обозначения групп, по оси ординат – плотность групп. На гистограммах разными цветами обозначены уровни жизненности: 1 – нормальная жизненность, 2 – пониженная, 3 – низкая. У всех видов группы  $p$ ,  $j$ ,  $im_1$  и  $im_2$  не были включены в учет на этой ВПП (по техническим причинам).

популяции перечисленных видов не смогли отреагировать на прошлые выборочные рубки таким же интенсивным возобновлением, как липа, из-за чего их перспективы сейчас выглядят менее благополучно. В настоящее время на этих ВПП (не очень большой величины) в популяциях ели и вяза суммарная плотность групп генеративных деревьев выше, чем плотность этих групп у липы. Но в масштабе всей поймы это – отдельные локальные ситуации. У дуба редко наблюдается (рис. 5.3, В) более высокая плотность генеративных деревьев, чем у липы, а у пихты – не наблюдается.

Популяции клена в этих урочищах с темнохвойно-широколиственными лесами относятся к типу нормальных (включают генеративные деревья), но



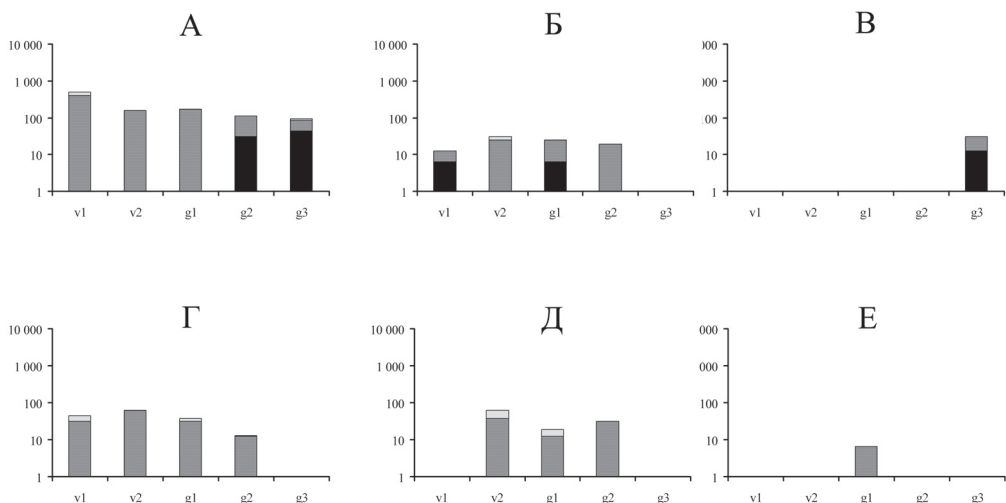


Рис. 5.2. Спектры популяций лесобразующих видов на ВПП 15 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен. У всех видов группы  $p$ ,  $j$ ,  $im_1$  и  $im_2$  не были включены в учет на этой ВПП (по техническим причинам). Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

малочисленны и фрагментарны (Е на рис. 5.1 и 5.2). Судя по календарному возрасту деревьев в состоянии  $g_1$  (рис. 4.1), их развитию способствовали те же выборочные рубки, на которые интенсивно отреагировали популяции липы, но клен не смог существенно повысить плотность популяций, несмотря на улучшение режима освещенности и большую площадь местоположений с кратковременным режимом (табл. 5.1).

Присутствие генеративных деревьев мелколиственных видов – осины (рис. 5.1, З), березы (рис. 5.1, Ж, И), ольхи (рис. 5.2, Д, Е) – отчасти тоже обусловлено прошлыми выборочными рубками, после которых стало возможным появление и развитие подроста не только у липы, но и у этих видов. Для березы и ольхи благоприятным обстоятельством является также наличие склоновых местоположений со средне- и долготерпимым режимом заливания (ВПП 14: варианты IV и V – табл. 5.1), так как эти светолюбивые виды выдерживают его лучше, чем широколиственные и темнохвойные, которые не могут массово поселяться на таких местоположениях.

Результаты учетов на ВПП 10–12 (рис. 5.4–5.6) более полно отражают состояние популяций в темнохвойно-широколиственных лесах (поскольку включают все младшие онтогенетические группы) и позволяют подробнее обсудить их перспективы. Из этих данных тем более видно, что позиции липы благополучнее, чем у остальных широколиственных и темнохвойных лесобразователей.

Так, онтогенетические спектры липы (гистограммы А на рисунках 5.4–5.6) во всех случаях почти полночленные (за исключением отсутствия группы  $p$ , что может быть следствием межгодовых флюктуаций плодоношения, и групп  $g_3$  и  $s$ , которые еще не сформировались после прошлой многолетней хо-

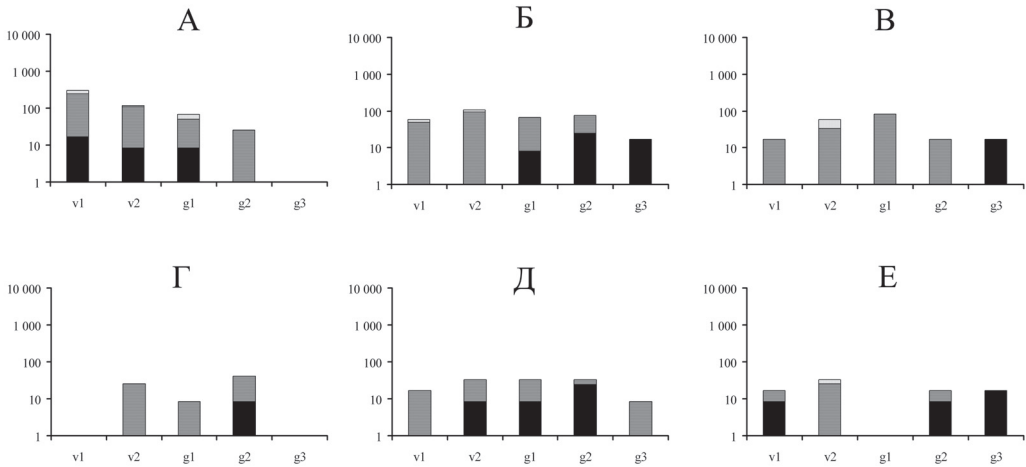


Рис. 5.3. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 14 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – береза, Е – ольха. У всех видов группы  $p, j, im_1$  и  $im_2$  не были включены в учет на этой ВПП (по техническим причинам). Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

зайственной деятельности в лесах). Кроме того, эти спектры демонстрируют более-менее монотонное убывание плотности от младших групп к старшим – такая структура рассматривается как показатель устойчивого характера возобновительных процессов (Динамическая..., 1974; Смирнова и др., 1989, 1990). Часто плотность группы  $v_1$  – больше, чем у групп  $v_2$  и  $g_1$ , что может свидетельствовать о ее регулярном пополнении молодыми растениями (см. выше). При этом по суммарной плотности генеративных деревьев липа в большинстве случаев сопоставима с темнохвойными видами и преобладает над остальными широколиственными. Таким образом, структура современных популяций липы в темнохвойно-широколиственных лесах может служить свидетельством их благополучия в настоящее время и в некоторой перспективе.

В отличие от липы, в популяциях ели (гистограммы Г на рисунках 5.4–5.6) и пихты (гистограммы Д там же) генеративные деревья представлены только группой  $g_1$ , тогда как группа  $g_2$  (показатель стабилизации процессов размножения – см.: Уранов, Смирнова, 1969; Заугольнова, Смирнова, 1978) в них отсутствует. Плотность иматурных и виргинильных групп меньше, чем плотность группы  $g_1$ , что свидетельствует о наличии на протяжении нескольких последних десятилетий препятствий для нормального развития младших онтогенетических групп ели и пихты, то есть для продолжения формирования разновозрастного состава древостоя. При этом современные популяции ели и пихты размножаются достаточно регулярно и интенсивно, о чем свидетельствует довольно высокая плотность группы  $j$  в их составе, особенно у пихты (группа  $p$  отсутствовала во всех популяциях в год учета, но это могло быть следствием межгодовых флюктуаций семеношения). Таким образом, причины низкой плотности иматурных и виргинильных групп не прослеживаются в

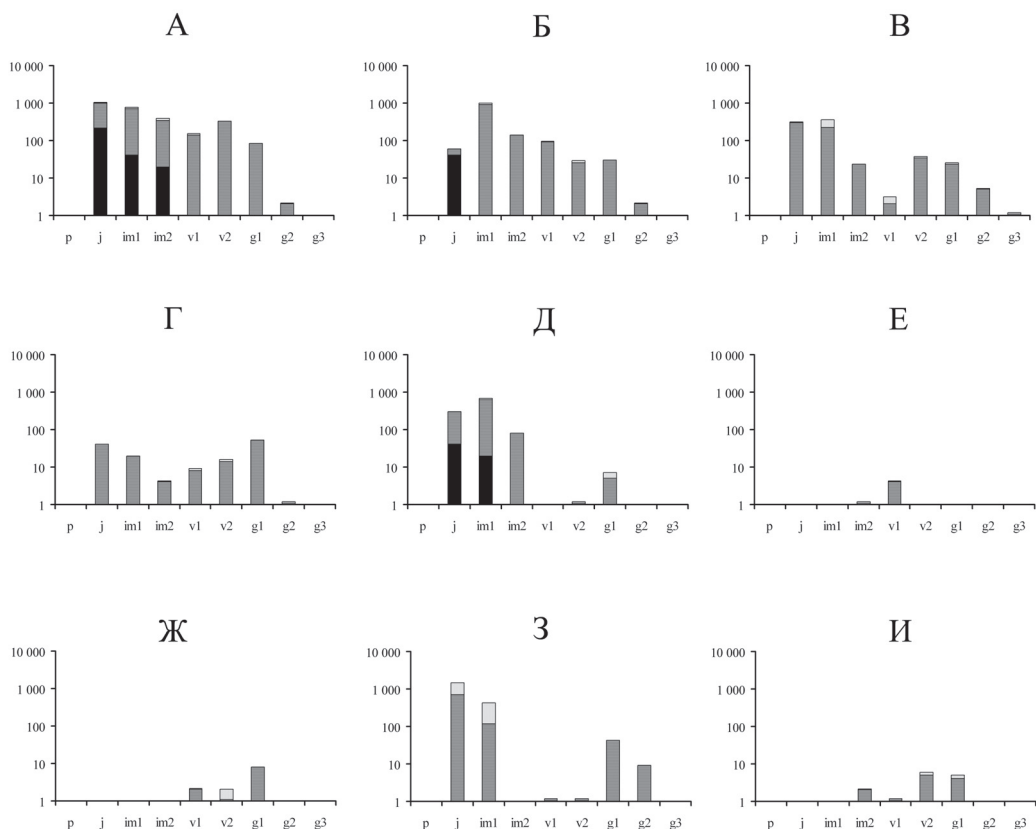


Рис. 5.4. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 11 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен, Ж – береза, З – осина, И – ольха. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

режиме заливания, и можно предполагать, что они связаны (по крайней мере – у ели) с недостаточно высокой теневыносливостью для развития под пологом (табл. 4.1). Видимо, формирование древостоя с большим участием генеративных темнохвойных деревьев было возможно в тот период, когда полог леса был изрежен в результате хозяйственной деятельности; но смыкание полога привело к торможению динамики популяций.

Подтверждением того, что современные леса сформировались при более благоприятном режиме освещенности, служит присутствие во всех урочищах генеративных деревьев березы (гистограммы Ж на рисунках 5.4 и 5.6) и осины (З на рисунках 5.4 и 5.6; Ж на рисунке 5.5). Закономерно, что при современной сомкнутости полога у этих светолюбивых видов онтогенетические спектры неполноценные или совсем фрагментарные (не включают большинства младших онтогенетических состояний) и свидетельствуют о недостаточном благополучии популяций. Ольха же сформировала популяцию (имеющую очень низкую плотность и тоже не включающую большинства младших групп)

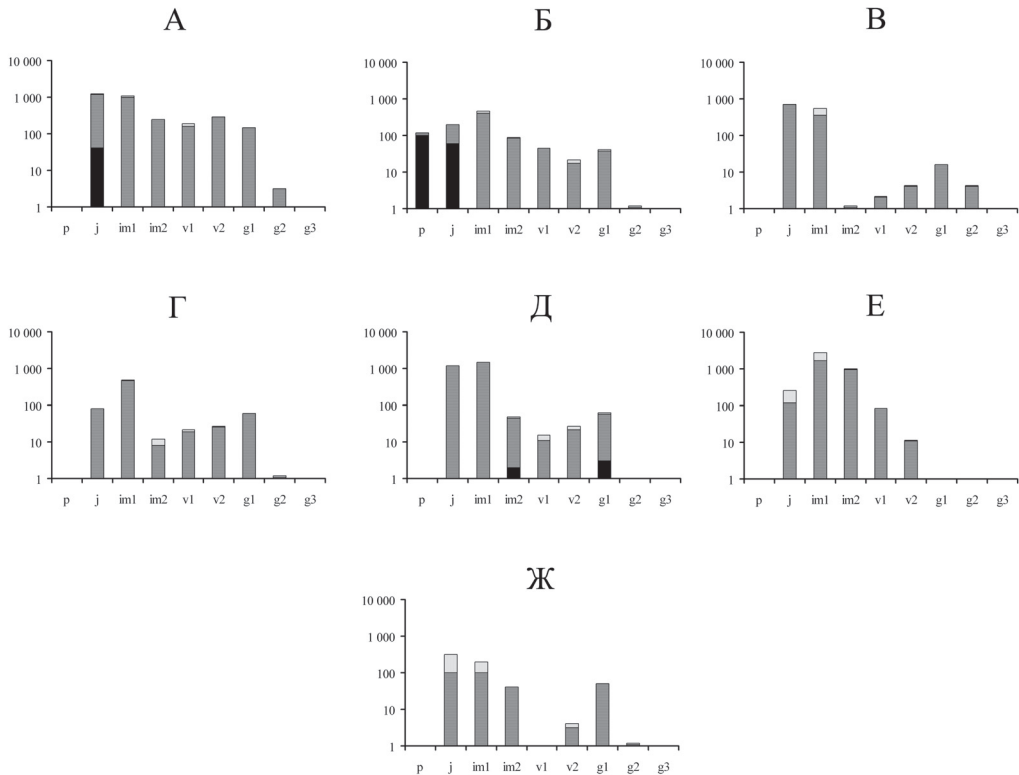


Рис. 5.5. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 12 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен, Ж – осина. Береза представлена 1 деревом ( $g_2$  нормальной жизненности), ольха – 1 деревом ( $g_1$  пониженной жизненности). Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

только на ВПП 11 (рис. 5.4, И), где больше доля площади среднепоемных склоновых местоположений (табл. 5.1, рис. 5.7)

В популяциях дуба (гистограммы В на рисунках 5.4–5.6) представлена онтогенетическая группа  $g_3$  – это признак слабой нарушенности лесов в целом (поскольку в их составе не только сформировались, но и не были вырублены такие деревья). При этом группа  $v_2$  у дуба формирует очень низкую плотность или отсутствует (на ВПП 10 – рис. 5.6, В – также отсутствуют группы  $g_1$  и  $g_2$ ), что указывает на нарушение непрерывности онтогенетического развития деревьев уже на протяжении нескольких десятилетий. Так как дуб в виргинильном состоянии еще менее теневынослив, чем ель (табл. 4.1), то причину такого неблагоприятия можно связывать с высокой сомкнутостью полога. Однако при этом плотность группы  $v_1$  в популяциях дуба выше, чем плотность групп  $g_1$ ,  $g_2$  или  $g_3$ . Это, вместе с обычно выраженным в онтогенетических спектрах положением максимума плотности на группах  $j$  и  $im_1$ , указывает, что современные популяции не утратили способность к самоподдержанию. Дальнейшие перспективы дуба в этих темнохвойно-широколиственных лесах зависят, с одной

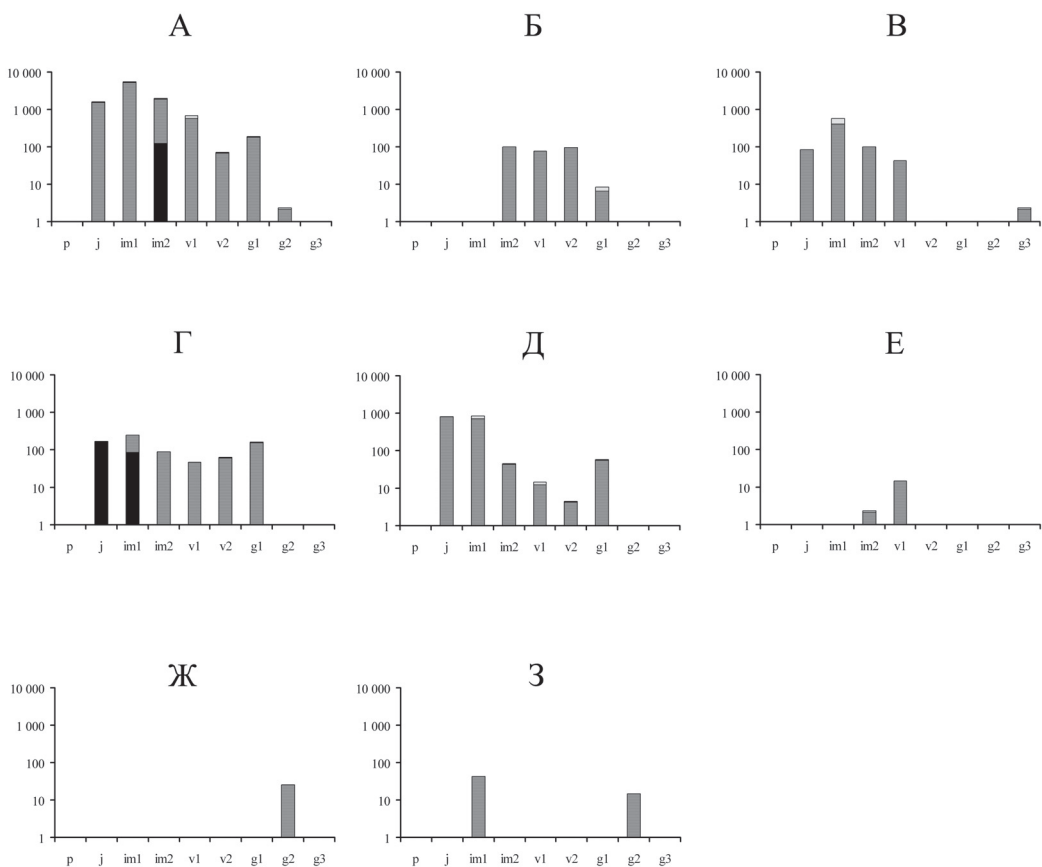


Рис. 5.6. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 10 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен, Ж – береза, З – осина. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

стороны, от жизнеспособности генеративных деревьев и вероятности того, что они все еще будут произрастать и плодоносить в лесах в период, когда усилится распад современного древостоя, а с другой стороны – от интенсивности возобновления всех остальных лесообразующих видов в это же время.

Клен произрастает на ВПП 10–12, но не сформировал нормальных популяций, включающих генеративные группы (гистограммы Е на рисунках 5.4–5.6). Развитию клена до генеративного состояния не должны препятствовать ни затенение (табл. 4.1), ни режим заливания на этих ВПП (где велика площадь краткопоемных местоположений – табл. 5.1). Поэтому можно предполагать, что отсутствие здесь генеративных деревьев клена – результат влияния видоспецифичных факторов их смертности. Один из таких факторов – слабая морозоустойчивость клена (табл. 4.1): в целом на территории Республики Марий Эл его участие в составе лесной растительности сильно сократилось после экстремально холодной зимы 1978/1979 г. (Демаков, 2005). Вместе с тем, могло повлиять и природопользование: согласно устному сообщению сотрудни-

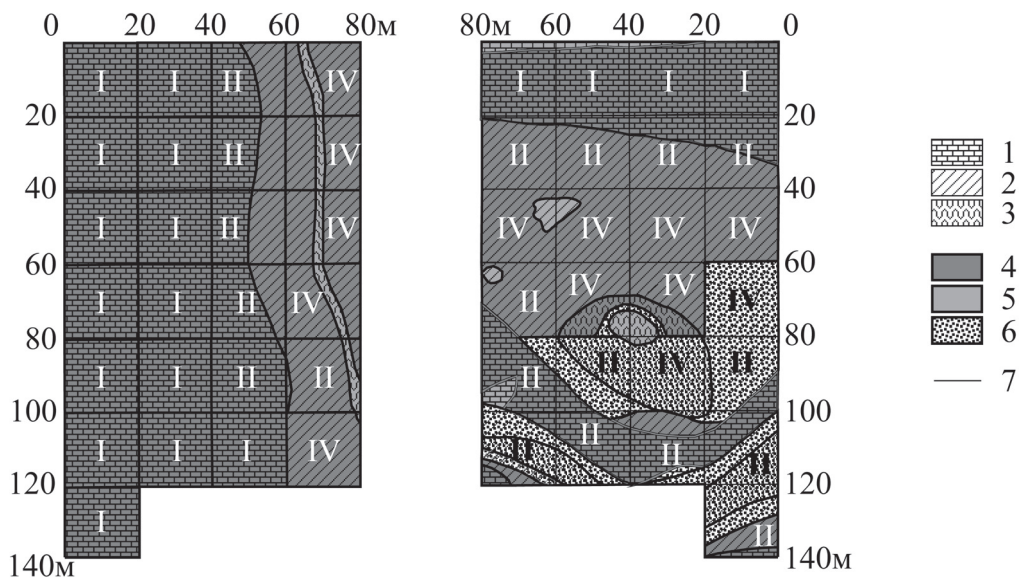


Рис. 5.7. Гетерогенность мезорельефа и ярусной структуры растительности в урочищах с темнохвойно-широколиственными лесами: А – план ВПП 12, Б – план ВПП 11. Местоположения: 1 – верхушки грив, 2 – склоны грив, 3 – днища межгривных понижений. Фитохоры: 4 – с сомкнутым пологом древостоя, 5 – под небольшими окнами в пологе древостоя, 6 – редколесья (пояснения о ярусной структуре и степени сомкнутости – в таблицах 3.3, 3.4). 7 – границы учетных квадратов. Римские цифры – номера вариантов комбинированного режима заливания и освещенности (см. таблицу 3.4) в соответствующих квадратах.

