

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Департамент государственной политики и регулирования
в сфере охраны окружающей среды
Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
ФГБОУ ВО «Поволжский государственный
технологический университет»

Научные труды

ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Выпуск 8

Йошкар-Ола
2017

УДК 630.574:(470.343)

ББК 43.4

Н 34

Научный редактор
Ю. П. Демаков, доктор биологических наук

Рецензенты:

Новоселов С.И., доктор сельскохозяйственных наук (ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет»)

Полянская Т.А., доктор биологических наук (ФГБУ «Национальный парк «Марий Чодра»)

*Рекомендовано к изданию научно-техническим советом
Государственного природного заповедника «Большая
Кокшага»*

Н 34 **Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага»**. Вып. 8. – Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2017. – 436 с.

ISBN 978-5-8158-1881-1

Рассматриваются итоги исследований различных аспектов структурно-функциональной организации и развития биогеоценозов на территории заповедника и сопредельных территориях.

Для широкого круга исследователей и специалистов в области биологии, экологии и природопользования.

УДК 630.574:(470.343)

ББК 43.4

ISBN 978-5-8158-1881-1

© Коллектив авторов, 2017

© ГПЗ «Большая Кокшага», 2017

© ФГБОУ ВО «Поволжский государственный технологический университет», 2017

Scientific Papers
OF THE STATE NATURE RESERVE
«BOLSHAYA KOKSHAGA»

Issue 8

Yoshkar-Ola
2017

Chief editor:
Doctor of Sci. in Biol. **Y.P. Demakov**

Reviewers:

Novoselov, S.I., Doctor of Agricultural Sci., FSBEI HPE «Mari State University»

Polyanskaya, T.A., Doctor of Biological Sci., FSBI «Mari Chodra National Park»

Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». Issue. 8. – Yoshkar-Ola: Volga State University of Tehnology, 2017. – 436 p.

ISBN 978-5-8158-1881-1

ISBN 978-5-8158-1881-1

© Group of authors, 2017

© State Nature Reserve «Bolshaya
Kokshaga», 2017

© Volga State University of Tehnology, 2017

*Посвящается светлой памяти
доктора биологических наук,
действительного члена РАЕН
Николая Васильевича ГЛотова*

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Предисловие	10
Памяти ученого и педагога	12
Демаков Ю.П., Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. Роль лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и вариабельность ее параметров	15
Демаков Ю.П., Исаев А.В., Нуреев Н.Б. Вариабельность плотности сложения почв в лесных биогеоценозах Среднего Поволжья	44
Демаков Ю.П., Исаев А.В., Гареев Б.И., Баталин Г.А. Использование рентгенофлуоресцентного анализа для оценки содержания химических элементов в почве лесных биогеоценозов	56
Исаев А.В., Митякова И.И. Экогеохимия почв прирусловой части поймы, развивающихся в условиях меандрирования	76
Демаков Ю.П., Митякова И.И., Исаев А.В. Почвы лесопарка «Дубовая роща»: строение, свойства, развитие	115
Гончаров Е.А., Иосифиди А.М., Петухов А.С. Радиоэкологические исследования на территории заповедника «Большая Кокшага»	169
Османова Г.О., Богданов Г.А. Состояние популяции гроздовника многораздельного в заповеднике	181
Рыжова Л.В., Файзрахманова З.З. Динамика фитосанитарного состояния ценопопуляций брусники в заповеднике «Большая Кокшага»	192
Рыжова Л.В., Глотов Н.В. Структура и годичные приросты парциальных кустов брусники в заповеднике	210
Рыжова Л.В. Плотность и морфометрические признаки популяции морошки в заповеднике	232
Бекмансуров М.В., Заболотских Л.А. Биоразнообразие луговых сообществ лесопарка «Дубовая роща»	236
Богданов Г.А. Анализ флоры заповедника «Большая Кокшага»	246
Демаков Ю.П., Исаев А. В. Динамика состояния сосновых древостоев на постоянных пробных площадях	257
Исаев А.В., Демаков Ю.П. Развитие фитоценозов в пойме среднего течения реки Большая Кокшага	311
Воробьева И.Г., Богданов Г.А., Сбоева С.П. Население почвенной мезофауны сосняков заповедника «Большая Кокшага»	340
Дробот В.И. Редкие и малочисленные виды птиц заповедника «Большая Кокшага»	354

Дробот В.И. Мониторинг населения птиц на модельных маршрутах заповедника	370
Дубровский В.Ю., Беляков В.В., Зубкова Е.А., Хащеватская В.И. Орнитофауна южной части заповедника «Большая Кокшага» в период предзимья	385
Дубровский В.Ю. Структура населения грызунов и насекомоядных заповедника в период предзимья.	396
Корнеев В.А., Князев М.Н., Полушина О.М. Лесная куница и горностаи в заповеднике «Большая Кокшага»	403
Рыжова Л.В. Библиография научно-исследовательских работ, выполненных в Государственном природном заповеднике «Большая Кокшага» и на сопредельных территориях. Дополнение 5.	423
Об авторах	432

CONTENTS

Preface	10
In memory of a scientist and teacher	12
Demakov Yu. P., Isaev A. V., Sharafutdinov R. N. Forest Cover Role in Pine Forests of Mari Trans-Volga Region and Variability of Soil Cover Parameters	15
Demakov Yu.P., Isaev A.V., Nureev N.B. Variability of Bulk Density of Soils in Forest Biogeocoenoses of Middle Volga Region	44
Demakov Yu.P., Isaev A.V., Gareev B.I., Batalin G.A. Use of X-Ray Fluorescence Analysis to Calculate the Content of Chemical Elements in the Soil of Forest Biogeocoenoses	56
Isaev A.V., Demakov Yu.P., Mityakova I.I. Ecogeochemistry of Soils in the Close to the River Channel Bottomland, Developing When Meandering	76
Demakov Yu.P., Mityakova I.I., Isaev A.V. Soils of «Dubovaya Roshcha» Urban Forest: Configuration, Properties, Development	115
Goncharov E.A., Iosifidi A.M., Petukhov A.S. Radioecological Studies in the Territory of «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	169
Osmanova G.O., Bogdanov G.A. Botrychium Multifidum Population Condition in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	181
Ryzhova L.V., Faizrakhmanova Z.Z. Dynamics of Phytosanitary Condition of Vaccinium Vitis-Idaea Coenopopulation in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	192
Ryzhova L.V., <u>Glotov N.V.</u> Structure and Annual Growth of Partial Shrubs of Vaccinium Vitis-Idaea in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	210
Ryzhova L.V. Density and Morphometric Features of Rubus Chamaemorus in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	232
Bekmansurov M.V., Zabolotskikh L.A. Meadow Communities Biodiversity in «Dubovaya Roshcha» Urban Forest	236
Bogdanov G.A. «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve Flora Analysis	246
Demakov Yu.P., Isaev A.V. Dynamics of Pine Stands Condition at Permanent Samples	257
Isaev A.V., Demakov Yu.P. Phytocoenosis Development in the Flood Plain of the Middle Course of the Bolshaya Kokshaga	311
Vorobyeva I.G., Bogdanov G.A., Sboeva S.P. Population of Soil-Dwelling Mesofauna in Pine Forests of «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	340

Drobot V.I. Rare and Few in Numbers Species of Birds in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	354
Drobot V.I. Birds Population Monitoring in the Simulative Routes of the Nature Reserve	370
Dubrovskiy V.Yu., Belyakov V.V., Zubkoba E.A., Khashchevatskaya V.I. Ornithofauna in the Southern Part of «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve in Pre-Winter Period	385
Dubrovskiy V.Yu. Structure of Rodents and Insect-Eaters Population in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve in Pre-Winter Period	396
Korneev V.A., Knyazev M.N., Polushina O.M. Pine Marten and Common Weasel in «Bolshaya Kokshaga» Nature Reserve	403
Ryzhova L.V. Bibliography of Researches, Carried out in State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga» and in Its Cross-Border Regions. Supplement 5.	423
About authors	432

ПРЕДИСЛОВИЕ

Восьмой выпуск Научных трудов приурочен к году экологии, 100-летию заповедной системы России и предстоящему 25-летию заповедника «Большая Кокшага». Он посвящен памяти доктора биологических наук, профессора Николая Васильевича Глотова – крупного учено-генетика, талантливого педагога и прекрасного человека, который являлся долгое время членом научно-технического совета заповедника и неизменным редактором его научных трудов.

В сборник вошли статьи, отображающие результаты изучения различных аспектов структурно-функциональной организации и развития биогеоценозов. В первых пяти работах (Ю.П. Демаков и А.В. Исаев с соавторами), имеющих прямое отношение к проблеме биологического круговорота в лесных экосистемах, отражены особенности сложения напочвенного покрова и почв в различных биотопах заповедника и прилегающих территорий, показана вариабельность их физико-химических параметров, оценена методика рентгенофлуоресцентного анализа валового содержания в них химических элементов. В статье Е.А. Гончарова с соавторами приведены результаты радиоэкологических исследований, проведенных на территории заповедника, ряд работ посвящен анализу флоры заповедника и оценке состояния в нем ценопопуляций гроздовника многораздельного, брусники и морошки. В статье М.В. Бекмансурова и Л.А. Заболотских охарактеризовано видовое разнообразие луговых сообществ лесопарка «Дубовая роща», а в работах Ю.П. Демакова и А.В. Исаева отражена многолетняя динамика состояния сосновых древостоев на постоянных пробных площадях и показан характер развития фитоценозов в пойме среднего течения реки Большая Кокшага. В статье И.Г. Воробьевой с соавторами оценена структура населения почвенной мезофауны сосняков заповедника, а в работах В.И. Дробота и В.Ю. Дубровского с соавторами приведены материалы по его орнитофауне. В статьях В.Ю. Дубровского и В.А. Корнеева с соавторами отражены результаты исследований структуры населения грызунов и насекомоядных заповедника «Большая Кокшага» и особенности развития на его территории лесной куницы и горностая. В заключительной статье, подготовленной Л.В. Рыжовой, приведена библиография научно-исследовательских работ, выполненных в заповеднике «Большая Кокшага» и его сотрудниками на сопредельных территориях.

Представленные в сборнике результаты очень разнообразных по тематике исследований сотрудников заповедника и различных сторонних организаций, значительно расширяют современные научные знания. Они, как мы надеемся, будут интересны и полезны широкому кругу биологов и экологов, а также аспирантам и студентам соответствующих специальностей и направлений подготовки.

Искренне благодарим за рецензирование сборника доктора сельскохозяйственных наук С.И. Новоселова и доктора биологических наук Т.А. Полянскую, а также М.А. Звереву за качественный перевод аннотаций статей.

Ю.П. Демаков,
научный редактор сборника,
д-р биологических наук

ПАМЯТИ УЧЕНОГО И ПЕДАГОГА

Год назад 20 июня мы понесли невосполнимую утрату: скоропостижно скончался крупный ученый-генетик, талантливый педагог и прекрасный человек – **Николай Васильевич Глотов**, который являлся основоположником анализа гетерогенности природных популяций по количественным признакам на фоне изменения условий среды их обитания.

Николай Васильевич Глотов долгое время был членом научно-технического совета и неизменным редактором научных трудов заповедника «Большая Кокшага», хотя основным местом его работы являлся Марийский государственный университет. Он обосновал и детально разработал алгоритмы сбора материала, постановки экспериментов и математической обработки полученных результатов. По результатам инициированных им исследований Николай Васильевич сделал по меньшей мере два крупных обобщения:

1) влияние взаимодействия «генотип-среда» на изменчивость признаков сопоставимо с аддитивными эффектами генотипов, хотя имеет место определенная признако-специфичность;

2) при тестировании генотипов в различных экологических условиях вклад взаимодействия «генотип-среда» в изменчивость признаков возрастает пропорционально их контрастности.

Жизненный путь Николая Васильевича поначалу был довольно типичным для многих людей Советского Союза. Родился он 9 апреля 1939 года в г. Свердловске (ныне Екатеринбург) и был с детства окружен заботами не только родителей, но и старших сестер, одна из которых была двоюродной. После окончания средней школы с золотой медалью он решил пойти по стопам матери, работавшей всю жизнь врачом, и поступил на лечебный факультет Свердловского медицинского института. На пороге этого вуза юноша очень смутно представлял свой дальнейший жизненный путь, но уже после первых лет учебы понял, что практическая медицина ему не интересна – так назрело решение начать заново поиск себя в другой профессии.



1939-2016

Положить конец его сомнениям и терзаниям помогли родители. Отец, Василий Александрович, со свойственным ему здравым смыслом и практическим взглядом на жизнь, дал сыну твердую установку, которую в вольной интерпретации можно изложить так: «Множество великих ученых, писателей, художников по настоянию родителей получали образование юристов, финансистов, врачей, священников, а потом или параллельно отдавались своим призваниям. Тебе следует пойти такой же дорогой».

Настоящий широкий и светлый путь всей жизни открылся Николаю Васильевичу вдруг и сразу. Однажды среди сотни молодых людей он оказался в аудитории Уральского политехнического института, где по приглашению преподавателей-физиков выступал с лекциями по генетике крупный ученый Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский, гениальные мысли и ораторское мастерство которого сильно действовали на каждого слушателя. Н.В. Глотов с первых фраз лектора ощутил, что он нашел, наконец, свое призвание.

Так он вошел в круг учеников, сотрудников и последователей четы Тимофеевых-Ресовских, которые работали в конце 50-х годов XX столетия в Институте биологии УФ АН СССР в Свердловске. Здесь в это время зарождались основы радиационной генетики и радиационной экологии. Студент Н.В. Глотов и несколько его товарищей не просто присутствовали на занятиях и семинарах, но и были ко всему этому причастны. Данное положение рождало не только гордость, но требовало такого уровня знаний, понимания и умения, о которых студенты медицинского института даже не слышали, и у Николая Васильевича смутные желания заниматься математикой, будоражившие его сознание еще в школьные годы, превратились в реальную необходимость, которую он реализовал, прослушав серию курсов на математическом факультете университета.

Под руководством Николая Викторовича Лучника, сотрудника Н.В. Тимофеева-Ресовского, он изучил также особую ветвь вариационной статистики для биологов – биометрию. Так сложились обстоятельства, что, еще будучи студентом-медиком Глотов заменил Лучника в качестве преподавателя биофака УрГУ, где прочитал курс биометрии студентам заочного и вечернего отделений. Хорошие отзывы руководителей факультета об этих лекциях дошли до Н.В. Тимофеева-Ресовского, что и стало поводом присвоить студенту Глотову прозвище «профессор».

После окончания института Н.В. Глотов поступил в аспирантуру и выехал вслед за костяком лаборатории НИИ Охраны материнства и младенчества, возглавляемой Н.В. Тимофеевым-Ресовским, в Обнинск.

Кандидатская диссертация «Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*» была завершена в срок и успешно защищена в 1967 году в Институте общей генетики АН СССР.

В 1969-1970 годы Н.В. Глотов совмещал работу в Обнинске с преподаванием на биофаке МГУ. Радиационная генетика дрозофилы постепенно отходила на второй и третий план, а основная тематика исследований сместилась в сторону популяционной генетики и более широких вопросов популяционной биологии.

В 1973 году он совместно с Н.В. Тимофеевым-Ресовским, который был лидером коллектива авторов, и А.В. Яблоковым издал монографию «Очерк учения о популяции», сразу ставшую классической. В этой книге был задан основной вектор популяционных исследований, которые получили дальнейшее развитие в докторской диссертации Николая Васильевича «Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам», успешно защищенной в 1983 году в Ленинградском университете.

Идейные основы, заложенные в ней, Н.В. Глотов со своими учениками и последователями развивал на протяжении всей своей жизни. Эти работы велись коллективами исследователей из разных университетов и НИИ, объединяемых Н.В. Глотовым в неформальные творческие группы. Менялись места основной работы (МГУ, ЛГУ, МарГУ), проведения полевых исследований (от Кавказа до Ямала), объекты (от дубов до манжеток и лишайников и от дрозофил до грызунов), менялись и развивались методы. Можно выделить два главных итога этих работ: 1) научные результаты, которые до сих пор востребованы ботаниками, зоологами, экологами, генетиками и всеми, кто вносит вклад в развитие учения о популяции, учение об эволюции и о природе живого; 2) благодарная память студентов, коллег, которые слушали лекции и доклады Н. В. Глотова на многочисленных семинарах и конференциях.

Николай Васильевич Глотов был крупным ученым, мудрым педагогом, очень душевным и приятным в общении человеком, носителем, хранителем и продолжателем традиций высокой научной и человеческой культуры лучших умов XX-го века. За все это мы ему глубоко признательны и по мере сил будем стараться нести его идеи дальше. Светлая память о нем навсегда останется в наших сердцах.

Редколлегия сборника и сотрудники
заповедника «Большая Кокшага»

УДК 630*114.351 (470.343)

РОЛЬ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В БОРАХ МАРИЙСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ И ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЕЕ ПАРАМЕТРОВ

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, Р. Н. Шарафутдинов

Оценены пределы и установлены закономерности изменчивости параметров лесной подстилки в борах Марийского Заволжья, которая является продуктом жизнедеятельности всей экосистемы, отражая её текущее состояние, историю развития и специфические черты, в том числе скорость протекания биологического круговорота. Показано, что наиболее информативными показателями напочвенного покрова являются его мощность, зольность и гидролитическая кислотность. Остальные показатели имеют вспомогательное информативное значение. Сделан вывод о том, что классифицировать подстилки нужно на основе лесной типологии, так как их свойства четко связаны с влажностью и трофностью почв, а также структурой фитоценозов. Роль напочвенного покрова в сосновых биогеоценозах на песчаных почвах далеко не однозначна. Он обладает высокими термоизоляционными свойствами, препятствуя в летний период прогреву почвы, а также большой влагоемкостью, особенно высокой в сосняках лишайниково-мишистых, благодаря чему после сильной засухи способен поглотить до 22 мм осадков, перехватив их у деревьев, в которой они в это время особенно остро нуждаются. Перехватывает он и определенную часть поступающих с осадками питательных веществ. От его мощности во многом зависят возобновление леса и пожароопасность насаждений. Для успешного развития биогеоценозов в лишайниковых и лишайниково-мишистых типах леса напочвенный покров необходимо периодически либо выжигать, либо с помощью специальных механизмов ворошить, смешивая с минеральным слоем почвы.

Ключевые слова: лесные биогеоценозы; напочвенный покров; экологическая роль; параметры; вариабельность; факторы.

Введение

Лесная подстилка, которую применительно к соснякам, произрастающим на песчаных почвах, правильнее называть растительно-детритным напочвенным покровом, поскольку она состоит из трудно-разделимой смеси отмершего органического вещества, минеральных частиц, а также живых стеблей мхов, слоевищ лишайников и корней растений, является важнейшим компонентом, продуктом жизнедеятельности биогеоценозов и чутким индикатором их состояния [5, 9, 35, 37, 40, 41]. Она вместе с тем выполняет важные экологические функции, определяя гидротермический режим почв, являясь регулятором протекания в них биоценологических и биохимических процессов [21]. Удаление подстилки приводит к иссушению почвы на довольно значительную глубину, уменьшению подвижных форм фосфора, калия и обменных оснований [8], а искусственное ворошение способствует ускорению её

разложения, усилению развития ассимиляционного аппарата деревьев и скорости их роста [45]. От мощности, структуры и характера разложения подстилки зависят возобновление леса и продуктивность древостоя [30, 42, 43, 50, 52], поэтому не случайно, что одной из важнейших задач биогеоценологии является всестороннее изучение её свойств и уточнение роли в функционировании лесных экосистем [6].

Цель исследования – выявить пределы и факторы вариабельности физических и химических параметров лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и оценить её роль в функционировании экосистем.

Объекты и методика исследований

Исследования проведены на 45 пробных площадях, заложенных в древостоях разного возраста и состава, произрастающих на песчаных почвах в разных типах леса заповедника «Большая Кокшага», граничащего с ним Старожильского лесничества и национального парка «Марий Чодра». На каждой пробной площади проведено подробное описание фитоценозов и почв на основе разрезов и прикопок, проведены замеры толщины подстилки и взяты образцы для проведения стандартных лабораторных анализов физико-химических показателей. Для оценки влияния подстилки на микроклимат почв на двух постоянных пробных площадях в сосняке лишайниковом и лишайниково-мшистом, находящихся на территории заповедника, заложили по пять площадок размером 3×3 м, очистив их поверхность до минерального слоя от мхов, лишайников и опада. На каждой из этих площадок три раза за сезон проводили замеры на разной глубине температуры почвы электронным термометром и брали образцы для оценки её влажности весовым методом. Подобные замеры проводили также рядом с этими площадками, где напочвенный покров не был нарушен. Обработку цифрового экспериментального материала провели на ПК стандартными методами математической статистики.

Результаты исследования и их обсуждение

Одним из основных параметров лесной подстилки является её толщина, зависящая от состава и продуктивности фитоценоза, а также скорости разложения опада. Среднее значение этого параметра в лесных биогеоценозах на песчаных почвах в пределах исследованной территории составляет $3,7 \pm 0,3$ см, варьируя от 1 до 15 см. Очень значительно изменяется и абсолютно сухая масса напочвенного покрова (от 16,2 до 80,7 т/га), из которой в среднем 52 % составляет зола, 25 % – углерод, 23 % – азот, кислород и водород. Величина этих параметров не выходит

за пределы диапазона значений, выявленных другими исследователями в сосновых биогеоценозах [41], но значительно превышает показатели в лиственных лесах Поволжья [37, 51]. Толщина и масса напочвенного покрова значительно варьируют также в пределах каждого биогеоценоза ($V = 22-43\%$), что связано с мозаичностью развития растительности и рельефом участка. Связь между этими параметрами, как было показано нами ранее [12], довольно тесная, но сугубо специфичная для каждого биотопа, что связано с различиями состава подстилки, степени ее развития и скорости разложения. Наименее развит напочвенный покров в сосняках липняковых, где он быстро разлагается под действием разнообразной биоты, достигающей здесь наибольшего обилия. Очень мощный напочвенный покров отмечается в сосняках брусничниковых, где подстилка представляет собой сухой торф, густо пронизанный корнями растений. Значения этих показателей в целом возрастают по мере увеличения увлажнения почв, достигая максимума в заболоченных экотопах, где подстилка по сути превращается в мощную залежь торфа, и снижаются по мере увеличения их трофности. Влияние возраста и полноты на мощность напочвенного покрова практически не проявляется, поскольку ее величина зависит от всего предшествующего развития биогеоценоза, а также частоты повторения лесных пожаров.

