И. В. Варганова, М. Ю. Тиходеева, В. Х. Лебедева

НЕОДНОРОДНОСТЬ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ С УЧАСТИЕМ ОСИНЫ В ЗАПОВЕДНИКЕ «СТОЛБЫ», КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ

Проведен сравнительный анализ лесных фитоценозов с участием осины, представляющих собой стадии сукцессии восстановления горно-таежных темнохвойных лесов с участием пихты, ели, кедра и сибирским крупнотравьем в напочвенном покрове в заповеднике «Столбы» (Красноярский край). Показано влияние древостоя на условия экотопа под пологом леса, состав и строение растительного покрова нижних ярусов. Определены уровни неоднородности (квантованности и гетерогенности) живого напочвенного покрова на разных стадиях восстановительной сукцессии.

Ключевые слова: сукцессии, темнохвойная тайга, осинники, гетерогенность, заповедник «Столбы».

M. Tikhodeeva, V. Lebedeva, I. Varganova

HETEROGENEITY OF THE FOREST COMMUNITIES WITH THE PARTICIPATION OF ASPEN IN THE RESERVE «STOLBY», KRASNOYARSK REGION

A comparative analysis of the forest communities with the participation of aspen was conducted. These communities are a step of recovery succession of coniferous forests with fir, spruce, cedar and siberian high grasses in soil cover in mountain taiga of the reserve « Stolby « (Krasnoyarsk region). Was illustrated the influence of conditions of ecotope under the forest canopy, on the composition and structure of vegetation of the lower tiers. The levels of heterogeneity (quantization and heterogeneity) living ground cover in various stages of succession replacement was defined.

Keywords: succession, dark-coniferous taiga, aspen forests, heterogeneity, reserve «Stolby».

Изучение структуры растительного покрова актуально и необходимо для решения вопросов классификации растительности, определения биологической продуктивности, картирования и др. Исследования структуры сообществ не могут ограничиваться описанием распределения составляющих его видов, а должны основываться на изучении функциональных связей между растениями, растениями и средой, флористического состава, обилия видов, соотношения жизненных форм, экологических и ценотических групп видов [4]. В настоящей статье представлены результаты изучения горизонтальной и вертикальной структуры лесных сообществ с ведущей ролью осины (*Populus tremula*) в сложении древостоя на территории Государственного природного заповедника «Столбы».

Осиновые леса занимают в заповеднике 12–17% площади и представляют собой производные древостои, сформированные в процессе восстановительной сукцессии темнохвойных формаций на месте вырубок и пожаров. С увеличением возраста осины в древостое усиливается роль темнохвойных пород — главным образом пихты (*Abies sibirica*), а также ели (*Picea obovata*) и кедра (*Pinus sibirica*). Активизация участия пихты отмечается многими исследователями по всей лесной зоне Южной Сибири и Урала и объясняется общей гумидизацией климата [5, 2, 1].

Цель исследования: Изучение процессов восстановления коренного типа растительности через прохождение стадии осинника после нарушений (вырубок и пожаров) в среднегорно-таежном поясе Центральной Сибири.

Задачи: Изучение влияния осинового древостоя на условия экотопа, живой напочвенный покров; выявление неоднородности (гетерогенности и квантованности) напочвенного покрова и древостоя на разных стадиях восстановительной сукцессии коренного сообщества.