ка ГПЗ, жителя д. Шушьер В.М. Суворова (1994 г.), крупные толстые деревья клена служили материалом для кустарного изготовления охотничьих лыж, поэтому население деревень стихийно проводило выборочные приисковые рубки таких деревьев.

В некоторых случаях популяции клена на ВПП 10–12 достигают достаточно высокой плотности – их самоподдержание, видимо, обеспечивается способностью этого вида размножаться отводками (табл. 4.3). В частности, популяция на ВПП 10 (рис. 5.6, Е) выделяется среди других и высокой плотностью, и наиболее полным составом (включает группу  $v_2$ ). Перспективы этой популяции можно оценить как более благополучные.

Популяции вяза в темнохвойно-широколиственных лесах обычно характеризуются полным составом онтогенетическим составом (гистограммы Б на рисунках 5.4 и 5.5) и максимумом плотности в группах  $j$  и  $im_1$ , что можно рассматривать как показатели благополучия. Предпосылкой этого служит, видимо, интенсивная корнеотпрысковость вяза (табл. 4.3), о чем свидетельствует более высокая плотность группы  $im_1$ , чем группы  $j$  (она объясняется тем, что молодые растения вегетативного происхождения, получающие питание от родительских деревьев, развиваются ускоренно). Однако популяции

вяза уступают липе (гистограммы А на рисунках 5.4–5.6) по плотности – общей и генеративных групп. Наименее полночленный состав популяции и наименьшая плотность генеративных групп наблюдаются у вяза на ВПП 10 (рис. 5.6, В), где минимальна площадь среднепоемных местоположений и отсутствуют долгопоемные (табл. 5.1). Возможно, причина такого неблагоприятного состояния популяции заключается в том, что в этих условиях деревья темнохвойных видов, липы и клена наиболее равномерно размещены и создают затенение на ВПП, поэтому вяз находится под наиболее сильным давлением конкуренции. Довольно высокая теневыносливость вяза в виргинильном состоянии (табл. 4.1) позволяет подросту выживать при этом, но его дальнейшее развитие обычно затруднено.

## 5.2. Широколиственные леса

В составе урочищ с преобладанием широколиственных лесов, где были заложены ВПП 1–5, обычно велика доля участков с II–V вариантами комбинированного режима заливаний и освещенности (табл. 5.1, рис. 5.8). В двух урочищах в состав ВПП 4 (рис. 5.8, Б) и 5 были включены примыкающие к лесам участки кратко- и среднепоемных лугов (VII вариант комбинированного режима – см. таблицы 3.4 и 5.1), поскольку источниками диаспор при формировании на этих лугах новых популяционных локусов лесообразующих видов служили генеративные деревья в лесах.

В широколиственных лесах поймы р. Большой Кокшаги липа доминирует (гистограммы А на рисунках 5.9–5.13), как и в темнохвойно-широколиственных. Ее популяции – почти полночленные по онтогенетическому составу, за исключением отсутствия групп  $g_3$  и  $s$ , что указывает на прошлые нарушения непрерывности онтогенетического развития деревьев и оборота поколений в популяциях и может быть следствием хозяйственной деятельности (см. ниже).

Но в настоящее время нет препятствий для полноценного развития деревьев липы, и ее популяции благополучно самоподдерживаются. Об этом свидетельствуют: присутствие всех остальных онтогенетических групп, максимальная среди них плотность у групп  $j$  и  $im_1$  и высокая плотность группы  $v_1$  (выше, чем у генеративных групп), большое количество растений с нормальным уровнем жизненности в этих и в более старших группах. Очень характерно, что именно виргинильные растения липы чаще всего массово занимают пространство под окнами, возникающими в пологе леса. Вероятно, этому способствует интенсивное вегетативное размножение липы, поскольку в литературе приводятся сведения, что в природных популяциях оно преобладает над семенным (Диагнозы..., 1989). Липа не только теневынослива, но и довольно светолюбива (табл. 4.1), поэтому растения, развивающиеся в окнах, имеют хорошие перспективы удержать господство в этих участках, быстро переходя в генеративное состояние.

Как обсуждалось в разделе 5.1, липе, видимо, благоприятствует отсутствие в лесах поймы р. Большой Кокшаги лещины и клена – теневыносливых видов,

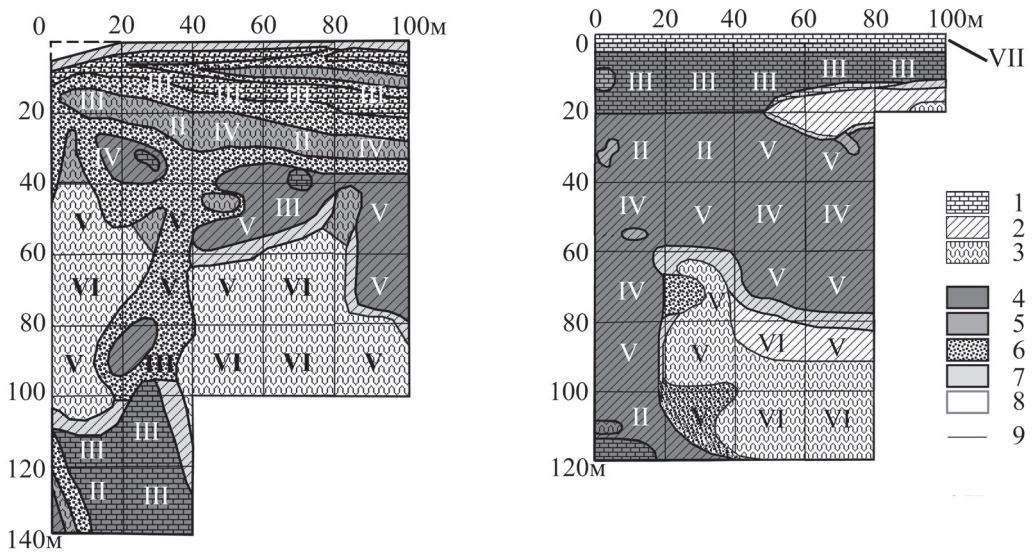


Рис. 5.8. Гетерогенность мезорельефа и ярусной структуры растительности в урочищах с широколиственными лесами: А – план ВПП 3, Б – план ВПП 4. Местоположения: 1 – верхушки грив, 2 – склоны грив, 3 – днища межгривных понижений. Фитохоры: 4 – с сомкнутым пологом древостоя, 5 – под небольшими окнами в пологе древостоя, 6 – редколесья, 7 – опушки крупных окон, 8 – крупные окна (пояснения о ярусной структуре и степени сомкнутости – в таблицах 3.3, 3.4). 9 – границы учетных квадратов. Римские цифры – номера вариантов комбинированного режима заливания и освещенности (см. таблицу 3.4) в соответствующих квадратах. На плане А пунктирная линия показывает, где проходила бы граница квадрата, если бы там не было обрыва берега.

которые могли бы интенсивно размножаться под пологом, успешно внедряться в пространство под окнами и там конкурировать с липой за свет, как это наблюдается в других подтаежных темнохвойно-широколиственных лесах Европейской России (Букштынов, 1982; Абатуров, Меланходин, 2004).

Что касается семенного размножения липы в широколиственных лесах поймы р. Большой Кокшаги, то нередко здесь можно наблюдать довольно высокую плотность проростков (гистограммы А на рисунках 5.10, 5.12 и 5.13); их появлению должно благоприятствовать отсутствие опада, а кроме того, липа более обильно плодоносит в лесах с не очень сомкнутым пологом (Мурахтанов, 1981). Отсутствие проростков на некоторых ВПП в момент учета могло быть обусловлено межгодовыми флуктуациями плодоношения.

Признак влияния прошлой хозяйственной деятельности на обследованные широколиственные леса – частое присутствие в них генеративных деревьев осины (гистограммы З на рисунках 5.9 и 5.10, Ж на рисунках 5.11 и 5.12), хотя и в небольшом количестве. Именно осину можно рассматривать в качестве индикатора прошлых нарушений, поскольку она меньше, чем береза, приурочена



к местоположениям с долгопоемными опушками (табл. 4.2: варианты III и V). Преобладающий способ размножения осины – корнеотпрысковость, благодаря чему плотность  $j$  и  $im_1$  групп в ее популяциях всегда высокая; но дальнейшее развитие этих растений возможно только при очень сильной изреженности полога. В современных же условиях в большинстве урочищ со старовозрастными широколиственными лесами популяции осины характеризуются прерывистыми онтогенетическими спектрами, в которых почти или совсем не представлены группы  $im_2$ ,  $v_1$  и  $v_2$ .

У малочисленных популяций темнохвойных лесообразователей – ели (гистограммы Г на рисунках 5.9-5.12) и пихты (гистограммы Д на рисунках 5.9–5.11) – в широколиственных лесах поймы р. Большой Кокшаги онтогенетический состав сильно варьирует, но всегда неполночленный: в нем отсутствуют группы  $g_3$  и  $s$ , а также  $p$ . Часто отсутствует группа  $g_2$  или же она имеет очень низкую плотность, причем представлена деревьями низкой жизненности. Вместе с тем, в некоторых урочищах с широколиственными лесами (например, на ВПП 1) были отмечены единичные пни, оставшиеся от срубленных елей диаметром 70–80 см в основании, или единичные буреломные пни и валеж от аналогичных елей. Эти факты свидетельствуют, что в таких урочищах ранее было возможно благополучное онтогенетическое развитие деревьев темнохвойных видов. В настоящее же время характерная особенность популяций ели и пихты – низкая плотность виргинильных групп (намного уступающая липе и вязу). Видимо, не происходит регулярного пополнения группы  $v_1$ , так как в большинстве популяций ее плотность меньше, чем у группы  $g_1$  (исключение наблюдается только на ВПП 3 – рис. 5.11, Г, Д).

Отсутствие проростков в современных популяциях ели и пихты можно рассматривать как следствие межгодовых флуктуаций семеношения – в тех случаях, когда в популяции представлена группа  $j$ . Но в некоторых популяциях она тоже отсутствует, что свидетельствует о наличии продолжительно действующих факторов, затрудняющих семенное размножение. Не очевидно, является ли таким фактором режим заливания: некоторые из полученных результатов не согласуются с таким предположением. Например, на ВПП 1 и 2 не очень мала площадь, занимаемая I и II вариантами режима (табл. 5.1), а при этом группа  $j$  представлена у одного темнохвойного вида и отсутствует у другого (рис. 5.9, Г, Д; рис. 5.10, Г, Д), тогда как на ВПП 3, где краткопоемных местоположений мало, группа  $j$  представлена сразу у обоих темнохвойных видов (рис. 5.11, Г, Д). Можно связывать интенсивность семенного размножения с плотностью генеративных групп в составе популяций, хотя отдельные примеры несоответствия есть и в этом случае (рис. 5.9, Г).

В целом, можно заключить, что в урочищах с широколиственными лесами есть условия для произрастания темнохвойных видов, но современное состояние большинства их популяций неблагоприятно – под влиянием комбинированного воздействия различных факторов на деревья, которые (при отсутствии такого воздействия) находились бы сейчас в онтогенетических состояниях  $g_2$ ,  $g_3$  и  $s$ . Возобновительные процессы в этих популяциях тоже регулируются воз-

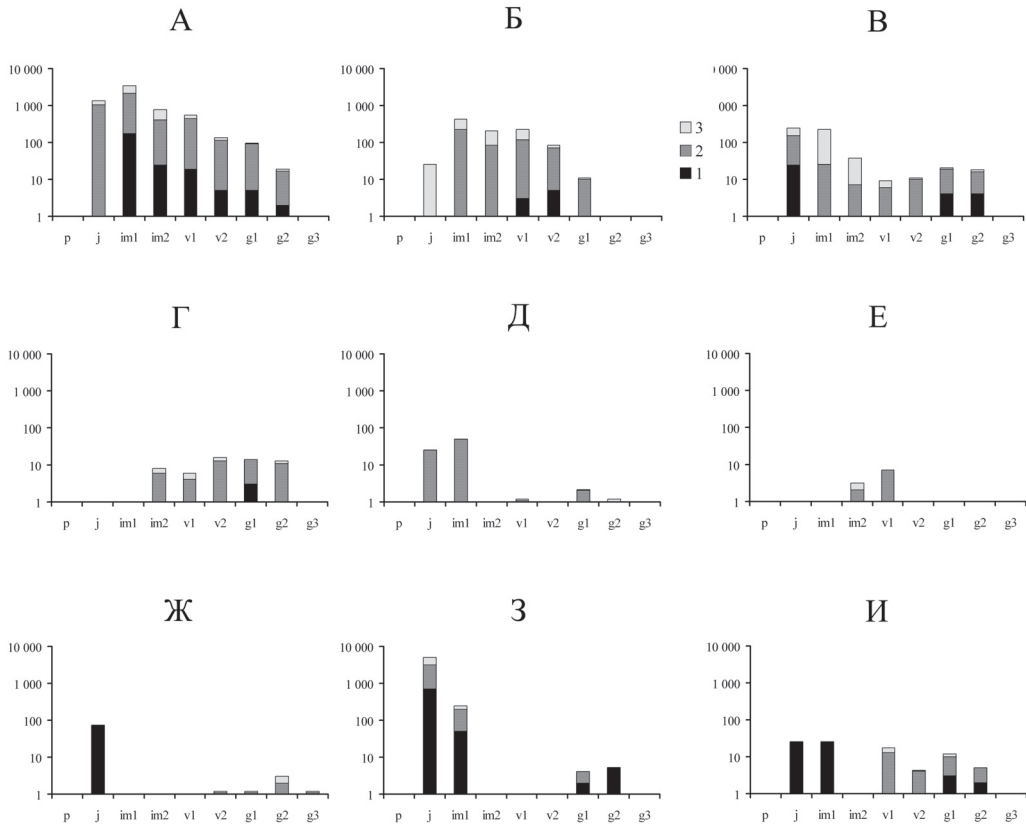


Рис. 5.9. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 2 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен, Ж – береза, З – осина, И – ольха. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

действием локально сложившихся комбинаций различных факторов, но для детального анализа такой регуляции пока еще недостаточно данных.

Дуб в широколиственных лесах поймы р. Большой Кокшаги (гистограммы В на рисунках 5.9–5.13) сформировал популяции, в составе которых отсутствует группа  $s$  и чаще всего отсутствует также группа  $g_3$ , что свидетельствует о нарушении непрерывности развития деревьев какими-то факторами, действовавшими в прошлом (вероятнее всего – хозяйственной деятельностью). При этом в современных популяциях представлены группы  $g_2$  и (почти всегда)  $g_1$ , которые нередко включают деревья с нормальным уровнем жизненности, хотя плотность этих групп у дуба – меньше, чем у аналогичных групп в составе популяций липы (гистограммы А там же). По набору и плотности прегенеративных групп современные онтогенетические спектры сильно варьируют у популяций дуба, но максимум плотности в них обычно приходится на группы  $j$  или  $im_1$ , что отражает достаточно высокую интенсивность семенного размножения.

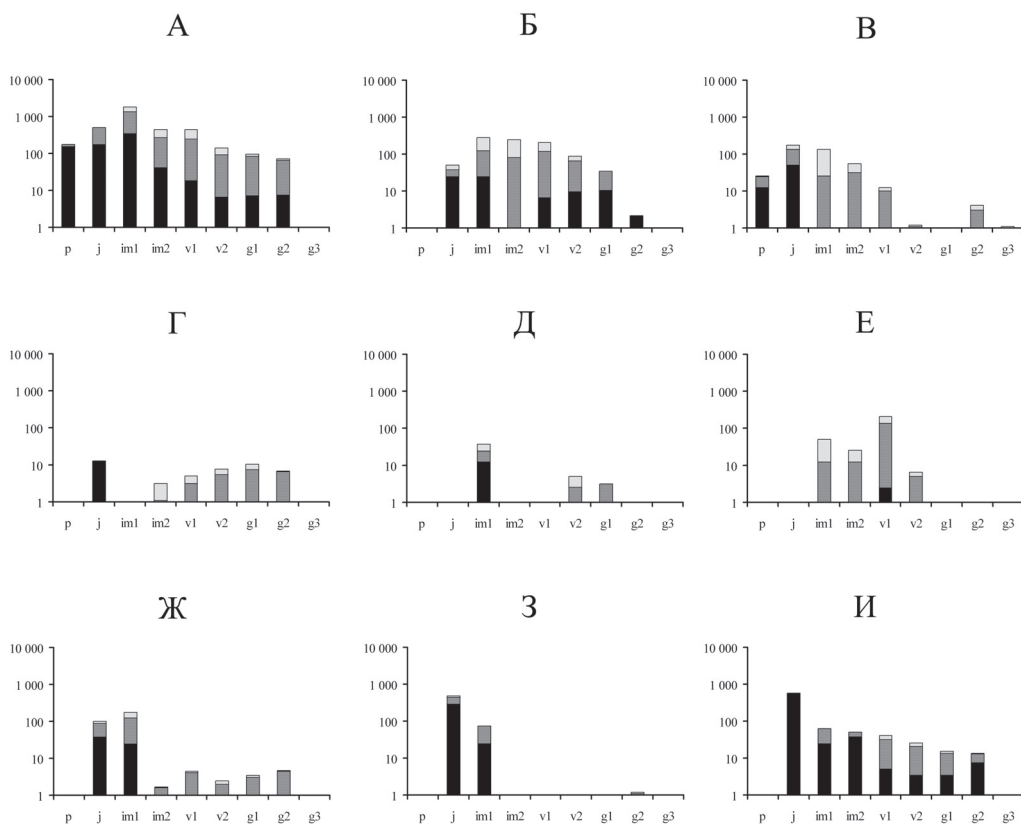


Рис. 5.10. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 1 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – клен, Ж – береза, З – осина, И – ольха. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

(Группа *p* не была выявлена в составе некоторых популяций, но это может быть обусловлено либо неурожаем желудей в отдельные годы, либо тем, что к моменту учета проростки уже перешли в *j* состояние. Порослеобразование у дуба ни разу не было отмечено в ходе исследований в пойме р. Большой Кокшаги.)

При этом часто в исследованных популяциях дуба слабо пополняется группа *v*<sub>1</sub>, о чем свидетельствует то, что ее плотность ниже, чем у генеративных групп. Это закономерно, так как обусловлено слабой теневыносливостью дуба в прегенеративных состояниях (табл. 4.1). Вместе с тем, характерное исключение из такой тенденции наблюдается на ВПП 4 (рис. 5.12, В; рис. 5.8, Б), которая включала опушку, выходящую на высокий подмываемый берег русла и примыкающий участок луга, то есть территории, где режим освещенности благоприятен для массового развития подроста дуба до виргинильных состояний. В этом случае популяция дуба – наиболее благополучная из всех исследованных, судя по ее онтогенетическому спектру, выявленному в учете. Можно отметить, что ранее описанная в пойме р. Большой Кокшаги популяция дуба с

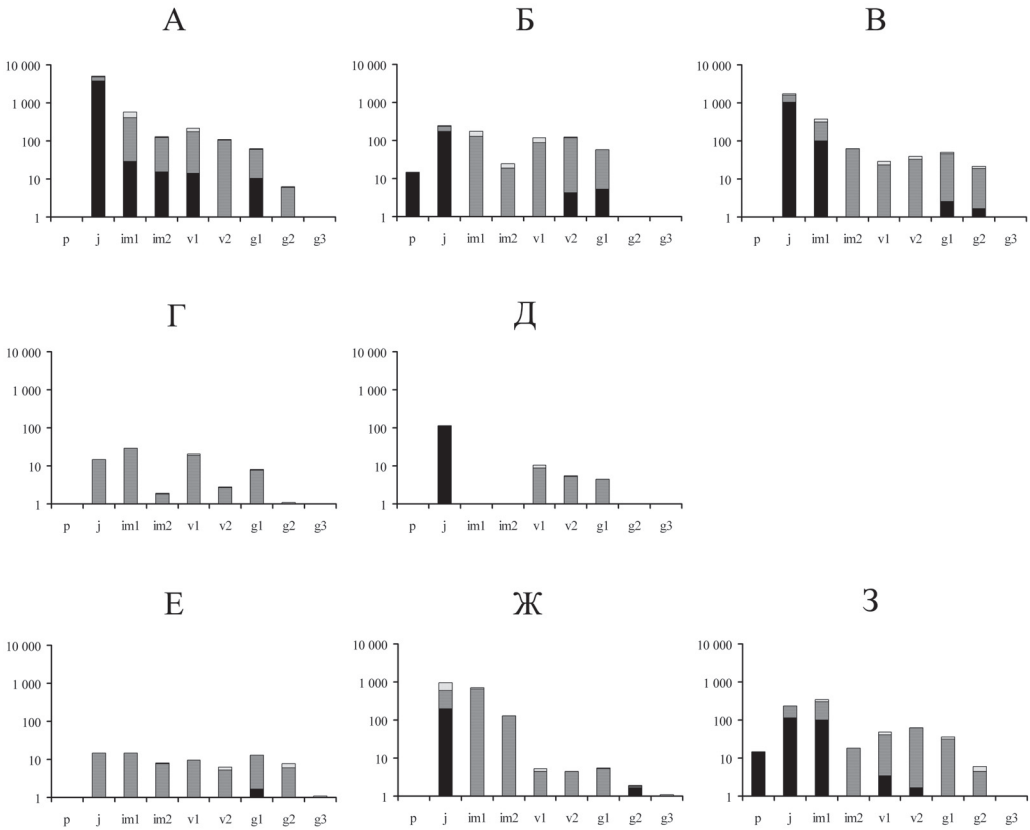


Рис. 5.11. Спектры популяций лесобразующих видов на ВПП 3 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – пихта, Е – береза, Ж – осина, З – ольха. Популяция клена представлена единичными особями в состояниях  $v_1$  и  $v_2$ , имеющими нормальную жизненность. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

полноценным онтогенетическим составом и максимумом плотности в младших онтогенетических группах (Евстигнеев и др., 1993) тоже сформировалась в похожих условиях (в узком меандре, окаймленном старицей).