Исследования показали, что напочвенный покров обладает высокими термоизоляционными свойствами, препятствующими прогреву почвы в летний период и способствующими сохранению в ней тепла зимой. В сосняках лишайниково-мшистых температура почвы в течение всего вегетационного периода ниже, чем в сосняке лишайниковом, где его мощность почти в два раза меньше. Различия между этими экотопами четко проявляются до глубины 80 см, достигая в верхних слоях почвы в июне-июле 2,5-3,1°C [15]. На глубине 20 см различия составляют 1,9°C, а на глубине 40 см – 1,2°C. Удаление напочвенного покрова приводит к значительному увеличению температуры верхних слоев почвы (рис. 1). С возрастанием глубины разница температуры почвы между вариантами опыта экспоненциально снижается, составляя на глубине 60-80 см 0,5-1,5°C.

Напочвенный покров обладает также большой влагоемкостью, особенно высокой в сосняках лишайниково-мшистых, благодаря чему он после сильной засухи способен поглотить до 22 мм осадков (табл. 1), перехватывая их у деревьев, в которой они в это время особенно остро нуждаются. Перехватывает он, как можно предположить, также и определенную часть поступающих с осадками питательных веществ, оказывая негативное воздействие на состояние древостоя и играя отрицатель-

ную роль в функционировании лесных экосистем, замедляя течение в них биологического круговорота. Подтвердить это положение или опровергнуть его смогут результаты специальных исследований.

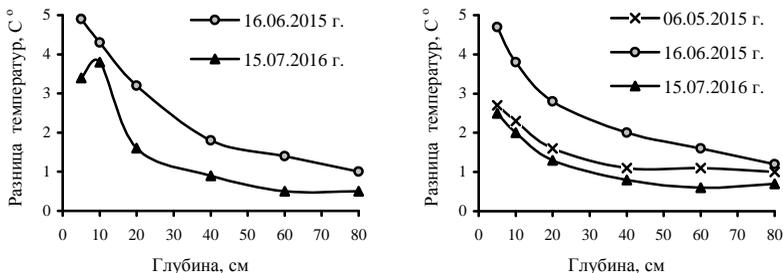


Рис. 1. Разница температуры почвы на разной глубине между вариантами опыта, проведенного в сосняке лишайниковом (слева) и лишайниково-мшистом в 2015-2016 годах

Таблица 1

Влагоемкость лесной подстилки, перехват ею осадков в сосняках заповедника

Биотоп	Запас, т/га	Влагоемкость, %	Возможный перехват осадков	
			т/га	мм
Сосняк лишайниковый	45,8±5,2	424±20	194,1±30,5	19,4±3,0
Сосняк лишайниково-мшистый	50,1±2,6	445±20	222,9±27,9	22,3±2,8
Сосняк брусничниковый	80,7±7,8	229±24	184,8±31,1	18,5±3,1

Результаты оценки влияния подстилки на влажность почвы в экотопах оказались не столь однозначными как по влиянию на ее температуру и не позволили выявить существенных различий между вариантами опыта. Это связано, вероятно, с характером распространения и степени активности корней деревьев, а также с большой пространственной вариабельностью данного показателя. Они показали, что в сосняке лишайниковом влажность разных слоев почвы изменялась от 2,02 до 5,86 %, а сосняке лишайниково-мшистом – от 2,00 до 5,62 % (табл. 2), где она во все сроки учета оказалась в среднем более высокой.

На площадках с удалением напочвенного покрова в сосняке лишайниковом она была в среднем выше, чем на площадках без его удаления, а в сосняке же лишайниково-мшистом с более мощным и влагоемким напочвенным покровом картина была противоположной (рис. 2). Получается, таким образом, что моховой покров способствует сохранению влаги в почве, а лишайниковый, наоборот, испаряет ее больше, чем открытая почва.

Таблица 2
Динамика влажности почвы в 80-летних сосняках заповедника «Большая Кокшага»

Дата учета	Влажность различных слоев почвы в экотопах, %					
	Сосняк лишайниковый			Сосняк лишайниково-мшистый		
	0-20 см	30-50 см	60-80 см	0-20 см	30-50 см	60-80 см
На площадках с ненарушенным напочвенным покровом						
16.06. 2015 г.	2,02	2,83	2,16	4,07	3,11	3,41
23.09. 2015 г.	4,14	4,02	3,37	5,48	4,76	3,13
12.05. 2016 г.	4,78	3,68	3,41	5,02	4,25	3,95
15.07. 2016 г.	3,37	2,40	2,22	3,80	2,25	2,00
14.09. 2016 г.	4,14	4,02	3,70	5,48	4,76	3,95
На площадках с удаленным напочвенным покровом						
16.06. 2015 г.	2,88	3,27	2,83	3,36	2,51	2,50
23.09. 2015 г.	3,52	4,02	3,81	5,62	4,14	2,56
12.05. 2016 г.	5,86	3,78	3,25	4,25	4,53	3,97
15.07. 2016 г.	3,73	3,06	2,50	4,02	2,03	2,42
14.09. 2016 г.	3,52	4,02	3,91	5,62	4,14	3,35

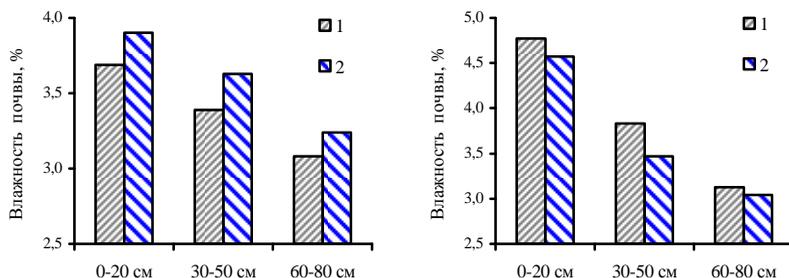


Рис. 2. Средняя влажность разных слоев почвы на площадках с ненарушенным (1) и удаленным (2) напочвенным покровом в сосняках лишайниковом (слева) и лишайниково-мшистом

Попытаемся проанализировать эту ситуацию и найти объяснение существующим противоречиям. Весной, по сравнению с осенью предшествующего года, влажность почвы, особенно в верхних слоях, должна теоретически увеличиваться за счет поступления влаги от таяния снега, а середине лета снижаться, а к осени опять возрастать.

Эти умозрительные выкладки, однако, далеко не во всех случаях совпали с фактическими данными. Так, к примеру, в сосняке лишайниковом влажность верхнего 20-см слоя почвы весной 2016 года по сравнению с осенью предшествующего увеличилась на площадках с удалением напочвенного покрова на 2,33 %, а на площадках без его удаления

только на 0,64 %, составив в первом случае 5,86 %, а во втором 4,78 %. Исходная гипотеза, таким образом, нашла здесь полное подтверждение. В сосняке же лишайниково-мшистом, где масса и влагоемкость подстилки выше, влажность почвы за этот период времени, наоборот, уменьшилась в первом случае на 1,47 %, а во втором на 0,45 %. С мая по июль 2016 года влажность этого слоя почвы в обоих экотопах в целом снизилась, однако характер изменений в каждом из них был иной: в сосняке лишайниковом наибольшие потери произошли на площадках с удалением подстилки, а в сосняке лишайниково-мшистом, наоборот, без ее нарушения. В сентябре дождливого 2015 года влажность почвы в обоих биотопах повысилась по сравнению с июнем, однако в сосняке лишайниковом наибольшая прибавка (2,12 %) произошла на площадках с удалением покрова, а в лишайниково-мшистом, наоборот, без его нарушения (2,26 %). В сухом 2016 году картина существенно изменилась: в сосняке лишайниковом на площадках с удалением покрова влажность этого слоя почвы снизилась на 0,20 %, а на площадках без его нарушения увеличилась на 0,77 %. В сосняке же лишайниково-мшистом ее значения в обоих вариантах опыта увеличились примерно на одну и ту же величину (1,60-1,68 %).

Влажность слоя почвы 30-50 см на площадках с ненарушенным напочвенным покровом в сосняке лишайниковом весной 2016 года уменьшилась по сравнению с осенью предшествующего на 0,34 %, а с удаленным – на 0,24 %. Во втором биотопе снижение влажности на площадках с ненарушенным напочвенным покровом было более значительным, составив 0,51 %. На площадках же с удаленным покровом она, наоборот, увеличилась на 0,39 %. С мая по июль 2016 года влажность этого слоя почвы в обоих экотопах в целом снизилась, однако в сосняке лишайниковом наибольшие потери произошли на площадках с ненарушенным покровом (1,28 %), а в сосняке лишайниково-мшистом, наоборот, с его удалением (2,50 %).

В сентябре дождливого 2015 года влажность почвы в обоих экотопах повысилась по сравнению с июнем, однако в сосняке лишайниковом наибольшая прибавка произошла на площадках с ненарушенным покровом (1,19 %). Во втором биотопе в обоих вариантах опыта ее значения увеличились примерно на одну и ту же величину (1,63-1,65 %). В 2016 году в сосняке лишайниковом на площадках с удалением покрова влажность этого слоя почвы увеличилась на 0,96 %, а на площадках без его нарушения – на 1,62 %. В сосняке лишайниково-мшистом ее значения в первом случае увеличились на 2,11 %, а во втором – на 2,51 %.

Характер изменения влажности слоя почвы 60-80 см был несколько иным. В сентябре дождливого 2015 года наибольшее ее увеличение произошло в сосняке лишайниковом на площадках с ненарушенным напочвенным покровом (1,21 %). В сосняке же лишайниково-мшистом в этом варианте опыта ее величина снизилась на 0,28 %, а на площадках с ненарушенным покровом практически не изменилась. Весной 2016 года по сравнению с осенью предшествующего ее значения в сосняке лишайниковом на площадках с ненарушенным покровом практически не изменились, а с удаленным снизились на 0,56 %. В сосняке же лишайниково-мшистом влажность этого слоя почвы увеличилась на 0,82 и 1,41 % соответственно. С мая по июль 2016 года влажность этого слоя почвы во всех вариантах опыта обоих биотопов в целом снизилась, однако наибольшие потери произошли в сосняке лишайниково-мшистом, особенно на площадках с ненарушенным покровом (1,90 %). В засушливом и жарком 2016 году влажность почвы увеличилась за счет обильных осадков, прошедших в конце августа и начале сентября, в сосняке лишайниковом на площадках с ненарушенным покровом на 1,33 %, а с его удалением – на 1,86 %. Во втором же биотопе влажность этого слоя почвы на площадках с ненарушенным покровом увеличилась на 1,38 %, а на площадках с его удалением уменьшилась на 0,25 %.

Важную информацию о влиянии подстилки и полога древостоя на интенсивность круговорота воды в лесных экосистемах можно получить на основе анализа динамики ее запасов в верхнем 80-см слое почвы, где расположена основная масса корней деревьев. Расчеты показали, что в дождливом 2015 году запасы воды в почве сосняка лишайникового от лета к осени увеличились меньше, чем у сосняка лишайниково-мшистого (табл. 3). От осени 2015 к весне 2016 года в обоих биотопах, как это не парадоксально, запасы воды в почве практически не изменились, хотя должны были пополниться за счет снеготаяния. Этот факт связан, на наш взгляд, с поглощением влаги древостоем в период сокодвижения и насыщением водопроводящей системы деревьев. От мая к июлю 2016 года запасы воды в почве продолжали снижаться, что обусловлено испарением её древостоем и напочвенным покровом. Особенно значительные потери произошли в сосняке лишайниково-мшистом, где древостой и напочвенный покров более развиты. К середине сентября в потери влаги обоих биотопах практически полностью компенсировались за счет выпавших осадков и их запас вновь возвратился к весенней отметке. Влажность почвы на глубине 30-50 см, где располагается основная масса сосущих корней деревьев, во все сроки учета, особенно летом и осенью, была гораздо меньше, чем в выше и ниже расположен-

ных слоях (рис. 3), что связано с большим потреблением воды древесиной для поддержания своей жизнедеятельности. Этот факт свидетельствует о высоком информативном значении влажности данного слоя почвы для оценки динамики влагообеспеченности древостоя.

Таблица 3

Динамика запасов воды в верхнем 80-см слое почвы разных биотопов

Биотоп	Запас воды в разные сроки учета (перед чертой) и его изменение (за чертой), т/га				
	16.06.2015 г.	23.09.2015 г.	12.05.2016 г.	15.07.2016 г.	14.09.2016 г.
СЛШ	349,8	449,6 / 99,8	453,0 / 3,4	314,7 / -138,3	449,6 / 134,9
СЛШМ	351,5	487,5 / 136,0	487,2 / -0,3	312,7 / -174,5	487,5 / 174,8

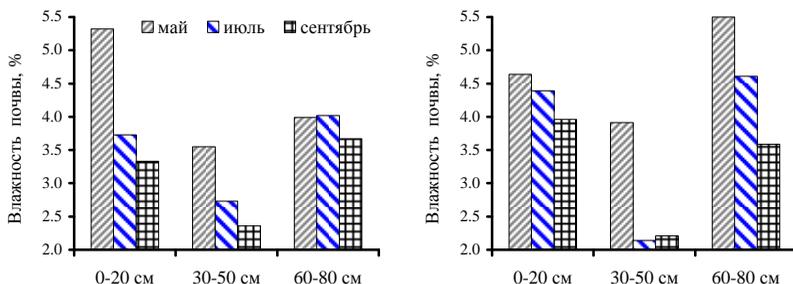


Рис. 3. Сезонная динамика влажности разных слоев почвы в сосняке лишайниковом (слева) и лишайниково-мошном

Выявленные нами различия сезонной динамики влажности почвы в разных экотопах связаны, вероятно, с особенностями потребления влаги напочвенным покровом и древесиной, а также перемещения ее в почве (жидкость, как известно, движется в направлении более высокой концентрации солей). Для их объяснения необходимо проведение дальнейших исследований, их углубление и расширение.

Роль напочвенного покрова в лесных биогеоценозах, таким образом, далеко не однозначна. Он, с одной стороны, задерживает поступление в почву осадков и испаряет их в процессе своей жизнедеятельности, а с другой – способствует сохранению влаги в ней во время жары. От его мощности, которая является интегральным показателем скорости биологического круговорота в лесных экосистемах (табл. 4), во многом зависят, как было установлено рядом авторов [30, 42, 43, 50], возобновление леса (рис. 4) и пожароопасность насаждений. Результаты проведенных нами исследований показали также, что моховой покров, по срав-

нению с лишайниковым, приводит к значительному увеличению кислотности почвы в пределах всего ее профиля (рис. 5), а это, в свою очередь, негативно отражается на развитии почвенной биоты, ферментативной активности почв, подвижность химических элементов и их доступность растениям [3, 18, 21, 33, 47].

Таблица 4

Шкала для оценки скорости биологического круговорота по мощности подстилки

Параметр подстилки	Значения параметров, соответствующие разной скорости круговорота				
	очень высокая	высокая	средняя	низкая	очень низкая
Толщина, см	< 1	1-3	3-8	8-15	> 15
Запас, т/га	< 5	5-15	15-45	45-90	> 90

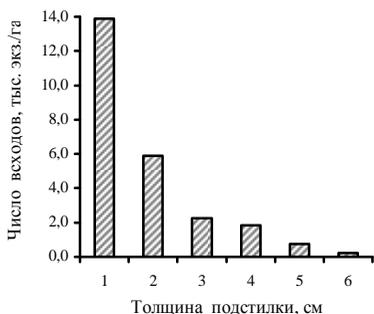


Рис. 4. Влияние толщины лесной подстилки на численность всходов сосны в биогеоценозах

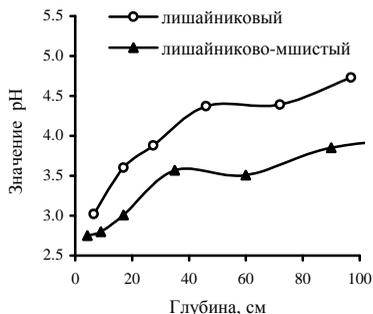


Рис. 5. Изменение значений pH почвы в сосняках заповедника по градиенту ее глубины

Важную информацию о состоянии лесных экосистем и протекании в них биологического круговорота могут нести и другие параметры напочвенного покрова, на расшифровку значений которых направлены сейчас усилия исследователей. Анализ полученного материала показал, что наибольшей вариабельностью, а следовательно, и информативностью, обладает показатель содержания в подстилке обменного магния (табл. 5). Несколько в меньшей степени варьируют в выборке значения гидролитической кислотности, обменного кальция, суммы обменных оснований, отношения значений кальция к магнию, а также подвижного калия к фосфору. Меньше же всего изменяются значения актуальной и обменной кислотности, а также их отношения между собой. Коэффициент вариации значений остальных параметров подстилки изменяется в пределах от 26,5 до 55,3 %.

Таблица 5

Статистические показатели параметров напочвенного покрова в сосняках

Параметр	Значения статистических показателей					
	$M_x \pm m_x$	min	max	S_x	V, %	p, %
Гигроскопичность, %	5,9 ± 0,9	1,3	11,5	2,4	40,1	4,8
Зольность, %	52,3 ± 1,9	15,6	88,4	16,6	31,7	3,6
Актуальная кислотность (pH _{вод.})	5,14 ± 0,06	3,66	6,12	0,48	9,4	1,1
Обменная кислотность (pH _{ксл.})	4,24 ± 0,08	3,10	5,85	0,66	15,5	1,9
Отношение pH _{вод.} / pH _{ксл.}	1,23 ± 0,02	1,00	1,72	0,13	10,3	1,2
Гидролитическая кислотность	42,1 ± 3,8	9,6	149,9	33,5	79,5	8,9
Содержание обменного Ca ²⁺	20,8 ± 1,5	6,4	68,0	12,5	60,3	7,2
Содержание обменного Mg ²⁺	13,4 ± 1,8	1,4	86,5	14,9	111,4	13,3
Отношение Ca/Mg	2,5 ± 0,2	0,4	9,7	1,7	68,0	8,1
Сумма Ca ²⁺ и Mg ²⁺	35,6 ± 2,8	9,4	120,5	24,8	69,7	7,8
Степень насыщенности основаниями, %	47,3 ± 1,4	18,4	75,9	12,5	26,5	3,0
Содержание P ₂ O ₅	19,9 ± 1,1	5,5	52,3	9,4	47,5	5,7
Содержание K ₂ O	110,2 ± 7,3	11,8	268,2	60,9	55,3	6,6
Отношение K ₂ O / P ₂ O ₅	6,6 ± 0,6	2,1	24,9	5,0	75,5	9,0

Примечание: значения гидролитической кислотности, суммы обменных оснований, подвижного фосфора и калия выражены мг-экв. на 100 г массы образца; M_x – среднее арифметическое значение показателя; m_x – ошибка среднего; min, max – минимальное и максимальное значения; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение показателя; V – коэффициент вариации, %; p – точность опыта, %.

Значения некоторых параметров довольно сильно коррелируют между собой, что свидетельствует об их одинаковой информационной значимости при анализе процессов формирования подстилки. Так, к примеру, тесная положительная корреляционная связь существует между гигроскопичностью и зольностью подстилки (рис. 6), указывающая на то, что влагу притягивают к себе, как это следует из законов физики, в основном соли минералов. Наличие этой связи позволяет отказаться, в ряде случаев, от довольно трудоемкой процедуры отжига подстилки и оценивать ее зольность по величине гигроскопичности, используя соответствующее уравнение регрессии. Наши исследования [12] показали также, что зольность подстилки обратно пропорциональна ее толщине (рис. 7), причиной чего является большое присутствие в ней минеральных компонентов, выбиваемых каплями дождя из почвы: чем меньше толщина напочвенного покрова, тем выше за счет этих компонентов зольность подстилки. Зависимость зольности подстилки от ее толщины и гигроскопичности будет, на наш взгляд, сугубо специфичной для каждого типа леса в зависимости от флористического состава растительности и гранулометрического состава почв. Подтвердить или опровергнуть эту гипотезу помогут дальнейшие исследования.

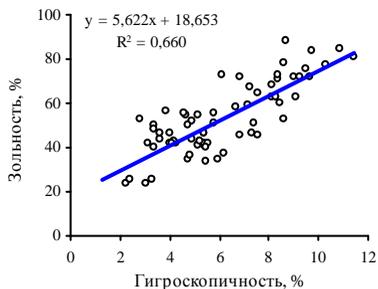


Рис. 6. Характер связи между зо́льностью и гигроскопичностью лесной подстилки

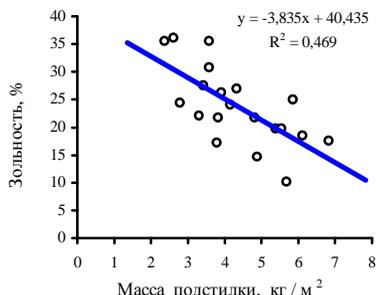


Рис. 7. Зависимость зо́льности напочвенного покрова от его абсолютно сухой массы

Особенно тесно связаны между собой значения актуальной, обменной и гидролитической кислотности (рис. 8 и 9). Довольно тесная связь отмечается также между гидролитической кислотностью подстилки, которая характеризует суммарное содержание всех кислотных ее компонентов [7, 16, 33], и содержанием в ней обменных оснований (рис. 10), а также подвижного калия (рис. 11), что полностью подтверждает результаты других исследователей [17]. Связь же между зо́льностью подстилки и ее гидролитической кислотностью, на высокую тесноту которой указывают эти авторы, в нашей выборке наоборот очень слабая ($r = -0,32$). Причиной этого является, на наш взгляд, большое присутствие в подстилке песчинок, выбиваемых каплями дождя из почвы, которые искажают характер этой связи.