Материалы и методы: В трех осиновых сообществах, отличающихся по напочвенному покрову и составу древостоя, заложили вдоль трансект по 100 учетных площадок 0.1 м^2. На площадках фиксировали проективные покрытия (ПП) видов растений, опада, ветоши, толщину подстилки, высоту травостоя, микрорельеф. Сквозистость полога древостоя измеряли цифровым фотоаппаратом, температуру и влажность воздуха, подстилки и почвы — термогигрометром. Для сравнения растительного покрова попарно рассчитывали коэффициенты флористического сходства Съёренсона (K_s), ценотического сходства Глизона (K_g); индекс биотической дисперсии Коха (IBD), отражающий флористическую однородность. Оценку ценотической значимости видов производили через их ПП, встречаемость и коэффициент участия (отношение ПП вида к сумме ПП всех видов, умноженного на 100%). Для оценки гетерогенности напочвенного покрова вычисляли дистанцию Евклида (D) — расстояние в многомерном пространстве между каждой учетной площадкой и средней площадкой трансекты [3]. Среднее значение ($D_{ср.}$) показало уровень гетерогенности. Графическое построение значений D, вычисление разницы между D соседних площадок позволило выделить кванты. Границы квантов определяли расхождением в значении D соседних площадок более чем на 10 у. е. Число квантов, деленное на длину трансекты, позволило оценить уровень квантованности.

Характеристика объектов исследования (табл. 1): *Осинник пихтовый крупнотравный* (6Ос4П) имеет выраженный микрорельеф и отличается большим количеством валежа. Почва серая лесная, суглинистая, свежая. Древесный полог с выраженными окнами, сомкнутость менее 50%. Подрост выражен слабо и представлен молодой пихтой 0.5–1.0 м. Подлесок густой, в нем преобладает *Spiraea chamaedryfolia*, *Padus avium*, *Rubus idaeus*. Травяно-кустарничковый ярус образован видами опушечно-лесной и лесной эколого-ценотических групп: *Stellaria bungeana* (среднее ПП 10%, встречаемость 0.98); в том числе крупнотравными видами *Aconitum septentrionale* (19%; 0.67) *Heracleum dissectum* (25%; 0.08), *Cacalia hastata* (20%; 0.09); мелкотравными видами *Oxalis acetosella* (9%; 0.05), *Maianthemum bifolium* (4%; 0.09). Моховой ярус выражен слабо (5%): на пристволовых повышениях произрастает *Rhytidiadelphus triquetrus*, на валеже — р. р. *Plagiomnium*, *Plagiothecium*.

Осинник спирейно-осочковый: первый ярус древостоя (7Ос2Б1П) образуют мощные осины, второй — березы (*Betula pendula*). Почва серая лесная, свежая, суглинистая на карбонатах. Сомкнутость древесного яруса 60%. В подросте пихта и ель высотой до 2 м. Подлесок менее густой, представлен *Spiraea chamaedryfolia*, *Sorbus sibirica*, *Rubus idaeus*, *Padus avium*, *Sambucus sibirica*, *Ribes atropurpureum*. Основную роль в травяном ярусе играют высокотравные опушечно-лесные виды: *Aconitum septentrionale* (19%; 0.62), *Heracleum dissectum* (22%; 0.22), *Angelica sylvestris* (11%; 0.04), *Crepis sibirica* (8%; 0.11), а также граминоиды — *Carex macroura* (15%; 0.81), *Calamagrostis langsdorfii* (5%; 0.69). Мхов мало: по пристволовым повышениям растет *Rhytidiadelphus triquetrus* (3%).

Таблица 1

Характеристика древостоя изученных фитоценозов

Ассоциация	*Порода*	*Возраст, лет*	*Плотность, шт./га*	*Высота, м*	*Диаметр ствола, см*	*Полнота, м²/га*	*Сквозистость, %*
Осинник пихтовый крупнотравный	осина	80	400	26	32	24.7	61
	пихта	55	300	16	17		
Осинник спирейно-осочковый	осина	80	450	26	36	23.1	51
	береза	20	150	12	8		
Пихтарник осиновый борцово-кисличный	пихта	160	250	35	50	24.5	42
	осина	80	250	25	26		