Однако даже при наличии в урочище прирусловых опушек далеко не все популяции смогли достичь такой же степени благополучия к моменту проведения исследований, как показали результаты учета на ВПП 3 (рис. 5.11, В; рис. 5.8, А) и ВПП 5 (рис. 5.13, В). Плотность группы  $v_1$  в составе популяций дуба зависит от протяженности таких опушек, а также от продолжительности периода, в течение которого на примыкающих лугах не проводилась хозяйственная деятельность (еще до организации ГПЗ она была локально ослаблена в разной степени). Кроме того, на прирусловых опушках на динамику популяций дуба дополнительно влияет, повышая их неустойчивость, такой фактор как деятельность бобров (*Castor* sp.), которые могут массово уничтожать древесную растительность. Например, поблизости от ВПП 4 были отмечены

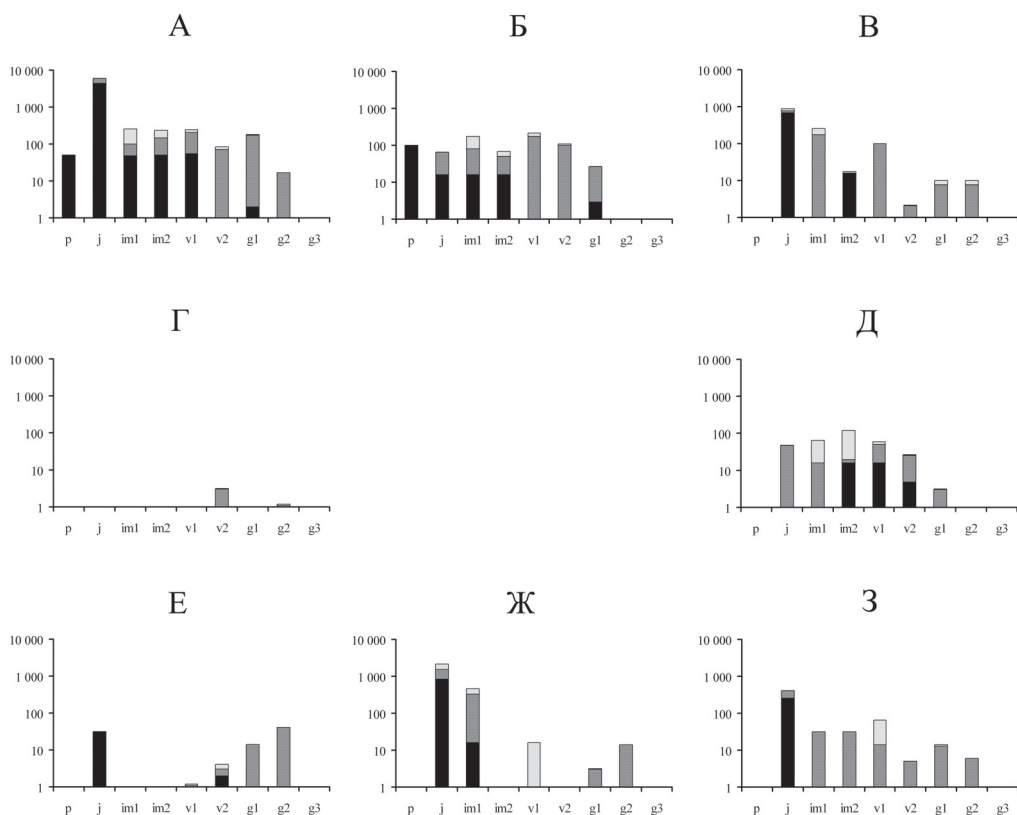


Рис. 5.12. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 4 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – ель, Д – клен, Е – береза, Ж – осина, З – ольха. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

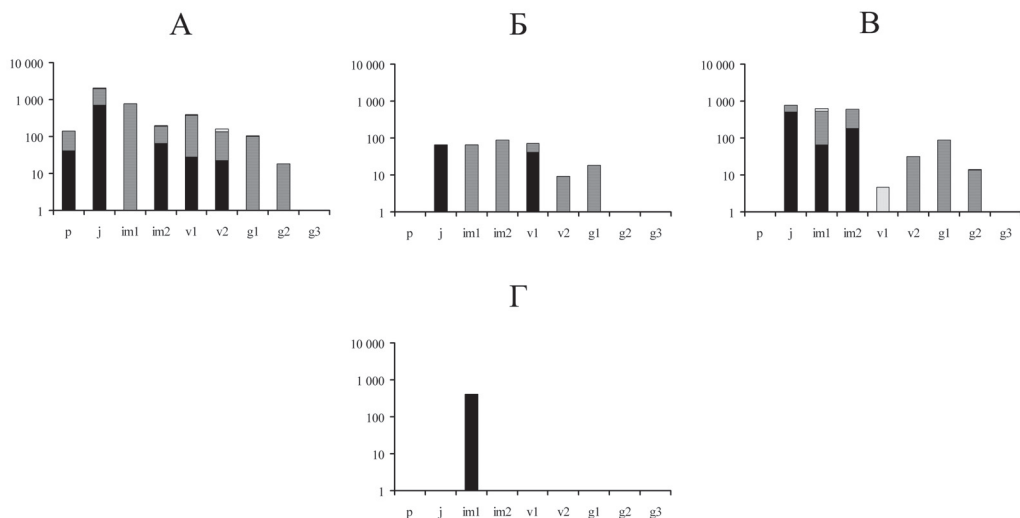


Рис. 5.13. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 5 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – липа, Б – вяз, В – дуб, Г – береза. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

поваленные бобрами  $v_2$  и  $g_1$  деревья дуба на подмываемом берегу, в котором устроены бобровые норы.

Таким образом, в исследованных широколиственных лесах у большинства популяций дуба состояние, оцениваемое по набору и плотности прегенеративных и генеративных групп, лучше, чем у ели и пихты, но хуже, чем у липы. По тем же критериям их состояние здесь лучше, чем в темнохвойно-широколиственных лесах. Но самоподдержание популяций дуба в присутствии других лесообразователей (особенно – беспрепятственно размножающихся популяций липы) все же недостаточно надежно и очень сильно зависит от количества и долговечности его генеративных деревьев.

Как можно заключить по результатам учетов на ВПП 1 (рис. 5.10, В) и ВПП 3 (рис. 5.11, В), средне- и краткопоемные прирусловые опушки больше благоприятствуют повышению плотности группы  $v_1$  в популяциях дуба, чем большая площадь опушек, расположенных на долгопоемных склонах в межгрядные понижения центральной поймы (табл. 5.1).

Это объясняется тем, что на днищах и склонах межгрядных понижений обычно формируются популяционные локусы ольхи (гистограммы И на рисунках 5.9 и 5.10, З на рисунках 5.11 и 5.12) или березы (гистограммы Ж на рисунках 5.9 и 5.10, Е на рисунках 5.11 и 5.12). Оба вида характеризуются ярко выраженным проявлением свойств R-стратегии, в том числе – быстрым онтогенетическим развитием при наличии достаточного количества света. Поэтому в составе локусов, сформировавшихся на долгопоемных местоположениях, растения березы и ольхи быстро развиваются в виргинильные и генеративные деревья, после чего создают затенение опушек на склонах – хотя и частичное, но уже препятствующее быстрому развитию дуба. У обоих этих мелколиственных видов виргинильные и генеративные локусы обычно разобщены на территории урочища, но общий набор онтогенетических групп в составе популяций (в целом по урочищу) получается довольно полный. При этом общая плотность популяций – низкая. В случаях, когда сформирован максимум плотности в  $j$  и  $it_1$  группах, это достигается преимущественно за счет вегетативного размножения, и такое потомство недолговечно (так как затенено родительскими деревьями). Самоподдержание же обеспечивается единичными потомками семенного происхождения, которые путем анемохории попадают на подходящий для поселения субстрат, расположенный на некотором удалении от родительских деревьев. Там эти растения березы и ольхи развиваются при благоприятном режиме освещенности: полог крон над долгопоемными и особо долгопоемными местоположениями не сомкнут, так как ни один лесообразователь не может полностью занять всю их площадь.

Повысить плотность популяций в урочищах со старовозрастными пойменными лесами, поселяясь на средне- и краткопоемных местоположениях, светолюбивые мелколиственные виды не могут: там для их развития недостаточна площадь современных окон в пологе, сформированном широколиственными видами. В пойме р. Большой Кокшаги есть урочища с мезофитными мелколиственными лесами (в составе ГПЗ они занимают менее 1%: План..., 1994, Кор-

неев и др., 2011), но это – результат проведения сплошных рубок во второй половине XX века.

У вяза онтогенетические спектры популяций в широколиственных лесах чаще всего не включают группу  $g_2$  (гистограммы Б на рисунках 5.9 и 5.11–5.13) – это свидетельствует, что уже в течение некоторого времени есть препятствия для непрерывного развития деревьев. По общей плотности популяций и отдельных онтогенетических групп в их составе вяз везде уступает липе (хотя при этом обычно превосходит все остальные виды). Таким образом, несмотря на устойчивость вяза к продолжительному заливанию (табл. 4.1) и выявленное повышение частоты встречаемости его генеративных деревьев на склоновых местоположениях (особенно при наличии подсветки из окон – варианты III и V в табл. 4.2), его популяции не вполне благополучны в урочищах, где преобладают такие варианты режима. Можно связывать это с поражением голландской болезнью ильмовых, которое массово распространено у вяза в пойме р. Большой Кокшаги (симптомы – усыхание частей кроны и обильное выделение жидкости из ствола в тех его участках, где повреждена кора). Возможно, в условиях долгопоемного заливания заболевание создает для деревьев дополнительный стресс, что препятствует их полноценному развитию. Этот фактор представляется более вероятным, чем влияние последствий прошлой хозяйственной деятельности. Если бы она была основной причиной, то к настоящему времени группа  $g_2$  уже восстановилась бы в составе популяции, поскольку деревьям вяза, даже при пониженной жизнеспособности, для достижения этого онтогенетического состояния нередко требуется меньше времени и ресурсов, чем другим видам – например, липе и дубу (табл. 4.1; рис. 4.1, А, Б).

Проростки вяза были выявлены не во всех популяциях; одной из причин этого может быть проведение учета в августе, когда они могут уже успеть перейти в ювенильное состояние. Однако характерно, что плотность младших онтогенетических групп  $j$  и  $im_1$  в современных популяциях вяза не превышает плотности виргинильных групп. По-видимому, это – признак не только невысокой интенсивности семенного размножения, но и следствие преобладания в популяциях вегетативного размножения (корнеотпрысковости) и ускоренного развития (быстрого перехода в состояния  $im_2$  и  $v_1$ ) потомков, имеющих вегетативное происхождение. В целом, популяции вяза обновляются достаточно интенсивно, судя по тому, что в них у группы  $v_1$  плотность выше, чем у группы  $g_1$ . Можно также отметить, в связи с обсуждением факторов, регулирующих динамику вяза, что при обследовании поймы р. Большой Кокшаги были выявлены случаи уничтожения его виргинильного подростка бобрами на долгопоемных опушках старичных водоемов.

Большинство популяций клена в широколиственных лесах поймы р. Большой Кокшаги, как и в темнохвойно-широколиственных (см. раздел 5.1), характеризуется низкой плотностью (в целом и у отдельных онтогенетических групп) и отсутствием генеративных деревьев в составе (гистограммы Е на рисунках 5.9 и 5.10; примечание к рисунку 5.11), хотя локально встречаются исключения (рис. 5.12, Д). В литературе приводятся сведения о том, что популяции клена

способны самоподдерживаться исключительно за счет вегетативного размножения (Карпов, 1969), но это резко ограничивает возможности вида расширить заселенную территорию и повысить встречаемость, которая в настоящее время намного ниже, чем у остальных лесообразователей (табл. 4.2). Для последних благоприятно угнетенное состояние популяций клена, поскольку при беспрепятственном размножении этот вид становится доминантом сначала в подросте, а потом и в древостое (Букштынов, 1982; Абатуров, Меланхолин, 2004), благодаря своей теневыносливости и одновременной способности очень эффективно использовать свет при возникновении окон в пологе (табл. 4.1).

Как обсуждалось в разделе 5.1, слабая морозоустойчивость клена – более вероятная причина угнетенного состояния его популяций в пойме р. Большой Кокшаги, чем слабая устойчивость к заливанию (табл. 4.1) – судя по низкой встречаемости генеративных деревьев клена даже на краткопоемных местоположениях (табл. 4.2: вариант I). Сопоставляя структуру гетерогенности на ВПП 1-5 (табл. 5.1) с составом популяций клена на них, тоже можно заключить, что не только заливание регулирует эти популяции. Например, наиболее благополучная (по критериям онтогенетического состава и плотности) популяция клена сформировалась к настоящему времени на ВПП 4 (рис. 5.12, Д), где площадь краткопоемных местоположений (I и II варианты комбинированного режима) относительно невелика. Тогда как на ВПП 5, где краткопоемных местоположений много, клен не произрастает. Если основной фактор, регулирующий популяции клена, – это экстремально низкие зимние температуры, то выявленное в некоторых случаях современное нормальное состояние популяций клена может оказаться недолговечным (периодически генеративные деревья будут снова вымерзать), то есть бурное расселение и рост плотности популяций клена не очень вероятны в перспективе. В таком случае в большинстве урочищ поймы клен не станет серьезным конкурентом другим лесообразователям, особенно липе и вязу.

### 5.3. Луга после прекращения сенокосения

В ходе учетов, проведенных в 2003 г., было отмечено внедрение на луга нескольких лесообразующих видов (рис. 5.14–5.17). С наибольшим постоянством в таких условиях встречается дуб, в ряде случаев – вяз и липа, иногда – осина, ива козья (Браславская, 2013а).

Состояние популяций дуба на лугах (гистограммы А на рисунках 5.14–5.17) представляет особый интерес для оценки перспектив этого вида в ландшафте поймы, так как в лесах его подрост сталкивается с препятствиями для развития (см. выше), что обусловлено низкой теневыносливостью дуба (табл. 4.1), недостаточным количеством подходящих для его развития крупных окон в пологе леса и быстрым заселением долгопоемных крупных окон пионерными видами (ольхой, березой). В результате этого в лесах плотность групп  $im_2$  и  $v_1$  у дуба на порядок меньше, чем у липы и вяза (рис. 5.4–5.6 и 5.9–5.13), а в некоторых случаях – меньше, чем у пихты и ели (рис. 5.5), то есть в обозримой перспекти-



ве фитоценотические позиции дуба не будут улучшаться. На лугах плотность популяционных локусов дуба, сформированных онтогенетическими группами  $im_1$  и  $im_2$ , в 2003 г. была сопоставима с плотностью этих групп в лесах (растений в виргинильном состоянии еще не было, потому что прошло недостаточно времени для их развития с момента поселения дуба). Но при этом в условиях свободного роста у молодых растений дуба гораздо лучше перспективы выживания и развития. Например, во время маршрутного обследования тех же лугов в 2012 г. было отмечено формирование желудей на нижних ветках кроны у дуба, который по морфологическим признакам относился к онтогенетическому состоянию  $v_1$  (нормальный уровень жизненности) и имел календарный возраст не более 20 лет (скорее всего – даже меньше, так как возраст был определен по числу приростов ствола в высоту и без учета способности дуба формировать по 2 прироста в год). Столь же раннее, в условиях свободного роста, вступление дуба в генеративное состояние описано и в литературе (Лосицкий, 1981; Рысин, Рысина, 1990).

Популяционные локусы дуба формируются на бывших сенокосах, вероятно, в результате переноса желудей мышевидными грызунами, потому что сойка избегает делать кладовки желудей на лугах, как показало исследование ее запасающей деятельности в сходных с Марийским полесьем ландшафтных условиях (пойма р. Неруссы в Неруссо-Деснянском полесье на территории заповедника «Брянский лес») (Евстигнеев и др., 2018). Не исключен также гидрохорный занос на луга желудей, перезимовавших на дереве и опавших весной (табл. 4.3) до или во время периода половодья.

При прорастании семян дуба на лугах проросткам и имматурным растениям необходимо выдержать затенение, создаваемое травостоем; учитывая светолюбие дуба, не совсем очевидно, как им это удастся (причем массово). Известно, что в первые годы жизни растения дуба наращивают корневую систему быстрее, чем систему надземных побегов, а позже соотношение скорости роста меняется (Рысин, Рысина, 1990). Наличие подготовленной корневой системы дает возможность резко ускорить рост главной оси (ствола) имматурного растения и, благодаря этому, быстро вынести листовую поверхность из-под полога травостоя (Evstigneev, Korotkov, 2016). Тем не менее, требуется специальное изучение физиологии и морфогенеза подростка дуба, который развивается в окружении густого травостоя.

Остальные лесообразующие виды отстают от дуба по темпам заселения лугов. Липа на бывших сенокосах чаще всего была представлена проростками (гистограммы Б на рисунках 5.14, 5.15 и 5.17), в одном случае – также  $im_1$  растениями. Диссеминация липы на луга путем баро- или анемохории маловероятна: отмечено, что в крылатках, зацепившихся за траву, семена высушаются и быстро теряют всхожесть (Мурахтанов, 1981). Можно предполагать для этого вида, как и для дуба, перенос плодов на луга мышевидными грызунами. Гидрохория как способ диссеминации на луга теоретически возможна, так как опавшие осенью семена липы погружаются в покой и прорастают уже поздней весной следующего года (табл. 4.3), а в промежутке могут быть перенесены водой; однако при

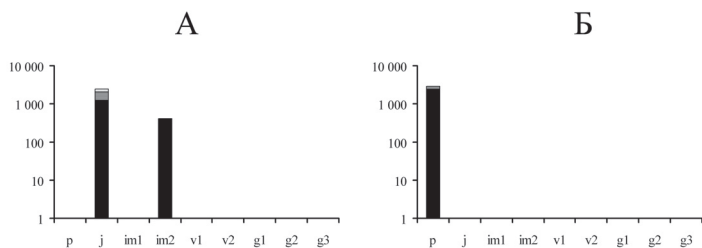


Рис. 5.14. Спектры популяций лесобразующих видов на ВПП 6 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – дуб, Б – липа. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

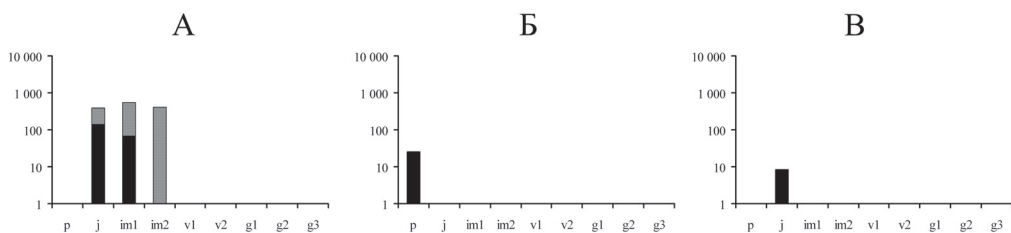


Рис. 5.15. Спектры популяций лесобразующих видов на ВПП 7 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – дуб, Б – липа, В – вяз. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

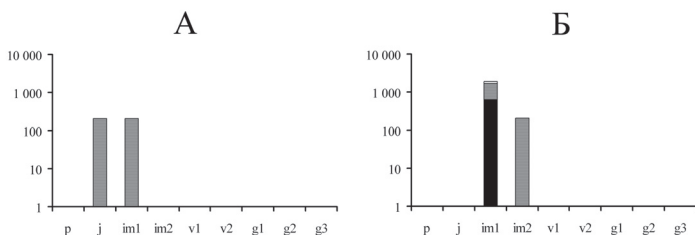


Рис. 5.16. Спектры популяций лесобразующих видов на ВПП 8 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – дуб, Б – осина. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

таким способом тоже велика вероятность, что крылатки или даже лишившиеся крылаток орешки запутаются в траве и не достигнут почвы.

Внедрение вяза на луга (гистограммы В на рисунках 5.15 и 5.17) было отмечено реже, чем у липы. Немногочисленные виргинильные растения были отмечены на той же ВПП 9 (рис. 5.17), где присутствовали иммаурные растения липы, поэтому можно предположить, что те и другие имеют вегетативное происхождение – сформировались из подземных органов липы и вяза, оставшихся в верхнем горизонте почвы при расчистке участка от леса под сенокос. Отмечен-

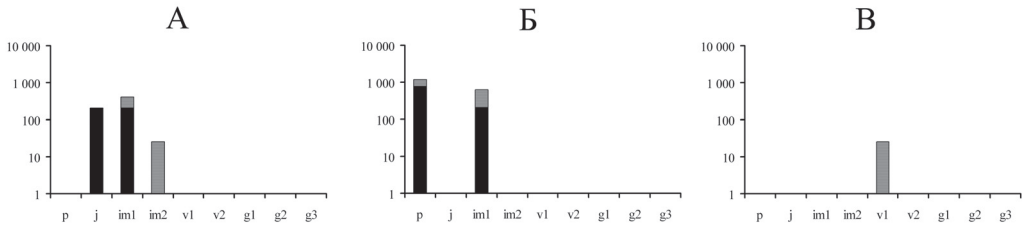


Рис. 5.17. Спектры популяций лесообразующих видов на ВПП 9 по плотности (шт./га) онтогенетических групп. А – дуб, Б – липа, В – вяз. Обозначения осей и цветов на гистограммах – см. на рисунке 5.1.

ный на бывшем сенокосе иматурный локус осины (рис. 5.16, Б) определенно имел вегетативное происхождение: ВПП 8 была заложена на расстоянии приблизительно 15 м от опушки леса, в древостое которого присутствовала осина.