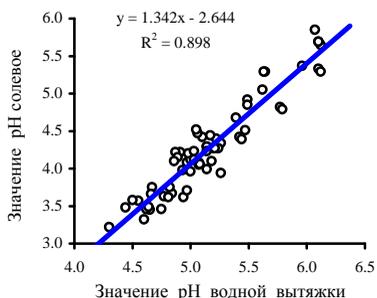


Рис. 8. Характер связи между значениями актуальной и обменной кислотности подстилок лесных биогеоценозов на песчаных почвах

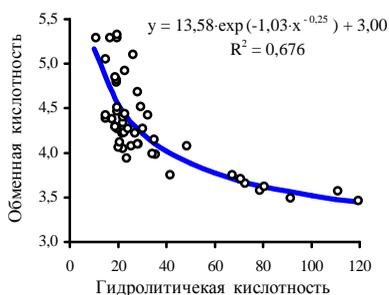


Рис. 9. Характер связи между обменной и гидролитической кислотностью подстилок лесных биогеоценозов на песчаных почвах

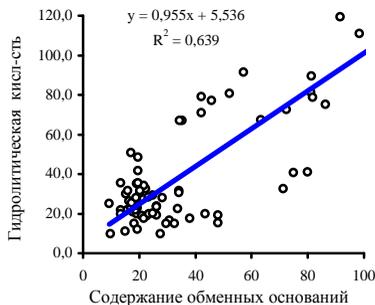


Рис. 10. Отношение между содержанием в подстилках обменных оснований и значениями их гидролитической кислотности

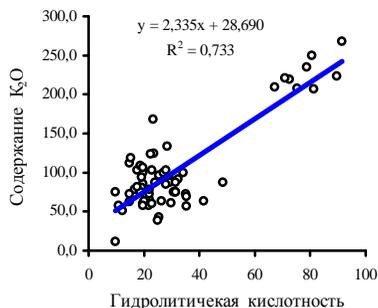


Рис. 11. Характер связи между содержанием в лесной подстилке боров подвижных соединений калия и гидролитической кислотностью

Значения остальных параметров подстилки слабо связаны между собой, что свидетельствует о их самостоятельной информативной значимости. Наиболее информативными показателями состояния подстилки, характеризующими скорость биологического круговорота в лесных экосистемах, являются, исходя из результатов анализа полученного нами материала, ее запас, гигроскопичность, зольность и гидролитическая кислотность. Остальные показатели имеют вспомогательное информативное значение.

Собранный нами материал, а также анализ литературных источников [9, 37] позволили разбить значения параметров подстилки на различные градации и разработать шкалу для оценки скорости биологического круговорота в лесных экосистемах Среднего Поволжья (табл. 6). Так, к примеру, низкие значения гигроскопичности, зольности и обменной кислотности подстилки соответствуют ее слабому разложению и заторможенности биологического круговорота. Об этом же свидетельствуют высокие значения показателей гидролитической кислотности подстилки и содержания в ней суммы обменных оснований, а также подвижных соединений фосфора и калия, которые слабо усваиваются растениями в условиях кислой среды [3, 18, 21, 33, 47]. В щелочной среде, соответствующей значениям обменной кислотности $> 6,5$ единиц и гидролитической кислотности менее 10 мг-экв. на 100 г почвы, подвижность многих элементов вновь уменьшается, что приводит к снижению скорости биологического круговорота в экосистемах. Каждому виду растения для его успешного развития присущ свой оптимум кислотности почв.

Таблица 6

Шкала оценки скорости биологического круговорота в лесных экосистемах по значениям физико-химических параметров их подстилки

Параметр подстилки	Значения параметров подстилки, соответствующие разной скорости круговорота				
	очень низкая	низкая	средняя	высокая	очень высокая
Гигроскопичность, %	< 1,5	1,5-4,5	4,5-7,5	7,5-10,5	> 10,5
Зольность, %	< 15	15-35	35-55	55-75	> 75
Значение рН _{КСЛ}	< 3,5	3,5-4,0	4,0-4,5	4,5-5,0	> 5,0
Н, мг-экв. на 100 г	> 120	120-90	90-60	60-30	< 30
СОО, мг-экв. на 100 г	> 100	100-80	80-50	50-20	< 20
Содержание P ₂ O ₅	> 70	70-50	50-30	30-10	< 10
Содержание K ₂ O	> 180	180-130	130-80	80-30	< 30

Примечание: Н – гидролитическая кислотность, СОО – сумма обменных оснований, СНО – степень насыщенности основаниями; содержание подвижного фосфора и калия выражены мг-экв. на 100 г массы подстилки.

Вариабельность параметров подстилки связана, как отмечают исследователи [4, 17, 21, 34], с различиями флористического состава растительности, зависящей, в свою очередь, от трофности и влажности почв, что полностью подтвердили результаты анализа, проведенного нами на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400 [11, 12]. Наиболее сильно варьирует между разными видами растений содержание в них калия и железа (табл. 7). Несколько слабее изменяется содержание свинца и никеля ($V = 101\%$). Меньше же всего варьирует зольность растений и содержание в них меди ($V = 42-46\%$). Содержание золы наиболее велико в листьях ракитника, кальция – листьях брусники, калия – стеблях толокнянки, марганца – листьях и стеблях брусники, стеблях черники, листьях и стеблях багульника, железа – в сфагнуме, листьях ракитника, а также в зеленых мхах. Цинка больше всего содержится в стеблях толокнянки, меди – в листьях и стеблях ракитника, а также в стеблях брусники, хрома – в листьях брусники и мирта болотного, свинца в сфагнуме и кукушкином льне. По содержанию хрома хвоя сосны занимает первый из 16 рангов, кобальта – второй, свинца, никеля и цинка – третий, калия – восьмой, железа – девятый, кальция – 10, марганца и кадмия – 11, золы – 12, меди – 15. В тканях *Pleurozium schreberi* содержание золы и зольных элементов гораздо выше, чем в тканях *Cladonia silvatica*. Особенно велики различия между ними по никелю (в 10,4 раза) и марганцу (в 5,3 раза). Ткани мха, по сравнению с остальными компонентами напочвенного покрова, содержат гораздо больше железа, кобальта, никеля и кадмия. Наиболее же мала концентрация кальция, калия, цинка, меди и никеля в тканях лишайника.

Таблица 7

Содержание золы и зольных элементов в различных растениях сосновых лесов Марийского Заволжья

Растения и параметры	Содержание золы (%) и зольных элементов (мг/кг абсолютно сухой массы образца)											
	Зола	Ca	K	Mn	Fe	Zn	Cu	Cr	Pb	Ni	Co	Cd
<i>Cladonia silvatica</i>	1,77	726,6	1839,6	98,7	264,6	15,6	1,62	0,68	0,53	0,15	0,26	0,12
<i>Pleurozium schreberi</i>	4,82	2583,6	2992,4	581,7	473,6	29,9	5,75	1,15	0,46	1,16	1,53	0,40
<i>Polytrichum commune</i>	2,64	3965,4	4892,3	171,5	391,3	30,3	5,24	5,79	2,68	3,01	0,76	0,29
<i>Sphagnum sp.</i>	2,94	1757,0	2068,2	49,1	642,4	18,2	3,20	2,38	3,63	1,53	0,58	0,29
Ракитник – листья	6,23	12836,2	6685,7	682,4	52,0	45,3	9,34	1,67	1,76	0,23	1,14	0,32
Ракитник – стебли	1,68	1877,1	2754,8	94,9	32,7	19,6	7,26	0,71	0,87	0,91	0,83	0,13
Толокнянка – листья	2,64	7366,9	2917,2	13,4	27,5	20,0	2,66	0,71	0,99	0,13	0,90	0,11
Толокнянка – стебли	2,65	7303,8	2578,0	40,2	84,1	80,3	3,89	0,94	0,14	0,38	0,26	0,14
Брусника – листья	3,40	14211,0	3236,1	940,0	31,3	21,1	5,11	6,15	0,74	0,89	0,55	0,53
Брусника – стебли	2,62	12365,9	2411,9	754,9	56,7	30,8	8,52	1,78	0,43	0,56	0,38	0,63
Черника – стебли	3,62	13394,4	3727,3	905,9	16,3	22,8	4,93	1,35	0,44	0,04	0,41	0,25
Мирт болотный – листья	3,04	10876,4	3105,2	777,3	36,7	21,6	4,37	6,04	0,76	0,33	0,46	0,42
Мирт болотный – стебли	1,18	1904,4	1929,6	584,6	36,9	20,1	4,80	1,27	0,20	0,55	0,17	0,28
Багульник – листья	3,00	8739,6	3161,2	823,8	58,3	24,6	4,21	4,22	0,29	0,35	0,51	0,33
Багульник – стебли	1,99	8519,1	1917,1	867,7	30,7	17,5	3,74	2,11	0,10	0,36	0,27	0,17
Сосна – хвоя	2,33	5657,0	3024,7	123,7	53,9	38,5	1,71	-	2,27	1,34	1,36	0,17
Среднее по всем видам	2,91	7130,3	4527,7	469,4	172,3	28,5	4,77	2,46	1,02	0,74	0,65	0,29
Стандартное отклонение	1,23	4659,2	5798,4	365,0	212,7	16,00	2,18	2,03	1,03	0,75	0,41	0,15
Коэффициент вариации	42,3	65,3	128,1	77,8	123,5	56,1	45,6	82,5	101,2	101,1	63,1	52,6

Это далеко не полный перечень химических элементов, содержащихся в растениях. Исследования, проведенные в лаборатории Казанского федерального университета на рентгенофлуоресцентном волнодисперсионном спектрометре S8 Tiger (Bruker, Германия), показали, что в золе подстилки сосняков лишайниково-мшистых и брусничниковых содержится не менее 24 элементов, наиболее массовыми из которых являются кислород (52,8 %), образующий со всеми остальными из них оксиды, и кремний (41,1 %). В порядке убывания за ними следуют алюминий (2,20 %), железо (1,133 %) и кальций (0,842 %). Далее располагаются калий (0,627 %), натрий (0,336 %), магний (0,254 %) и фосфор (0,245 %). Значительно меньше в зольном остатке подстилки содержится серы (0,152 %), марганца фосфора (0,123 %) и титана (0,113 %), за которыми следуют никель (0,028 %), барий (0,019 %), хлор (0,018 %), цинк (0,012 %) и цирконий (0,010 % = 100 мг/кг золы). Замыкают ранговый ряд хром (78 мг/кг), медь (53 мг/кг), свинец (47 мг/кг), стронций (45 мг/кг), рутений (40 мг/кг), рубидий (22 мг/кг) и мышьяк (1 мг/кг).

Растения воздействуют на подстилку и почву не только своим опадом, но и прижизненными выделениями [13, 14]. Проведенный нами химический анализ водных экстрактов растений показал, что содержание ионов металлов изменяется в них в очень больших пределах (табл. 8). Это связано, вероятно, как с составом клеточного сока растений, так и с проницаемостью кутикулы их листьев. Лидером по содержанию всех элементов, кроме кальция и железа, являлись листья осины. Концентрация же кальция и железа наиболее высока в экстрактах из листьев липы. Меньше всего этих элементов содержится в вытяжках из листьев ландыша, а марганца – из стеблей сфагнума. Ионов железа не обнаружено в растворах, в которых замачивали листья березы, орляка, сосны и ели, цинка – ландыша и можжевельника, меди – березы и можжевельника. Никель не обнаружен в экстрактах пяти видов растений: ели, можжевельника, березы, орляка и кладонии. Довольно значительно изменялись также значения рН экстрактов, хотя реакция всех их была близка к нейтральной или слабощелочной. Наиболее высокое значение рН имели вытяжки из хвои можжевельника, а наиболее низкое – из стеблей сфагнума. Очень сильно варьирует в вытяжках отношение содержания калия к кальцию. Высокие значения этой величины имеют вытяжки из сфагнума, в которых калия в 34,2 раза больше, чем кальция, и из орляка (25,2). В вытяжках же из листьев ландыша и липы отношения содержания калия к кальцию самые низкие (0,5-1,7). Эти данные дополняют сведения других исследователей о различии состава водной вытяжки растений и влиянии ее на химизм лесной подстилки [21].

Таблица 8

Реакция среды и содержание элементов в водных экстрактах различных растений

Растение	рН	Содержание элементов в растворе, мг/л							К/Са
		Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	
Сосна	6,66	420,7	4393,0	0,00	12,2	1,05	0,09	0,70	10,4
Ель	6,46	71,9	508,3	0,00	21,1	1,27	0,10	0,00	7,1
Можжевельник	7,27	66,7	466,7	0,36	4,18	0,00	0,00	0,00	7,0
Береза	6,77	245,0	1358,0	0,00	102,0	6,79	0,00	0,00	5,5
Осина	7,04	532,1	5556,0	3,79	130,9	33,1	10,5	1,74	10,4
Липа	7,11	2519,0	4350,0	3,93	75,2	1,67	1,33	0,65	1,7
Дуб	6,61	438,0	2794,0	1,72	67,7	0,61	0,06	1,08	6,4
Орляк	6,53	206,3	5188,0	0,00	7,79	0,49	0,08	0,00	25,2
Ландыш	6,80	1,17	0,638	0,64	39,1	0,00	1,17	0,40	0,5
Мох Шребера	6,32	31,8	287,9	2,18	6,58	1,42	0,97	0,38	9,1
Сфагнум	6,00	56,0	1919,0	2,89	1,31	0,33	0,52	0,38	34,2
Кладония	6,30	31,9	247,5	1,34	1,82	0,09	0,09	0,00	7,8

От величины рН вытяжек, как было установлено, в определенной мере зависит концентрация в них кальция и марганца (табл. 9). На концентрацию остальных элементов величина рН воздействие оказывает очень слабое, а на концентрацию железа вообще не влияет. Очень тесно связана между собой концентрация в растворах ионов цинка и меди ($r = 0,96$). Тесная связь отмечается между содержанием в вытяжках меди и никеля ($r = 0,78$), цинка и марганца ($r = 0,75$), цинка и никеля ($r = 0,72$), а умеренная – между концентрацией в них марганца и меди, марганца и никеля, железа и никеля. Коррелятивная связь между концентрацией ионов остальных элементов умеренная или очень слабая.

Таблица 9

Матрица коэффициентов корреляции между концентрацией элементов в экстрактах

Элемент	Значения коэффициента корреляции между концентрацией элементов в вытяжке							
	рН	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
рН	1,00							
Ca ²⁺	0,46	1,00						
K ⁺	0,26	0,51	1,00					
Fe ³⁺	0,06	0,57	0,34	1,00				
Mn ²⁺	0,51	0,42	0,42	0,41	1,00			
Zn ²⁺	0,35	0,09	0,48	0,46	0,75	1,00		
Cu ²⁺	0,34	0,15	0,48	0,59	0,66	0,96	1,00	
Ni ²⁺	0,27	0,32	0,59	0,65	0,64	0,72	0,78	1,00

Исследования показали, что экстракты растений по-разному влияют на содержание подвижных форм зольных элементов в почве (табл. 10). Так, после ее обработки экстрактами из листьев липы содержание в растворах ионов кальция увеличилось более чем в 30 раз, калия – в 16 раз, а марганца – в 35 раз по сравнению с растворами, приготовленными на основе дистиллированной воды. Содержание подвижных ионов цинка больше всего увеличилось после обработки почвы водными экстрактами из хвои сосны, стеблей сфагнома и мха Шребера, меди – из листьев ландыша, никеля – из листьев дуба.

Таблица 10

Элементный состав образцов почвы, обработанной экстрактами растений

Экстракты растений	Содержание элементов в растворе, мг/л						
	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
Сосны	402,5	135,1	28,41	29,52	15,1	0,19	0,00
Ели	284,3	93,36	10,18	22,05	0,33	0,00	0,00
Можжевельника	233,6	103,3	5,141	14,95	0,00	0,11	0,00
Березы	450,6	301,8	47,89	46,40	0,98	0,24	0,46
Осины	1394,0	806,7	53,00	133,1	3,94	0,20	0,88
Липы	1402,0	896,0	24,60	63,47	3,90	0,34	0,76
Дуба	559,1	378,3	54,93	62,97	7,92	0,42	0,94
Орляка	604,2	656,5	42,61	70,98	0,32	0,10	0,34
Ландыша	783,9	774,0	36,87	78,77	3,23	0,63	0,29
Мха Шребера	586,1	479,0	70,79	70,63	8,20	0,38	0,00
Сфагнома	354,0	427,9	125,7	44,09	8,94	0,41	0,00
Кладонии	218,0	93,90	10,16	14,52	0,26	0,23	0,54
Чистая вода	44,77	55,66	60,30	3,752	0,00	0,11	0,00
ААБ*	6238,0	267,5	121,1	495,0	5,22	0,43	3,70
Смесь азотной и соляной кислот	1156,0	2418,0	19536,0	1278,0	63,0	8,78	45,9

Примечание: * ААБ – аммонийно-ацетатный буфер.

Увеличение подвижных форм калия и цинка после обработки экстрактами многих растений было более значительным, чем после обработки почвы аммонийно-ацетатным буфером. После обработки почвы экстрактами из листьев липы и осины содержание ионов кальция в растворе было таким же, как после обработки почвы смесью кислот. Концентрация же подвижных ионов железа, наоборот, снизилась, что обусловлено связыванием их, как отмечено исследователями [45, 49], полифенолами, танинами и фосфорной кислотой, содержащихся в вытяжках. Особенно сильное влияние на снижение содержания ионов железа оказали экстракты из хвои можжевельника (в 11,7 раза) и ели (в 5,9

раза), воздействие которых на концентрацию ионов кальция и калия было минимальным. Экстракты из мхов Шребера и сфагнома, наоборот, привели к увеличению содержания подвижной формы железа в почве. Отношение содержания калия к кальцию в вытяжках почвы стало намного меньшим, чем в вытяжках растений.

Изменение содержания подвижных ионов металлов в вытяжках почвы происходит не в результате различия концентрации их в экстрактах-реактантах, а под действием присутствующих в них органических кислот и ферментов, сугубо специфичных для каждого вида растения [10, 19, 28, 38]. Слабое влияние концентрации подвижных форм химических элементов в экстрактах растений или полное его отсутствие на их содержание в водных вытяжках почвы подтвердил проведенный нами регрессионный анализ (табл. 11). Содержание кальция, железа и марганца в вытяжках почвы, как показали расчеты, определяет в основном величина рН экстракта растений. Причем связь ее с содержанием кальция прямая, а с железом и марганцем – обратная. Содержание остальных элементов в вытяжках почвы практически не зависит от величины рН экстракта растений. Большое влияние на подвижность элементов в почве оказывает не только кислотность среды, но и водорастворимые компоненты органического вещества, которые обладают хорошо выраженной способностью восстанавливать Fe^{3+} до Fe^{2+} и образовывать с ним легко мигрирующие в почве комплексные соединения [21].

Таблица 11

Параметры уравнений зависимости содержания подвижных ионов металлов в вытяжках почвы от величины рН экстрактов растений и концентрации в них тех же элементов

Параметр уравнения	Значения параметров уравнения $Y = a + b \cdot X + c \cdot Z$ для различных элементов						
	Ca^{2+}	K^+	Fe^{3+}	Mn^{2+}	Zn^{2+}	Cu^{2+}	Ni^{2+}
a	-1178,1	-687,8	370,0	114,3	31,6	0,80	-1,13
b	246,2	147,8	-51,6	-13,1	-4,02	-0,08	0,19
c	0,357	0,056	10,78	0,607	0,008	0,000	0,397
R^2	0,545	0,217	0,525	0,529	0,101	0,029	0,417
$F_{факт.}$	3,97	0,92	3,67	3,73	0,37	0,10	2,37

Примечание: Y – содержание подвижных ионов металлов в вытяжках почвы, мг/л; X – значение рН экстрактов растений; Z – содержание подвижных ионов металлов в экстрактах растений, мг/л; R^2 – коэффициент детерминации уравнения; $F_{факт.}$ – фактическое значение критерия Фишера ($F_{0,05} = 2,15$).

Большое влияние на разложение лесной подстилки и вымывание из нее химических элементов оказывают атмосферные осадки, которые, проходя сквозь полог древостоя, насыщаются экзометаболитами растений, обладающих высокой способностью к преобразованию отмершего органического вещества [2, 20, 23, 25, 27, 29, 31, 36, 44, 46, 48]. Специально поставленный нами опыт [13] показал, что атмосферные осадки приводили к существенному снижению содержания в хлопчатобумажной ткани, которой мы обвязывали стволы различных деревьев, некоторых зольных элементов, особенно кальция и сопутствующего ему стронция, потери которых относительно контрольного образца достигали иногда более 90 % (табл. 12). Снижение содержания этих элементов в образцах ткани происходило не в результате обычного выноса их атмосферными осадками, а представляло собой сложный процесс их отщепления от целлюлозы, связанный с разрывом атомно-молекулярных связей, для чего требуется значительное воздействие достаточно мощных реагентов, в качестве которых вероятнее всего выступают определенные ферменты деревьев. Состав этих ферментов нам пока неизвестен, но факт их наличия не вызывает у сомнений. Одним из аргументов в пользу этого высказывания являются различия в интенсивности вымывания кальция и стронция в различных биотопах. Особенно значительные потери происходили в березняках, следом за которыми с небольшим отставанием следовали сосняки. Меньше всего этих элементов было вымыто из образцов ткани в пойменном биотопе, а также на безлесном участке, хотя их потери здесь тоже были довольно значительными.

На интенсивность вымывания кальция из хлопчатобумажной ткани оказывает влияние не только состав древостоя, но также тип условий его произрастания и погодные условия. Так, в 2014 году, вегетационный период которого отличался от предшествующих лет меньшим количеством выпавших осадков, потери кальция из образцов ткани были менее значительными. Наиболее сильное вымывание из ткани кальция наблюдалось в сосняке лишайниково-мшистом (81 %), а самое слабое – в сосняке сфагновом (57 %). В 2012 году из образцов произошло также вымывание других зольных элементов: никеля (39-75 %), цинка (59-72 %), свинца (57-65 %), меди (26-62 %) и железа (14-34%). В 2013 году отмечалось вымывание, кроме кальция и стронция, только меди (23-50 %). В 2014 году значительное вымывание ионов меди произошло лишь в сосняке сфагновом (52 %). В остальных же биотопах их содержание либо незначительно возрастало, либо существенно не изменялось по сравнению с контрольным образцом.