Пихтарник осиновый борцово-кисличный: микрорельеф его выражен из-за массовых вывалов деревьев и валежа. Почва серая лесная, свежая. Древостой (7ПЗОс) имеет сомкнутость полога 70%. В подросте преобладает 10–20-летняя пихта и ель, присутствует кедр. В подлеске произрастают *Spiraea chamaedryfolia, Sorbus sibirica, Rubus idaeus, Padus avium, Sambucus sibirica*. Травяно-кустарничковый ярус разреженный, большинство видов относится к опушечно-лесной эколого-ценотической группе: *Heracleum dissectum* (24%; 0.05), *Aconitum septentrionale* (14%; 0.57). Среднее ПП мохового яруса относительно выше (11%), он образован таежными видами: *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus.*

Результаты исследования: На всех участках в прошлом производились рубки, в настоящее время мы наблюдаем восстановление темнохвойной тайги с пихтой, елью и кедром через осину, как наиболее распространенную на территории заповедника быстрорастущую пионерную породу. Из-за разного типа рубок, случайного характера заноса семян хвойных и возможных в прошлом низовых пожаров, участие темнохвойных пород различно (табл. 1). В пихтарнике осиновом борцово-кисличном из-за выборочного характера рубки сохранились 160-летние пихты предыдущего поколения. На всех участках в подросте преобладает пихта. Высокая плотность подроста осины и подлеска — на наиболее светлом участке с выраженными «окнами» в пологе — осиннике крупнотравном. Подлесок на разных участках сходен по составу, различно лишь соотношение обилия видов. Характер древостоя, подроста и подлеска предопределяет трансформацию экотопических факторов и в первую очередь сквозистости, обусловливающей условия освещения (табл. 1).

Характеризуя растительность напочвенного покрова, отметим, что значения максимальных и средних общих ПП почти равны между собой и определяются ПП травяно-кустарничкового яруса, который в среднем весьма разрежен — менее 40% (табл. 2). Значительная доля участия зеленых мхов зафиксирована лишь в пихтарнике, где много валежа и пристволовых повышений старых пихт и осин. Наименьшее флористическое разнообразие (25 видов) отмечено в осиннике пихтовом крупнотравном, а в осиннике спирейно-осочковом и пихтарнике осиновом борцово-кисличном оно сходно (39 и 38 видов, соответственно). Аналогичные результаты получены и при оценке видовой насыщенности (числа видов на учетную площадку 0.1 м^2). Вероятно, меньшее видовое разнообразие на

первом участке связано с развитым подлеском из *Spiraea chamaedryfolia*, угнетающим живой напочвенный покров. На этом участке не были обнаружены *Carex macroura, Trientalis europaea, Galium boreale, Cerastium pauciflorum, Angelica sylvestris* — виды, присутствующие на двух других участках.

Таблица 2

Основные характеристики напочвенного покрова фитоценозов

	Осинник пихтовый крупнотравный		*Осинник спирейно-осочковый*		*Пихтарник осиновый борцово-кисличный*	
Проективное покрытие, %	макс.	средн.	макс.	средн.	макс.	средн.
Общее	80	31	80	38	80	31
Травы и кустарнички	80	31	80	38	80	29
Мхи	10	3	20	4	50	11
Опад лиственный	100	88	100	88	100	94
Ветошь травяная	20	8	60	14	30	8
Отпад древесный	60	21	40	8	30	13
Подстилка, см	4	2	6	2	5	2
Число видов / 0.1м^2	7	4	13	8	12	7

На всех участках наибольшая доля в травяно-кустарничковом ярусе принадлежит видам лесного крупнотравья: *Aconitum septentrionale, Cacalia hastata, Heracleum dissectum* (рис. 1). В пихтарнике осиновом борцово-кисличном значительную роль играют папоротники *Dryopteris expansa, Gymnocarpium dryopteris*. По флористическому составу наиболее сходными оказались осинник спирейно-осочковый и пихтарник осиновый борцово-кисличный (K_s = 72%). Наибольшее ценотическое сходство за счет общих доминантов (*Aconitum septentrionale* и *Heracleum dissectum*) обнаружено между осинником пихтовым крупнотравным и пихтарником осиновым борцово-кисличным (K_g = 52%).