Внедрение березы на бывшие сенокосы не было выявлено в ходе учетов 2003 г., а во время маршрутного обследования в том же году было отмечено только 1 дерево в состоянии  $v_1$  – на территории жилого кордона Шимаево. Как анемохорный вид с мелкими плодами, береза для поселения нуждается в свободных от задернения участках почвы. Они возникают в результате либо хозяйственной деятельности, либо жизнедеятельности позвоночных землероев, особенно кабанов (*Sus scrofa* L.); в условиях заповедного режима второй фактор становится основным для появления субстрата, на котором может поселиться береза. При обследовании бывших сенокосов в пойме р. Большой Кокшаги в 2003 г. порою кабанов не были отмечены совсем – ни на ВПП, ни за их пределами. По данным мониторинга популяции кабана в ГПЗ «Большая Кокшага», в начале 2000-х годов ее численность была невелика – не более 50 голов на всей территории. При этом пойменные луга – это тип угодий, который в ГПЗ «Большая Кокшага» кабаны в течение всего года посещают значительно реже, чем пойменные и водораздельные леса (Корнеев и др., 2011). То есть в период исследований условия для поселения березы на бывших пойменных сенокосах не были благоприятными (создавалось мало порою), но и повышение численности кабанов не обязательно должно способствовать массовому появлению там подростка березы.

Во всяком случае, к моменту проведения исследований дуб в условиях заповедного режима значительно опередил остальных лесообразователей по темпам внедрения на бывшие пойменные сенокосы и не имел фитоценологических препятствий (конкурентов) для развития взрослых деревьев. В результате этого обозначилась перспектива формирования на месте лугов вторичных лесов или редколесий с преобладанием дуба в древостое. Фактором, тормозящим этот процесс, может стать только жизнедеятельность бобров. После смыкания полога крон дуба и обусловленного этим снижения проективного покрытия травостоя может ускориться внедрение теневыносливых лесообразователей (Евстигнеев, 2010).

Проведенные исследования показали, что в современных старовозрастных лесах поймы р. Большой Кокшаги популяционная жизнь лесообразующих видов регулируется комплексом экологических факторов, среди которых режим заливаний имеет определенное значение, но не является основным лимитирующим для большинства этих видов, в том числе – для липы (самого многочисленного лесообразователя в настоящее время). Такое относительно слабое влияние режима заливаний на пойменные леса можно объяснять тем, что Большая Кокшага – средняя, а не крупная река. Не сильное воздействие заливаний – одна из причин достаточно высокого видового разнообразия лесообразователей, по сравнению с другими поймами равнинных рек в полосах подтаежных и южнотаежных лесов Европейской России (Липатова, 1980).

Структура популяций лесообразующих видов регулируется, в комбинации с заливанием, такими факторами как режим освещенности, погодноклиматические условия, воздействия консортов – патогенов и фитофагов. В свою очередь, режим освещенности складывается в результате взаимодействия нескольких факторов: структуры флювиального мезорельефа, хозяйственной деятельности, биологических свойств (популяционных стратегий) самих лесообразователей. Причем прослеживается влияние не только современного действия этих факторов, но и последствий от действия некоторых из них – рубок, расчисток поймы под сенокосы, экстремальных зимних температур, а также, возможно, охоты на крупных фитофагов (особенно бобров) – в прошлом, десятилетия назад.

Признаки демографической устойчивости проявляют те популяции, которые в условиях воздействия той или иной локальной комбинации факторов наиболее толерантны к самому экстремальному из них. Некоторые показательные примеры, выявленные в ходе исследования: заселение долгопоемных межгривных понижениях ольхой и березой, господство липы в древостое и подросте на большинстве кратко- и среднепоемных местоположений. Можно отнести к этому же ряду примеров и поселение дуба на лугах благодаря повышенной способности внедряться в травостой и развиваться в его окружении (хотя в настоящее время стабилизация популяций еще не наблюдается, а в принципе такой способ самоподдержания полностью зависит от регулярности внешних воздействий, формирующих подходящие для заселения участки).

Относительно видов, для которых в настоящее время не были обнаружены условия, где они проявляют себя как наиболее толерантные и достигают демографической устойчивости, можно предполагать, что такие условия существовали в прошлом: например, что были факторы, благоприятствовавшие более интенсивному размножению темнохвойных видов и массовому развитию их взрослых деревьев. Или же что у таких видов состояние и динамика каждой современной популяции – случайный результат реакции на локальную комбинацию внешних воздействий (включая наличие/отсутствие ряда сильных конкурентов в силу каких-либо причин). Какие условия необходимы таким видам для стабилизации популяций – вопрос, который требует дальнейших исследований.

## Глава 6.

### Моделирование динамики популяций лесообразующих видов

Важная задача популяционных исследований – получать не только качественные выводы о динамике популяций, но и ее количественные оценки, а также определять условия применимости сделанных выводов. Математическое моделирование динамики популяций позволяет глубже обосновывать и уточнять теоретические многолетние прогнозы их состояния. Применение этого подхода возможно в тех случаях, когда за популяциями проведены повторные наблюдения через такие промежутки времени, в течение которых достаточно вероятны существенные изменения численности (плотности) или структуры: на основе результатов таких наблюдений проводится калибровка моделей – расчет их количественных параметров.

У лесообразующих видов, в силу большой продолжительности всего онтогенеза и отдельных его этапов, значимые изменения в популяциях занимают многие годы, поэтому исследователи сталкиваются с организационными сложностями при получении данных, которые могут служить основой для калибровки моделей популяционной динамики. Такое обстоятельство существенно ограничивает не только применение моделирования в исследованиях, но и в целом развитие популяционного подхода в изучении лесов.

Поэтому очень ценны те редкие случаи, когда данные прямых многолетних наблюдений были получены и могут быть вовлечены в анализ. Однако методика сбора этих данных может не обеспечивать настолько полную и подробную информацию, насколько это необходимо в модели; в такой ситуации необходимо искать источники адекватной дополнительной информации и, кроме того, адаптировать структуру модели к структуре и содержанию имеющихся фактических данных, чтобы они могли быть использованы с максимальной возможной отдачей.

Именно такая ситуация сложилась в настоящее время в популяционных исследованиях, которые проводятся в пойменных темнохвойно-широколиственных лесах ГПЗ «Большая Кокшага». С 1995 г. здесь на нескольких постоянных пробных площадях (ППП) проводятся наблюдения за динамикой древостоев сотрудником ГПЗ, кандидатом сельскохозяйственных наук А.В. Исаевым под руководством профессора Поволжского государственного технологического университета, доктора биологических наук Ю.П. Демакова. Опубликованные к настоящему времени результаты за 1995–2015 гг. (Исаев, Демаков, 2017) могут быть использованы в калибровке матричной модели динамики популяций (Динамическая..., 1974; Логофет, Уланова, 2017). Однако в модели требуется информация о численности (плотности) растений, которые находятся в младших онтогенетических состояниях, а их учеты не были проведены на ППП. При этом такая информация была получена в ходе популяционно-онтогенетических исследований на ВПП, заложенных в том же ландшафте и в сходных условиях (см. главы 3 и 5). Представляется полезной попытка объединить ре-

зультаты этих двух исследований, чтобы на основе комбинированного набора данных разработать и калибровать матричную модель динамики лесообразующих видов. Цель моделирования – выяснить, при каком соотношении демографических параметров (см. раздел 6.1) популяция лесообразующего вида будет находиться в состоянии динамического равновесия или расти и какую будет иметь структуру (соотношение между выделяемыми в составе популяции демографическими группами) в состоянии равновесия.

### 6.1. Общая характеристика модели

Имеющиеся результаты многолетних наблюдений Ю.П. Демакова и А.В. Исаева (табл. 6.1), позволяют разрабатывать модель, в которой онтоморфогенез дерева (счетной единицы) подразделен на 2 периода – I (начальный) и II (завершающий), – соответственно, структура моделируемой популяции включает 2 группы, а анализируемая матрица демографических переходов имеет структуру  $2 \times 2$ . Такое подразделение обусловлено особенностями методики многолетних наблюдений. В них учитывали только деревья с диаметром ствола 8 см и более, причем в цитируемой публикации результаты учетов представлены обобщенно для всей этой группы, размерный диапазон которой охватывает, согласно нашим оценкам (Браславская и др., 2011; см. Приложение 2), не только генеративные деревья, но и находящиеся в состоянии  $v_2$ . В связи с этим онтогенетические состояния от  $p$  до  $v_1$  включительно отнесены в модели к I периоду онтоморфогенеза, а древесные растения в этих состояниях – к I размерно-онтогенетической группе (далее в тексте такие растения собирательно обозначаются как «молодые», а I группа – как «молодая группа»). Состояния от  $v_2$  до  $s$  включительно отнесены в модели ко II периоду онтоморфогенеза, а древесные растения в этих состояниях – ко II размерно-онтогенетической группе (далее такие растения обозначаются как «взрослые», а II группа – как «взрослая группа»). Агрегация групп, из которых состоит популяция, в более крупные – методический прием, нередко применяемый в матричных моделях (Логофет, Уланова, 2017). При обсуждении результатов моделирования (раздел 6.4) будет рассмотрено, какое влияние на их интерпретацию оказывает выбранный способ подразделения онтогенеза и структуры популяции.

Принятый в модели шаг времени – 20 лет, поскольку именно для этого интервала Ю.П. Демаков и А.В. Исаев получили фактические данные о динамике популяций лесообразователей. Кроме того, этот интервал удобен тем, что характерная продолжительность некоторых онтогенетических состояний древесных видов примерно сопоставима с ним ( $im$ ) или примерно кратна ему ( $v, g_1, g_2$ ), как и общая продолжительность их жизни (Чистякова, 1979; Диагнозы..., 1989; Рысин, Рысина, 1990; Махатков, 1991; Леонова, 1999; Романовский, 2001). Однако, вследствие такой кратности, многие особи все еще остаются в прежнем онтогенетическом состоянии по прошествии одного 20-летнего интервала времени. При агрегации же нескольких онтогенетических стадий в обобщенные периоды тем более недостаточно 20 лет, чтобы перешли в следующую группу

Таблица 6.1. Результаты популяционных учетов лесобразующих видов на ППП в пойменных темнохвойно-широколиственных лесах заповедника «Большая Кокшага» (Исаев, Демаков, 2017: табл. 1, 2; рис. 2, 3), приведенные к форме параметров матричной модели динамики размножения

Демо-графич. группа	Виды						
	Характеристики групп в составе популяций	Дуб	Липа	Вяз	Ель	Пихта	Береза
ППП 1 (ельник с дубом черемухово-липовый; среднегодовалая продолжительность заливания – 16 дней)							
II (взрослые)	Средний календарный возраст (лет) в 1995 г.	120	48	38	93	79	?
	Плотность*						
	Произраставшие на ППП в 1995 г.	32	235	15	297	3	9
	Отмершие**	8	48	6	150	3	9
	Среднее в группе число (шт.) потомков 1 взрослого дерева, пополняющих I группу за 20 лет	нет данных					
I (молодые)	Плотность*						
	Произраставшие на ППП в 1995 г.	нет данных					
	Переведенные во II группу**	0	110	15	0	0	0
	Оставшиеся в I группе**	нет данных					
	Отмершие**	нет данных					
ППП 2 (липняк с дубом крапивный; среднегодовалая продолжительность заливания – 28 дней)							
II (взрослые)	Средний календарный возраст (лет) в 1995 г.	140	63	47	75	0	?
	Плотность*						
	Произраставшие на ППП в 1995 г.	50	525	66	22	0	9
	Отмершие**	30	70	7	4	0	9
	Среднее в группе число (шт.) потомков 1 взрослого дерева, пополняющих I группу за 20 лет	нет данных					
I (молодые)	Плотность*						
	Произраставшие на ППП в 1995 г.	нет данных					
	Переведенные во II группу**	20	120	98	0	0	0
	Оставшиеся в I группе**	нет данных					
	Отмершие**	нет данных					
Средние между ППП 1 и ППП 2 значения плотности*							
II (взрослые)	Учтенные в 1995 г.	41	380	41	160	2	9
	Отмершие**	19	59	7	77	2	9
I (молодые)	Переведенные во II группу**	10	115	57	0	0	0

Примечание. \*Плотность выражена в шт./га. \*\*По состоянию на 2015 г.

все особи, не отмершие за это время. Учесть в модели задержки особей в прежних состояниях позволяет использование матрицы Лефковича (Логофет, Уланова, 2017). В данном случае матрица Лефковича имеет вид

$$L = \begin{bmatrix} r_I & b_{II} \\ s_I & r_{II} \end{bmatrix} (6.1),$$

а ее элементами являются демографические параметры популяции:

$r_I$  – коэффициент задержки развития молодых особей за 1 принятый шаг времени, то есть доля особей I (молодой) группы, не отмерших за 20 лет, но и не перешедших за это время во II (взрослую) группу;

$s_I$  – коэффициент перехода молодых особей во взрослую группу за 1 шаг времени, то есть доля особей молодой группы, перешедших во взрослую группу в течение 20 лет;

$b_{II}$  – коэффициент репродукции взрослой особи за 1 шаг времени, то есть суммарная популяционная плотность появившихся в течение 20 лет всходов (растений в онтогенетическом состоянии  $p$ ), усредненная в пересчете на исходную (в начале данного шага) популяционную плотность взрослых особей;

$r_{II}$  – коэффициент задержки особей во взрослой группе более 1 шага времени, то есть доля взрослых особей, не отмерших за 20 лет.

Индикатором роста, равновесия или убывания популяции в матричных моделях служит доминантное собственное число матрицы  $L$  (обозначается  $\lambda_{max}$ ), рассчитываемое из ее элементов – демографических параметров популяции (Динамическая..., 1974; Логофет, Уланова, 2017).

Моделирование проведено для дуба, липы и вяза – тех видов, у которых в ходе многолетних наблюдений было зарегистрировано не только отмирание деревьев во взрослой группе, но также пополнение этой группы деревьями, перешедшими в нее из состава молодой группы (табл. 6.1). Ситуация, когда такого пополнения не бывает, не требует специального моделирования: ясно, что в долговременной перспективе популяция не сможет находиться в состоянии равновесия или расти. В ходе наблюдений на ППП такая ситуация пока что выявлена для березы (раннесукцессионного вида) и темнохвойных видов (позднесукцессионных). Для последних можно предположить, что такое состояние популяций не является типичным и в них все-таки могут быть зарегистрированы переходы из молодой группы во взрослую (при условии, что молодая группа в них представлена, о чем отсутствует информация в опубликованных данных). Если такие результаты будут получены, то для ели и пихты анализ динамики популяций тоже может быть проведен, хотя потребуются, видимо, задать в качестве шага модели более длительный интервал времени.

## 6.2. Калибровка параметров модели

Исследования Ю.П. Демакова и А.В. Исаева (2017) проводятся на ППП, которые заложены на относительно гомогенных по режиму заливания участ-



ках (по крайней мере, так они охарактеризованы в цитируемой публикации – см. табл. 6.1). Результаты же учетов на ВПП характеризуют, как было сказано в главах 3 и 5, плотность и состав популяций в пойменных урочищах, то есть на участках, которые гетерогенны по режиму заливания; при этом дуб, липа и вяз произрастают в них преимущественно на местоположениях с краткопоемным и среднепоемным режимом. Чтобы используемые в модели результаты учетов на ППП и на ВПП были лучше сопоставимы между собой в отношении экопической приуроченности, было проведено усреднение значений популяционной плотности дуба, липы и вяза между ППП 1 (режим заливания промежуточный между краткопоемным и среднепоемным) и ППП 2 (среднепоемный режим). Полученные средние значения (табл. 6.1) затем использовали в расчетах параметров модели.

В таблице 6.2 показаны данные о популяциях на ВПП, которые использованы в калибровке параметров  $b_{11}$  и  $s_1$  у каждого вида. Для этого были выбраны ВПП 1–5 и 10–12 (рис. 5.4–5.6 и 5.9–5.13), где в составе растительности преобладают леса и был проведен учет всех онтогенетических состояний, отнесенных к молодой группе ( $p, j, im_1, im_2, v_1$ ). При выборе данных для калибровки параметра  $s_1$  также учитывалось, что у вида на ВПП суммарная плотность  $v_1$  растений должна быть не меньше, чем средняя для 2-х ППП плотность его молодых деревьев, перешедших за период 1995–2015 гг. во взрослую группу (табл. 6.1).

*Таблица 6.2. Результаты популяционных учетов лесобразующих видов на ВПП (плотность групп в составе популяций – шт./га), приведенные к форме параметров матричной модели динамики*

Вид	Группы в составе популяций	№ ВПП								
		1	2	3	4	5	10	11	12	
Вяз	II (взрослые)	126,5	95,0	183,6	136,2	27,3	104,2	61,0	62,0	
	I (молодые)	776,0	884,0	571,4	621,8	286,8	177,1	1299,0	910,0	
	$v_1$ (все уровни жизненности)	205,0	226,0	116,4	214,4	71,8	77,1	96,0	44,0*	
	$p$ (все уровни жизненности)	0,0	0,0	14,4	100,0	0,0	0,0	0,0	120,0	
Дуб	II (взрослые)	6,5	50,0	110,3	21,7	131,8	2,1	69,0	24,0	
	I (молодые)	405,0	521,0	2234,0	1259,0	2000,0	808,4	706,0	1263,0	
	$v_1$ (все уровни жизненности)	12,5	9,0*	29,3	100,0	4,5*	41,7	3,0*	2,0*	
	$p$ (все уровни жизненности) и $j$ (нормальная жизненность)	75,0	25,0	1035,0	673,1	512,8	0,0	0,0	0,0	
Липа	II (взрослые)	309,0	250,0	176,7	285,3	281,7	262,6	421,0	436,0	
	I (молодые)	3395,0	6109,0	5915,0	6861,0	3572,0	9790,0	2344,0	2795,0	
	$v_1$ (все уровни жизненности)	446,5	550,0	211,3	248,0	395,5	685,5	153,0	190,0	
	$p$ (все уровни жизненности)	175,0	0,0	0,0	50,0	140,0	0,0	0,0	0,0	

Примечание. \*Значение меньше, чем средняя для этого вида плотность молодых растений, пополнивших взрослую группу (см. таблицу 6.1), поэтому все результаты учета вида на этой ВПП исключены из набора исходных данных для калибровки параметра  $s_1$ .

Из четырех демографических параметров модели два можно откалибровать непосредственно на основе имеющихся данных. Это, во-первых,  $r_{II}$ :

$$r_{II} = 1 - \frac{D_{II}}{N_{II}} = 1 - d_{II} \quad (6.2),$$

где  $N_{II}$  – популяционная плотность II (взрослой) группы в начале очередного шага времени,  $D_{II}$  – плотность тех особей II группы, которые отмерли на данном шаге,  $d_{II}$  – коэффициент смертности во II группе. Используемые в модели значения  $d_{II}$  каждого вида были рассчитаны на основе его средних значений  $N_{II}$  и  $D_{II}$  (табл. 6.1). Получив  $d_{II}$ , рассчитали из него  $r_{II}$  каждого вида по формуле (6.2).

Во-вторых, на основе данных о плотности 1-летних растений (табл. 6.2) можно рассчитать для видов параметр  $b_{II}$  по формуле:

$$b_{II} = \frac{B_{ann}}{N_{II}} \times 20 \quad (6.3),$$

где  $B_{ann}$  – плотность потомков, появляющихся в популяции за 1 год,  $N_{II}$  – плотность II группы в начале очередного шага времени; отношение этих величин умножается на 20, чтобы рассчитать общее число потомков, появляющихся в течение 20-летнего интервала времени, принятого в модели за 1 шаг. Для вяза и липы  $B_{ann}$  в каждой популяции рассчитано как сумма плотностей групп  $p$  растений всех уровней жизненности. Для дуба (вида с более ранним прорастанием семян – см. таблицу 4.3, – у которого нормально развивающиеся проростки могли к моменту проведения учетов уже перейти в  $j$  состояние)  $B_{ann}$  рассчитано как сумма плотностей групп  $p$  растений всех уровней жизненности и группы  $j$  растений, имеющих нормальную жизненность. Для тех же популяций (ВПП 1-5 и 10-12) рассчитали  $N_{II}$  как сумму плотностей групп  $v, g_1, g_2, g_3$  и  $s$  всех уровней жизненности (табл. 6.2), затем рассчитали отношение  $B_{ann} / N_{II}$  в каждой популяции. У каждого вида усреднили по 8-ми ВПП рассчитанные значения  $B_{ann} / N_{II}$  в популяциях, чтобы сгладить их варьирование, обусловленное локальными фитоценоотическими условиями, а также гидрологическими и метеорологическими условиями разных лет. Среднее для каждого вида значение отношения  $B_{ann} / N_{II}$  умножили на 20, согласно формуле (6.3).

Параметр  $s_1$  рассчитывается по формуле:

$$s_1 = \frac{S_1}{N_1} \quad (6.4),$$

где  $N_1$  – плотность I (молодой) группы в начале очередного шага времени,  $S_1$  – плотность особей I группы, которые на данном шаге перешли из нее во II группу в результате своего развития. Для калибровки этого параметра были объединены данные с ППП (для них известно среднее значение  $S_1$  – см. таб-

лицу 6.1, – но не известно  $N_r$ , то есть первоначальная общая плотность молодой группы) и с ВПП (для каждой из них известна  $N_1$  – суммарная плотность растений, отнесенных к молодой группе, – см. таблицу 6.2, – но нет данных о динамике молодой группы). Для каждой ВПП, где суммарная плотность  $v_1$  растений подходила для калибровки параметра  $s_1$  (была не меньше, чем среднее на 2-х ППП значение  $S_1$  у вида), было рассчитано значение этого параметра по формуле (6.4). Поскольку расчет таким способом позволяет получить лишь ориентировочные оценки (из-за того, что значения  $N_1$  характеризуют одни популяции, а  $S_1$  – другие), то в модели каждого вида были использованы только минимальное (мин. $s_1$ ) и максимальное (макс. $s_1$ ) из набора рассчитанных для него значений  $s_1$  (табл. 6.3).