Таблица 12

Относительное содержание зольных элементов в повязках хлопчатобумажной ткани из разных биотопов

Биотоп	Содержание элементов в ткани по отношению их к контрольному образцу, доля единицы									
	Зола	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	Pb ²⁺	Sr ²⁺
<i>Результаты опыта, проведенного в 2012 году</i>										
Березняк черничниковый	0,60	0,06	2,16	0,71	15,30	0,36	0,24	0,25	0,36	0,04
Сосняк лишайниково-мшистый	0,65	0,14	1,66	0,86	2,28	0,32	0,46	0,61	0,35	0,06
Сосняк брусничниковый	0,72	0,12	1,46	0,87	2,62	0,28	0,37	0,36	0,39	0,05
Пойменный древостой (липа)	0,90	0,64	4,86	0,66	1,58	0,41	0,38	0,38	0,43	0,61
НСР_{0,05}	0,10	0,08	1,24	0,10	3,36	0,17	0,06	0,15	0,14	0,12
<i>Результаты опыта, проведенного в 2013 году</i>										
Березняк черничниковый	0,47	0,04	2,97	1,43	6,87	2,00	0,50	0,56	1,15	<0,01
Сосняк лишайниково-мшистый	0,56	0,08	1,28	1,53	1,38	1,28	0,71	0,82	1,03	<0,01
Сосняк (горизонталь)*	1,47	0,14	3,43	4,62	5,74	10,22	0,77	2,20	4,58	<0,01
Пойменный древостой (липа)**	0,70	0,33	4,54	1,13	1,14	1,07	0,56	0,94	0,82	0,73
Пойменный древостой (дуб)**	0,71	0,22	6,09	1,45	1,95	1,25	0,74	2,33	0,88	0,34
Пойменный древостой (ель)**	0,61	0,20	5,29	1,46	1,07	1,82	0,68	0,96	1,42	0,35
Пойменный луг	0,64	0,23	2,18	1,65	2,75	1,53	0,60	2,14	1,26	0,14
НСР_{0,05}	0,16	0,05	1,65	0,25	1,08	0,48	0,16	1,06	0,40	0,24
<i>Результаты опыта, проведенного в 2014 году</i>										
Сосняк лишайниковый	1,23	0,25	3,50	2,11	11,02	4,25	0,96	2,12	-	0,41
Сосняк лишайниково-мшистый	2,61	0,19	3,22	1,89	23,43	3,08	1,34	1,32	-	0,35
Сосняк черничниковый	1,83	0,32	3,28	1,70	18,10	2,77	0,87	4,24	-	0,31
Сосняк сфагновый	1,54	0,43	2,76	2,01	6,16	3,44	0,48	1,54	-	0,30
Сосняк липняковый	2,13	0,22	2,62	2,22	21,96	5,82	1,12	1,77	-	0,42
НСР_{0,05}	0,51	0,09	0,54	0,37	6,64	0,61	0,31	1,26	-	0,03

Примечание: НСР_{0,05} – наименьшая существенная разность на 5 %-ном уровне значимости; * – образцы ткани, установленные горизонтально на колышках в сосняке лишайниково-мшистом; ** – образцы ткани, которыми были обвязаны стволы деревьев в пойменном биогеоценозе.

В образцах ткани происходило и повышение содержания ряда металлов, главным образом калия и марганца, которые находятся в клетках растений в свободной ионной форме и легко вымываются из кронок деревьев атмосферными осадками. Калия больше всего накапливалось в образцах, помещенных в пойменном биотопе, особенно на деревьях дуба. Меньше всего его содержание увеличивалось в сосняках, однако в 2014 году оно было в них значительно больше, чем в предшествующих 2012 и 2013 годах. Очень сильно варьировало в образцах ткани содержание марганца: в 2012 и 2013 годах оно было наиболее высоким в березняке, а в 2014 году резко возросло в сосняках, особенно в лишайниково-мшистом и липняковом (в 22-23 раза выше, чем в контрольном образце!). Причину такого изменения мы объяснить пока не можем.

Проведенные нами опыты, таким образом, не только подтвердили имеющиеся факты о значительной трансформации атмосферных осадков, проходящих сквозь полог леса, но также позволили впервые выявить вымывание ими ряда зольных элементов из отмершего органического волокна. Имеющиеся факты позволяют высказать предположение о том, что деревья сами регулируют процесс своего минерального питания, выделяя через поверхность листвы, ветвей и ствола необходимые экзометаболиты, состав и концентрация которых зависит не только от вида древесного растения, но и от условий среды. Активность экзометаболитов деревьев наиболее велика, по нашему мнению, в тех древостоях, где имеется острый дефицит элементов питания.

Исследования показали, что лесная подстилка в каждом типе леса имеет сугубо специфические значения параметров (табл. 13), обусловленные особенностями состава подпологовой растительности и микроклимата. Наиболее высокие значения обменной и гидролитической кислотности подстилки отмечаются в сосняках сфагновых, где она имеет самую низкую зольность и менее всего насыщена обменными основаниями. Наименьшую же кислотность и самую высокую насыщенность основаниями имеет подстилка в сосняках липняковых. По значениям остальных параметров подстилки в этих насаждениях практически не различаются между собой. Скорость биологического круговорота почти во всех типах сосняков, оцененная по значениям обменной кислотности подстилки, ее зольности, а также содержанию подвижного фосфора и калия, низкая или очень низкая. Лишь в сосняке липняковом её можно оценить как среднюю. По значениям же гидролитической кислотности подстилки, которая более адекватно отображает её состояние, скорость круговорота можно охарактеризовать как среднюю. В 25-летних культурах сосны, созданных в условиях свежего бора, подстилка имеет бо-

лее высокие значения обменной и гидролитической кислотности, чем в однотипных культурах березы повислой (табл. 14). Параметры подстилки, особенно её кислотность, изменяются не только в градиенте типов леса, но и в различных парцеллах внутри одного экотопа (табл. 15).

Таблица 13

Параметры подстилки в различных типах сосновых лесов заповедника

Тип леса	Значение параметров			Содержание в подстилке				
	рН _{KCl}	Н	СНО, %	Зола, %	CaO	MgO	P ₂ O ₅	K ₂ O
					мг-экв. / 100 г подстилки			
С. лишайниковый	3,30	81,8	21,5	16,3	12,0	10,4	14,5	65,0
С. лиш.-мшистый	3,10	64,4	39,1	14,1	8,8	4,8	15,3	81,6
С. брусничниковый	3,02	81,8	38,9	9,7	19,2	32,8	20,3	75,7
С. липняковый	4,15	72,5	49,7	12,2	22,8	8,6	19,4	89,6
С. черничниковый	3,47	86,9	25,6	11,9	20,4	23,9	56,6	100,5
С. сфагновый	2,68	133,9	16,2	4,3	9,3	14,7	21,5	175,5

Примечание: Н – гидролитическая кислотность, мг-экв. на 100 г массы подстилки; СНО – степень насыщенности основаниями.

Таблица 14

Параметры подстилки в смешанных культурах под разными породами деревьев

Древесная порода	Значение параметров			Содержание в подстилке				
	рН _{KCl}	Н	СНО, %	Зола, %	CaO	MgO	P ₂ O ₅	K ₂ O
					мг-экв. / 100 г подстилки			
Сосна	4,25	32,2	39,6	59,3	14,6	5,76	14,3	77,0
Береза	4,43	22,6	45,2	57,2	12,9	5,94	18,0	77,2

Таблица 15

Параметры подстилки в различных парцеллах сосновых лесов заповедника

Тип леса	Парцелла	Значение параметров				Содержание в подстилке				
		запас, т/га	рН _{KCl}	Н	СНО, %	зола, %	CaO	MgO	P ₂ O ₅	K ₂ O
							мг-экв. / 100 г подстилки			
СЛМШ-1	ЛМШ	33,8	3,48	133,6	50,3	33,1	34,0	84,6	12,7	218,2
	МШ-ОР	33,3	3,34	129,1	30,7	36,2	40,2	24,3	14,3	238,8
СЛМШ-2	ЛШ	17,5	4,30	74,0	49,4	46,2	34,7	49,8	10,3	197,9
	МШ-ОР	14,9	3,94	88,4	45,2	46,8	37,4	40,7	48,4	213,8
СЛМШ-3	ЛШ	17,9	3,74	66,9	39,7	53,2	33,7	29,8	8,1	204,1
	МШ-ОР	20,3	3,58	78,7	48,7	46,6	41,3	40,2	15,0	234,8
ББР	МШ-БР	59,9	3,52	90,4	37,5	41,2	27,5	32,0	53,3	272,8
	МШ-ОР	58,2	3,72	70,9	37,8	41,6	30,1	14,8	23,5	227,2

Примечание: СЛМШ – сосняк лишайниково-мшистый, ББР – березняк брусничниковый, ЛМШ – лишайниково-мшистая, ЛШ – лишайниковая, МШ-ОР – мшисто-орляковая, ЛШ-БР – лишайниково-брусничниковая, МШ-БР – мшисто-брусничниковая.

Полученные материалы свидетельствуют, таким образом, о том, что свойства подстилки четко связаны с древостоем и напочвенным растительным покровом, производительность и состав которых зависят от типа лесорастительных условий, определяемых трофностью и влажностью почв. Параметры подстилки, зависящие от температуры и влажности среды, изменяются циклически, что связано с сезонной и многолетней динамикой климата. Те же параметры, которые определяются биотой, имеют четкую связь с динамикой её активности и циклами развития [21]. Растительные остатки, различающиеся по содержанию химических элементов, создают в подстилке в тех или иных условиях увлажнения определенную кислотную среду, влияющую на химические и микробиологические процессы. Большую роль при этом играет температура подпологовой среды [1, 15, 22, 24, 26, 32], с увеличением которой усиливаются процессы окисления отмершего органического вещества, ускоряется движение воды в почве, возрастают концентрации растворимых солей и скорость многих химических реакций [21]. Всё это прямым образом отражается на скорости биологического круговорота в экосистемах и производительности растений, которые именно поэтому наиболее высоки на бедных питательными элементами почвах влажных тропиков, чем на богатых ими почвах лесной и лесостепной зон. А раз свойства подстилок четко связаны с типами лесорастительных условий, то и классифицировать их нужно на этой основе, не отрывая от типов леса и не создавая искусственных типологических схем.

Заключение

Результаты исследований показали, таким образом, что лесная подстилка, которую в сосняках на песчаных почвах правильнее называть напочвенным покровом, состоящим из трудноразделимой смеси отмершего органического вещества, минеральных частиц, а также живых стеблей мхов, слоевищ лишайников и корней растений, в каждом типе леса имеет сугубо специфические значения параметров, обусловленные особенностями состава подпологовой растительности и микроклимата. Наиболее высокие значения обменной и гидролитической кислотности подстилки отмечаются в сосняках сфагновых, где она имеет самую низкую зольность и менее всего насыщена обменными основаниями. Наименьшую же кислотность и самую высокую насыщенность основаниями имеет подстилка в сосняках липняковых. По значениям остальных параметров подстилки насаждений практически не различаются между собой. Параметры подстилки, особенно её кислотность, изменяются не только в градиенте типов леса, но и в различных парцеллах внутри од-

ного экотопа. Наиболее информативными показателями напочвенного покрова в сосновых биогеоценозах на песчаных почвах, характеризующими скорость биологического круговорота в лесных экосистемах, являются его мощность, зольность и гидролитическая кислотность. Осальные показатели имеют вспомогательное информативное значение.

Напочвенный покров, как показали исследования, обладает высокими термоизоляционными свойствами, препятствуя в летний период прогреву почвы вплоть до глубины 80 см, а также большой влагоемкостью, особенно высокой в сосняках лишайниково-мшистых, благодаря чему он после сильной засухи способен поглотить до 22 мм осадков, перехватив их у деревьев, которые в них в это время особенно остро нуждаются. Перехватывает он, как можно предположить, и определенную часть поступающих с осадками питательных веществ, оказывая негативное воздействие на состояние древостоя и играя отрицательную роль в функционировании лесных экосистем, замедляя течение в них биологического круговорота. Моховой покров, по сравнению с лишайниковым, приводит к значительному увеличению кислотности почвы в пределах всего профиля и оказывает влияние на ферментативную активность почв, подвижность в ней химических элементов и их доступность растениям, а также развитие почвенной биоты.

Роль напочвенного покрова в сосновых биогеоценозах на песчаных почвах, таким образом, далеко не однозначна. Он, с одной стороны, задерживает поступление в почву осадков и испаряет их в процессе своей жизнедеятельности, а с другой – способствует сохранению влаги в ней во время жары. От его мощности во многом зависят возобновление леса и пожароопасность насаждений. Для успешного развития биогеоценозов в лишайниковых и лишайниково-мшистых типах леса напочвенный покров необходимо периодически либо выжигать, либо с помощью специальных механизмов ворошить, смешивая с минеральным слоем почвы. Это мероприятие, по нашему мнению, будет способствовать ускорению биологического круговорота и улучшению роста деревьев.

Лесная подстилка представляет собой продукт жизнедеятельности всей экосистемы, отражая своим составом и параметрами её текущее состояние, историю развития и специфические черты, в том числе скорость протекания биологического круговорота. Опад растений, видовой состав которых определяется типом леса и существенно различен по химизму, создает в подстилке в тех или иных условиях увлажнения определенную кислотную среду, влияющую на активность почвенных организмов и биохимические процессы. Большую роль при этом играет температура подпологовой среды, с увеличением которой усиливаются

процессы окисления отмершего органического вещества, ускоряется движение воды в почве, возрастают концентрация растворимых солей и скорость многих химических реакций. Растения воздействуют на подстилку и почву не только своим опадом, но и прижизненными выделениями (экзометаболитами), которыми насыщаются атмосферные осадки, проходя сквозь полог леса. Классифицировать подстилки в связи с этим следует на основе лесной типологии, так как их состояние и свойства четко связаны с влажностью и трофностью почв, а также с текущим состоянием биогеоценозов.

Библиографический список

1. Архангельская, Т. А. Закономерности пространственного распределения температуры почв в комплексном почвенном покрове: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Т. А. Архангельская. – М., 2008. – 50 с.
2. Арчегова, И. Б. Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетаежных лесов / И.Б. Арчегова, Е.Г. Кузнецова // Лесоведение. – 2011. – № 3. – С. 34-43.
3. Барбер, С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве / С.А. Барбер. – М.: Агропромиздат, 1988. – 376 с.
4. Бганцова, В. А. (1991) Влияние травянистых растений на свойства почвы в лесном БГЦ / В.А. Бганцова // Почвоведение. – 1991. – № 10. – С. 131-143.
5. Богатырев, Л. Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1996. – № 4. – С. 501-511.
6. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок / Л.Г. Богатырев, И.И. Демин, Г.В. Матышак, В.А. Сапожникова // Лесоведение. – 2004. – № 4. – С. 17–30.
7. Воробьева, Л. А. Потенциальная кислотность. Понятия и показатели / Л.А. Воробьева, А.А. Авдонькин // Почвоведение. – 2006. – № 4: – С. 421–431.
8. Габдрахимов, К. М. Роль лесной подстилки в повышении плодородия почв / К.М. Габдрахимов // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов. Кн. 1. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1989. – С. 38-39.
9. Газизуллин, А. Х. Почвенно-экологические условия формирования лесов Среднего Поволжья. Т. 1: Почвы лесов Среднего Поволжья, их генезис, систематика и лесорастительные свойства / А.Х. Газизуллин. – Казань, РИЦ Школа, 2005. – 496 с.
10. Гродзинский, А. М. Экспериментальная аллелопатия / А.М. Гродзинский, Э.А. Головки, С.А. Горобец и др. – Киев: Наукова думка, 1987. – 236 с.
11. Демаков, Ю. П. Сосняки сфагновые Марийского Полесья: структура, рост и продуктивность / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, С.М. Швецов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2012. – 276 с.
12. Демаков, Ю. П. Содержание органики и зольных элементов в напочвенном покрове и почве сосняков лишайниковых и мшистых / Ю.П. Демаков, А.В.

Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 56-76.

13. Демаков, Ю. П. Влияние аэриального поступления веществ на их круговорот в лесных экосистемах / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 1 (26). – С. 66-86.

14. Демаков Ю. П. Химическая и биологическая активность водных экстрактов лесных растений / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 2 (26). – С. 57-76.

15. Демаков Ю. П. Характер изменения микроклимата почв в лесных биогеоценозах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, С.Н. Бродников, В.Г. Краснов // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг [Электронный ресурс]. – Йошкар-Ола: ПГТУ, 2016. – С. 34-43. <http://www.volgatech.net/international-cooperation-department/centre-for-sustainable-management-and-remote-monitoring-of-forests/publications/>

16. Ефремова, Т. Т. О сопряженности морфогенетических типов подстилок с их свойствами в болотных березняках / Т.Т. Ефремова, С.П. Ефремов, А.Ф. Аврора // Почвоведение. – 2010. – № 8. – С. 920-928.

17. Ефремова Т. Т. Природа кислотных свойств подстилки болотных березняков / Т.Т. Ефремова, С.П. Ефремов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2013. – № 6. – С. 205-219.

18. Управление азотным питанием растений в почве / А.А. Завалин, Г.Г. Благовещенская, Л.С. Смирнова, Н.Я. Шмырева // Агрехимический вестник. – 2012. – № 4. – С. 38-40.

19. Иванов, В. П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов / В.П. Иванов. – М.: Наука, 1973. – 296 с.

20. Карпачевский, Л. О. Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков / Л.О. Карпачевский, Т.А. Зубкова, Т. Пройслер и др. // Лесоведение. – 1998. – № 1. – С. 50-59.

21. Карпачевский, Л. О. Экологическое почвоведение / Л.О. Карпачевский. – М.: ГЕОС, 2005. – 336 с.

22. Клинецов, А. П. Температурный режим почвы каменно-березовых лесов Центрального Сахалина / А.П. Клинецов // Лесоведение. – 1988. – № 6. – С. 11-17.

23. Колодяжная, А. А. Режим химического состава атмосферных осадков и их метаморфизация в зоне аэрации / А.А. Колодяжная. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 164 с.

24. Коротаев, А. А. Влияние температуры и влажности почвы на рост корней в культурах хвойных пород / А.А. Коротаев // Лесоведение. – 1987. – № 2. – С. 50-58.

25. Кулагина, М. Л. Химизм дождевых осадков, проникающих под полог леса в Красноярской лесостепи / М.Л. Кулагина // Гидроклиматические исследования в лесах Сибири. – М.: Наука, 1967. – С. 56-64.

26. Литвак, П. В. Многолетние наблюдения за температурой почвы в сосновых насаждениях Полесья УССР / П.В. Литвак // Лесоведение. – 1970. – № 6. – С. 63-69.
27. Трансформация химического состава атмосферных осадков пологом древостоя южно-таежных лесов / С.В. Марунич, А.С. Буров, Ю.Н. Кузнецова, И.В. Недогарко // Известия РАН. Серия географическая. – 2006. – № 4. – С. 52-57.
28. Матвеев, Н. М. Аллелопатия как фактор экологической среды / Н.М. Матвеев.– Самара, 1994. – 206 с.
29. Мина, В. Н. Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений и его значение в биологическом круговороте / В.Н. Мина // Почвоведение. – 1965. – № 6. – С. 7-17.
30. Молчанов, А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах / А.А. Молчанов. – М.: АН СССР, 1952. – 487 с.
31. Никонов, В. В. Влияние ели и сосны на кислотность и состав атмосферных выпадений в северо-таежных лесах индустриально-развитого района / В.В. Никонов, Н.В. Лукина // Экология. – 2000. – № 2. – С. 97-105.
32. Орлов, А. Я. Температура почвы и производительность почвы / А.Я. Орлов // Доклады АН СССР. – 1953. – Т. 12, № 4. – С. 957-960.
33. Орлов, Д. С. Химия почв / Д.С.Орлов. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 576 с.
34. Орлова, М.А. Элементарная единица лесного биогеоценологического покрова для оценки экосистемных функций лесов / М.А. Орлова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – № 6. – С. 126-132.
35. Попова, Э. П. Особенности формирования и свойства подстилок лесных биогеоценозов Среднего Приангарья. / Э.П. Попова, В.Н. Горбачев // Почвоведение. – 1988. – № 1. – С. 109-116.
36. Пристова, Т. А. Влияние древесного полога лиственно-хвойного насаждения на химический состав осадков / Т.А. Пристова // Лесоведение. – 2005. – № 5. – С. 49-55.
37. Пуряев, А. С. Защитные лесные насаждения Республики Татарстан и почвенно-экологические условия их произрастания / А.С. Пуряев, А.Х. Газизуллин. – Казань: КГУ, 2011. – 176 с.
38. Райс, Э. Аллелопатия / Э. Райс. – М.: Мир, 1978. – 389 с.
39. Ревут, И. Б. Физика почв / И.Б. Ревут. – Л.: Колос, 1964. – 320 с.
40. Роде, А. А. Почвоведение / А.А. Роде, В.Н. Смирнов. – М.: Высшая школа, 1972. – 480 с.
41. Сабиров, А. Т. Характеристика подстилки лесных биогеоценозов Среднего Поволжья / А.Т. Сабиров // Лесное хозяйство Поволжья. Вып. 2. – Саратов: Саратовская государственная сельскохозяйственная академия, 1996. С. 111-115.
42. Санников, С. Н. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. – М.: Наука, 1985. – 149 с.
43. Санников, С. Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. – 272 с.

44. Свиридова, И. К. Результаты изучения вымывания азота и зольных элементов дождевыми осадками из крон древесных пород / И.К. Свиридова // Доклады АН СССР. – 1960. – Т. 133, № 3. – С. 706-708.
45. Смольянинов, И. И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов / И.И. Смольянинов. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 192 с.
46. Соколов, А. А. Химический состав атмосферных осадков, прошедших сквозь полог елового и березового древостоя / А.А. Соколов // Лесоведение. – 1972. – № 3. – С. 103-106.
47. Соколов, О. А. Эколого-физиологическая оценка минерального питания растений / О.А. Соколов, В.А. Черников, И.Я. Шмырева // Известия Тимирязевской с.-х. академии. – 2016. – № 3. – С. 5-17.
48. Сысуюев, В. В. О механизме изменения химического состава атмосферных вод под пологом леса / В.В. Сысуюев // Вестник МГУ. Сер. География. – 1975. – № 5. С. 107-110.
49. Сравнительный анализ влияния растений семейства Подорожниковые на рост *E. coli in vitro* / А.А. Тиньков, Е.Р. Гатиатуллина, О.Н. Немерешина и др. // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН (электронный журнал). – 2014. – № 2. – С. 1-16.
50. Хильми, Г. Ф. Теоретическая биофизика леса / Г.Ф. Хильми. – М.: АН СССР, 1957. – 206 с.
51. Шакиров, К. Ш. Изучение размеров поступления, химического состава и свойств опада в различных насаждениях в целях рационального использования плодородия лесных почв / К.Ш. Шакиров // Взаимоотношения леса с почвой. – Казань: КГУ, 1964. С. 83-118.
52. Яруткин, И. А. Влияние состава опада, подстилки и почвы на всхожесть семян и рост сеянцев ели / И.А. Яруткин // Лесоведение. – 1974. – № 2. – С. 50-56.