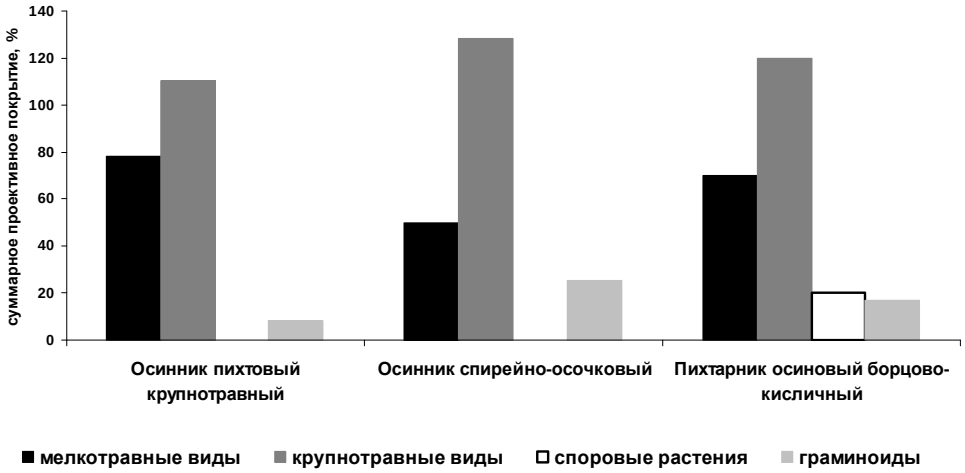

Рис. 1. Участие различных групп видов в живом напочвенном покрове

В осиннике пихтовом крупнотравном, несмотря на меньшее видовое разнообразие, отмечена наибольшая неоднородность напочвенного покрова: самый высокий уровень квантованности (максимальное число квантов) и гетерогенности (наибольшее среднее значение эвклидовой дистанции ($D_{ср.}$)) (табл. 3).

Таблица 3

Структурная характеристика напочвенного покрова сообществ

Ассоциация	*Уровень квантованности*	*Уровень гетерогенности*	*Индекс Коха, %*	*Число доминантов*
Осинник пихтовый крупнотравный	0.33	35.4	15.1	8
Осинник спирейно-осочковый	0.24	28.6	19.7	3
Пихтарник осиновый борцово-кисличный	0.24	26.4	17.6	5

Примечание: уровень квантованности — число квантов, деленное на длину трансекты (32 м); уровень гетерогенности ($D_{ср.}$) — среднее расстояние в многомерном пространстве между каждой учетной площадкой и средней площадкой трансекты.

Еще одним показателем, характеризующим неоднородность напочвенного покрова, может служить число доминантов (видов, максимальное ПП которых превышает среднее общее ПП на трансекте). Значение и этого показателя в осиннике пихтовом крупнотравном оказалось максимальным. Флористическая неоднородность на этом участке также самая высокая, о чем свидетельствует низкое значение индекса биотической дисперсии Коха. Гетерогенность напочвенного покрова на этом участке обусловлена высокой неоднородностью всех ярусов фитоценоза: окна в древостое индуцируют формирование густого подлеска из *Spiraea chamaedryfolia*, который тормозит развитие травянистых растений, в частности, крупнотравных видов *Aconitum septentrionale, Heracleum dissectum,* занимающих тот же высотный уровень.

Анализ распределений по трансекте параметров, иллюстрирующих гетерогенность фитоценоза — обилия (коэффициентов участия) видов, сквозистости древесного полога (рис. 2), показал комплементарность развития крупнотравных и мелкотравных видов на всех участках: так, в осиннике спирейно-осочковом интенсивное развитие *Aconitum septentrionale* и *Heracleum dissectum* препятствует разрастанию *Carex macroura*. Высокая сквозистость древесного полога способствует развитию крупнотравных видов. При сквозистости ниже 40% снижается обилие и крупнотравных, и мелкотравных видов. В осиннике пихтовом крупнотравном, где в окнах древостоя разрастается густой подлесок, связи между обилием трав и сквозистостью древесного полога не выявлено.