Таблица 6.3. Значения демографических параметров популяций в матричной модели, откалиброванные на основе комбинированного набора данных с ППП и ВПП

Демографич. группа	Параметры модели*	Вид		
		Дуб	Липа	Вяз
II (взрослые)	$d_{II}$	0.46	0.16	0.17
	$r_{II} = (1 - d_{II})$	0.54	0.84	0.83
	средн. $b_{II}$	141	3	7
I (молодые)	мин. $s_1$	0.004	0.012	0.044
	макс. $s_1$	0.025	0.049	0.322

Примечание.\*См. пояснения к формулам (6.1-6.4):  $d_{II}$  – коэффициент смертности во взрослой группе за 1 шаг времени;  $r_{II}$  – коэффициент задержки (выживаемости) деревьев во взрослой группе за 1 шаг времени; средн. $b_{II}$  – усредненный по 8 ВПП коэффициент репродукции взрослого дерева за 1 шаг времени; мин. $s_1$  и макс. $s_1$  – соответственно минимальное и максимальное (в используемой выборке ВПП) значение коэффициента перехода молодых растений во взрослую группу за 1 шаг времени.

Параметр  $r_1$  рассчитывается по формуле:

$$r_1 = \frac{N_1 - S_1 - D_1}{N_1} = 1 - s_1 - \frac{D_1}{N_1} = 1 - s_1 - d_1 \quad (6.5),$$

где обозначения  $N_r$ ,  $S_1$  и  $s_1$  и способы оценки этих величин – такие же, как для формулы (6.4),  $D_1$  – плотность тех особей I размерно-возрастной группы, которые отмерли на очередном шаге времени,  $d_1$  – коэффициент смертности в I группе. Однако затруднение при калибровке параметра  $r_1$  возникает из-за того, что в исследуемых пойменных лесах сбор данных о смертности молодых (мелких) древесных растений не был проведен ни на ППП, ни на ВПП.

Выход был найден, благодаря тому, что среда MATLAB позволяет проводить расчеты в аналитической форме (с символьными значениями элементов матрицы). Поскольку матричная модель применяется с целью рассчитать зна-

чение доминантного собственного числа матрицы  $L \lambda_{max}$ , которое служит индикатором роста, равновесия или убывания популяции (Динамическая..., 1974; Логофет, Уланова, 2017), то можно получить для него выражение в аналитической форме путем выполнения в MATLAB команды  $\text{eig}(L)$ :

$$\lambda_{max} = \frac{r_1 + r_{II} + \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_I}}{2} \quad (6.6).$$

Далее задача состоит в том, чтобы выяснить, при каких соотношениях демографических параметров популяция будет находиться в равновесии (в этом случае  $\lambda_{max} = 1$ ) или расти ( $\lambda_{max} > 1$ ). При этом известны (откалиброваны) возможные значения трех составляющих показателя  $\lambda_{max}$  (это:  $s_I$ ,  $b_{II}$  и  $r_{II} = 1 - d_{II}$ ), но не известно значение четвертой составляющей  $r_1 = 1 - s_I - d_1$  (где  $s_I$  известно). Таким образом, надо определить  $r_1$  или  $d_1$  через известные величины, включенные в выражение:

$$\frac{r_1 + r_{II} + \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_I}}{2} \geq 1 \quad (6.7).$$

Это можно сделать после нескольких этапов алгебраических преобразований (см. Приложение 3), включающих подстановку значений  $r_{II} = 1 - d_{II}$  (6.2) и  $r_1 = 1 - s_I - d_1$  (6.5). В результате получается выражение:

$$d_1 \leq s_I \times \left( \frac{b_{II}}{d_{II}} - 1 \right) \quad (6.8)$$

Полученная аналитическая форма записи условий роста и равновесия популяции на основе параметров  $d_1$  (смертность в молодой группе),  $s_I$  (коэффициент перехода молодых особей во взрослую группу),  $d_{II}$  (смертность во взрослой группе) и  $b_{II}$  (коэффициент репродукции взрослого дерева) более наглядна, чем выражение этих условий через элементы матрицы  $L$ , из которых два ( $r_1$  и  $r_{II}$ ) зависят от  $d_1$ ,  $s_I$  и  $d_{II}$ . Также удобно то, что перечисленные четыре параметра динамики популяций можно непосредственно определять в ходе полевых исследований на ППП.

В случае, когда популяция растет, выражение (6.8) является строгим неравенством. Для того чтобы можно было оценить, выполняется ли оно, должны быть известны все перечисленные демографические параметры динамики популяции ( $d_1$ ,  $s_I$ ,  $d_{II}$  и  $b_{II}$ ). Но, как было сказано выше, в ходе исследований лесообразующих видов в пойме р. Большой Кокшаги, к сожалению, не была изучена смертность в молодой группе.

В случае равновесного состояния популяции выражение (6.8) является равенством:

$$d_1 = s_I \times \left( \frac{b_{II}}{d_{II}} - 1 \right) \quad (6.9),$$

что позволяет рассчитать неизвестное значение  $d_1$  и, таким образом, решить при помощи матричной модели задачу определения условий равновесия, на основе данных, в которых нет информации о смертности в молодой группе. Кроме того, на основе равенства (6.9) можно оценить еще и способность популяции быть растущей, исходя из физического смысла показателя  $d_1$ : его значение должно удовлетворять условию  $0 \leq d_1 < 1$  (правое неравенство – строгое, поскольку  $d_1 + s_1 + r_1 = 1 \rightarrow d_1 + s_1 \leq 1$ , а в долговременно растущей популяции  $s_1 > 0$ ). Поэтому если результат расчета значения  $d_1$  из равенства (6.9) больше или равен 1 – значит, никакие физически допустимые значения  $d_1$  не могут скомпенсировать влияние высоких значений параметров  $s_1$  и  $b_{II}$  на динамику и, следовательно, популяция растет, вне зависимости от того, какова в ней фактическая смертность молодых особей. При этом речь не идет о том, что на динамику популяции совсем не влияет смертность в молодой или взрослой группе: эти параметры регулируют ее, но не могут полностью подавить рост, а только более или менее замедляют.

Аналогичным способом можно оценить на основе равенства (6.9) и тенденцию убывания в популяции: если в результате расчета получено значение  $d_1$  меньше 0, то это значит, что никакой физически допустимый уровень смертности в молодой группе не может скомпенсировать убывание популяции. Основной причиной подобного убывания должна быть, скорее всего, высокая смертность во взрослой группе.

Таким образом, анализ модели, проведенный в ходе ее калибровки, показал, что для достижения сформулированных выше (раздел 6.1) целей моделирования требуется: 1) на основе откалиброванных значений демографических параметров  $s_r$ ,  $d_{II}$  и  $b_{II}$  (табл. 6.3) рассчитать, используя равенство (6.9), соответствующее им теоретическое значение параметра  $d_1$  в равновесной популяции; 2) рассчитать доминантный собственный вектор матрицы  $L$ , содержащей равновесные значения параметров  $s_r$ ,  $d_{II}$ ,  $b_{II}$  и  $r_r$ , и определить пропорциональное соотношение между элементами этого вектора: оно равно долевого соотношению молодой и взрослой групп в составе равновесной популяции.

### 6.3. Результаты моделирования

**6.3.1. Липа.** Для популяции липы расчеты теоретических значений  $d_1$  показали (табл. 6.4), что если в ней значение  $s_1$  – минимальное из возможных (при той плотности молодых растений, которая наблюдается у липы в исследуемых лесах), то динамическое равновесие может установиться при смертности в молодой группе около 21%.

Оцененный моделью уровень смертности молодых растений липы при равновесной динамике популяции, в которой минимально значение  $s_r$ , получился существенно ниже уровня случайной смертности (50%), но это можно объяснить. Во-первых, растения липы в прегенеративных онтогенетических состояниях способны быть достаточно теневыносливыми (табл. 4.1) и, во-вторых, в пойме р. Большой Кокшаги липа выживает и развивается вплоть до генеративного состояния

на участках с довольно продолжительным заливанием (табл. 4.2). Можно заключить, что проявление таких свойств S-стратегии позволяет популяции в течение 20 лет довольно благополучно сопротивляться фоновым внешним воздействиям, приводящим к гибели молодых растений (тогда как на более продолжительном интервале времени в полной мере проявится влияние всех неблагоприятных факторов, и смертность все-таки достигнет уровня случайной). В-третьих, надо учитывать при интерпретации результатов моделирования, что в расчете параметра  $s_1$  по формуле (6.4) используется фиксированное значение  $S_1$  (табл. 6.1), поэтому значение  $s_1$  получается минимальным в популяции с самым высоким значением  $N_1$  (общая плотность молодой группы). И то же самое касается параметра  $d_1$  (смертность молодой группы в относительном выражении) в этой популяции: его значение получается низким вследствие высокого значения  $N_1$ , даже если в абсолютном выражении смертность молодой группы ( $D_1$ ) не очень мала.

Таким образом, может быть признана допустимой оценка условий равновесия, полученная для моделируемой популяции липы при минимальном значении  $s_1$ . Если же при минимальном значении  $s_1$  смертность в молодой группе превышает 21% (например, под влиянием патогенов уже за 20 лет достигает хотя бы уровня случайной), то при заданных в модели значениях смертности во взрослой группе ( $d_{II}$ ) и коэффициента семенной репродукции ( $b_{II}$ ) популяция убывает. Конечно, у такого вида как липа следовало бы учитывать и вклад процессов вегетативного размножения в репродукцию популяции; в разделе 6.4 обсуждается, какие модификации модели и исходной методики полевых исследований для этого нужны.

Таблица 6.4. Расчетные значения демографических параметров в моделируемых популяциях.

Вариант параметра $s_1$ в расчете		мин. $s_1^*$			макс. $s_1^*$		
Вид		Дуб	Липа	Вяз	Дуб	Липа	Вяз
Параметры равновесной популяции							
$d_1^*$		1,222	0,213	1,768	7,638	0,87	12,94
$r_1^*$		н/р**	0,775	н/р	н/р	0,081	н/р
Доминантный собств. вектор матрицы $L$		н/р	[13,3333;1]	н/р	н/р	[7,1894;1]	н/р
Доля в составе	молодых	н/р	0,93	н/р	н/р	0,878	н/р
	взрослых	н/р	0,07	н/р	н/р	0,122	н/р

Примечание. \*Расшифровку символьных обозначений демографических параметров – см. в таблице 6.3. \*\*Результат расчета показал, что популяция не может достичь равновесного состояния при заданных значениях демографических параметров.

При максимальном значении  $s_1$  (4,9%) динамика популяции липы может быть равновесной, если смертность в ее молодой группе составляет не более 87–88% (уровень выше случайного). Представляется вполне возможным и достижение такого (не слишком высокого) значения  $s_1$ , поскольку липа довольно хорошо выдерживает затенение и заливание в исследуемых лесах (табл. 4.1,

4.2), и такое соотношение смертности и благополучного развития в молодой группе, особенно если популяция имеет высокую общую плотность (численность). Если смертность молодых растений выше – популяция будет убывающей. Если же в популяции выше доля благополучно развивающихся (переходящих во взрослую группу) молодых растений или ниже смертность в молодой группе – популяция будет растущей.

Поскольку заданный в модели верхний предел развития молодых растений – онтогенетическое состояние  $v_1$ , то параметр  $s_1$  позволяет оценить, какую долю должны за 20 лет составить нормально развившиеся растения  $v_1$  от общей численности (плотности) популяции, чтобы ее самоподдержание было обеспечено хотя бы минимально – возможностью достичь динамического равновесия. Эта доля может быть рассчитана как произведение  $s_1$  (табл. 6.3) и теоретической доли молодых растений в составе равновесной популяции (табл. 6.4):

в случае минимального значения  $s_1 - 0,0120 \times 0,9302 = 0,0112$ , то есть 1,12%;

в случае максимального значения  $s_1 - 0,0490 \times 0,8779 = 0,043$ , то есть 4,3%.

Как было сказано выше, равновесие популяции при минимальном значении  $s_1$  – поддается обоснованию. При максимальном же значении  $s_1$  заключение о равновесии выглядит вполне реалистичным; необходимо только подчеркнуть, что оно реалистично при условии достаточно высокой общей плотности популяции и сохранения в ее составе доли молодой группы на уровне 87,8% в течение 20 лет (хотя, наверное, допустимы межгодовые колебания вокруг этого значения).

Заслуживает обсуждения, что динамическое равновесие в моделируемой популяции липы устанавливается при очень низких значениях не только обоих заданных коэффициентов перехода из молодой группы во взрослую (табл. 6.3), но и коэффициента репродукции взрослого дерева (см. там же: в среднем, 3 проростка, произведенных деревом за 20 лет, причем без учета их дальнейшей судьбы, которую в модели определяют параметры  $d_1$  и  $s_1$ ). Можно заключить, что это в значительной степени обусловлено низкой смертностью во взрослой группе (16%). У нее могут быть разные причины, но одна из наиболее вероятных – то, что в популяциях, наблюдаемых на ППП, многие деревья липы, отнесенные ко взрослой группе, молоды по календарному возрасту (табл. 6.1). При условии сохранения такой низкой смертности взрослых деревьев повышение коэффициента репродукции обеспечит популяции рост, независимо от смертности молодых растений. (Дополнительные расчеты показали, что при заданном максимальном значении  $s_1$  (4,9%) популяция становится «безальтернативно» растущей уже в том случае, когда коэффициент репродукции повышается всего лишь до 4.) Но, конечно, в популяциях, где большинство взрослых деревьев старше по календарному возрасту, смертность во взрослой группе может быть выше, и тогда условием достижения равновесия будут более низкие значения  $d_1$ , чем указано в таблице 6.4.

Сравнивая полученные результаты моделирования со сделанными на основе онтогенетических спектров «традиционными» оценками динамики популяций липы на ВПП, можно заключить, что эти данные довольно хорошо

согласуются друг с другом. Судя по степени полночленности спектров (за исключением того, что в них еще не представлена сенильная демографическая группа) и по положению в них максимумов плотности «слева» (гистограммы А на рис. 5.4–5.6 и 5.9–5.13), популяции на ВПП оценены как способные устойчиво осуществлять оборот поколений, то есть благополучные. Модель же показывает, что для популяции возможно динамическое равновесие при таком низком коэффициенте репродукции в комбинации с такой суммарной плотностью групп  $p, j, im_1, im_2, v_1$ , как наблюдается на ВПП. Это означает устойчивую способность к самоподдержанию, то есть именно то благополучие, которое обычно подразумевается в популяционном анализе лесообразующих видов (Заугольнова, Смирнова, 1978; Смирнова и др., 1988, 1989; Заугольнова и др., 1992). Однако в математической теории динамики популяций благополучным состоянием считается их рост, а не равновесие (Динамическая..., 1974; Логофет, Уланова, 2017). Возможно, что в случае видов, ведущих прикрепленный образ жизни (для которых более очевидны ограничения, накладываемые на популяцию емкостью среды, и при этом обычно в исследованиях не проводится детальный анализ интенсивности и успешности выселения за пределы занимаемой территории) адекватным критерием благополучия популяций все-таки должно служить состояние равновесия.

**6.3.2. Вяз.** Для популяции вяза и при минимальном, и при максимальном значении  $s_1$  рассчитанные теоретические значения  $d_1$  (табл. 6.4) оказались выше 1, что означает рост популяции при любом уровне смертности молодых растений, имеющем физический смысл. Например, если задать  $d_1 = 0,99$ , то значение  $\lambda_{max}$ , рассчитанное по формуле (6.6) с подстановкой формулы (6.5), равно 1,1013 при минимальном значении  $s_1$ ; при максимальном же значении  $s_1$  – равно 1,8653. Можно видеть (табл. 6.3), что популяции вяза и липы сходны между собой в отношении низкого уровня смертности взрослых деревьев; вероятно, этим и можно объяснить оцененное моделью благополучное (не убывающее) состояние их популяций.

Низкая смертность взрослой группы в популяции вяза задана в модели на основе результатов многолетних наблюдений (Исаев, Демаков, 2017 – см. таблицу 6.1). Ее вероятной причиной, как и в случае с липой (раздел 6.3.1), может быть молодость деревьев по календарному возрасту (табл. 6.1). В ходе исследований на ВПП тоже был выявлен молодой возраст многих генеративных деревьев вяза (рис. 4.1). Поскольку они не очень долго подвергались воздействию стресса от абиотических факторов и патогена (возбудителя голландской болезни), то могут быть более устойчивы к нему. Кроме того, часто в лесах исследуемой поймы полог крон пропускает довольно много света, благодаря чему деревья получают дополнительные ресурсы для преодоления стрессов различной природы. Так, на ППП 1 и 2, где проводятся наблюдения, господствующий ярус древостоя в 1995 г. характеризовался относительной полнотой около 0,7, а к 2015 г. его полнота еще снизилась – до 0,6 (Исаев, Демаков, 2017).

Но, в отличие от липы, моделируемая популяция вяза характеризуется еще и более высокими коэффициентами репродукции взрослого дерева ( $b_{11}$ ), и пере-



хода молодых растений во взрослую группу ( $s_1$ ) – поэтому модель и оценивает ее динамику как «безальтернативный» рост. Видимо, эти высокие значения откалиброванных параметров у вяза можно связывать с его более высокой устойчивостью к продолжительному заливанию, что описано в литературе (Марков, Фирсова, 1955; Бяллович, 1957 и др.) и выявлено непосредственно в пойме р. Большой Кокшаги (табл. 4.2). Также на эти параметры и обусловленный ими массовый переход деревьев во взрослую группу могут влиять меньшие, чем у липы, световые потребности  $v_2$  и  $g_1$  деревьев вяза (табл. 4.1). (В разделе 5.3 обсуждалось предположение, что голландская болезнь нарушает нормальный ход развития деревьев вяза, но шла речь об их неспособности достичь онтогенетического состояния  $g_2$ , которое старше и требует больше ресурсов, чем состояние  $v_2$ , принятое в модели за нижний предел взрослой группы.)

При качественной оценке статичных онтогенетических спектров, выявленных у популяций вяза на ВПП в пойме р. Большой Кокшаги (см. главу 5), было отмечено, что состояние популяций недостаточно устойчивое (особенно в широколиственных лесах). Оценка популяции вяза на основе моделирования ее динамики с параметрами, откалиброванными по данным наблюдений на ППП и ВПП, получилась сходной по смыслу, но более позитивной: популяция не находится в состоянии динамического равновесия, а растет. Как и в случае с липой, у вяза следовало бы учитывать вклад вегетативного размножения в общую репродукцию популяции; но ясно, что при этом в результате моделирования тем более был бы сделан вывод, что популяция растет. Ниже (раздел 6.4) обсуждается, как можно интерпретировать оценку, полученную в данной модели.

**6.3.3. Дуб.** Для моделируемой популяции дуба, как и в случае вяза, рассчитанные теоретические значения  $d_1$  превышают 1 и при минимальном, и при максимальном значении  $s_1$  (табл. 6.4), что означает рост популяции независимо от уровня смертности в молодой группе. Такой результат тоже не был ожидаемым, исходя из традиционной интерпретации той структуры онтогенетических спектров, которая выявлена у дуба на большинстве ВПП (рис. 5.4–5.6 и 5.9–5.13), и из того, что у дуба откалиброванное значение  $d_{11}$  (смертности во взрослой группе популяции) – 46% – оказалось почти в 3 раза выше, чем у липы и вяза (табл. 6.3). Вместе с тем, такое значение близко к уровню случайной смертности и может быть обусловлено тем, что деревья дуба на ППП в несколько раз старше по календарному возрасту, чем деревья липы и вяза (табл. 6.1). Ясно, что при довольно высокой смертности среди взрослых деревьев наиболее весомой причиной роста популяции должен быть высокий коэффициент репродукции ( $b_{11}$ ). Согласно результатам калибровки, за 20 лет один взрослый дуб пополняет популяцию 141 проростком (табл. 6.3; дальнейшую судьбу проростков этот параметр не учитывает, но ее в модели определяют параметры  $d_1$  и  $s_1$ ). Это значение рассчитано как среднее из результатов учетов на 8-ми ВПП, из которых на 3-х совсем не были зарегистрированы 1-летние растения дуба (табл. 6.2). Тем не менее, полученное значение может быть завышенным, так как отражает всего лишь 3-летнее (2002–2004 гг. – см. главу 3) варьирование интенсивности плодоношения, хотя для дуба характерен довольно длительный

период между годами обильного плодоношения (табл. 4.3). Таким образом, для уточнения этого блока модели требуется провести ежегодные учеты 1-летних растений дуба в течение примерно 10 лет (и, конечно, тогда уж все время в одних и тех же популяциях, то есть на прежних или новых ППП).

От заданного в модели значения параметра  $s_1$  тоже может зависеть, будет ли динамика популяции иметь характер «безальтернативного» роста. Поэтому надо отметить, что у моделируемой популяции дуба минимальное значение  $s_1$  (0,4%), откалиброванное на основе данных с 4-х ВПП (табл. 6.2), одновременно является минимальным среди всех видов. Однако даже при таком низком уровне пополнения взрослой группы модель все-таки оценивает характер динамики популяции как рост, не зависящий от значений  $d_1$ ; как уже обсуждалось, это – следствие заданного в модели высокого коэффициента репродукции.