FOREST COVER ROLE IN PINE FORESTS OF MARI TRANS-VOLGA REGION AND VARIABILITY OF SOIL COVER PARAMETERS

Yu. P. Demakov, A. V. Isaev, R. N. Sharafutdinov

Keywords: forest biogeocoenoses; soil cover; ecological role; parameters; variability; factors.

The limits of variability of parameters of forest cover in pine forests of Mari trans-Volga region are assessed, regularities of variability of the parameters are determined. Forest cover is a metabolic byproduct of the whole ecosystem, it reflects its current condition, development history, and some peculiar features, including the speed of biological cycle passing. It is demonstrated that deep, ash level, and hydrolytic soil acidity are the most informative indices of soil cover. Other indices are of subsidiary informative weight. It was concluded it had to classify the soil cover on the basis of forest typolo-

gy as soil properties were strictly connected with soil moisture and nutrient status of soils as well as with the structure of plant community. The role of soil cover in pine biogeocenoses growing on sandy soils is not nearly simple. Thus, for example, it is of good thermal insulating properties, which prevents from soil warming up in summer. Soil cover is also of good moisture capacity which is particular good in lichenous and sphagnous pine forests. By virtue of this capacity, soil cover absorbs up to 22 mm of precipitation, falling after severe drought. Thus, water which is not that necessary for the trees at the moment is taken by soil cover. Some nutrient chemicals are also taken by soil cover. Soil cover capacity determines forest restoration and fire-resistant of trees. It is important periodically to burn up or move soil cover with special tools mixing it with the mineral soil layer to successfully develop the biogeocenoses in lichenous and lichenous - sphagnous forests.

УДК 630*18:582.475

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ПЛОТНОСТИ СЛОЖЕНИЯ ПОЧВ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, Н. Б. Нуреев

Оценены пределы и установлены закономерности изменчивости плотности сложения почв в лесных биогеоценозах Среднего Поволжья. Показано, что основным фактором вариабельности данного показателя является содержание в почве гумуса; приведены уравнения, отражающие эту зависимость в различных типах почв. Сделан вывод о высокой информативности показателя плотности сложения почв и целесообразности использования ее для диагностики их лесорастительных свойств, а также экспресс-оценки содержания в них гумуса.

Ключевые слова: лесные биогеоценозы; почвы; плотность сложения; вариабельность; факторы; математические модели.

Введение

Плотность сложения (ПС) почв – важнейший показатель, во многом определяющий через воздушный, водный и тепловой режимы условия обитания в почве корневых систем растений и всех организмов [6, 7, 9, 11, 15]. Он используется как для оценки лесорастительных свойств почв, так и для определения в них запасов влаги и химических элементов. ПС, представляющая собой массу единицы объема почвы в абсолютно сухом состоянии и естественной структуре, выражается обычно в г/см^3 . Наиболее благоприятные условия для развития растений отмечаются при ПС верхних горизонтов почвы в пределах от 0,95 до $1,15 \text{ г/см}^3$. На темно-каштановой почве лучшие древесной произрастают при ПС менее $1,1 \text{ г/см}^3$, а худшие – более $1,5 \text{ г/см}^3$ [5]. Оптимальное значение ПС почвы для роста корней сосны составляет $1,40\text{-}1,50 \text{ г/см}^3$ [9]. Если величина ПС превышает $1,7 \text{ г/см}^3$, то корни древесных растений в почву практически не проникают. При чрезмерном уплотнении почв снижаются их водопроницаемость и влагоемкость, но возрастает поверхностное испарение.

Между фитоценозами и ПС почв имеется не только прямая, но и обратная связь, поэтому данный показатель широко используется в генетическом почвоведении для оценки изменения свойств почв под влиянием растительности [7, 8, 14]. Так, ПС гумусового горизонта на злаковых лугах составляет $1,2\text{-}1,4 \text{ г/см}^3$, в березняках – $1,0\text{-}1,3$, а в сомкнутых ельниках – $0,9\text{-}1,1 \text{ г/см}^3$. За 25 лет произрастания культур лиственницы, ели и дуба произошло снижение ПС верхнего 10-см слоя почвы, по данным С.В. Зонна и Е.А. Кузьминой [8], до $0,87, 0,88$ и $0,91 \text{ г/см}^3$, в то

время как на пашне ее значение составляло $1,24 \text{ г/см}^3$. Семидесятилетнее произрастание древесных пород показало устойчивую тенденцию снижения величины этого показателя под всеми породами [2], которые располагаются в порядке возрастания в такой последовательности: лиственница Сукачева ($0,80 \text{ г/см}^3$), сосна обыкновенная ($0,82 \text{ г/см}^3$), ель обыкновенная ($0,83 \text{ г/см}^3$), дуб черешчатый ($0,86 \text{ г/см}^3$). На пашне же в это время ПС варьировала в пределах от $1,10$ до $1,13 \text{ г/см}^3$. По мере увеличения возраста насаждений происходит дальнейшее снижение величины ПС. Так, в 160-летних посадках лиственницы она опускается до $0,60 \text{ г/см}^3$, а в 120-летних посадках ели и дуба – до $0,67 \text{ г/см}^3$.

Определенное влияние на динамику ПС почв через колебания их влажности и температуры оказывает климат. При увлажнении почвы происходит увеличение её объема, при иссушении, наоборот, усадка [10, 17]. Процесс увлажнения и иссушения почвы носит циклический характер, что выражается в суточной, сезонной и многолетней динамике всех параметров их состояния, в том числе и ПС. При усадке почвы из содержащихся в ней песчаных и пылеватых частиц образуются глыбистые агрегаты, имеющие жесткий каркас, препятствующий крошению почвенной массы, что, в свою очередь, приводит к снижению ПС и улучшению её лесорастительных свойств. Образование глыбистых агрегатов в легкосуглинистых почвах возрастает по мере снижения влажности и увеличения содержания гумуса.

Большое влияние на свойства почв, в том числе и величину их ПС, оказывают лесные пожары [12, 13, 16, 18]. Установлено, к примеру, что в результате пирогенеза происходит уплотнение верхних горизонтов буроземов и увеличение запасов влаги в них, а в дерново-подзолистой почве, наоборот, снижение ПС верхних горизонтов.

Цель работы заключается в выявлении пределов изменчивости ПС почв в лесах Среднего Поволжья и выделении определяющих ее факторов, что обуславливается необходимостью совершенствования методов оценки лесорастительных условий.

Материал и методика исследований

Исходным материалом для анализа служили как данные собственных исследований, проведенных в различных биогеоценозах Республики Марий Эл, так и сведения по различным регионам Среднего Поволжья, приведенные в монографии А.Х. Газизуллина [4]. Для оценки величины ПС использовали стандартную методику [1, 3]: образцы почвы отбирали специальным буриком объемом $275,9 \text{ см}^3$ без нарушения её естественной структуры, высушивали в лаборатории до абсолютно су-

хого состояния и взвешивали на электронных весах с погрешностью $\pm 0,1$ г (масса навески варьировала от 110 до 500 г). Параллельно проводили оценку остальных физических и химических показателей почв. Полученный цифровой материал обработан на компьютере с использованием общепринятых методов математической статистики и прикладных программ Excel и Statistika.

Обсуждение результатов исследования

Величина ПС почв в лесных биогеоценозах Среднего Поволжья, как показали исследования, варьирует от 0,44 до 1,85 г/см³, составляя в среднем $1,33 \pm 0,01$ г/см³ (табл. 1). Распределение показателей ПС в выборке имеет значительную левую асимметрию со смещением в сторону высоких значений (рис. 1). Наиболее часто встречаются в ней значения ПС от 1,4 до 1,6 г/см³, соответствующие уровню сильного уплотнения, не вполне благоприятного для произрастания древесных растений. Благоприятные же для развития корней растений условия отмечаются лишь в гумусово-элювиальном и иллювиальном горизонтах на глубине не более 80 см, где величина ПС не превышает 1,5 г/см³ (табл. 2). С увеличением глубины почвы величина ПС асимптотически возрастает, стабилизируясь на отметке 100-120 см (рис. 2).

Таблица 1

Статистические показатели плотности сложения почв в лесных биогеоценозах

Источник данных	Значения параметров статистической выборки данных							
	N	M _x	S _x	m _x	V, %	p, %	A	E
Газизуллин А.Х. [4]	231	1,32	0,24	0,02	18,2	1,2	-0,902	0,545
Собственные данные	369	1,34	0,27	0,01	20,4	1,1	-1,120	1,303
Сводные данные	600	1,33	0,26	0,01	19,6	0,8	-1,046	1,106

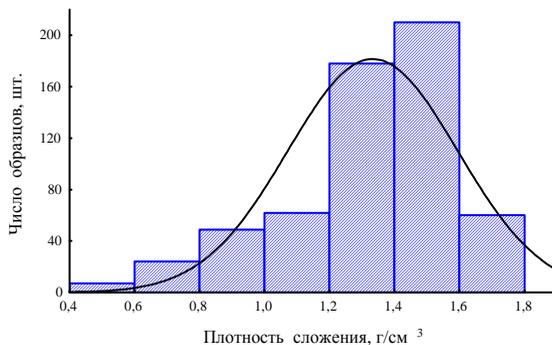


Рис. 1. Частотное распределение образцов почвы по значениям плотности её сложения

Таблица 2

Статистические показатели плотности сложения почв в различных их горизонтах

Генетические горизонты	Значения параметров статистической выборки данных							
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V, %	p, %
A ₁ – A ₁ A ₂	152	1,01	0,44	1,66	0,24	0,02	23,5	1,9
A ₂ – AB	95	1,36	0,95	1,70	0,15	0,01	10,8	1,1
B – BC	167	1,46	1,08	1,78	0,14	0,01	9,4	0,7
C – D	173	1,47	1,11	1,85	0,13	0,01	8,5	0,6

Основным фактором, определяющим вариабельность ПС, является, как показали расчеты, содержание в них гумуса, с увеличением которого её величина закономерно снижается во всех слоях почв (рис. 3 и 4, табл. 3). Благоприятная величина ПС почв для развития древесной растительности создается, как свидетельствуют приведенные данные, при содержании в них гумуса более 1 %. При содержании в почве гумуса более 6 % величина ПС составляет в основном менее 1,0 г/см³. Зависимость ПС почв (Y, г/см³) от величины содержания в них гумуса (X, %) с высокой точностью (p < 0,001) описывают следующие уравнения:

- для подзолистых почв $Y = 1,023 \cdot \exp(-28,80 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 0,647$; $R^2 = 0,832$; N = 112;
- для буроземов $Y = 0,843 \cdot \exp(-10,82 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 0,580$; $R^2 = 0,831$; N = 150;
- для лесных черноземов $Y = 1,065 \cdot \exp(-8,40 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 0,429$; $R^2 = 0,857$; N = 36;
- для пойменных почв $Y = 1,014 \cdot \exp(-49,21 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 0,688$; $R^2 = 0,739$; N = 78.

Ошибка оценки величины ПС, вычисленной по данным уравнениям, редко превышает ±10 %, составляя в большинстве случаев ±5 % (рис. 5).

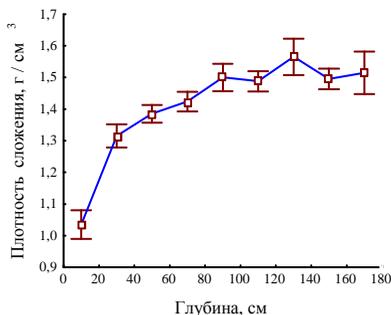


Рис. 2. Изменение плотности сложения почв с их глубиной

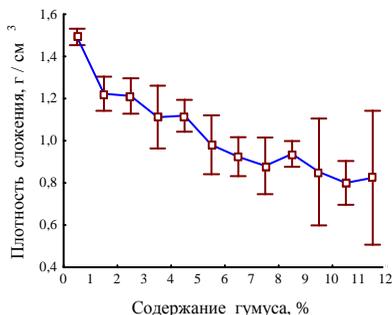


Рис. 3. Изменение ПС почв с содержанием в них гумуса

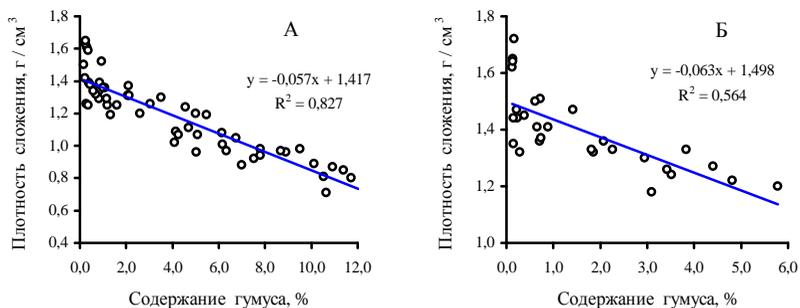


Рис. 4. Характер связи плотности сложения почв с содержанием в них гумуса:
А – на глубине до 40 см; Б – на глубине 40-80 см

Таблица 3

**Статистические показатели плотности сложения почв
с различным содержанием в них гумуса**

Содержание гумуса, %	Значения статистических параметров в выборках данных					
	N	M _x	S _x	m _x	V, %	p, %
В слое почвы глубиной до 30 см						
Менее 1,0	16	1,45	0,13	0,03	8,9	2,2
1,0-2,5	19	1,21	0,19	0,04	16,0	3,7
2,5-5,0	26	1,10	0,25	0,05	23,1	4,5
5,0-8,0	30	0,91	0,18	0,03	19,6	3,6
Более 8,0	17	0,83	0,14	0,03	17,0	4,1
В слое почвы глубиной 31-60 см						
Менее 1,0	26	1,49	0,19	0,04	12,8	2,5
1,0-2,5	10	1,20	0,18	0,06	15,0	4,7
2,5-5,0	8	1,22	0,09	0,03	7,1	2,5
5,0-7,0	3	1,09	0,10	0,06	9,2	5,3
В слое почвы глубиной более 60 см						
Менее 1,0	40	1,52	0,16	0,03	10,5	1,7
1,0-2,5	8	1,28	0,17	0,06	13,0	4,6
2,5-5,0	3	1,07	0,28	0,16	26,4	15,2

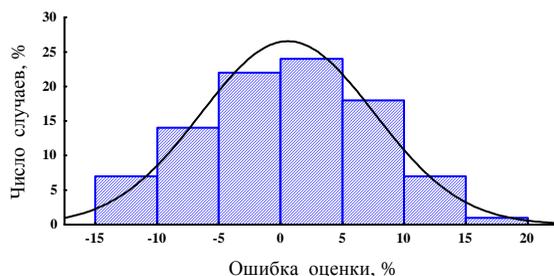


Рис. 5. Характер распределения ошибок оценки плотности сложения почв по уравнениям связи с содержанием в них гумуса

Зависимость величины ПС от содержания в почвах гумуса четко проявляется не только в лесных экосистемах, но и, как нами ранее было установлено [6], на лесных питомниках, где ее описывают следующие уравнения регрессии:

- для слоя почвы 0-10 см $Y = 0,37 \cdot \exp(-0,649 \cdot X^{1,629}) + 1,13$;
 $R^2 = 0,509$; $N = 30$;
- для слоя почвы 10-20 см $Y = 0,37 \cdot \exp(-0,196 \cdot X^{1,904}) + 1,13$;
 $R^2 = 0,519$; $N = 30$;
- для слоя почвы 20-30 см $Y = 0,47 \cdot \exp(-0,270 \cdot X^{1,251}) + 1,13$;
 $R^2 = 0,657$; $N = 30$.

Величина ПС в определенной мере зависит также от содержания в почве глины (табл. 4), влияние которой, однако, намного слабее, чем содержания гумуса. Зависимость ПС от содержания в почве гумуса (X, %) и глинистых частиц (Z, %) описывает для всех типов почв мультипликативное уравнение регрессии:

$$Y = 1,35 \cdot \exp\{-84,98 \cdot 10^{-4} \cdot X^{0,5} \cdot [37 \cdot \exp(-62,27 \cdot 10^{-6} \cdot Z^2)]\} + 0,35;$$

$$R^2 = 0,836; p < 0,001.$$

Таблица 4

Влияние содержания гумуса и глины на плотность сложения почв

Содержание гумуса, %	Значения параметров статистической выборки данных					
	N	M_x	S_x	m_x	V, %	p , %
Содержание глины до 20 %						
Менее 1,0	42	1,54	0,14	0,02	9,1	1,4
1,0-2,5	6	1,36	0,11	0,05	8,1	3,3
2,5-5,0	3	1,14	0,04	0,02	3,2	1,8
Более 5,0	3	1,03	0,15	0,09	14,8	8,5
Содержание глины 20-40 %						
Менее 1,0	11	1,58	0,14	0,04	9,0	2,7
1,0-2,5	4	1,21	0,21	0,11	17,8	8,9
2,5-5,0	3	0,90	0,53	0,31	58,8	33,9
5,0-8,0	5	0,80	0,17	0,08	21,3	9,5
Более 8,0	3	0,75	0,05	0,03	6,5	3,8
Содержание глины 40-60 %						
Менее 1,0	19	1,47	0,15	0,03	9,9	2,3
1,0-2,5	16	1,23	0,16	0,04	12,9	3,2
2,5-5,0	18	1,16	0,16	0,04	14,0	3,3
5,0-8,0	16	0,95	0,16	0,04	17,3	4,3
Более 8,0	12	0,89	0,09	0,03	10,2	2,9
Содержание глины более 60 %						
Менее 1,0	9	1,29	0,19	0,06	14,8	4,9
1,0-2,5	11	1,16	0,23	0,07	20,2	6,1
2,5-5,0	14	1,11	0,24	0,06	21,1	5,6
5,0-8,0	9	0,93	0,21	0,07	22,5	7,5

Наличие связи между параметрами позволяет решить и обратную задачу, т.е. оценить содержание гумуса в почве (Y , %) от величины ее ПС (X , $\text{г}/\text{см}^3$). Расчеты показали, что для всех типов почв, кроме пойменных, эту зависимость описывает с высокой точностью следующее уравнение регрессии:

$$Y = 66,75 \cdot 10^{-5} \cdot X^{10,54} \cdot \exp(-13,77 \cdot X); R^2 = 0,889; p < 0,001.$$

В пойменных почвах, где большим влиянием на все их параметры оказывают аллювиальные процессы, связь между содержанием гумуса и величиной ПС менее тесная, аппроксимируемая следующим уравнением регрессии:

$$Y = 49,55 \cdot 10^{-2} \cdot X^{4,673} \cdot \exp(-7,02 \cdot X); R^2 = 0,603; p < 0,01.$$

Максимальное содержание гумуса, как свидетельствует графическое отображение данной зависимости (рис. 6), отмечается при величине ПС 0,70 ... 0,75 $\text{г}/\text{см}^3$, после чего резко снижается, составляя 2,5-3,0 % при ПС = 1,2 $\text{г}/\text{см}^3$ и 1,0-1,5 % при ПС = 1,4 $\text{г}/\text{см}^3$.

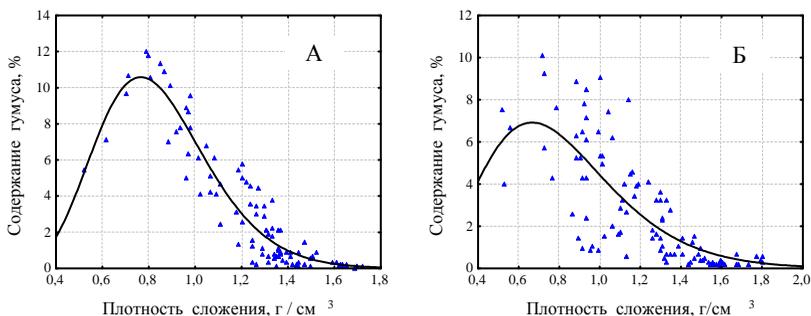


Рис. 6. Характер зависимости содержания в почвах гумуса с плотностью их сложения: А – все типы почв, кроме пойменных; Б – пойменные почвы

Величины ПС и соответственно содержания в почве гумуса в определенной мере зависят, как показали исследования, от состава древесного стояка. Так, наиболее высокая величина ПС отмечена под кронами деревьев дуба, а наименьшая – деревьев ели (табл. 5). Содержание же гумуса под этими породами деревьев (как относительное, так и удельное) обратное, что связано с особенностями процесса накопления и разложения их опада, а также микроклимата и кислотности почв. В пойменных экотопах лесопарка «Дубовая роща» наиболее высокая ПС верхних слоев почвы отмечена в 55-летних культурах лиственницы, а наименьшая – на лугу (табл. 6). Относительное содержание гумуса в верхнем 10-см слое почвы наиболее велико под пологом старого дубово-липового дре-

востока, а удельное – в культурах лиственницы. Самыми же низкими значениями относительного и удельного содержания гумуса характеризуются почвы этого слоя в 60-летних культурах тополя. В слое почвы 10-20 см содержание гумуса наиболее велико в почве лугового экотопа, а самые низкие значения отмечены в 65-летнем осиннике.