Заключение: Исследованы различные фитоценозы, представляющие осиновую стадию послерубочной сукцессии, направленной на восстановление горно-таежных темнохвойных лесов с участием пихты, ели, кедра и сибирским крупнотравьем в напочвенном покрове. Показано что, несмотря на разный возраст пихты в древостое, видовой состав подлеска и травяно-кустарничкового яруса остается однородным. Различия проявляются в разной степени неоднородности фитоценозов, связанной с комплементарным развитием древостоя, подлеска и травяно-кустарничкового яруса. Максимальная неоднородность

(квантованность и гетерогенность) напочвенного покрова, подлеска и древостоя зафиксирована в осиннике пихтовом крупнотравном с древостоем из осин в первом ярусе и пихт во втором, с густым подлеском, преимущественно, из *Spiraea chamaedryfolia* в окнах древесного полога.

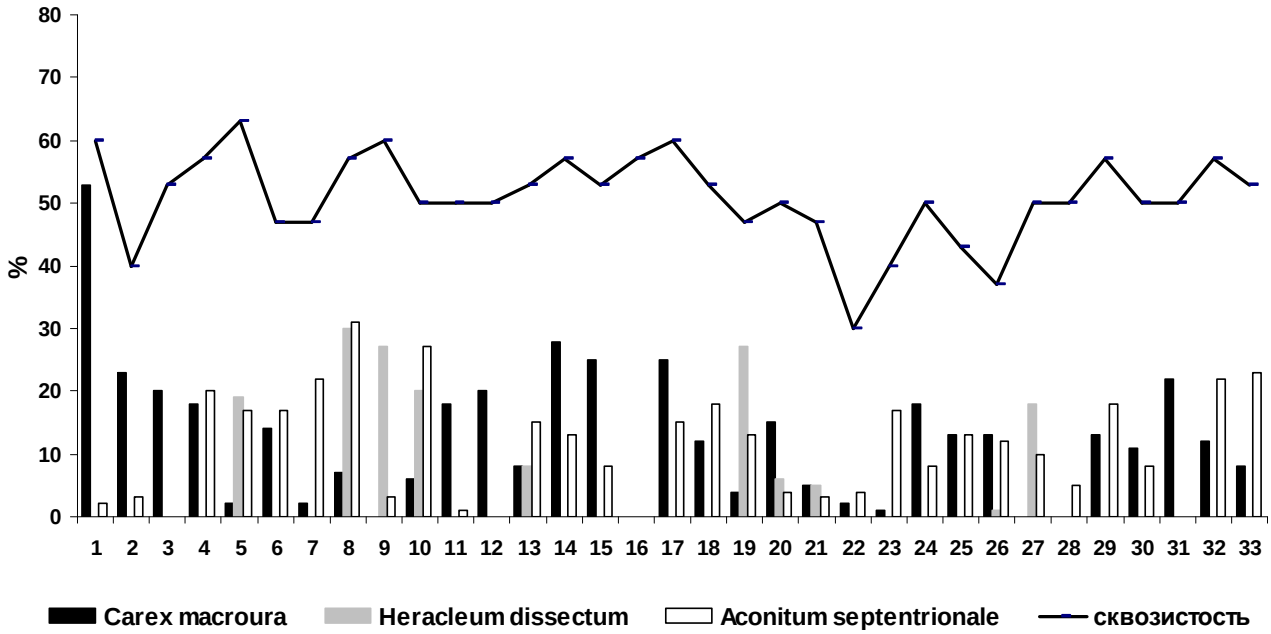

Рис. 2. Изменение сквозистости и значений коэффициентов участия видов вдоль трансекты в осиннике спирейно-осочковом