Чтобы увеличить предполагаемую реалистичность оценок динамики, в модели были проведены дополнительные расчеты на основе подбираемых значений коэффициента репродукции ( $b_{II}$ ) – более низких, чем первоначально откалиброванный. Значения параметров  $s_1$  и  $r_{II} = 1 - d_{II}$  были заданы те же, что получились при калибровке (табл. 6.3). Эти расчеты показали, что при минимальном  $s_1 = 0,4\%$  и  $b_{II} = 100$  популяция достигает равновесия с уровнем смертности в молодой группе  $d_1 = 86,6\%$ . Поскольку такое заданное значение  $b_{II}$ , возможно, тоже завышено, то был еще проведен расчет при  $b_{II} = 70$ , в результате которого было получено, что популяция достигает равновесия с  $d_1 = 60,5\%$ . В условиях леса такая смертность в молодой группе (немного выше случайной) может показаться заниженной для такого светолюбивого вида как дуб; но учитывая, что моделируется динамика в течение всего лишь 20 лет и что в исследуемых урочищах поймы р. Большой Кокшаги пространственная структура лесной растительности способствует улучшению режима освещенности, можно принять во внимание этот результат. При откалиброванном максимальном  $s_1 = 2,5\%$  моделируемая популяция дуба может быть равновесной с  $d_1$  на уровне выше случайного, если  $11 \leq b_{II} \leq 18$ ; например, при  $b_{II} = 18$  модель дает равновесное значение  $d_1 = 95,3\%$ . При том же  $b_{II} = 18$  в комбинации с минимальным  $s_1 = 0,4\%$  равновесие достигается, когда  $d_1 = 15,3\%$ ; для леса маловероятен такой уровень смертности в молодой группе дуба, но для окруженных лесом лугов, куда внедряется дуб, этот вариант динамики теоретически не исключен. Чтобы окончательно выяснить, возможны ли смоделированные соотношения демографических параметров, требуется проводить наблюдения за динамикой природных популяций, включая в учет не только взрослую, но и молодую группу.

## 6.4. Обсуждение результатов

6.4.1. Калибровка модели на основе данных 2-х хронологических срезов. Сделанные с помощью модели оценки динамики популяций и их способности самоподдерживаться (расти или находиться в состоянии равновесия) основаны на данных всего лишь 2-х хронологических срезов, тогда как рекомендуется калибровать модели на основе данных хотя бы 3-х хронологических срезов

(Динамическая..., 1974). При этом, как показал проведенный в последнее время анализ результатов многолетних наблюдений за популяциями травянистых растений (Логофет и др., 2016; Логофет, Уланова, 2017), в большем числе хронологических срезов обычно отражено больше случайных (не обусловленных стратегией вида) флюктуаций, и требуются аналитические приемы их сглаживания, чтобы стала ясна более определенная тенденция динамики. В данном же случае оценки состояния популяций, которые получены при помощи модели, можно рассматривать как фактически ретроспективные, а не прогнозные, и представляющие преимущественно методическую ценность. Они углубляют представления о динамике (по сравнению с качественными заключениями, которые можно сделать, судя по типам статичных онтогенетических спектров популяций) и служат основой для постановки новых задач в дальнейших уточняющих исследованиях. Некоторые из таких задач обозначены ниже.

**6.4.2. Способ выделения демографических групп в модели.** Следует пояснить, насколько сильно влияет на результаты моделирования способ агрегации онтогенетических состояний в группы (не полностью соответствующий традиционной периодизации онтоморфогенеза). Если бы взрослая размерно-онтогенетическая группа была выделена без включения в нее онтогенетической группы  $v_2$ , то плотность взрослой группы ( $N_{II}$ ) получилась бы ниже, а рассчитанные на ее основе калибровочные значения популяционных параметров  $b_{II}$  и  $d_{II}$  – выше. С другой стороны, группа  $v_2$  в таком случае была бы включена в молодую размерно-онтогенетическую группу, плотность которой ( $N_I$ ) стала бы выше, – тогда снизились бы рассчитываемые на ее основе значения параметров  $d_I$  и  $s_I$ . Возможно, в результате таких модификаций моделируемые популяции дуба и вяза продемонстрировали бы не способность к росту при любых значениях  $d_I$ , а все-таки достижение равновесия при некотором критическом значении смертности в молодой группе (и убывание – при ее более высоких значениях).

Что касается онтогенетической группы  $s$ , то ее выделение в составе популяции, конечно, тоже должно повысить реалистичность модели динамики, поскольку такие растения оказывают влияние на изменения общей численности популяции (хотя и не размножаются), в том числе – потому что перехватывают часть ресурсов, доступных виду. Но в данном случае на полученные при помощи модели ретроспективные оценки динамики популяций не повлияло то, что группа  $s$  не была выделена в структуре популяции, поскольку она не представлена у рассматриваемых видов в современных лесах (см. главу 5). Дальнейшее усовершенствование модели с учетом этой группы в составе популяции – желательно, однако в таком случае для калибровки будут нужны данные о смертности сенильных деревьев у изучаемых видов.

**6.4.3. Вегетативное размножение в моделируемых популяциях.** Надо отметить, что у видов с вегетативным размножением (липа, вяз) коэффициенты общей репродукции могли бы получиться выше, чем показано в таблице 6.3, если бы в их расчетах учитывались 1-летние растения вегетативного происхождения (которые для этого надо было бы отдельно регистрировать при учетах популяций).

Расчеты в модели на основе более высоких коэффициентов репродукции дадут более высокие равновесные значения  $d_1$  у популяций; возможно, такие результаты более реалистичны. Вместе с тем, чтобы корректно учесть процессы вегетативного размножения, придется рассматривать в модели более дробное подразделение популяции, поскольку у этих процессов интенсивность и результат (вклад в пополнение тех или иных групп) специфичны для разных стадий онтогенеза.

#### 6.4.4. Усложнение методики полевых исследований при усложнении модели.

С выбором способа подразделения популяции связаны два вопроса, касающиеся планирования полевых исследований, – хотя и технические, но оказывающие большое влияние на результаты учетов и дальнейшую калибровку модели. Во-первых, если способны размножаться несколько групп, выделяемых в составе популяции, то в ходе учетов потребуются отдельно регистрировать 1-летних потомков, производимых разными группами (это касается и вегетативного размножения, и семенного). В таком случае методика учетов может стать слишком трудоемкой или вообще неприемлемой для многолетних наблюдений (например, если 1-летние растения придется выкапывать для точной диагностики их происхождения). Во-вторых, поскольку у лесообразующих видов онтоморфогенез и отдельные его периоды имеют большую продолжительность, а диагностические признаки онтогенетических состояний – не всегда четкие (Диагнозы..., 1989), то одна из самых сложных задач в ходе наблюдений – регистрировать переходы из одной демографической группы в другую с достаточной степенью объективности. Подразделение популяции на небольшое число групп уменьшает количество ошибочно зарегистрированных переходов и тем самым способствует повышению точности расчета коэффициентов перехода  $s$ .

6.4.5. Расчет равновесной структуры популяции. Как было показано в разделах 6.3.2 и 6.3.3, при откалиброванных значениях параметров  $b_{II}$ ,  $d_{II}$  и  $s_I$  модель оценивает популяции вяза и дуба как способные к росту при любых возможных значениях  $d_I$ . В связи с этим первоначально было неясно, можно ли определить для этих видов теоретическую структуру равновесных популяций (см. таблицу 6.4). Но в ходе дополнительных расчетов при подборе значений параметра  $b_{II}$  (для определения условий достижения равновесия) было обнаружено, что если не меняются значения  $s_I$  (коэффициента перехода из молодой группы во взрослую) и  $d_{II}$  (смертности во взрослой группе), то значения элементов доминантного собственного вектора матрицы  $L$  не зависят от  $b_{II}$  и  $r_I$ . Это обстоятельство, во-первых, указывает, какие из параметров динамики популяции наиболее важны для ее стабильности; закономерно, что ключевую роль в стабилизации играют характеристики взрослой группы, в состав которой входят длительно живущие деревья ( $s_I$  тоже характеризует взрослую группу, так как отражает интенсивность ее пополнения).

Во-вторых, это свойство собственного вектора матрицы позволяет рассчитать структуру динамически равновесной популяции (количественное соотношение между молодой и взрослой группами в ее составе), используя вместе с калиброванными значениями  $s_I$  и  $d_{II}$  любое подходящее значение  $b_{II}$ , при котором может установиться равновесие. Такие расчеты показали, что в рав-

новесной популяции вяза при минимальном значении  $s_1$  (4,4% – см. таблицу 6.3) доля молодых растений – 79,4% от общего состава, а доля взрослых деревьев – 20,6%; при максимальном значении  $s_1$  (32,2% – см. там же) доля молодых – 58,7%, а доля взрослых – 41,3%. Видно, что полученные распределения соответствуют принципу «максимум слева», но пропорция между группами не очень контрастная (в меньшей степени, чем у липы), особенно в случае более интенсивного пополнения взрослой группы.

Для равновесной популяции дуба были получены распределения: при минимальном значении  $s_1$  (0,4% – см. там же) – 99,1% молодых и 0,9% взрослых, при максимальном значении  $s_1$  (2,5% – см. там же) – 97,1% молодых и 2,9% взрослых. У дуба долевая пропорция между молодой и взрослой группами гораздо более контрастна, чем у вяза; это объясняется высокой смертностью во взрослой группе популяции дуба.

\*\*\*

Применение моделирования динамики в популяционных исследованиях возможно при наличии данных прямых наблюдений. В пойме р. Большой Кокшаги уже получены некоторые данные наблюдений за динамикой популяций лесообразующих видов; проведенное моделирование помогло уточнить перспективные задачи таких исследований на будущее.

Несмотря на несовершенство разработанной модели (упрощенную структуру популяции, игнорирование вегетативного размножения) и процедуры ее калибровки (комбинированный набор данных о демографических группах, исследованных в составе разных популяций, хотя и в сходных ландшафтных условиях), в настоящее время она является единственно возможной для исследуемых пойменных лесов – пока не будут проведены многолетние наблюдения за динамикой популяций лесообразователей с подробным учетом онтогенетической структуры и всех способов размножения. Польза разработанной модели в том, что она позволяет осмыслить зависимость динамики популяций от критических соотношений между демографическими параметрами и указывает, какие именно соотношения наиболее важны. При этом полученные при помощи модели оценки динамики популяций согласуются, в целом, с оценками, сделанными на основе качественного анализа демографических спектров: для липы показана возможность достижения равновесного состояния при калиброванных значениях демографических параметров, а для вяза и дуба – отсутствие равновесия (и тем не менее – относительное благополучие, поскольку моделируемые популяции демонстрируют тенденцию роста).

## Заключение

Основной объект проведенных исследований – старовозрастные леса в составе крупного лесного массива, сохранившегося в пойме средней реки Большой Кокшаги, протекающей в задровом полесском ландшафте. Примерно за 10 лет до начала исследований этот лесной массив был взят под охрану; после этого на ход динамики лесов не влияли и не должны влиять в перспективе лесохозяйственные мероприятия и побочные лесопользования, а также другая хозяйственная деятельность (в том числе регулирование гидрологического режима). Дальнейший состав и структуру лесов будет определять спонтанная динамика ландшафтных компонентов, среди которых ключевое значение имеет популяционная жизнь и динамика лесообразующих видов (Восточноевропейские..., 2004). Поэтому исследования были направлены на выяснение тенденций популяционной динамики у основных лесообразователей – 2 видов темной хвойных, 4 видов широколиственных и 3 видов мелколиственных деревьев. При изучении их популяций в пойменном ландшафте необходимо было учесть их реакцию на гидрологический режим незарегулированной реки, а также на воздействия других ландшафтных компонентов.

В результате исследований было установлено, что в пойме р. Большой Кокшаги многие старовозрастные пойменные леса произрастают в условиях слабого влияния гидрологического режима (ежегодных заливаний). Поэтому их пространственная структура и динамика регулируются устойчивостью лесообразователей не только к заливанью, но в большой степени и к затенению, так же как и в лесах водоразделов. Но специфика пойменного ландшафта состоит в том, что режим затенения/освещенности здесь зависит в том числе и от структуры флювиального мезорельефа и гидрологического режима (дренажа): на переувлажненных местоположениях, где не могут произрастать большинство лесообразователей, полог леса «разорван» постоянно существующими крупными или мелкими окнами.

Сопоставимы с заливанием по силе влияния на лесообразователей и другие компоненты ландшафта, влиявшие в прошлом (различные формы хозяйственной деятельности, экстремально низкие зимние температуры) или продолжающие влиять в настоящее время (патогены, фитофаги). Лесообразователи в разной степени устойчивы к этим факторам, в результате чего наблюдается частичная или почти полная дифференциация ниш, используемых их популяциями в ландшафте. Например, ольха и береза формируют в некоторых урочищах демографически устойчивые (хотя и немногочисленные) популяции, занимающие сеть переувлажненных ложбин. Липа формирует устойчивые и очень многочисленные популяции, занимающие сеть дренированных местоположений, на которых произрастают мезофитные и гигромезофитные леса; можно предполагать, что эту нишу популяции липы делят во времени с популяциями клена, до сих пор не восстановившимися после прошлого воздействия экстремально низких зимних температур. Возможно, что разная устойчивость к зимним условиям периодически также регулирует, в комбинации с разной

устойчивостью к заливаниям, разделение ниш между липой и темнохвойными видами. Дуб проявляет тенденцию к росту популяций и повышению их устойчивости, благодаря способности внедряться в травяную растительность на дренированных местоположениях, опережая всех остальных лесообразователей по темпам внедрения туда. Популяции вяза в современных условиях обычно занимают подчиненные позиции в лесах (уступают по численности популяциям липы, не принимают участия в формировании основного полога леса), однако могут достичь демографической устойчивости, благодаря пониженным световым потребностям и интенсивному вегетативному размножению. Возможно, разделение ниши с популяциями липы у них было более четким при более активном влиянии бобров на гидрологический режим поймы (массовом строительстве плотин на старицах).

Собственная динамика популяций лесообразователей, регулируемая темпами онтогенетического развития и естественного отмирания деревьев, пока еще слабо проявляется в исследуемых лесах, поскольку прошло мало времени после прекращения лесохозяйственной деятельности, продолжавшейся более столетия. Судя по современному состоянию популяций (в том числе – по их реакции на прошлые выборочные рубки), наибольшие выгоды из спонтанной, демографически обусловленной динамики леса сможет извлечь липа, если не подействует какой-либо специфический фактор, сильно лимитирующий этот вид.

Результаты многолетних прямых наблюдений в ГПЗ «Большая Кокшага» за динамикой популяций лесообразователей в пойменных лесах (Исаев, Демаков, 2017) довольно хорошо согласуются с теми предположениями, которые можно сделать на основе анализа статичной демографической структуры популяций (особенно самых многочисленных видов – липы и вяза) и условий их произрастания.

Демографически обусловленная динамика лесообразующих видов на фоне относительно слабого влияния заливаний (по силе сопоставимого с влиянием других ландшафтных факторов) – это пример эндоэкогенетических механизмов сукцессий пойменной растительности, действие которых проявляется в условиях, когда русловые процессы уже ослаблены (Миркин, 1974). Облепленная пойма средней реки – это та ландшафтная ситуация, в которой такие механизмы могут проявиться наиболее выразительно, благодаря чему в пойменных лесах поддерживается разнообразие видового состава лесообразователей, регулируемое воздействиями (не сильными, не одновременными и разнонаправленными) биотических и абиотических факторов. Хорошая современная сохранность видового состава лесообразователей в пойме р. Большой Кокшаги служит иллюстрацией этого тезиса.

## Литература

- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула: Гриф и К, 2004. 363 с.
- Агроклиматические ресурсы Марийской АССР. Л.: Гидрометеоздат, 1972. 107 с.
- Агроклиматический справочник по Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийское книж. изд-во, 1961. 128 с.
- Алексеев Л. Н. К методике использования гидрологических материалов для характеристики условий развития пойменной растительности // Вестн. ЛГУ. Геология. География. 1973. № 18. С.111–122.
- Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. 2-е изд. М.: Сов. наука, 1951. 512 с.
- Арманд Д. Л. Принципы физико-географического районирования // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1952. № 1. С. 68-82.
- Браславская Т.Ю. Популяционные подходы к оценке устойчивости и прогнозу сукцессионной динамики пойменных лесных сообществ // Биогеография (мат-лы Моск. центра Русск. Географич. общ-ва). М., 2004. Вып. 12. С. 59-66.
- Браславская Т.Ю. Изучение демографической и пространственной структуры популяций древесных видов в пойме реки Большая Кокшага // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Марийский гос. технич. ун-т, 2008. Вып. 3. С. 38–67.
- Браславская Т.Ю., Харлампиева М.В., Скоморохова Т.В., Алдохина Т.М., Табунщик Ю.А. Материалы к характеристике онтогенеза и популяционной динамики лесобразующих видов в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2011. Вып. 5. С. 109–126.
- Браславская Т.Ю. Градиентный анализ флористического состава и экологической структуры травяного яруса в пойменных лесах // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т.14. № 1(5). С. 1202–1205.
- Браславская Т. Ю. Возобновительные процессы в популяциях широколиственных видов деревьев, обитающих в лесистых пойменных ландшафтах Европейской России // Изв. Самарского НЦ РАН. 2013а. Т. 15. № 3. С. 1041–1045.
- Браславская Т.Ю. Динамика роста и жизнеспособность деревьев ели, пихты и липы в разновозрастных смешанных лесах поймы р. Большой Кокшаги // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013б. Вып. 6. С. 120–142.
- Браславская Т.Ю. Структура хвойно-широколиственных старовозрастных пойменных лесов в связи с вопросами их динамики // Изв. Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16, №1(3). С. 852–857.
- Букштынов А.Д. Клен / Библиотечка «Древесные породы». М.: Лесная промышленность, 1982. 86 с.
- Бяллович Ю.П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 5. С. 734–740.
- Васильев Н.Г. Ильм / Библиотечка «Древесные породы». М.: Лесная промышленность, 1986. 88 с.



- Васильева Д.П. Ландшафтная география Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1979. 134 с.
- Вахрамеева М.Г. Клен остролистный // Биологич. флора Московской области. 1974. Вып. 1. С. 106–119.
- Веретенников А.В. Древесные растения на затопляемых почвах // Лесоведение. 1989. № 6. С.64–72.
- Видина А.А. Типологическая классификация морфологических частей ландшафтов на равнинах // Ландшафтный сборник. М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 50–109.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В. Смирнова. В 2-х кн. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 497 с. Кн. 2. 575 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 362 с.
- География Марий Эл, география в Марий Эл: эколого-географический атлас Республики Марий Эл [электронный ресурс]. 2018. URL: <http://geo12.pf/atlas/>. Дата обращения – 14.09.2019.
- ГОСТ 19179-73 «Гидрология суши. Термины и определения». М.: Изд-во стандартов, 1988. 24 с.
- Государственный водный кадастр. Приволжское террит. упр. по ГМ. Разд. 1. Поверхн. воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Т. 1. Вып. 24. Ч. 1. Обнинск: ВНИИГМИ – МЦД. 1982 г. 1984. 238 с. 1983 г. 1985. 235 с. 1984 г. 1986. 240 с. 1985 г. 1987. 260 с. 1986 г. 1989. 246 с. 1987 г. 1989. 229 с.
- Гроздова Н.Б. Береза / Библиотечка «Древесные породы». М.: Лесная промышленность, 1979. 78 с.
- Давыдычев А.Н., Горичев Ю.П., Кулагин А.Ю. Естественное подпологовое возобновление и экологическая специфичность пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в подзоне широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала // Вестн. Удмурт. ун-та. Серия «Биология. Науки о Земле». 2016. Т. 26. Вып. 3. С. 46–57.
- Давыдычев А.Н., Кулагин А.Ю. Характеристика предгенеративного периода онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Уфимского плато // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 2010. Т. 115. Вып. 2. С. 59–66.
- Данилов М.Д. Растительность Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийское книж. изд-во, 1956. 146 с.
- Демаков Ю.П. Климат заповедника и характер изменчивости основных метеорологических показателей // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. Йошкар-Ола: Редакционно-издательский центр ООО «ПИК Принт-Ф», 2005. С. 125–150.
- Демаков Ю.П., Исаев А.В. Особенности геоморфологического строения территории и ландшафтов заповедника // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. Йошкар-Ола: Редакционно-издательский центр ООО «ПИК Принт-Ф», 2005. С. 23–34.
- Демаков Ю.П., Исаев А.В., Толстухин А.И. Гидрологический очерк территории заповедника // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. Йошкар-Ола: Редакционно-издательский центр ООО «ПИК Принт-Ф», 2005. С. 106–124.

- Денисов А.К. Пойменные дубравы лесной зоны. М.–Л.: Гослесбуиздат, 1954. 84 с.
- Денисов А.К. Типология пойменных лесов южной европейской тайги. Горький, 1979. 47 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Методические разработки для студентов биологических специальностей. М.: Изд-во «Прометей» Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1989. 104 с.
- Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 206 с.
- Динамическая теория биологических популяций / под ред. Р.А. Полуэктова. М.: Наука, 1974. 456 с.
- Добровольский Г.В. Почвы речных пойм центра Русской равнины / отв. ред. чл.-корр. АН СССР В.А. Ковда. М.: Изд-во Московского ун-та, 1968. 296 с.
- Дылис Н.В., Уткин И.А., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 65–72.
- Евстигнеев О.И. Дифференциация лиственных деревьев по отношению к свету // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 104–113.
- Евстигнеев О.И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 176–205.
- Евстигнеев О. И. Механизмы поддержания биологич. разнообразия лесных биогеоценозов: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород: Нижегород., гос. ун-т им. Н.Н. Лобачевского, 2010. 48 с.
- Евстигнеев О.И., Браславская Т.Ю. Эрозионно-аккумулятивная деятельность реки и циклические сукцессии пойменной растительности // Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск: Группа компаний «Десяточка», 1999. С. 71–96.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400.
- Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. 2017. № 1. С. 45–52.
- Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Романов М.С. Сойка (*Garrulus glandarius*) и зоохория в лесных сообществах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Russ. Journ. Ecosyst. Ecol. 2018. V. 3. № 1. P. 1-18. DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-1.
- Евстигнеев О.И., Почитаева М.В., Желонкин С.Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 80–87.
- Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. Ландшафтная структура и лесная растительность Неруссо-Деснянского полесья // Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск: Группа компаний «Десяточка», 1999. С. 33–46.
- Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1936. 100 с.
- Ермаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России // Современное состояние основных концепций науки о растительности / Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 377–483.