Таблица 5

Плотность сложения верхнего 10-см слоя почвы и содержание в ней гумуса под кронами деревьев разных пород в пойменном биотопе заповедника

Параметр	Значения параметров под кронами деревьев		
	дуба	липы	ели
Плотность сложения почвы, г/см ³	0,78 ± 0,014	0,76 ± 0,024	0,70 ± 0,019
Относительное содержание гумуса, %	4,68 ± 0,24	5,03 ± 0,39	5,78 ± 0,25
Удельное содержание гумуса, кг/м ³	36,5	38,2	40,5

Таблица 6

Плотность сложения почвы и содержание в ней гумуса в разных биотопах лесопарка «Дубовая роща»

Слой почвы	Значения параметра в разных экотопах				
	Луг	Культуры лиственницы	Культуры тополя	Осинник	Дубо-липовый древостой
Плотность сложения почвы, г/см ³					
0-10 см	0,91 ± 0,02	1,04 ± 0,06	0,98 ± 0,03	1,02 ± 0,02	0,92 ± 0,02
10-20 см	1,10 ± 0,06	1,32 ± 0,02	1,23 ± 0,03	1,26 ± 0,05	1,22 ± 0,04
Относительное содержание гумуса в почве, %					
0-10 см	6,31 ± 0,12	7,50 ± 0,26	5,17 ± 0,09	6,00 ± 0,36	8,40 ± 0,32
10-20 см	4,60 ± 0,30	3,07 ± 0,13	3,97 ± 0,41	2,70 ± 0,35	4,03 ± 0,26
Удельное содержание гумуса в почве, кг/м ³					
0-10 см	57,4	78,0	50,7	61,2	77,3
10-20 см	50,6	40,5	48,8	34,0	49,2

Наиболее высокая ПС в горизонте А₁ коричнево-бурых почв отмечается, по данным А.Х. Газизуллина [4], в сосняке липовом, а наименьшая – в ельнике липовом; содержание же гумуса в этом горизонте наибольшей величины достигает под пологом дубняка лещинового (табл. 7). Относительное содержание гумуса наиболее мало в сосняке липовом, а удельное – в ельнике липовом. По значениям этих параметров в горизонте АВ положение биотопов кардинально меняется: наибольшая величина ПС в ельнике липовом, а наименьшая – в березняке пролесниковом. Содержание же гумуса наиболее велико в почве сосняка липового, а самые низкие значения отмечены в ельнике липовом.

Величина ПС иллювиального горизонта во всех биотопах примерно одинакова, содержание же гумуса наиболее велико в березняке пролесниковом, а самые низкие значения отмечены в дубняке лещиновом. Влияние древостоев на ПС выщелоченных черноземов проявляется несколько иначе. Так, наиболее высокая ПС во всех горизонтах почв отмечается, по данным этого же исследователя [4], в культурах лиственницы, а наименьшая – в культурах ели (табл. 8). Содержание же гумуса наиболее велико под пологом культур сосны, а меньше всего – в культурах лиственницы.

Таблица 7

Плотность сложения коричнево-бурых почв и содержание в них гумуса

Горизонт	Значения параметров в разных биотопах*											
	Дубняк лещиновый			Березняк пролесниковый			Сосняк липовый			Ельник липовый		
	ПС	ОСГ	УСГ	ПС	ОСГ	УСГ	ПС	ОСГ	УСГ	ПС	ОСГ	УСГ
A ₁	0,81	10,53	85,3	0,70	9,72	68,0	1,11	4,70	52,2	0,52	5,50	28,6
AB	1,31	2,12	27,8	1,26	3,05	38,4	1,30	3,50	45,5	1,34	0,83	11,1
B	1,36	0,71	9,7	1,36	1,09	14,8	1,36	1,00	13,6	1,37	0,73	10,0

Примечание: ПС – плотность сложения почвы, г/см³; ОСГ – относительное содержание гумуса, %; УСГ – удельное содержание в почве гумуса, кг/м³.

Таблица 8

Плотность сложения выщелоченных черноземов и содержание гумуса в них

Горизонт	Значения параметров в разных биотопах*								
	Культуры ели			Культуры сосны			Культуры лиственницы		
	ПС	ОСГ	УСГ	ПС	ОСГ	УСГ	ПС	ОСГ	УСГ
A ₁	0,90	8,93	80,4	0,92	9,22	84,8	1,07	7,22	77,3
AB	1,18	3,86	45,5	1,19	5,15	61,3	1,28	3,19	40,8
B	1,31	1,94	25,4	1,36	2,07	28,2	1,35	1,76	23,8

Примечание: обозначения и размерность параметров те же, что в табл. 7.

Итак, показатель ПС является весьма информативным, отражая лесорастительные свойства почв и содержание в них гумуса, а также изменение их под влиянием древостоев и проводимых хозяйственных мероприятий. Для оценки этих параметров, коэффициент вариации которых редко превышает 10-12 %, необходимо, как показали исследования, провести в каждом экотопе в пределах того или иного горизонта либо слоя почвы не менее 5 измерений, что обеспечит погрешность средней величины ± 5 %.

По результатам работы можно сделать следующие выводы:

1) величина плотности сложения почв в лесных биогеоценозах Среднего Поволжья варьирует от 0,44 до 1,80 г/см³, составляя в среднем $1,27 \pm 0,01$ г/см³;

2) с увеличением глубины почвы величина ПС асимптотически возрастает, стабилизируясь на отметке 100-120 см;

3) благоприятные для развития корней растений имеются лишь на глубине не более 80 см, где величина ПС не превышает 1,5 г/см³;

4) основным фактором, определяющим вариабельность ПС, является содержание в почве гумуса, с увеличением которого её величина закономерно снижается;

5) благоприятная величина ПС почв для развития древесной растительности создается уже при содержании в них гумуса более 1 %, а при содержании гумуса более 6 % величина ПС составляет в основном менее 1,0 г/см³;

6) зависимость величины ПС от содержания в почвах гумуса четко проявляется не только в лесных экосистемах, но и на лесных питомниках;

7) характер изменения величины ПС по градиенту вертикального профиля в определенной мере зависит от типа почвы и состава древостоя;

8) показатель ПС является весьма информативным, отражая лесорастительные свойства почв и содержание в них гумуса, а также изменение их под влиянием древостоев и проводимых хозяйственных мероприятий;

9) для оценки показателей ПС и содержания гумуса, коэффициент вариации которых редко превышает 12 %, необходимо провести в каждом экотопе в пределах того или иного горизонта или слоя почвы не менее 5 измерений, что обеспечит погрешность средней величины ± 5 %.

Библиографический список

1. Атаманюк, А. К. К методике определения плотности почвы / А.К. Атаманюк // Почвоведение. – 1970. – № 4. – С. 120-124.
2. Беляев, А. Б. Лесные экосистемы и их влияние на свойства и плодородие почв лесостепи ЦЧР / А.Б. Беляев // Труды Института геологии Дагестанского НЦ РАН. – 2014. – № 63. – С. 53-56.
3. Вадюнина, А. Ф. Методы исследования физических свойств почв / А.Ф. Вадюнина, З.А. Корчагина. – М.: Агропромиздат, 1986. – 416 с.
4. Газизуллин, А. Х. Почвенно-экологические условия формирования лесов Среднего Поволжья. Т. 1: Почвы лесов Среднего Поволжья, их генезис, систе-

матика и лесорастительные свойства / А.Х. Газизуллин. – Казань, РИЦ Школа, 2005. – 496 с.

5. Гурский, А. А. Совершенствование оценки продуктивности насаждений и лесопригодности почв / А.А. Гурский, А.А. Танков, А.Ан. Гурский // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2008. – Т. 2, № 18. – С.42-44.

6. Демаков, Ю. П. Пространственная неоднородность агрофона лесного питомника и ее влияние на биометрические показатели сеянцев / Ю.П. Демаков, И.И. Митякова // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2011. – № 2. – С. 68-75.

7. Захаров, К. К. Основы почвоведения и географии почв / К.К. Захаров. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. – 342 с.

8. Зонн, С. В. Влияние хвойных и лиственных пород на физические свойства и водный режим выщелоченных черноземов / С.В. Зонн, Е.А. Кузьмина // Труды лаборатории лесоведения. – М.: АН СССР, 1960. – Т. 1. – С. 145-201.

9. Карпачевский, Л. О. Экологическое почвоведение / Л.О. Карпачевский. – М.: ГЕОС, 2005. – 336 с.

10. Королев, В. А. К методике определения плотности сложения почв тяжелого гранулометрического состава / В.А. Королев // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2007. – № 1. – С. 76-79.

11. Медведев, В. В. Плотность сложения почв: генетический, экологический и агрономический аспекты / В.В. Медведев, Т.Е. Лындина, Т.Н. Лактионова. – Харьков, 2004. – 244 с.

12. Назаркина, А. В. Изменение плотности сложения и влагозапасов лесных почв долины р. Амур в результате действия пожаров / А.В. Назаркина // Вестник Красноярского государственного аграрного ун-та. – 2009. – № 4. – С. 37-41.

13. Попова, Э. П. Пирогенная трансформация свойств лесных почв Средне-го Приангарья / Э.П. Попова // Сибирский экологический журнал. – 1997. – № 4. – С. 413-418.

14. Растворова, О. Г. Влияние состава лесных насаждений на свойства серых лесных почв / О.Г. Растворова // Химия, генезис и картография почв. – М.: Наука, 1968. – С. 112-115.

15. Роде, А. А. Почвоведение / А.А. Роде, В.Н. Смирнов. – М.: Высшая школа, 1972. – 480 с.

16. Сапожников, А. П. Роль огня в формировании лесных почв / А.П. Сапожников // Экология. – 1976. – № 1. – С. 42-46.

17. Татаринцев, Л. М. Природная динамика физических и теплофизических свойств почв / Л.М. Татаринцев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2015. – № 3 (19). – С. 36-41.

18. Цибарт, А. С. Влияние пожаров на свойства лесных почв Приамурья (Норский заповедник) / А.С. Цибарт, А.Н. Геннадиев // Почвоведение. – 2008. – № 7. – С. 783-792.

VARIABILITY OF BULK DENSITY OF SOILS IN FOREST BIO- GEOCOENOSES OF MIDDLE VOLGA REGION

Yu. P. Demakov, A. V. Isaev, N. B. Nureev

Keywords: forest biogeocoenoses; soils; bulk density; variability; factors; mathematical models.

The limits of variability of bulk density of soils in forest biogeocoenoses of Middle Volga are assessed and the regularities of variability of bulk density of soils in forest biogeocoenoses in the same region are determined. It is demonstrated that the content of humus in the soil is the major factor of variability of bulk density of soils. The equations reflecting this dependence in different soil types are given. It was concluded that the index of bulk density of soils was of high informational content and it was desirable to use it to diagnose the properties of a forest site type as well as to quickly assess the content of humus in the soil.

УДК 631.456

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕНТГЕНОФЛУОРЕСЦЕНТНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ОЦЕНКИ СОДЕРЖАНИЯ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПОЧВЕ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, Б. И. Гареев, Г.А. Баталин

Приведены результаты оценки элементного состава 98 образцов почв лесных биогеоценозов, выполненной с помощью рентгенофлуоресцентного метода, позволяющего определять за один прием содержание всех химических элементов при их концентрации в пробах от 1 мг/кг до 100 %, а также сводить к минимуму субъективные ошибки при лабораторном анализе. Оценен характер рангового распределения валового содержания химических элементов в почве различных лесных биогеоценозов Марийского Заволжья, установлены границы его изменчивости, и выявлен ряд региональных закономерностей. Показано, что этот метод дает хорошие результаты оценки содержания в почве наиболее представленной группы химических элементов: кремния, алюминия, титана, железа, калия, кальция, натрия, марганца, фосфора, серы и циркония. Для оценки же содержания в почве микроэлементов целесообразнее использовать либо масс-спектрометр с индуктивно связанной плазмой, либо атомно-абсорбционный спектрометр.

Ключевые слова: лесные биогеоценозы; почва; рентгенофлуоресцентный анализ; химические элементы, валовое содержание, вариабельность.

Введение

Почва – важнейший компонент лесных биогеоценозов, во многом определяющий их структурную организацию, продуктивность и закономерности развития. Изучение ее свойств является одной из важнейших задач почвоведения и биогеоценологии, прогрессивное развитие которых, как и других научных дисциплин, во многом обеспечивается благодаря совершенствованию методик и появлению нового оборудования. В последнее время во многих отраслях промышленности и науки для оценки химического состава различных материалов и веществ ученые стали широко использовать рентгенофлуоресцентный анализ (РФА), который позволяет определить содержание в них широкого круга элементов (от бериллия до урана) с погрешностью 10^{-6} . Он относится к физическим методам и основан на возбуждении атомов элементов рентгеновским излучением и последующем анализе спектра образцов, регистрируемого специальным детектором, с помощью компьютерной программы калибровки [1-5, 10, 11, 14-16]. РФА обладает рядом следующих существенных преимуществ по сравнению с другими методами определения элементного состава образцов:

1) возможность анализа твердых проб без переведения их в раствор, а также возможность анализа жидких проб без отделения органической составляющей (у сплавов затачивают или шлифуют поверхность образца; жидкие пробы наливают в кюветы и накрывают специальной пленкой, а порошковые пробы измельчают до необходимой крупности частиц и прессуют в таблетки);

2) простота и однозначность расшифровки рентгеновского спектра;

3) неразрушающее воздействие на образцы возбуждающего аналитического сигнала, позволяющее анализировать уникальные пробы, существующие в единичном экземпляре (например, археологические находки и предметы искусства);

4) широкие аналитические возможности, позволяющие оценивать за один прием содержание всех химических элементов при их концентрации в образце от 1 мг/кг до 100 %.

Точность РФА при оценке содержания элементов в порошковых пробах во многом зависит от однородности образца, повышение которой достигается за счет качества размола, определяющего размер частиц в них. При определении тяжелых элементов достаточно измельчить пробу до крупности зерен порядка 70 мкм, а при определении легких элементов необходимо добиваться тем меньшего размера зерен, чем меньше атомный номер определяемого элемента.

К эффектам неоднородности относится также обволакивание твердых частиц пробы более мягкими частицами. При измельчении пробы, состоящей из разных по твердости минералов, мягкие минералы быстро измельчаются и обволакивают частицы твердых минералов, которые не достигают той же степени измельчения, благодаря этому искажается зависимость измеряемого аналитического сигнала от содержания элемента.

На результат анализа оказывает также влияние минеральный состав проб. В зависимости от того, в каком минерале содержится определяемый элемент, можно получать разную величину аналитического сигнала при одном содержании элемента. Некоторые минералы приобретают ориентацию при прессовании материала пробы в таблетку, что приводит к разной величине аналитического сигнала при разном положении образца относительно измерительного тракта.

Принципиальное решение указанных проблем возможно только при переводе образцов в стекло путем сплавления их с боратным флюсом, однако при этом ухудшаются пределы количественного определения микроэлементов, так как проба разбавляется минимум в два раза, а чаще в пять и более раз.

РФА, таким образом, несмотря на относительно невысокую по современным меркам чувствительность, все шире внедряется в практику лабораторных исследований благодаря своей дешевизне, скорости получения результата и простоте пробоподготовки.

Цель работы заключалась в определении возможных сфер использования РФА для оценки валового содержания химических элементов в почвах лесных биогеоценозов, выделении допустимых ограничений и сопоставлении с другими методами.

Материал и методика исследования

Исходным материалом для анализа, проведенного в лаборатории института геологии и нефтегазовых технологий Казанского федерального университета, служили 98 образцов почвы разного гранулометрического состава, отобранных в 20 различных биотопах на территории заповедника и в лесопарке «Дубовая роша», расположенном в пойме р. Малая Кокшага. Каждый образец представлял собой сводную пробу из пяти проб, взятых в биогеоценозах специальным буром из определенных слоев почвы.

Перед проведением анализа каждый образец размалывали на вибрационной дисковой мельнице в течение трех минут для достижения необходимых размеров частиц. Затем брали навеску исследуемого образца массой 4 г и взвешивали на весах с точностью 10^{-5} г. Далее образец смешивали с органическим воском и прессовали на подложку из борной кислоты с усилием в 300 кН. Полученную таблетку помещали в кюветное отделение рентгенофлуоресцентного волнодисперсионного спектрометра S8 Tiger (Bruker, Германия), оснащенного рентгеновской трубкой мощностью 4 кВт с родиевым анодом, и проводили анализ по стандартизированной методике Geoquant® фирмы Bruker. Полученный спектр обрабатывали на компьютере, выявляя наличие паразитных пиков и учитывая дифракционные явления, а также матричные эффекты. После этого брали навеску образца массой 0,5 г, помещали в керамический тигель и прокаливали при температуре 1100°C в течение двух часов. Окончательный результат в виде процентного и валового содержания элементов (оксидов элементов) в образце формировали с учетом потерь при прокаливании.

Данные, полученные с помощью РФА, были сопоставлены нами с данными, полученными ранее по 24 образцам на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst [6-9, 12, 13]. Было также проведено сопоставление элементного состава трех образцов, полученного на масс-спектрометре с индуктивно связанной плазмой iCAP Qc (Thermo Fisher

Scientific, Германия). Для этого навеску исследуемого образца массой 100 мг взвешивали в тefлоновом автоклаве на аналитических весах с точностью 0,1 мг. В автоклав дозаторами добавляли 2 мл концентрированной соляной (38 % ОСЧ HCl), 1 мл плавиковой (38 % ОСЧ HF) и 1 мл азотной кислоты (68 % ОСЧ HNO₃). Перед использованием кислоты проходили дополнительную очистку автоклава. Для учета фона была подготовлена смесь кислот без образца. Герметично закрытые тefлоновые автоклавы помещали в печь микроволнового разложения Mars 6 (SEM Corporation, США), в которой образцы разогревали до 210°C в течение 30 минут и выдерживали при этой температуре еще 30 минут. После этого проводили добавление 10 мл 4,5 % раствора борной кислоты для комплексообразования с фторидами редкоземельных элементов, которые являются нерастворимыми в воде и выпадают в осадок. Далее автоклавы нагревали до 170°C в течение 30 минут и выдерживали при этой температуре еще 30 минут. После охлаждения автоклавов полученный раствор переносили в пробирку и доводили до 50 мл деионизированной водой. Далее отбирали из полученного раствора аликвоту 500 мкл и разбавляли деионизированной водой до 10 мл с добавлением внутреннего стандарта In с конечной концентрацией 5 ppb и добавлением соляной кислоты с конечным содержанием всех кислот в растворе равным 2 %. Полученный раствор анализировали на масс-спектрометре, предварительно откалиброванном с помощью мультиэлементных стандартов с концентрацией в диапазоне от 1 до 100 ppb по каждому элементу. Полученные значения концентраций пересчитывали на исходную концентрацию с учетом пустого образца, навески и разбавления раствора. Полученный цифровой материал обрабатывали на ПК с использованием стандартных методов математической статистики.

Результаты исследования и их обсуждение

РФА позволил выявить наличие в почве обследованных нами лесных биогеоценозов 33 химических элементов, однако 15 из которых присутствовали далеко не во всех образцах. Так, кобальт присутствовал только в одном из 98 образцов, серебро и молибден – в трех, бром – четырех, церий – семи, палладий – 11, галлий и иттрий – 13, рутений – 15, ниобий – 18, ванадий – 24, мышьяк – 32, барий – 60, хлор – 72. Остальные 18 элементов встречались практически во всех образцах. На первом месте в ранговом ряду элементов по их валовому содержанию в почве находится кремний, за которым следуют алюминий и железо (табл. 1). За ними с большим отставанием идут калий, магний, кальций, натрий, титан, марганец и фосфор. Замыкают ранговый ряд элементов стронций,

цинк, никель, медь и рубидий. Содержание всех элементов, как свидетельствуют приведенные данные, очень сильно варьирует в исследованных образцах почвы. Особенно велика вариабельность содержания марганца, а также серы, фосфора, циркония, магния и кальция. Меньше всего изменяется концентрация меди и особенно кремния.

Таблица 1

Показатели изменчивости валового содержания химических элементов в почве обследованных лесных биогеоценозов

Элемент	Значения статистических показателей*						
	M_x	min	max	S_x	V	A	E
Si, %	37,8	19,1	45,4	7,55	20,0	-0,852	-0,670
Al, г/кг	32,8	3,85	86,2	26,3	80,2	0,685	-1,106
Fe, г/кг	25,6	5,85	96,1	22,4	87,5	1,425	1,244
K, г/кг	7,14	0,98	17,66	5,16	72,3	0,668	-1,022
Mg, г/кг	4,74	0,22	16,05	4,81	101,3	0,826	-0,870
Ca, г/кг	4,21	0,30	15,27	4,15	98,5	0,887	-0,441
Na, г/кг	4,00	0,63	10,70	2,59	64,9	0,632	-0,571
Ti, г/кг	1,92	0,16	5,26	1,74	90,7	0,751	-1,125
Mn, г/кг	1,09	0,05	12,21	2,09	191,2	3,397	12,76
P, г/кг	0,55	0,06	2,30	0,56	103,0	1,464	1,104
S, мг/кг	263,1	45,8	1830,3	298,1	113,3	2,581	8,298
Zr, мг/кг	208,9	15,0	1028,4	213,9	102,4	2,315	5,554
Cr, мг/кг	101,2	22,0	222,0	59,0	58,3	0,461	-1,265
Sr, мг/кг	68,5	7,0	172,0	54,9	80,2	0,508	-1,375
Zn, мг/кг	52,0	12,5	188,4	43,9	84,6	1,189	0,443
Ni, мг/кг	50,8	17,0	145,0	34,4	67,7	1,067	-0,225
Cu, мг/кг	45,6	23,8	84,0	15,2	33,4	0,839	-0,614
Rb, мг/кг	30,1	5,7	83,0	26,8	88,8	0,753	-1,109

Примечание: M_x – среднее арифметическое значение показателя; m_x – ошибка среднего арифметического; min, max – минимальное и максимальное значения; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение показателя; V – коэффициент вариации показателя, %; A, E – коэффициенты асимметрии и эксцесса.

Характер распределения содержания многих элементов в пределах анализируемой выборки значительно отличается от так называемого «нормального», описанного уравнением Гаусса (рис. 1), на что указывают значения коэффициентов асимметрии и эксцесса. Этот факт свидетельствует о неоднородности выборки, в которую вошли пробы, взятые не только в разных биогеоценозах, но и типах почв, существенно различающихся между собой по элементному составу. Так, в глинистых поч-

вах содержание практически всех выявленных химических элементов, кроме кремния, значительно выше, чем в песчаных (табл. 2), а элементный состав почв сходного гранулометрического состава неодинаков в бассейнах разных рек (табл. 3). В пределах бассейна одной реки не схож он у свежего и старого аллювия (табл. 4).