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андреев Г. В.* Формирование и динамика длительно-производных осинников северной части западного макросклона Южного Урала // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 36-1. Т. 4. С. 15–18.
2. *Власенко В. И.* Динамика лесных биогеоценозов охраняемых территорий гор Южной Сибири на их верхнем и нижнем пределах распространения // Сибирский бот. журнал. Томск, 2001. Т. 3. Ч. 2. С. 21–34.
3. *Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю.* О гетерогенности и квантованности растительности пробных площадей // Бот. журнал. 2014. Т. 99. № 1. С. 3–22.
4. *Матвеева Н. В.* Гетерогенность растительного покрова в Арктике и подходы к ее типизации // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 212–225.
5. *Шиятов С. Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М., 1986. 136 с.

REFERENCES

1. *Andreev G. V.* Formirovanie i dinamika dlitel'no-proizvodnyh osinnikov severnoj chasti zapadnogo makrosklona Juzhnogo Urala // Izvestija Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2012. № 36-1. T. 4. S. 15–18.
2. *Vlasenko V. I.* Dinamika lesnyh biogeocenozov ohranjaemyh territorij gor Juzhnoj Sibiri na ih verhnem i nizhnem predelah rasprostranenija // Sibirskij bot. zhurnal. Tomsk, 2001. T. 3. Ch. 2. S. 21–34.

3. *Ipatov V. S., Lebedeva V. H., Tihodeeva M. Ju.* O geterogennosti i kvantovannosti rastitel'nosti probnyh ploshhadej // Bot. zhurnal. 2014. T. 99. № 1. S. 3–22.
4. *Matveeva N. V.* Geterogennost' rastitel'nogo pokrova v Arktike i podhody k ee tipizacii // Aktual'nye problemy geobotaniki. III Vserossijskaja shkola-konferencija. Lekcii. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2007. S. 212–225.
5. *Shijatov S. G.* Dendrohronologija verhnej granicy lesa na Urale. M., 1986. 136 s.

Г. А. Морозов, И. В. Варганова

СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ОСИННИКОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ, СФОРМИРОВАВШИХСЯ НА ВЫРУБКАХ

Исследован растительный покров и структура одновозрастных осинников, расположенных на юго-востоке Кировской области, представляющих этапы восстановления южно-таежного типа леса после рубки. Выявлены различия в горизонтальной, вертикальной структуре ценозов, оценена флористическая и ценотическая гетерогенность травянистого яруса. Во всех изученных осинниках содоминатами напочвенного покрова будут виды субтеневой свиты.

Ключевые слова: вертикальная и горизонтальная структура, производные леса, осинники, вырубки.

G. Morozov, I. Varganova

STRUCTURE OF EUROPEAN ASPEN FORESTS, FORMED AFTER FELLING IN KIROV REGION, RUSSIA

This paper describes findings on forest structure, and vegetation, of European aspen (Populus tremula L.) in the same-age forests of the southeast Kirov region of Russia. The differences in the horizontal and vertical structure, floristic and phytocenosis heterogeneity are revealed and discussed. It is proved that in the field layer of aspen species forests the sub-shade group is sodominant.

Keywords: horizontal and vertical structure, reforestation, felling.

Объект исследования осина (*Populus tremula* L.) относится к самым распространенным мелколиственных породам на территории России, является пионерной древесной породой и начинает процесс восстановления растительности после нарушения. Осинники часто называют ключевым элементом для поддержания биологического разнообразия таежных лесов [1]. Осину примененяют для озеленения, рекультивации нарушенных земель, укрепления субстратов и для создания естественных зеленых заборов вдоль транспортных магистралей. Древесина осины используется в целлюлозно-бумажной промышленности, в строительстве и мебельном производстве, кора и листья применяется в медицине и фармакологии, окорка является сырьем для изготовления сорбентов для очистки почвы и воды от нефтяных загрязнений [2]. Исходя из важного фитоценотического значения осины и широкого практического применения, исследования, направленные на изучение биологии и экологии осины и осиновых лесов, оказываются актуальными, так как раскрывают воз-