- Заугольнова Л.Б. Способы членения исследуемых биосистем // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 50–60.
- Заугольнова Л.Б. Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон европейской части СССР // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 6. С. 112–121.
- Заугольнова Л.Б. Южная тайга и подтаежная зона // Ценофонд лесов Европейской России [Электронный ресурс]. 2006–2012. URL: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/>. Дата обращения – 10.09.2019.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 51–59.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 6. С. 849–858.
- Исаев А.В. Особенности формирования почв в пойме реки Большая Кокшага // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. Йошкар-Ола: Редакционно-издательский центр ООО «ПИК Принт-Ф», 2005. С. 73–105.
- Исаев А.В. Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшага»). Йошкар-Ола: Марийский гос. технич. ун-т, 2008. 240 с.
- Исаев А.В. Государственный природный заповедник «Большая Кокшага» // Почвы заповедников и национальных парков Российской Федерации. М.: Фонд «Иносфера» – НИА «Природа», 2012. С. 201–203.
- Исаев А.В., Демаков Ю.П. Развитие фитоценозов в пойме среднего течения реки Большая Кокшага // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологич. ун-т, 2017. Вып. 8. С. 311–339.
- Исаев А.В., Толстухин А.И. Гидрологический режим реки Большая Кокшага // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. Вып. 6. С. 10–21.
- Исаченко А.Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1965. 327 с.
- Исаченко Т.И. Сложение растительного покрова и картографирование // Геоботаническое картографирование. 1969. С. 20–33.
- Кавунец Д.Н. Гидростатическое нивелирование на строительной площадке. М.: Геодезиздат, 1961. 118 с.
- Казимиров Н.И. Ель / Библиотечка «Древесные породы». М.: Лесная промышленность, 1983. 81 с.
- Капустинская Т.К. Естественное возобновление черноольшаников и влияние осушения на их рост в Литовской ССР. Автореф. ... дисс. канд. с.-х. наук. Каунас, 1959. 16 с.
- Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темной хвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 222 с.
- Клибашев К. П., Горшков И. Ф. Гидрологические расчеты / под ред. проф. А. И. Чеботарева. 2-е изд. Л.: Гидрометеоздат, 1970. 460 с.

- Корнеев В.А., Мансуров А.Ф., Князев М.Н., Полевщиков А.В. К экологии кабана (*Sus scrofa* L. 1758) в заповеднике // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2011. Вып. 5. С. 290–311.
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7–20.
- Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 63–131.
- Крылов Г.В., Марадудин И.И., Михеев Н.И., Козакова Н.Ф. Пихта. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
- Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13–75.
- Ландшафты Белоруссии. Минск: изд-во «Университетское», 1989. 239 с.
- Леонова Н.А. Структура ценопопуляций *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* в плакорных и пойменных лесах центральной России. Дисс. ... канд. биол. наук, М.: Моск. гос. пед. ун-т им. В.И. Ленина, 1999. 200 с.
- Липатова В.В. Растительность пойм // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 346–372.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онипченко В.Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г. Матричные модели в популяционной биологии: учебное пособие. М.: МАКС Пресс, 2017. 128 с.
- Любушкина С.Г., Пашканг К.В., Родзевич Н.Н. Типология пойм рек Калужской области на ландшафтно-географической основе // Ландшафтный сборник. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. С. 138–158.
- Мазинг В.В. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1965. № 1. С. 98–111.
- Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста. М.: Наука, 1970. 184 с.
- Малые реки (Вопросы географии. Сб. 118). М.: Мысль, 1981. 221 с.
- Марков М.В. Популяционная биология растений: учебное пособие. М.: Товарищ-во научных изданий КМК, 2012. 387 с.
- Марков М.В., Фирсова М.И. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Учен. записки Казанского гос. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 5–94.
- Матвеева Н.В. Гетерогенность растительного покрова в Арктике и подходы к ее типизации // Актуальные проблемы геоботаники. 3-я Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. С. 212–225.
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л. Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 5–67.
- Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Сер. Биология. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79–88.
- Мильков Ф.Н. Среднее Поволжье. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 264 с.

- Миркин Б.М. О территориальных подразделениях растительности речных пойм Башкирии и их картографировании // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1971. С. 51–61.
- Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 172 с.
- Михайлов Л.Е. Осина / Библиотечка «Древесные породы». М.: Агропромиздат, 1985. 81 с.
- Морозова О.В., Семенищенков Ю.А., Тихонова Е.В., Беляева Н.Г., Кожевникова М.В., Черненькова Т.В. Неморальноотравные ельники Европейской России // Растительность России. 2017. № 31. С. 33–58.
- Морфологическая структура географического ландшафта / под ред. Н.А. Солнцева. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 54 с.
- Мурахтанов Е.С. Липа / Библиотечка «Древесные породы». М.: Лесная промышленность, 1981. 79 с.
- Мушинская Н.И., Баталов А.А., Мартъянов Н.А. О биологии цветения клена остролистного // Экология цветения (межвузовский сб. науч. тр.). Вып. 3. Пермь: Пермский ун-т, 1978. С. 113–118.
- Некрасова Т.П., Рябинков А.П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Сиб. отд. изд-ва «Наука», 1978. 151 с.
- Ниценко А.А. О классификации болотных комплексов // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 11. С. 1630–1639.
- Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Ленингр. отд. изд-ва «Наука», 1971. 183 с.
- Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с.
- Носов С.И., Гуртовая В.Н., Маркин В.А., Федорин Ю.В. Оценка и использование пойменных земель при ведении земельного кадастра // Почвы речных долин и дельт, их рациональное использование и охрана. Тез. докл. Всес. конф. 25–27 декабря 1984 г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. С. 9.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. / Под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир. 2000. 196 с.
- План лесонасаждений государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Лесоустройство 1994 г. Масштаб 1 : 25000 / Мин-ство охраны окружающей среды и природных ресурсов Российской Федерации. Западное лесостроительное предприятие, 1994.
- Подгорный Ю.К. Закономерности формирования популяционной структуры горных растений и пути их использования в интродукции (на примере сосны крымской). Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. М.: Ин-т лесоведения, 1995. 53 с.
- Положение о Государственном учреждении «Государственный природный заповедник «Большая Кокшага». Утверждено руководителем Департамента охраны окружающей среды и экологической безопасности Министерства природных ресурсов Российской Федерации от 20.02.2001 г. А.М. Амирхановым. Регистрационный № 4489 от 28.06.2001 г. Зарегистрировано Гос. рег. палатой при Минюсте РФ. С изменениями, утвержденными приказом Министерства природных ресурсов Российской Федерации от 20.02.2001 г.

- Федерации от 17.03.2005 г. № 66, Приказами Министерства природных ресурсов и экологии российской федерации от 27.02.2009 г. № 48, от 26.03.2009 г. № 71 // Государственный природный заповедник «Большая Кокшага» [Электронный ресурс]. URL: <https://b-kokshaga.ru>. Дата обращения – 10.09.2019.
- Полозов М.Б., Соломещ А.И. Синтаксономический состав лесной растительности южной Удмуртии. I. Пойменные леса. Депонир. ВИНТИ № 3384-В99. М.: ВИНТИ, 1999. 37 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. Сер.3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С.7–204.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Огиз, Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР / Гос. ком. по гидрометеорологии и контролю природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. Т. 12. Вып. 1. 411 с.
- Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. М.: Иностран. литература, 1961. 447 с.
- Роднянская Э.Е. Типология пойменных ландшафтов на примере р. Оби // Изв. Всесоюз. Географич. общ-ва. 1960. Вып. 1. С. 24–35.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском Полесье // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Опыт популяционного анализа лесных сообществ // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 1. С. 84–94.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Дуб обыкновенный // Биологическая флора Московской области. 1990. Вып. 8. С. 102–130.
- Сабиров А.Т., Газизуллин А.Х. Почвенно-экологические условия произрастания еловых и пихтовых фитоценозов Среднего Поволжья. Казань: Изд-во ДАС, 2001. 207 с.
- Савченко А.М. О дальности разлета семян пихты сибирской в равнинных лесах // Труды СибНИИЛП. 1966. Вып. 14. С. 3–5.
- Санников С.Н., Санникова Н.С. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений // Экология. 2007. № 2. С. 83–87.
- Смирнов В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения. Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1968. 531 с.
- Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. № 2. С. 25–39.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 4. С. 438–448.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1423–1433.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Научн. доклады высш. шк. Биол. науки. 1989. № 11. С. 48–58.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: ОНТИ Научный центр биол. исследований АН СССР, 1990. 92 с.
- Столяров А.А., Горинов А.Т. География Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 2013. 208 с.

- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов // Избранные труды в 3-х томах. Т.1. Л.: Ленингр. отд. изд-ва «Наука», 1972. С. 15–141.
- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е дополн. изд. М.–Л.: Госиздат. сельхоз. и колх.-кооп. лит., 1931. 328 с.
- Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 77–92.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119–134.
- Фалалеев Э.Н. Пихта / Библиотечка «Древесные породы». М.: Лесная промышленность, 1982. 86 с.
- Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / под ред. А.В. Ступишина. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. 196 с.
- Хански И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
- Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 134 с.
- Чистякова А.А. Онтогенез и разнообразие жизненных форм лиственных деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 95–104.
- Чистякова А.А., Евстигнеев О.И. Популяционное поведение лиственных деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 113–132.
- Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. гос. ин-та геологич. наук. 1951. Вып. 135. 276 с.
- Шарафутдинов Р.Н. Почвы сосновых биогеоценозов заповедника // Науч. труды гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. Йошкар-Ола: Редакционно-издательский центр ООО «ПИК Принт-Ф», 2005. С. 62–72.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.
- Ямалов, С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан / под ред. д.б.н., профессора Б.М. Миркина. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 100 с.
- Alvarez-Buylla E.R. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and application to a tree species // American Naturalist. 1994. V. 143. № 1. P. 155–191.
- Claessens H., Oosterbaan A., Savill P., Rondeux J. A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices // Forestry. 2010. V. 83. № 2. P. 163–175.
- Evstigneev O.I. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russ. Journ. Ecosyst. Ecol. 2018. V. 3. № 3. P. 1-18. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1

- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages or trees: an overview // Russ. Journ. Ecosyst. Ecol. 2016. V. 2. № 2. P. 1-31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
- Freckleton R.P., Watkinson A.R. Large-scale spatial dynamics of plants: Metapopulations, regional ensembles and patchy populations // Journ. of Ecol. 2002. V. 90. № 3. P. 419–434.
- Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. Age states of plants of various growth forms: a review // Journ. of Ecol. 1980. V. 68. № 3. P. 675–696.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y.: John Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Husband B.C., Barrett S.C.H. A metapopulation perspective in plant population biology // Journ. of Ecol. 1996.V. 84. № 3. P. 461–469.
- Nielsen L.R., Kiær E.D. Gene flow and mating patterns in individuals of wych elm (*Ulmus glabra*) in forest and open land after the influence of Dutch elm disease // Conserv. Genet. 2010. V. 11. № 1. P. 257–268.
- Ninemets U., Valladares F. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs // Ecol. Monographs. 2006. V. 76. № 4. P. 521–547.
- Perea R., Venturas M., Gil L. Empty seeds are not always bad: Simultaneous effect of seed emptiness and masting on animal seed predation // Plos One. 2013. V. 8. № 6. e65573.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2017. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения 27.04.2019)
- Revised Annex I of Resolution 4 (1996) of the Bern Convention on endangered natural habitats types using the EUNIS habitat classification (year of revision 2014). [Электронный ресурс]. Council of Europe, 2010-2014. URL: [https://wcd.coe.int/ViewDoc.jsp?Ref=TPVS/PA\(2010\)10&Language=lanEnglish&Ver=rev&Site=DG4-Nature&BackColorInternet=DBDCF2&BackColorIntranet=FDC864&BackColorLogged=FDC864](https://wcd.coe.int/ViewDoc.jsp?Ref=TPVS/PA(2010)10&Language=lanEnglish&Ver=rev&Site=DG4-Nature&BackColorInternet=DBDCF2&BackColorIntranet=FDC864&BackColorLogged=FDC864). Дата обращения – 14.09.2019.
- Salvesen P.H. Seedset and fruit development in *Tilia cordata* Mill. In Norway // Seed, fruit, fertility: Proceedings from an international symposium dedicated to prof. Rolf Y. Berg in connection with his 70th birthday / Nordal, I. (ed.). 1995. Det norske Videnskaps-Akademi. I. Mat.-Naturv. Klasse, Avhandling, Ny ser. № 18. P. 45–52.
- Venturas M., Nanos N., Gil L. The reproductive ecology of *Ulmus laevis* Pallas in a transformed habitat // Forest Ecology and Management. 2014. V. 312. № 1. P. 170–178.
- Watt A.S. Pattern and process in the plant community // Journ. of Ecol. 1947. V. 35. № 1. P. 1–22.



## Приложения

**Приложение 1. Обеспеченность продолжительности заливания  
высотных уровней поймы р. Большой Кокшаги.**

Режим заливания <sup>1</sup>	P <sup>2</sup> (%)	8	20	32	44	56	68	80	92
	Периодичность (годы)	13	5	3	2		1 <sup>3</sup>		
	Высотные отметки (см) <sup>4</sup>	Продолжительность заливания (дни) во время вегетационного периода							
Особо долгопоемный	150	114	60	48	34	30	28	19	11
	160	101	54	37	32	30	28	19	11
	170	95	43	32	32	30	28	19	11
	180	79	36	31	30	28	27	19	11
	190	44	31	30	29	28	24	19	11
Долго- и среднепоемный	200	30	30	29	28	28	23	19	11
	210	29	28	28	28	27	21	18	11
	220	28	28	28	27	27	21	17	10
	230	27	27	26	26	21	21	16	9
	240	27	27	26	26	20	19	15	9
	250	26	26	25	25	19	17	13	8
	260	26	25	25	24	18	14	12	7
	270	25	25	24	23	18	12	11	6
	280	24	24	23	23	17	11	10	5
	290	24	23	23	22	16	10	9	4
	300	23	22	22	21	15	9	8	4
	310	22	21	20	19	14	9	7	3
	320	22	19	19	17	14	8	6	2
	330	21	17	17	15	13	7	5	1
	340	19	16	14	13	12	6	4	0
	350	18	15	13	11	11	5	4	0
	360	17	14	11	11	9	3	2	0
370	15	13	10	8	7	1	1	0	
Краткопоемный	380	14	11	9	7	0	0	0	0
	390	12	9	7	5	0	0	0	0
	400	11	6	5	2	0	0	0	0
	410	9	4	2	0	0	0	0	0
	420	8	1	1	0	0	0	0	0
	430	7	0	0	0	0	0	0	0
	440	5	0	0	0	0	0	0	0
	450	4	0	0	0	0	0	0	0
Отсутствует <sup>5</sup>	460	3	0	0	0	0	0	0	0
	470	1	0	0	0	0	0	0	0
	480	0	0	0	0	0	0	0	0
	490	0	0	0	0	0	0	0	0
	500	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечания. <sup>1</sup>По: Раменский, 1938. <sup>2</sup>Расчетная среднееголетняя вероятность (на основе результатов наблюдений за 2003–2010 гг. на водомерном посту Шимаево). <sup>3</sup>Ежегодно. <sup>4</sup>Относительно условного ноля водомерного поста; результаты расчетов приведены только для диапазона высотных отметок 150–500 см. <sup>5</sup>Почти или совсем не заливаемые высотные уровни.