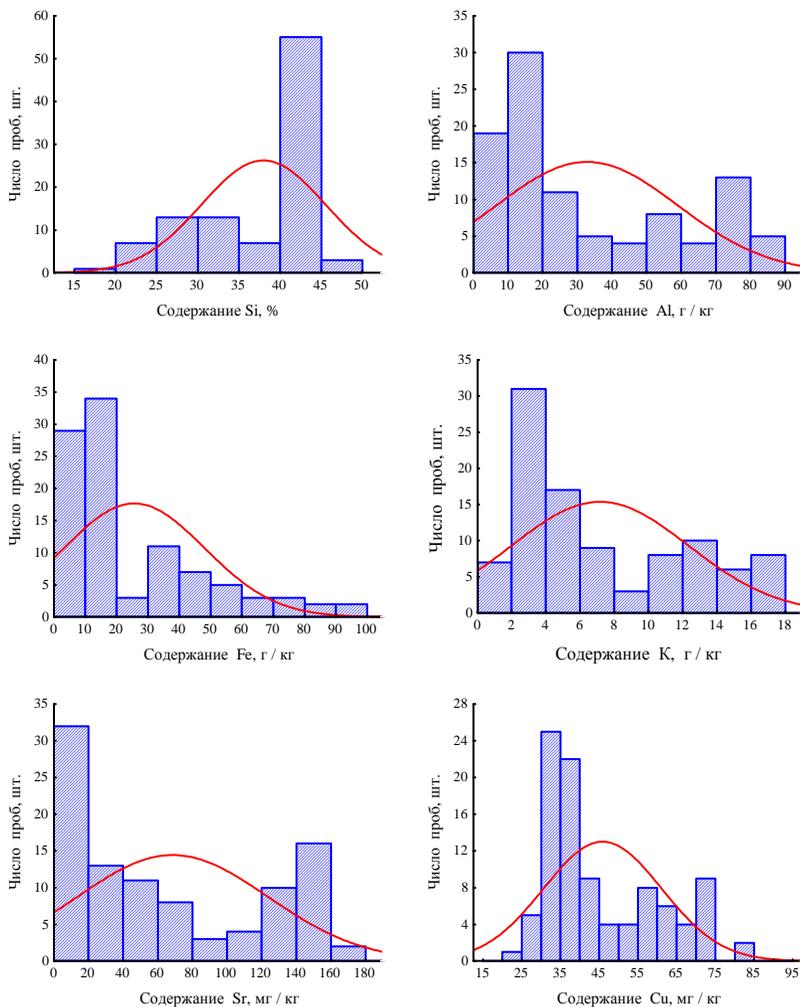


Рис. 1. Характер распределения образцов по содержанию в них химических элементов

Таблица 2

Содержание химических элементов в почвах разного гранулометрического состава

Элемент	Значения показателей в разных почвах					
	Песчаные почвы (n = 33)			Глинистые почвы (n = 31)		
	M _x	m _x	V	M _x	m _x	V
Si, %	43,9	0,18	2,3	29,6	1,17	22,0
Al, г/кг	10,8	0,74	39,4	61,8	3,83	34,5
Fe, г/кг	9,62	0,55	32,9	50,2	4,15	46,0
K, г/кг	2,73	0,16	33,7	12,1	0,81	37,3
Mg, г/кг	0,71	0,06	50,3	9,97	0,78	43,4
Ca, г/кг	0,65	0,06	49,7	8,21	0,64	43,3
Na, г/кг	1,56	0,08	31,0	5,85	0,44	42,1
Ti, г/кг	0,59	0,04	43,2	3,93	0,25	35,5
Mn, г/кг	0,13	0,00	79,0	2,67	0,56	117,5
P, г/кг	0,19	0,02	62,1	0,87	0,13	83,0
S, мг/кг	89,6	10,5	67,2	339,0	56,5	92,7
Zr, мг/кг	94,4	9,42	57,3	267,8	17,7	36,8
Cr, мг/кг	46,5	2,98	36,7	146,1	8,53	32,5
Sr, мг/кг	19,2	2,35	70,7	124,9	7,29	32,5
Zn, мг/кг	18,2	0,80	25,2	89,7	7,96	49,4
Ni, мг/кг	24,5	0,73	17,1	88,1	6,14	38,9
Cu, мг/кг	34,5	0,89	14,8	62,5	2,42	21,6
Rb, мг/кг	7,94	0,53	38,0	58,6	4,18	39,7

Таблица 3

Элементный состав глинистых почв пойм разных речных бассейнов

Элемент	Единица измерения	Значения показателей в почвах разных бассейнов					
		Большая Кокшага (n = 20)			Малая Кокшага (n = 11)		
		M _x	m _x	V	M _x	m _x	V
Si	%	29,7	1,81	27,3	29,3	0,48	5,4
Al	г/кг	52,9	4,85	40,9	77,8	1,77	7,5
Fe	г/кг	52,8	6,32	53,5	45,3	1,86	13,6
K	г/кг	9,73	0,86	39,7	16,3	0,40	8,2
Mg	г/кг	8,21	0,97	53,1	13,2	0,48	12,1
Ca	г/кг	8,44	0,98	51,7	7,80	0,37	15,6
Na	г/кг	4,45	0,35	35,6	8,40	0,46	18,1
Ti	г/кг	3,37	0,33	43,3	4,94	0,06	4,0
Mn	г/кг	3,60	0,80	98,9	0,97	0,22	74,1
P	г/кг	1,12	0,17	68,3	0,40	0,07	62,1
S	мг/кг	418,5	78,2	81,4	201,6	63,7	104,8
Zr	мг/кг	224,7	21,2	42,3	346,2	11,7	11,2
Cr	мг/кг	122,6	9,35	34,1	188,9	5,47	9,6
Sr	мг/кг	110,7	9,95	40,2	150,7	2,24	4,9
Zn	мг/кг	92,4	12,3	59,6	84,8	3,09	12,1
Ni	мг/кг	82,8	9,18	49,6	97,8	3,70	12,5
Cu	мг/кг	58,5	3,32	25,4	69,8	1,80	8,5
Rb	мг/кг	50,5	5,81	51,4	72,5	1,30	6,0

Таблица 4

Элементный состав песчаных аллювиальных почв в пойме р. Большая Кокшага

Элемент	Значения показателей в разных почвах					
	Старый аллювий (n = 31)			Свежий аллювий (n = 3)		
	M _x	m _x	V	M _x	min	max
Si, %	38,9	0,86	12,3	45,40	45,38	45,41
Al, г/кг	30,0	2,91	54,0	3,91	3,85	4,01
Fe, г/кг	19,8	1,94	54,5	8,86	8,64	9,21
K, г/кг	7,51	0,69	50,9	1,01	0,98	1,04
Mg, г/кг	4,22	0,49	64,9	0,40	0,38	0,41
Ca, г/кг	4,36	0,59	75,4	0,41	0,36	0,43
Na, г/кг	5,06	0,31	34,4	0,65	0,63	0,69
Ti, г/кг	1,52	0,20	73,5	0,16	0,16	0,17
Mn, мг/кг	624,3	105,8	94,4	234,3	225,0	243,0
P, мг/кг	647,9	82,9	71,2	72,3	59,0	79,0
S, мг/кг	377,7	64,8	95,5	140,0	89,0	181,0
Zr, мг/кг	290,4	58,6	112,4	17,0	15,0	20,0
Cr, мг/кг	113,2	9,83	46,7	н/о	н/о	н/о
Sr, мг/кг	70,28	7,15	56,6	8,67	7,00	11,0
Zn, мг/кг	49,17	6,49	73,5	17,0	15,0	19,0
Ni, мг/кг	42,94	2,92	37,2	24,7	21,0	30,0
Cu, мг/кг	41,25	1,67	22,5	38,7	37,0	40,0
Rb, мг/кг	23,18	2,91	67,6	н/о	н/о	н/о

Элементный состав песчаных почв, на которых произрастают сосняки, неодинаков в разных типах леса (табл. 5), что связано, на наш взгляд, с особенностями их минералогического состава. Наиболее значительные различия между биогеоценозами отмечаются по содержанию в их почве серы, кальция и марганца (рис. 2), которые являются, по нашему мнению, элементами-индикаторами. Различия же между биогеоценозами по содержанию в почве магния, натрия, стронция, фосфора и циркония составляют 1,8-2,1 раза, а калия, цинка, алюминия, титана, хрома, никеля и железа – 1,32-1,64 раза. По содержанию рубидия различия между крайними вариантами составляют 1,22 раза, а меди – всего 1,13 раза. Содержание же в почве кремния во всех биогеоценозах практически одинаково. Наиболее высоко содержание большинства химических элементов в почве на ППП 66-1-95 в культурах сосны 1905 года. Почва в сосняке липово-кисличном характеризуется самым высоким содержанием серы, кальция, натрия, железа и рубидия. Содержание же в ней цинка и хрома самое низкое. Калия, кальция, натрия, циркония и стронция меньше всего содержится в почве сосняка лишайникового, а серы, фосфора, титана и рубидия – сосняка лишайниково-мшистого.

Наиболее схожи между собой по элементному составу почвы сосняки лишайниковый и лишайниково-мшистый (табл. 6). Почва же в сосняке липово-кисличном существенно отличается от остальных биоценозов.

Таблица 5

Содержание химических элементов в песчаных почвах сосновых биогеоценозах

Элемент	Средние значения показателей в разных биогеоценозах*					
	СЛШ	СЛМШ-1	СЛМШ-2	СБР-1	СБР-2	СЛК
Si, %	44,3	44,0	44,2	43,6	44,0	43,1
Al, г/кг	9,92	10,74	9,45	14,04	8,67	10,05
Fe, г/кг	8,48	8,36	8,89	10,30	10,85	11,04
K, г/кг	2,18	2,38	2,59	3,57	2,47	2,49
Mg, г/кг	0,65	0,62	0,66	1,00	0,48	0,65
Ca, г/кг	0,40	0,39	0,59	0,81	0,54	1,07
Na, г/кг	1,04	1,26	1,56	1,68	1,59	2,08
Ti, г/кг	0,52	0,60	0,48	0,75	0,53	0,63
Mn, мг/кг	99,2	75,6	99,4	191,6	139,8	121,3
P, мг/кг	172,7	211,2	142,3	272,8	153,8	185,8
S, мг/кг	81,1	79,3	70,7	111,5	50,5	146,0
Zr, мг/кг	66,9	67,4	91,4	121,9	92,3	103,0
Cr, мг/кг	46,2	41,3	43,9	58,2	41,0	38,3
Sr, мг/кг	11,9	12,3	22,3	23,7	15,5	20,8
Zn, мг/кг	18,3	15,8	16,5	22,8	17,3	14,0
Ni, мг/кг	23,2	23,4	23,3	29,0	21,3	23,7
Cu, мг/кг	34,2	32,6	32,6	36,0	37,0	35,5
Rb, мг/кг	7,16	7,09	8,65	7,94	7,50	8,50

Примечание: СЛШ – сосняк лишайниковый (ППП-9Л), СЛМШ-1 – сосняк лишайниково-мшистый (ППП 90-4-05); СЛМШ-2 – сосняк лишайниково-мшистый (ППП 66-2-95); СБР-1 – сосняк-брусничник (ППП 66-1-95); СБР-2 – сосняк-брусничник (ППП-16Л); СЛК – сосняк липово-кисличный (ППП-17Л).

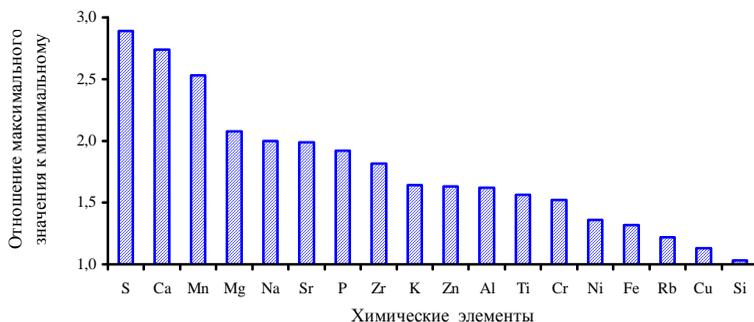


Рис. 2. Ранговое распределение элементов по величине их отношения между крайними значениями содержания в почве сосновых биогеоценозах

Таблица 6

Степень сходства элементного состава песчаных почв сосновых биогеоценозов

Биогеоценоз	Значения коэффициентов сходства Жаккара между биогеоценозами					
	СЛШ	СЛМШ-1	СЛМШ-2	СБР-1	СБР-2	СЛК
СЛШ	1,00					
СЛМШ-1	0,92	1,00				
СЛМШ-2	0,82	0,84	1,00			
СБР-1	0,65	0,66	0,75	1,00		
СБР-2	0,62	0,63	0,69	0,73	1,00	
СЛК	0,59	0,60	0,65	0,67	0,80	1,00

Исследования показали, что содержание алюминия, натрия, магния и хрома в почве с глубиной возрастает, а железа, титана, циркония, серы и особенно марганца снижается (табл. 7). Причем в каждом биогеоценозе это происходит по-разному (рис. 3 и 4), что связано с особенностями генезиса и развития почв.

Таблица 7

Содержание химических элементов на разной глубине песчаных почв

Элемент	Значения показателей на разной глубине							
	0-20 см		20-40 см		50-70 см		70-90 см	
	$M_x \pm m_x$	V	$M_x \pm m_x$	V	$M_x \pm m_x$	V	$M_x \pm m_x$	V
Si, %	43,4 ± 0,4	2,1	44,0 ± 0,1	0,8	44,2 ± 0,1	0,4	44,3 ± 0,1	0,4
Al, г/кг	9,12 ± 1,9	50,2	10,8 ± 0,8	18,4	11,1 ± 0,6	12,7	11,6 ± 0,8	16,3
Fe, г/кг	11,0 ± 1,1	24,9	9,4 ± 0,7	17,4	8,7 ± 0,4	11,8	7,7 ± 0,5	14,2
K, г/кг	2,22 ± 0,3	36,8	2,41 ± 0,1	14,8	2,80 ± 0,2	13,8	2,86 ± 0,2	15,9
Na, г/кг	1,48 ± 0,2	36,2	1,51 ± 0,1	21,3	1,63 ± 0,2	28,2	1,66 ± 0,2	32,5
Mg, г/кг	0,55 ± 0,2	65,3	0,63 ± 0,1	19,7	0,7 ± 0,03	11,4	0,82 ± 0,1	32,2
Ca, г/кг	0,66 ± 0,2	66,4	0,54 ± 0,1	32,1	0,58 ± 0,1	28,5	0,60 ± 0,1	25,5
Ti, г/кг	0,68 ± 0,1	28,2	0,66 ± 0,1	19,2	0,5 ± 0,02	9,1	0,5 ± 0,02	12,4
P, мг/кг	188 ± 38	50,0	246 ± 51	50,5	174 ± 16	22,6	159 ± 22	33,6
Mn, мг/кг	175 ± 52	72,6	124 ± 23	45,6	98 ± 13	32,5	90 ± 13	35,5
Zr, мг/кг	93 ± 5,1	13,5	82 ± 6,2	18,4	78 ± 7,8	24,4	77 ± 8,6	27,3
S, мг/кг	125 ± 26	50,2	72 ± 10	35,1	60 ± 8,4	34,4	72 ± 10	34,3
Cr, мг/кг	40 ± 5,7	35,0	42 ± 3,6	21,2	37 ± 3,0	19,8	56 ± 10	44,5
Cu, мг/кг	36 ± 1,2	8,2	32 ± 0,6	4,7	33 ± 1,2	8,7	33 ± 2,3	16,7
Ni, мг/кг	23 ± 0,7	6,5	24 ± 1,4	13,1	24 ± 1,9	17,6	24 ± 2,1	19,4
Sr, мг/кг	15 ± 1,7	28,0	15 ± 1,6	25,0	16 ± 1,4	21,3	15 ± 1,2	19,3
Zn, мг/кг	18 ± 1,7	23,4	18 ± 1,3	17,2	17 ± 0,9	12,6	17 ± 0,7	10,4
Rb, мг/кг	8,0 ± 0,4	11,9	7,6 ± 0,3	9,2	7,2 ± 0,3	10,0	7,2 ± 0,4	12,2

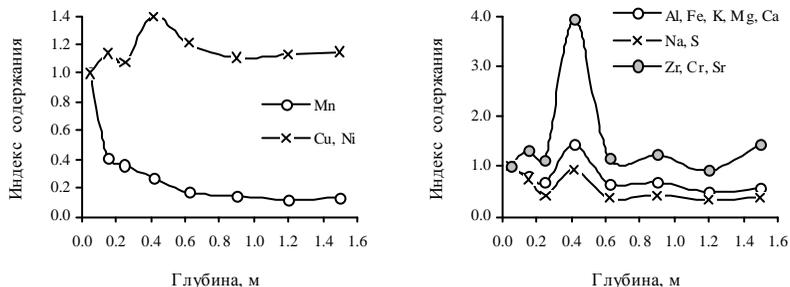


Рис. 3. Закономерности изменения относительного содержания химических элементов по градиенту глубины почвы на ППП 66-01-95 в сосняке лишайниково-мшистом

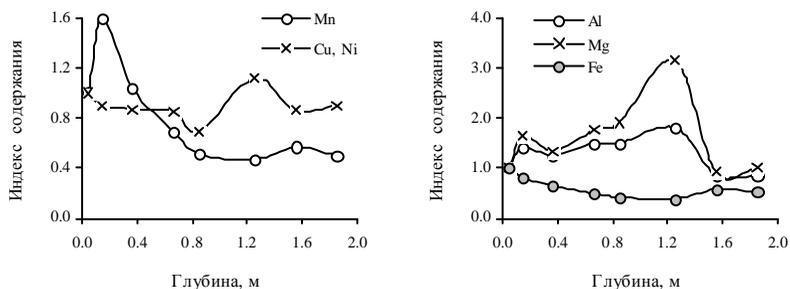


Рис. 4. Закономерности изменения относительного содержания химических элементов по градиенту глубины почвы на ППП 66-02-95 в сосняке лишайниковом

Статистический анализ полученных данных позволил выявить ряд интересных закономерностей. Так, в частности, величина потерь при прокаливании почвы (Y , %), отображающая содержание в ней летучих фракций органического вещества, представленных в основном углеродом и азотом, на 90 % зависит от содержания в образцах кремния (X , %). Эту связь описывает нелинейное уравнение:

$$Y = 46,5 \cdot \exp[-10,90 \cdot 10^{-2} \cdot (X - 15)]; R^2 = 0,901.$$

Из этого уравнения следует, что масса органического вещества в почве обратно пропорциональна содержанию в ней кремнезема, не способного удерживать его. Низкое содержание органического вещества в легких песчаных почвах связано не со слабой продуктивностью лесных биогеоценозов, а с быстрым его разложением на минеральные составляющие, которые вновь вовлекаются в биологический круговорот и частично выносятся грунтовыми водами в реки. Почвы же тяжелого

механического состава обладают высокой способностью к аккумуляции органического вещества.

С потерей при прокаливании (X, %) тесно связано, как показали расчеты, содержание в почве кальция, фосфора, цинка и рубидия (рис. 5), которые активно участвуют в биологическом круговороте и используются живыми организмами для построения своих тел. Эти связи аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

$$[Ca], \text{ г/кг} = 17,82 \cdot [1 - \exp(-59,65 \cdot 10^{-3} \cdot X)]; R^2 = 0,902;$$

$$[P], \text{ мг/кг} = 3671,3 \cdot [1 - \exp(-30,49 \cdot 10^{-3} \cdot X)]; R^2 = 0,767;$$

$$[Zn], \text{ мг/кг} = 161,7 \cdot [1 - \exp(-83,91 \cdot 10^{-3} \cdot X)]; R^2 = 0,788;$$

$$[Rb], \text{ мг/кг} = 79,97 \cdot [1 - \exp(-10,81 \cdot 10^{-2} \cdot X)]; R^2 = 0,730.$$

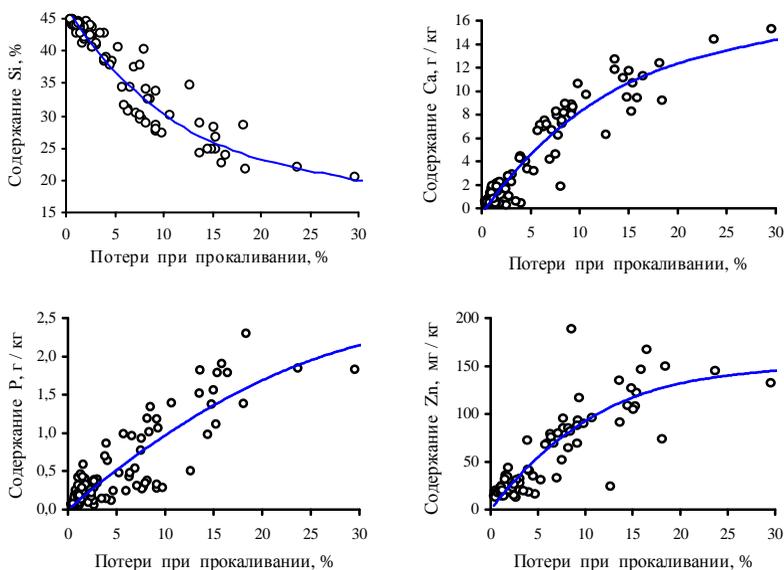


Рис. 5. Связь между содержанием в почве химических элементов и потерей при прокаливании

С содержанием в образцах кремния (X, %), связанного в основном с долей в почве песчаных частиц, содержание всех химических элементов коррелирует отрицательно. Наиболее сильно зависит от него концентрация в почве Al, Ca, Fe, Ti, Mg и Sr (рис. 6). Эти связи аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

$$[Al], \text{ г/кг} = 0,011 \cdot X^3 - 1,283 \cdot X^2 + 43,11 \cdot X - 381,4; R^2 = 0,948;$$

$$[Ca], \text{ г/кг} = -0,005 \cdot X^2 - 0,199 \cdot X + 18,85; R^2 = 0,940;$$

$$\begin{aligned}
 [\text{Fe}], \text{ г/кг} &= 0,005 \cdot X^3 - 0,480 \cdot X^2 + 10,43 \cdot X + 19,46; R^2 = 0,917; \\
 [\text{Ti}], \text{ г/кг} &= 0,001 \cdot X^3 - 0,100 \cdot X^2 + 3,245 \cdot X - 28,62; R^2 = 0,956; \\
 [\text{Mg}], \text{ г/кг} &= 0,003 \cdot X^3 - 0,300 \cdot X^2 + 9,807 \cdot X - 88,86; R^2 = 0,934; \\
 [\text{Sr}], \text{ мг/кг} &= 0,015 \cdot X^3 - 1,793 \cdot X^2 + 62,94 \cdot X - 532,32; R^2 = 0,943.
 \end{aligned}$$