**Приложение 2. Биометрические показатели онтогенетических состояний лесобразующих видов  
в пойме р. Большой Кокшаги**

Режим заливания		краткоподемный <sup>1</sup>					среднеподемный <sup>2</sup>				
Вид	Онт. сост. <sup>3</sup> жизн.	D <sup>4</sup> (см)	S <sub>сп</sub> (м <sup>2</sup> )	H (м)	A (лет)	D (см)	S <sub>сп</sub> (м <sup>2</sup> )	H (м)	A (лет)		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Береза	v <sub>1</sub>	пониж <sup>5</sup>	-	-	-	-	4,0 (2)	3,3-3,7 (2) <sup>6</sup>	-	-	
Береза	v <sub>2</sub>	норм	-	-	-	-	5,0 (1)	4,9 (1)	-	-	
Береза	v <sub>2</sub>	пониж	-	-	-	-	5,0 ± 1,2 (4)	4,9 ± 3,4 (4)	-	-	
Береза	v <sub>2</sub>	низ	4,5 ± 1,1 (4) <sup>5</sup>	2,5 ± 0,8 (4)	-	-	4,4 ± 0,5 (5)	2,9 ± 2 (5)	-	-	
Береза	g <sub>1</sub>	норм	-	-	-	-	12,0 (1)	9,8 (1)	-	-	
Береза	g <sub>1</sub>	пониж	10,0 ± 2,9 (3)	9,5 ± 1,5 (3)	-	-	7,0 ± 1,6 (4)	5,9 ± 3,4 (4)	-	-	
Береза	g <sub>1</sub>	низ	6,6 ± 1,0 (5)	5,4 ± 2,6 (5)	-	-	-	-	-	-	
Береза	g <sub>2</sub>	норм	49,0 (1)	86,6 (1)	-	-	40,7 ± 3,8 (3)	18,7 ± 3 (3)	-	-	
Береза	g <sub>2</sub>	пониж	14,0 (1)	12,8 (1)	-	-	31,0 (1)	14,6 (1)	-	-	
Береза	g <sub>3</sub>	норм	-	-	-	-	49,0 (1)	50,1 (1)	-	-	
Береза	g <sub>3</sub>	пониж	-	-	-	-	59,0 (1)	23,7 (1)	-	-	
Береза	g <sub>3</sub>	низ	-	-	-	-	51,0 (1)	27,6 (1)	-	-	
Вяз	im <sub>2</sub>	пониж	-	-	-	-	2,0-3,0 (2)	3,9-4,3 (2)	3,6-3,9 (2)	50,0 (1)	
Вяз	im <sub>2</sub>	низ	-	-	-	-	2,0 (1)	0,6 (1)	2,5 (1)	-	
Вяз	v <sub>1</sub>	норм	3,0 (1)	6,3 (1)	4 (1)	-	-	-	-	-	
Вяз	v <sub>1</sub>	пониж	4,0 ± 0,0 (5)	4,7 ± 1,7 (5)	5,4-6,4 (2)	29,0-34,0 (2)	3,6 ± 0,8 (34)	6,6 ± 2,9 (34)	4,8 ± 1,6 (12)	39,0-53,0 (2)	
Вяз	v <sub>1</sub>	низ	4,7 ± 0,9 (3)	5,0 ± 3,8 (3)	-	-	3,8 ± 0,9 (23)	3,7 ± 1,7 (23)	3,1 (1)	39,0 (1)	
Вяз	v <sub>2</sub>	пониж	7,6 ± 1,6 (8)	12,1 ± 3,4 (8)	8,4 ± 2,1 (5)	30,0 ± 5,9 (4)	6,6 ± 1,3 (29)	12,9 ± 5,5 (29)	8,1 ± 1,9 (10)	38,2 ± 8,2 (5)	
Вяз	v <sub>2</sub>	низ	7,0 (2)	2,0-5,4 (2)	-	-	5,7 ± 1,5 (15)	7,4 ± 3,0 (15)	7,0 (1)	15,0 (1)	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Вяз	$g_1$	норм	10,0 (1)	28,6 (1)	12,1 (1)	-	12,0 ± 2,2 (3)	18,8 ± 2,0 (3)	12,0 (1)	43,0 (1)
Вяз	$g_1$	пониж	13,7 ± 2,5 (3)	20,5 ± 11,5 (3)	13,5-23,6 (2)	-	10,1 ± 2,0 (24)	18,9 ± 8,1 (24)	11,8 ± 3,0 (11)	47,5 ± 7,2 (4)
Вяз	$g_1$	низ	10,0 (1)	8,8 (1)	-	-	7,8 ± 1,3 (5)	14,9 ± 8,5 (5)	-	-
Вяз	$g_2$	норм	22,0 (1)	38,3 (1)	19,6 (1)	45,0 (1)	18,8 ± 2,9 (8)	25,5 ± 4,4 (8)	16,3 ± 0,2 (5)	37,7 ± 5,0 (3)
Вяз	$g_2$	пониж	23,0 (1)	29,4 (1)	20,5 (1)	-	15,0 ± 2,5 (23)	24,6 ± 8,3 (23)	15,0 ± 1,2 (6)	24,0-61,0 (2)
Вяз	$g_3$	норм	-	-	-	-	41,0 (1)	70,4 (1)	19,0 (1)	-
Дуб	$im_2$	норм	-	-	-	-	3,0 (1)	2,5 (1)	2,9 (1)	-
Дуб	$im_2$	низ	-	-	-	-	2,3 ± 0,5 (3)	1,9 ± 0,5 (3)	3,5 ± 0,4 (3)	-
Дуб	$v_1$	пониж	4,0 ± 0,7 (8)	4,5 ± 1,7 (8)	3,2 (1)	-	4,8 ± 1,2 (5)	5,6 ± 2,2 (5)	6,1 ± 1,3 (4)	-
Дуб	$v_1$	низ	5,0 ± 1,4 (3)	4,0 ± 0,3 (3)	8,9 (1)	-	-	-	-	-
Дуб	$v_2$	пониж	8,1 ± 1,1 (7)	12,9 ± 3,9 (7)	10,3 ± 0,7 (4)	32,0-37,0 (2)	11,0 ± 3,4 (10)	13,9 ± 6,8 (10)	12,1 ± 3,9 (8)	33,0-68,0 (2)
Дуб	$v_2$	низ	-	-	-	-	10,7 ± 2,4 (6)	7,6 ± 1,8 (6)	12,3 ± 3,2 (3)	-
Дуб	$g_1$	норм	-	-	-	-	23,0 (1)	25,1 (1)	20,6 (1)	-
Дуб	$g_1$	пониж	26,2 ± 6,4 (6)	21,0 ± 11,2 (6)	<b>22,2 ± 2,7 (6)<sup>7</sup></b>	-	20,8 ± 5,0 (15)	25,0 ± 10,0 (15)	<b>18,4 ± 3,5 (10)</b>	53,0 ± 6,7 (5)
Дуб	$g_1$	низ	-	-	-	-	19,0 (1)	7,7 (1)	18,9 (1)	-
Дуб	$g_2$	пониж	65,3 ± 7,8 (3)	65,4 ± 27,3 (3)	36,0 ± 1,6 (3)	-	61,8 ± 16,7 (5)	75,0 ± 66,9 (5)	27,4 ± 5,2 (4)	-
Дуб	$g_3$	норм	-	-	-	-	66,0 ± 5,4 (4)	49,6 ± 12,7 (4)	37,0 (1)	-
Дуб	$g_3$	пониж	-	-	-	-	62,0-76,0 (2)	23,8-50,8 (2)	26,0 (1)	-
Ель	$im_2$	пониж	2,0 (1)	2,0 (1)	2,0 (1)	-	-	-	-	-
Ель	$v_1$	пониж	4,4 ± 1,2 (10)	4,3 ± 2,0 (10)	2,8 ± 0,8 (4)	-	4,0 (2)	2,6-4,0 (2)	2,9 (1)	-
Ель	$v_1$	низ	3,7 ± 0,7 (9)	3,1 ± 1,6 (9)	-	-	3,7 ± 1,2 (3)	2,9 ± 1,3 (3)	3,3 ± 0,9 (3)	57,0 (1)
Ель	$v_2$	пониж	<b>9,8 ± 2,8 (29)</b>	<b>8,7 ± 4,1 (29)</b>	9,8 ± 3,2 (10)	65,8 ± 29,6 (5)	<b>15,3 ± 5,4 (6)</b>	<b>13,6 ± 4,8 (6)</b>	11,6 ± 1,3 (4)	76,5 ± 9,1 (4)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ель	$v_2$	низ	$7,5 \pm 3,0$ (12)	$4,4 \pm 2,1$ (12)	9,3 (1)	157,0 (1)	$8,3 \pm 1,9$ (3)	$8,1 \pm 4,6$ (3)	$5,5-7,5$ (2)	$75,0-76,0$ (2)
Ель	$g_1$	норм	-	-	-	-	$26,0-30,0$ (2)	$28,7-32,0$ (2)	$19,5-22$ (2)	125,0 (1)
Ель	$g_1$	пониж	$21,8 \pm 6,5$ (29)	$14,6 \pm 7,8$ (29)	$18,9 \pm 2,3$ (7)	$92,7 \pm 19,6$ (7)	$24,1 \pm 6,5$ (12)	$19,7 \pm 9,1$ (12)	$19,7 \pm 3,2$ (8)	$88,4 \pm 18,4$ (7)
Ель	$g_1$	низ	<b><math>13,8 \pm 2,3</math> (6)</b>	<b><math>5,4 \pm 1,4</math> (6)</b>	-	-	<b><math>17,0 \pm 3,7</math> (4)</b>	<b><math>10,0 \pm 2,6</math> (4)</b>	19,5 (1)	136,0 (1)
Ель	$g_2$	норм	$36,5 \pm 9,6$ (4)	$33,4 \pm 6,7$ (4)	$24,3 \pm 1,5$ (3)	95,0 (1)	$31,0-46,0$ (2)	$15,3-32,5$ (2)	25,0 (1)	-
Ель	$g_2$	пониж	$31,5 \pm 3,8$ (12)	$22,3 \pm 7,8$ (12)	$24,2 \pm 1,2$ (3)	$103,0 \pm 19,8$ (3)	$35,3 \pm 7,1$ (18)	$28,7 \pm 14,5$ (18)	$24,3 \pm 3$ (6)	$101,0 \pm 5,7$ (3)
Ель	$g_2$	низ	16,0 (1)	7,8 (1)	17,5 (1)	56,0 (1)	$33,3 \pm 9,9$ (3)	$14,7 \pm 3,5$ (3)	-	-
Клен	$v_1$	пониж	$4,0 \pm 1,3$ (5)	$6,8 \pm 2,0$ (5)	$6,9 \pm 2,6$ (5)	-	-	-	-	-
Клен	$v_2$	пониж	$9,3 \pm 1,2$ (3)	$14,5 \pm 1,3$ (3)	$12,0 \pm 2,1$ (3)	39,0 (1)	7,0-9,0 (2)	$12,4-17,3$ (2)	$10,0-14,2$ (2)	49,0 (1)
Клен	$v_2$	низ	7,0 (1)	6,0 (1)	11,2 (1)	-	-	-	-	-
Клен	$g_1$	пониж	$14,0-16,0$ (2)	$30,9-47,2$ (2)	$16,5-17,5$ (2)	$29,0-32,0$ (2)	-	-	-	-
Липа	$im_2$	пониж	-	-	-	-	$2,6 \pm 0,7$ (7)	$4,2 \pm 2,0$ (7)	$3,7 \pm 0,7$ (5)	$34,0 \pm 3,5$ (4)
Липа	$im_2$	низ	-	-	-	-	$3,0 \pm 0,5$ (7)	$3,3 \pm 1,8$ (7)	2,4 (1)	30,0 (1)
Липа	$v_1$	норм	$7,0-9,0$ (2)	$7,0-8,7$ (2)	11,0 (1)	36,0 (1)	$7,8 \pm 1,9$ (4)	$10,7 \pm 0,9$ (4)	-	-
Липа	$v_1$	пониж	$5,9 \pm 2,4$ (79)	$7,1 \pm 3,6$ (79)	$7,7 \pm 3,2$ (8)	30,0 (1)	$5,9 \pm 1,9$ (108)	$7,4 \pm 3,4$ (108)	$9,4 \pm 3,0$ (21)	$55,0 \pm 5,4$ (3)
Липа	$v_1$	низ	$5,3 \pm 1,6$ (46)	$6,4 \pm 3,3$ (46)	7,3 (1)	-	$5,5 \pm 2,2$ (83)	$5,6 \pm 3,4$ (83)	$5,3 \pm 1,5$ (4)	$36,3 \pm 10$ (4)
Липа	$v_2$	норм	6,0 (1)	18,4 (1)	-	-	13,0 (1)	18,5 (1)	11,5 (1)	-
Липа	$v_2$	пониж	$10,8 \pm 2,5$ (30)	$10,9 \pm 3,9$ (30)	$13,3 \pm 1,8$ (7)	$40,3 \pm 7,4$ (3)	$11,3 \pm 2,6$ (73)	$13,2 \pm 4,6$ (73)	$13,0 \pm 2,6$ (15)	$41,0 \pm 8,2$ (7)
Липа	$v_2$	низ	$8,3 \pm 2,2$ (4)	$13,1 \pm 1,5$ (4)	13,7 (1)	28,0 (1)	$10,4 \pm 2,7$ (9)	$12,3 \pm 4,9$ (9)	-	-
Липа	$g_1$	норм	-	-	-	-	$18,0-24,0$ (2)	$27,8-34,7$ (2)	$15,0-18,0$ (2)	32,0 (1)
Липа	$g_1$	пониж	$20,9 \pm 7,6$ (20)	$19,0 \pm 9,1$ (20)	$20,0 \pm 2,2$ (8)	$74,3 \pm 20,8$ (4)	$18,7 \pm 4,6$ (39)	$18,3 \pm 6,8$ (39)	$16,8 \pm 3,0$ (8)	$54,2 \pm 13,5$ (5)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Липа	$g_1$	низ	-	-	-	-	$18,7 \pm 4$ (3)	$20,4 \pm 7,5$ (3)	-	-
Липа	$g_2$	норм	$42,8 \pm 10,7$ (6)	$45,2 \pm 36,8$ (6)	$28,2$ (1)	-	$29,5 \pm 4,7$ (4)	$34,2 \pm 8,6$ (4)	$19,2-21,0$ (2)	-
Липа	$g_2$	пониж	$33,6 \pm 9,1$ (29)	$40,1 \pm 61,9$ (29)	$25,4 \pm 5,2$ (10)	$80,0-88,0$ (2)	$28,8 \pm 12,0$ (6)	$35,9 \pm 29,5$ (6)	$15,5-29,8$ (2)	$68,0$ (1)
Липа	$g_2$	низ	$46,0$ (1)	$23,7$ (1)	-	-	-	-	-	-
Липа	$g_3$	норм	$50,5 \pm 6,7$ (4)	$36,0 \pm 13,6$ (4)	$28,4 \pm 2,8$ (4)	$186,0$ (1)	$51,0$ (1)	$27,7$ (1)	-	-
Ольха	$v_1$	норм	-	-	-	-	$8,0$ (1)	$13,2$ (1)	-	-
Ольха	$v_1$	пониж	-	-	-	-	$4,0-5,0$ (2)	$6,0-8,8$ (2)	-	-
Ольха	$v_2$	пониж	-	-	-	-	$9,3 \pm 2,6$ (4)	$6,0 \pm 3,3$ (4)	$16,7$ (1)	-
Ольха	$v_2$	низ	-	-	-	-	$11,0$ (1)	$15,9$ (1)	-	-
Ольха	$g_1$	пониж	-	-	-	-	$20,3 \pm 3,4$ (4)	$25,2 \pm 9,1$ (4)	$23,9$ (1)	-
Ольха	$g_2$	норм	-	-	-	-	$25,0-38,0$ (2)	$22,0-62,6$ (2)	-	-
Ольха	$g_2$	пониж	-	-	-	-	$20,7 \pm 1,7$ (3)	$26,6 \pm 5$ (3)	-	-
Ольха	$g_3$	норм	-	-	-	-	$43,0-54,0$ (2)	$17,8-49,0$ (2)	$28,0$ (1)	-
Осина	$v_2$	пониж	$5,0$ (1)	$3,1$ (1)	-	-	-	-	-	-
Осина	$g_2$	норм	$21,0-48,0$ (2)	$31,2-81,1$ (2)	-	-	-	-	-	-
Пихта	$v_1$	пониж	$7,0$ (1)	$3,3$ (1)	-	-	$15,0$ (1)	$11,9$ (1)	$14,0$ (1)	$55,0$ (1)
Пихта	$v_1$	низ	$4,0$ (1)	$3,0$ (1)	$6,0$ (1)	-	$5,0$ (3)	$2,1 \pm 0,7$ (3)	$6,0$ (1)	-
Пихта	$v_2$	пониж	$11,3 \pm 2,4$ (11)	$7,1 \pm 3,5$ (11)	$10,2 \pm 0,8$ (5)	$70,0 \pm 26,9$ (4)	$11,8 \pm 3,4$ (11)	$7,0 \pm 2,6$ (11)	$10,4 \pm 2,1$ (8)	$50,2 \pm 15,3$ (6)
Пихта	$v_2$	низ	$10,9 \pm 2,4$ (9)	<b><math>4,8 \pm 1,5</math> (9)</b>	$12,1 \pm 2,3$ (5)	$88,3 \pm 10,5$ (3)	$9,7 \pm 1,7$ (3)	<b><math>8,0 \pm 0,4</math> (3)</b>	$9,5-13,2$ (2)	$38,0$ (1)
Пихта	$g_1$	пониж	$17,4 \pm 3,6$ (10)	$7,8 \pm 4,3$ (10)	$15,0-21,5$ (2)	$34,0$ (1)	$17,0-45,0$ (2)	$10,5-22,9$ (2)	$15,0-22,0$ (2)	$43,0$ (1)
Пихта	$g_1$	низ	$16,6 \pm 2,5$ (5)	$4,8 \pm 1,8$ (5)	$17,0$ (1)	-	$18,0$ (1)	$2,8$ (1)	$14,5$ (1)	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Пихта	$g_2$	пониж	$30,0 \pm 4,4$ (7)	$9,7 \pm 3,0$ (7)	$22,1 \pm 1,6$ (4)	$96,3 \pm 9,7$ (3)	$28,0 \pm 3,2$ (4)	$9,0 \pm 5,0$ (4)	$22,0$ (1)	-
Пихта	$g_2$	низ	$22,0$ (1)	$0,7$ (1)	-	-	$39,0$ (1)	$0,5$ (1)	$26,5$ (1)	-

Примечания. <sup>1</sup> Вариант комбинированного режима (см. таблицы 3.4, 4.2), сомкнутость полога древостоя – 0,6–0,7. <sup>2</sup> В составе II и IV вариантов комбинированного режима (см. таблицы 3.4, 4.2), сомкнутость полога древостоя – 0,6–0,7. <sup>3</sup> Сокращения в заголовках: Онг. сост. – онтогенетическое состояние, жизн. – жизнённость. <sup>4</sup> Условные обозначения в заголовках: D – диаметр ствола на высоте 1,3 м,  $S_{sp}$  – площадь горизонтальной проекции кроны, Н – общая высота дерева, А – календарный возраст. <sup>5</sup> Условные обозначения уровней жизнённости: норм – нормальная, пониж – пониженная, низ – низкая. <sup>6</sup> В ячейках таблицы: среднее значение и стандартное отклонение (после символа  $\pm$ ), в скобках – объем выборки; для выборки объема 2 приведены минимальное и максимальное значения. <sup>7</sup> Жирным шрифтом выделены значения, которые значимо отличаются (критерий Kruskal–Wallis,  $p < 0,05$ ) от значений тех же показателей при другом варианте режима.

### Приложение 3.

**Вывод соотношения между демографическими параметрами  $d_1$ ,  $s_1$ ,  $d_{II}$  и  $b_{II}$  в равновесной или растущей популяции.**

Полученная с помощью среды MATLAB аналитическая форма записи условия равновесия или роста популяции выглядит следующим образом:

$$\lambda_{max} = \frac{r_1 + r_{II} + \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_1}}{2} \geq 1 \quad (\text{П.1})$$

Известны (откалиброваны) значения трех составляющих  $\lambda_{max}$  –  $s_1$ ,  $b_{II}$  и  $r_{II} = 1 - d_{II}$ , но является неизвестным значение четвертой составляющей  $r_1 = 1 - s_1 - d_1$  (где  $s_1$  известно), и требуется определить  $r_1$  или  $d_1$  через известные величины, включенные в выражение (П.1). Это можно сделать после нескольких этапов алгебраических преобразований, включая подстановки значений

$$r_{II} = 1 - d_{II} \quad (\text{П.2})$$

$$\text{и } r_1 = 1 - s_1 - d_1 \quad (\text{П.3}).$$

Последовательность преобразований:

$$\begin{aligned} & \frac{r_1 + r_{II} + \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_1}}{2} \geq 1 \longrightarrow \\ & \longrightarrow r_1 + r_{II} + \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_1} \geq 2 \longrightarrow \\ & \longrightarrow \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_1} \geq 2 - r_1 - r_{II} \longrightarrow \\ & \longrightarrow \left( \sqrt{r_1^2 - 2 \times r_1 \times r_{II} + r_{II}^2 + 4 \times b_{II} \times s_1} \right)^2 \geq (2 - r_1 - r_{II})^2 \longrightarrow \\ & \longrightarrow \left( \sqrt{(r_1 - r_{II})^2 + 4 \times b_{II} \times s_1} \right)^2 \geq (2 - (r_1 + r_{II}))^2 \longrightarrow \\ & \longrightarrow (r_1 - r_{II})^2 + 4 \times b_{II} \times s_1 \geq (2 - (r_1 + r_{II}))^2 \longrightarrow \\ & \longrightarrow (r_1 - r_{II})^2 + 4 \times b_{II} \times s_1 \geq 4 - 4 \times (r_1 + r_{II}) + (r_1 + r_{II})^2 \longrightarrow \\ & \longrightarrow (r_1 - r_{II})^2 - (r_1 + r_{II})^2 + 4 \times b_{II} \times s_1 \geq 4 - 4 \times (r_1 + r_{II}) \longrightarrow \\ & \longrightarrow (r_1 - r_{II})^2 - (r_1 + r_{II})^2 + 4 \times b_{II} \times s_1 \geq 4 - 4 \times (r_1 + r_{II}) \longrightarrow \\ & \longrightarrow (r_1 - r_{II} - r_1 - r_{II}) \times (r_1 - r_{II} + r_1 + r_{II}) + 4 \times b_{II} \times s_1 \geq 4 - 4 \times (r_1 + r_{II}) \longrightarrow \\ & \longrightarrow -2 \times r_{II} \times 2 \times r_1 + 4 \times b_{II} \times s_1 \geq 4 - 4 \times (r_1 + r_{II}) \longrightarrow \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&\longrightarrow 4 \times b_{II} \times s_I - 4 \times r_{II} \times r_I \geq 4 - 4 \times (r_I + r_{II}) \longrightarrow \\
&\longrightarrow b_{II} \times s_I - r_{II} \times r_I \geq 1 - (r_I + r_{II}) \longrightarrow \\
&\longrightarrow b_{II} \times s_I \geq 1 - (r_I + r_{II}) + r_{II} \times r_I \longrightarrow \\
&\longrightarrow b_{II} \times s_I \geq 1 - r_I - r_{II} + r_{II} \times r_I \longrightarrow \\
&\longrightarrow b_{II} \times s_I \geq 1 - r_{II} - r_I \times (1 - r_{II}) \longrightarrow \\
&\longrightarrow b_{II} \times s_I \geq (1 - r_{II}) \times (1 - r_I) \longrightarrow
\end{aligned}$$

далее выполняется подстановка  $r_{II} = 1 - d_{II}$  (П.2):

$$\longrightarrow b_{II} \times s_I \geq d_{II} \times (1 - r_I) \longrightarrow \frac{b_{II} \times s_I}{d_{II}} \geq 1 - r_I \longrightarrow$$

далее выполняется подстановка  $r_I = 1 - s_I - d_I$  (П.3):

$$\begin{aligned}
&\longrightarrow \frac{b_{II} \times s_I}{d_{II}} \geq 1 - (1 - s_I - d_I) \longrightarrow \frac{b_{II} \times s_I}{d_{II}} \geq s_I + d_I \longrightarrow \\
&\longrightarrow s_I \times \left(\frac{b_{II}}{d_{II}} - 1\right) \geq d_I \iff d_I \leq s_I \times \left(\frac{b_{II}}{d_{II}} - 1\right) \text{ (П.4 или 6.8 в главе 6)}.
\end{aligned}$$



# Оглавление

<b>Введение.....</b>	<b>5</b>
<b>Глава 1. Теоретические основы популяционных исследований в пойменных лесах .....</b>	<b>8</b>
1.1. Пространственная гетерогенность пойменных лесов и подходы к ее изучению.....	8
1.2. Популяционно-демографический подход в лесной геоботанике.....	13
<b>Глава 2. Район исследований .....</b>	<b>17</b>
2.1. Географическое положение.....	17
2.2. Геологическое строение и рельеф.....	17
2.3. Гидрография и гидрологический режим.....	18
2.4. Климат.....	19
2.5. Почвы.....	20
2.6. Растительность.....	21
2.7. История природопользования.....	24
<b>Глава 3. Объекты и методы исследований.....</b>	<b>27</b>
3.1. Сбор и предварительная камеральная обработка данных .....	27
3.2 Анализ данных.....	32
<b>Глава 4. Аутэкология исследуемых лесообразующих видов .....</b>	<b>39</b>
4.1. Отношение к факторам окружающей среды .....	39
4.2. Экологические стратегии .....	45
<b>Глава 5. Демографическая структура популяций лесообразующих видов .....</b>	<b>52</b>
5.1. Темнохвойно-широколиственные леса.....	52
5.2. Широколиственные леса .....	62
5.3. Луга после прекращения сенокосения .....	71
<b>Глава 6. Моделирование динамики популяций лесообразующих видов.....</b>	<b>76</b>
6.1. Общая характеристика модели.....	77
6.2. Калибровка параметров модели.....	79
6.3. Результаты моделирования .....	84
6.4. Обсуждение результатов.....	89
<b>Заключение .....</b>	<b>93</b>
<b>Литература .....</b>	<b>95</b>
<b>Приложения.....</b>	<b>104</b>

# Contents

<b>Introduction .....</b>	<b>5</b>
<b>Chapter 1. Theoretical basis of tree populations studies in floodplain forests .....</b>	<b>8</b>
1.1. Spatial heterogeneity of floodplain forests and approaches to its study .....	8
1.2. Population-demographic approach in forest plant ecology .....	13
<b>Chapter 2. The research area.....</b>	<b>.....</b>
2.1. Geographical position .....	17
2.2. Geological structure and relief.....	17
2.3. Hydrography and hydrological regime .....	18
2.4. Climate.....	19
2.5. Soil.....	20
2.6. Vegetation.....	21
2.7. History of land-use.....	24
<b>Chapter 3. Study objects and research methods.....</b>	<b>27</b>
3.1. Collection and preliminary data processing .....	27
3.2. Data analysis.....	32
<b>Chapter 4. Autecology of the studied tree species .....</b>	<b>39</b>
4.1. Relations to environmental factors.....	39
4.2. Ecological strategies .....	45
<b>Chapter 5. Demographic structure of tree populations .....</b>	<b>52</b>
5.1. Dark coniferous-deciduous forests.....	52
5.2. Broad-leaved forests .....	62
5.3. Meadows after the cessation of mowing.....	71
<b>Chapter 6. Modeling the dynamics of tree populations.....</b>	<b>76</b>
6.1. General characteristics of the model .....	77
6.2. Model calibration .....	79
6.3. Simulation results.....	84
6.4. The discussion .....	89
<b>Conclusion.....</b>	<b>93</b>
<b>References.....</b>	<b>95</b>
<b>Appendices .....</b>	<b>104</b>

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Т.Ю. Браславская

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ  
В ПОЙМЕ РАВНИННОЙ СРЕДНЕЙ РЕКИ  
(НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»)**

Под редакцией д.б.н. О.И. Евстигнеева

Подписано к печати 22.11.2019. Формат 70 × 100 1/16.  
Бумага офсетная 80 гм<sup>2</sup>. Гарнитура Petersburg. Печать офсетная.  
Усл.печ. л. 7,1. Тираж 300 экз. Тип. зак. № 47-б/11/2019

Издательство ООО «Цифровичок»  
117149, г. Москва, ул. Азовская, д. 13  
+7(495)649-83-30, +7(495) 797-75-76  
www.cfr.ru; e-mail: info@cfr.ru

ISBN 978-5-91587-200-3



9 785915 872003 >