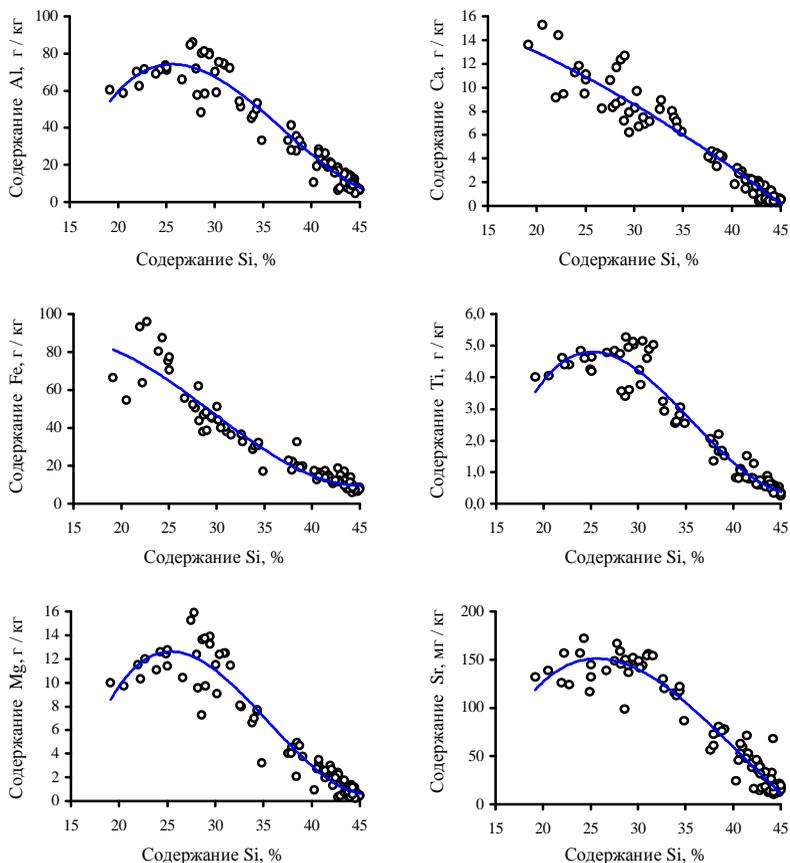


Рис. 6. Характер связи между содержанием в образцах кремния и других элементов

Содержание всех химических элементов, кроме кремния, положительно коррелирует с содержанием в образцах алюминия (X, г/кг), которое определяет в основном доля в них глинистых частиц. От концентрации его в почве наиболее сильно зависит содержание Mg, Ti, Sr, K, Cu, Fe, Cr и Rb (рис. 7), что аппроксимируют следующие уравнения:

$$\begin{aligned}
 [\text{Mg}], \text{ г/кг} &= 0,037 \cdot X^{1,353}; R^2 = 0,993; \\
 [\text{K}], \text{ г/кг} &= 0,405 \cdot X^{0,837}; R^2 = 0,938; \\
 [\text{Fe}], \text{ г/кг} &= 0,295 \cdot X^{1,206} + 4,25; R^2 = 0,773; \\
 [\text{Ti}], \text{ г/кг} &= 13,91 \cdot [1 - \exp(-83,0 \cdot 10^{-4} \cdot X)]^{1,402}; R^2 = 0,976; \\
 [\text{Sr}], \text{ мг/кг} &= 188,4 \cdot [1 - \exp(-27,15 \cdot 10^{-3} \cdot X)]^{1,662}; R^2 = 0,959; \\
 [\text{Cu}], \text{ мг/кг} &= 38,6 \cdot [1 - \exp(-73,04 \cdot 10^{-3} \cdot X)]^{30,23} + 35,9; R^2 = 0,863; \\
 [\text{Rb}], \text{ мг/кг} &= 76,9 \cdot [1 - \exp(-47,76 \cdot 10^{-3} \cdot X)]^{7,698} + 8,61; R^2 = 0,948; \\
 [\text{Cr}], \text{ мг/кг} &= 220,0 \cdot [1 - \exp(-22,04 \cdot 10^{-3} \cdot X)]; R^2 = 0,848;
 \end{aligned}$$

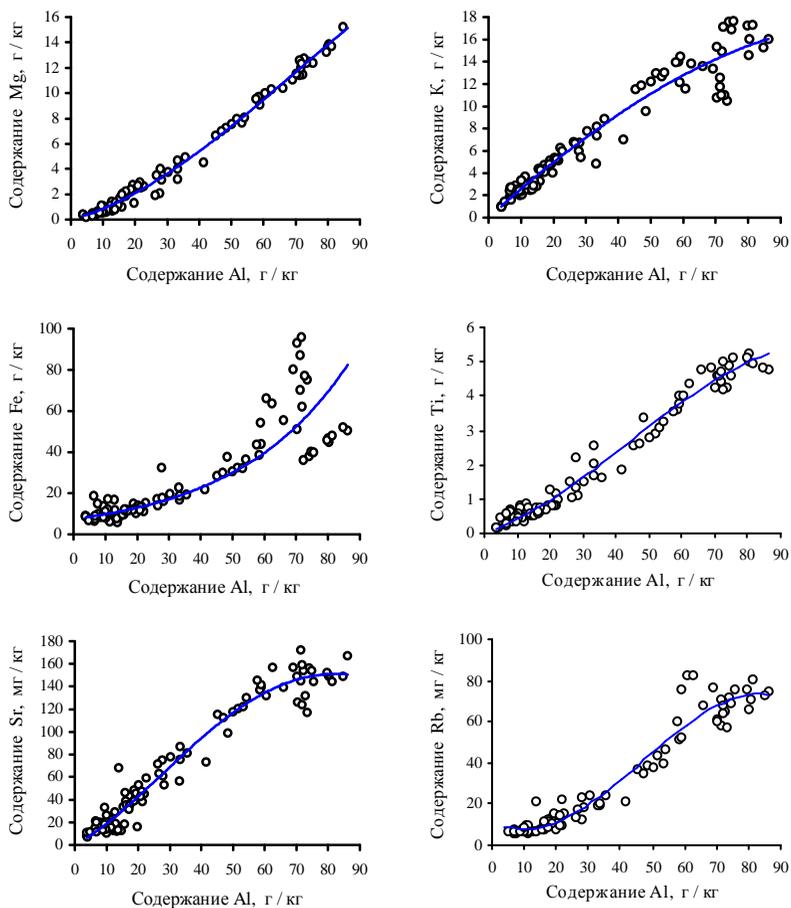


Рис. 7. Характер связи между содержанием в образцах алюминия и других элементов

Содержания в почве калия, магния и марганца зависит от содержания в ней двух других элементов, главным образом алюминия, железа и кремния, что отображают следующие уравнения регрессии:

$$[K], \text{ г/кг} = 0,276 \cdot [Al] \cdot \exp(58,83 \cdot 10^{-4} \cdot [Fe]); R^2 = 0,966;$$

$$[Mg], \text{ г/кг} = 0,049 \cdot [Al]^{1,238} \cdot \exp(35,78 \cdot 10^{-4} \cdot [Fe]); R^2 = 0,987;$$

$$[Mn], \text{ мг/кг} = 30,55 \cdot 10^{-4} \cdot [Fe]^{3,10} \cdot \exp(42,21 \cdot 10^{-3} \cdot [Si]); R^2 = 0,930;$$

Полученные данные существенно дополняют результаты прежних наших исследований [6-9], однако существенно отличаются от них по численным значениям содержания в почве химических элементов, что связано с использованием нового оборудования и метода анализа образцов. Возникает вполне закономерный вопрос о сопоставимости результатов и их адекватности реальной действительности. Проведем сравнение результатов, полученных при анализе одних и тех же образцов почвы с помощью рентгенофлуоресцентного и атомно-абсорбционного методов. Оказалось, что содержание элементов в образцах, полученное с помощью РФА, отличается от второго метода многократно: по потерям при прокаливании различия составляют в среднем 2,3 раза (это связано с различиями температуры отжига), кальцию – 5-6, марганцу, железу и калию – 7-8 раз, цинку – 12, хрому и никелю – 20-21, меди – 73, а стронцию – аж 310 раз (табл. 8). Чем ниже содержание в почве летучих фракций органического вещества, марганца, цинка, меди, никеля, хрома и стронция, тем больше различия между методами и тем неустойчивее их величина (рис. 8). При определении содержания в почве кальция и железа возникает противоположная ситуация. У калия же величина отношения значений, полученных разными методами, не зависит от его содержания в почве.

Таблица 8

Результаты статистического анализа величины отношения содержания в почве химических элементов, определенной с помощью разных методов

Элемент	Значения статистических показателей						
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V
ЛФ	24	2,3	1,0	5,5	1,1	0,23	48,6
Ca	24	5,6	2,0	15,8	3,6	0,74	64,7
Mn	23	7,1	2,2	16,4	4,0	0,83	56,2
Fe	22	7,3	3,8	11,4	1,7	0,37	23,6
K	22	7,7	4,1	10,7	1,5	0,31	18,8
Zn	22	11,5	4,8	37,7	7,3	1,56	63,4
Cr	21	20,2	5,1	65,0	12,3	2,69	61,1
Ni	22	20,7	10,6	51,5	9,2	1,95	44,2
Cu	22	72,6	25,4	239,3	47,3	10,1	65,2
Sr	11	309,8	58,4	794,9	284,0	85,6	91,7

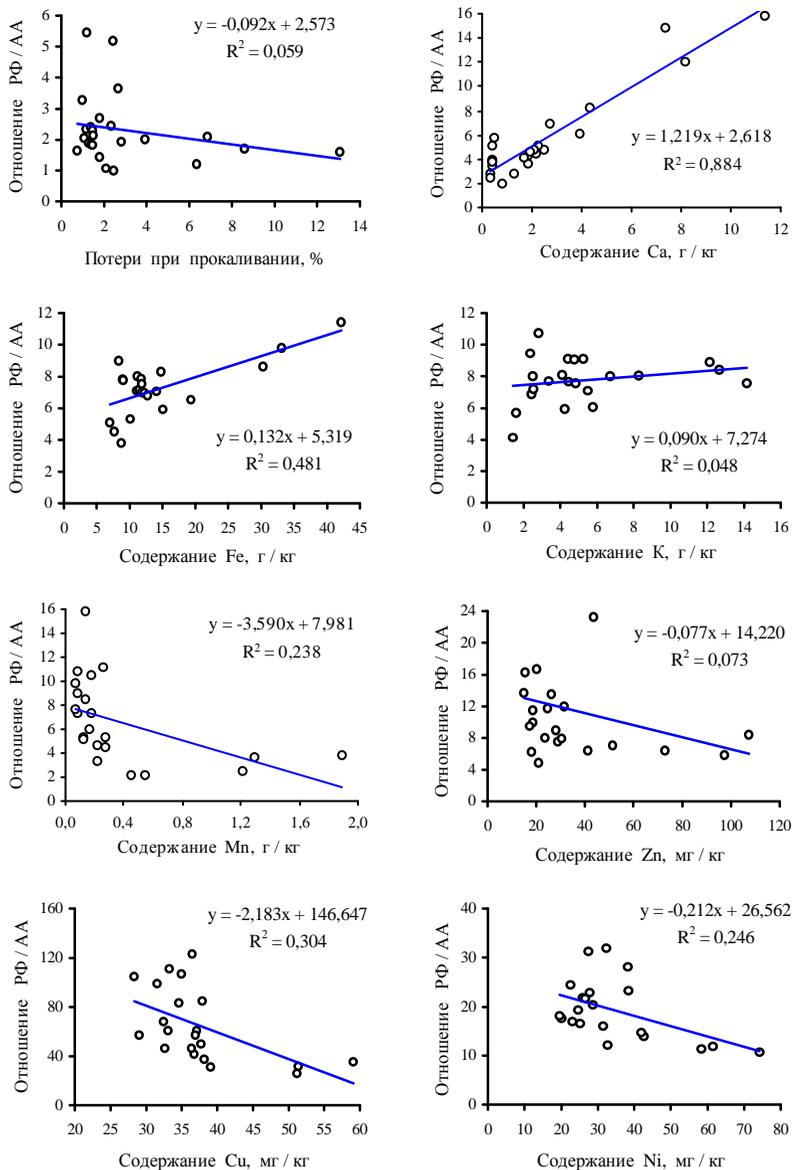


Рис. 8. Характер изменения различий между содержанием в почве химических элементов, оцененным рентгенофлуоресцентным (РФ) и атомно-абсорбционным (АА) методами

Данные, полученные с помощью РФА, были сопоставлены нами с данными, полученными по трем образцам на масс-спектрометре iCAPQc с индуктивно связанной плазмой, которые показали существенные различия, достигающие 3,5-4 крат (табл. 9).

Таблица 9

Содержание в почве элементов, оцененное разными методами

Элемент	Содержание элементов при разных методах, мг/кг							Отношение РФА / iCAPQc		
	iCAPQc				РФА					
	ПО*	№ 1	№ 2	№ 3	№ 1	№ 2	№ 3	№ 1	№ 2	№ 3
Ti	84,0	2069	2966	<2ПО	2199	4387	156	1,06	1,48	-
Mn	1,437	687	1435	222	755	2571	243	1,10	1,79	1,09
Zr	0,278	117,3	94,9	13,1	283	244	20	2,41	2,57	1,52
Ba	0,780	2182	396	54,7	253	888	0	0,12	2,24	0,00
Cr	4,59	86,3	91,2	10,1	103	164	0	1,19	1,80	0,00
Sr	4,683	112,0	92,9	<2ПО	75	157	8	0,67	1,69	-
Cu	2,154	26,1	17,6	11,5	47	70	39	1,80	3,97	3,41
Ni	23,92	<ПО	<2ПО	<ПО	32	109	30			
Zn	448,6	<ПО	<ПО	<ПО	16	145	19			
Rb	0,52	13,3	48,8	3,08	13	83	0	0,97	1,70	0,00
As	3,59	12,5	10,1	<2ПО	10	22	0	0,80	2,18	
Co	1,04	4,35	8,73	<2ПО	2	0	0			
V	819,5	<ПО	<ПО	<ПО	0	135	0			
Ag	0,058	<2ПО	<2ПО	<2ПО	0	0	42			
Ce	0,222	22,11	35,11	5,77						
La	0,058	10,04	19,18	3,17						
Nd	0,146	8,26	17,34	2,60						
Y	0,114	8,28	15,04	1,96						
Pb	0,181	8,41	12,61	1,22						
Li	0,538	7,85	15,60	1,20						
Sc	0,500	4,36	12,05	1,39						
Nb	0,040	5,06	6,60	0,53						
Hf	0,010	2,75	2,82	0,35						
Th	0,115	2,71	5,83	1,02						
Pr	0,162	2,36	4,73	0,69						
Gd	0,125	1,78	3,72	0,56						
U	0,106	1,58	2,77	0,54						
Sm	0,296	1,56	3,44	<2ПО						
Dy	0,120	1,40	2,83	0,29						
Yb	0,146	1,03	1,39	<ПО						
Er	0,139	0,88	1,58	<2ПО						
Eu	0,178	0,46	0,98	<2ПО						
Be	0,190	0,39	1,03	<ПО						
Cs	0,265	<2ПО	3,24	<ПО						
Tb	0,176	<2ПО	0,45	<ПО						
Ho	0,166	<2ПО	0,49	<ПО						

Примечание: ПО – предел определения элемента.

Приведенные данные свидетельствуют также о значительных различиях в количестве обнаруженных в образцах элементов, что связано как с неоднородностью почвы, так и возможностями использованных методов. РФА, как было отмечено выше, обладает рядом существенных преимуществ по сравнению с другими методами, позволяя свести к минимуму ошибки при пробоподготовке образцов и фактор субъективности. Его, однако, целесообразно использовать только для оценки содержания в почве наиболее представленной группы элементов: кремния, алюминия, титана, железа, калия, кальция, натрия, марганца, фосфора, серы и циркония. Для оценки же содержания в почве других элементов, если это требуется для целей биогеоценологии, необходимо использовать либо масс-спектрометр с индуктивно связанной плазмой, либо атомно-абсорбционный спектрометр. При изучении генезиса почв и биологического круговорота в лесных экосистемах необходимо опираться на данные, полученные только на одной из этих установок. Сравнить же между собой результаты, полученные разными методами, нельзя.

Заключение

Проведенные нами исследования позволили оценить характер рангового распределения валового содержания химических элементов в почве различных лесных биогеоценозов Марийского Заволжья, установить границы его изменчивости и выявить ряд региональных закономерностей. Установлено, что почва является хорошо организованной системой с довольно жесткими связями между элементами, которые детерминированы в основном ее гранулометрическим и минералогическим составом, располагая данными о котором можно с очень высокой точностью оценить в основных чертах её элементный состав. При изучении генезиса почв и влияния на них растительности не нужно анализировать характер изменения валового содержания всех химических элементов, а достаточно выделить лишь те, которые обладают наиболее высокими информативными свойствами. В их число, как показали исследования, входят железо, марганец, фосфор, а также сера, натрий и цирконий, которые менее всего связаны с гранулометрическим составом почв и содержанием в них других химических элементов.

Показано, что рентгенофлуоресцентный анализ дает хорошие результаты по оценке содержания в почве наиболее представленной группы химических элементов: кремния, алюминия, титана, железа, калия, кальция, натрия, марганца, фосфора, серы и циркония. Для оценки же содержания в почве других элементов целесообразнее использовать либо масс-спектрометр с индуктивно связанной плазмой, либо атомно-

абсорбционный спектрометр. При изучении генезиса почв и биологического круговорота в лесных экосистемах необходимо опираться на данные, полученные только на одной из этих установок. Нельзя сравнивать между собой результаты, полученные разными методами.

Библиографический список

1. Бёккер, Ю. Спектроскопия / Ю. Бёккер. – М.: Техносфера, 2009. – 528 с.
2. Боровик-Романова, Т. Ф. Спектральное определение микроэлементов в растениях и почвах / Т.Ф. Боровик-Романова, М.М. Фарафанов, И.Ф. Грибовская. – М.: Наука, 1973. – 110 с.
3. Водяницкий, Ю. Н. Изучение тяжелых металлов в почвах / Ю.Н. Водяницкий. – М.: Дрофа, 2005. – 112с.
4. Рентгенспектральный флуоресцентный анализ элементографических соединений / Н.Э. Гельман, О.Л. Лепендина, Е.А. Божевольнов, К.И. Николаева // Журн. аналит. химии. – 1973. – Т. 28, № 6. – С. 1231-1233.
5. Гончаров, Н. Спектроскопические методы в геохимии / Н. Гончаров, М.Л. Зорина, С.М. Сухаржевский – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. – 292 с.
6. Демаков, Ю. П. Содержание органики и зольных элементов в напочвенном покрове и почве сосняков лишайниковых и мшистых / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 56-76.
7. Демаков, Ю. П. Вариабельность содержания зольных элементов в напочвенном покрове и верхнем слое почвы сосняка лишайникового / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. Йошкар-Ола, 2015. – С. 29-40.
8. Вариабельность параметров почвы пойменного биогеоценоза / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, Т.Х. Гордеева, А.А. Бажина // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 8. Йошкар-Ола, 2015. – С. 41-78.
9. Изменение параметров луговой аллювиальной почвы под влиянием лесной растительности / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, И.И. Митякова, В.И. Таланцев // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2016. – № 3 (31). – С. 59-76.
10. Кельнер, Р. Аналитическая химия. Проблемы и подходы / Р. Кельнер. – М.: Мир, 2004. – Т. 2. – 726 с.
11. Лосев, Н. Ф. Количественный рентгенспектральный флуоресцентный анализ / Н.Ф. Лосев. – М.: Наука, 1969. – 336 с.
12. Методика выполнения измерений валового содержания меди, кадмия, цинка, свинца, никеля, марганца, кобальта, хрома методом атомно-абсорбционной спектроскопии. – М.: ФГУ ФЦАО, 2007. – 20 с.
13. Методы биогеохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 450 с.

14. Семендяева, Н. В. Инструментальные методы исследования почв и растений / Н.В. Семендяева, Л.П. Галеева, А.Н. Мармулев. – Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2013. – 116 с.

15. Ширкин, Л. А. Рентгенофлуоресцентный анализ объектов окружающей среды / Л.А. Ширкин. – Владимир: Изд-во Владимирского гос. ун-та, 2009. – 65 с.

16. Юинг, Г. Инструментальные методы химического анализа / Г. Юинг – М.: Мир, 1989. – 608 с.

USE OF X-RAY FLUORESCENCE ANALYSIS TO CALCULATE THE CONTENT OF CHEMICAL ELEMENTS IN THE SOIL OF FOREST BIOGEOCENOSES

Yu. P. Demakov, A. V. Isaev, B. I. Gareev, G.A. Batalin

Keywords: forest biogeocoenoses; soil; X-ray fluorescence analysis; chemical elements, total content, variability.

Results of assessment of 98 soil samples elemental composition in forest biogeocoenoses are given. The assessment was carried out by means of X-ray fluorescence method allowing to determine the content of all the chemical elements in a single sitting if concentration of the chemical elements is from 1 mg/kg to 100 %. The method also minimizes a number of human-caused errors when a laboratory analysis. The nature of rank distribution of the total content of chemical elements in the soil of various forest biogeocoenoses of Mari trans-Volga region was assessed, the limits of its variability were determined, and a number of regional regularities were revealed. It is demonstrated that the method shows good results to reveal the content of the most common chemical elements in the soil, they are silicium, aluminium, titanium, ferum, potassium, calcium, sodium, manganese, phosphorus, sulfur, and zirconium. It is desirable to use either an inductively coupled mass spectrometer or an atomic absorption spectrometer to determine the content of microelements in the soil.

УДК 630*114(470.343)

ЭКОГЕОХИМИЯ ПОЧВ ПРИРУСЛОВОЙ ЧАСТИ ПОЙМЫ, РАЗВИВАЮЩИХСЯ В УСЛОВИЯХ МЕАНДРИРОВАНИЯ

А. В. Исаев, И. И. Митякова

Определен элементный состав аллювиальных дерновых почв (валовые и подвижные формы), сформировавшихся в прирусловой части поймы среднего течения реки Большая Кокшага в условиях меандрирования. Установлено, что валовой состав свежих аллювиальных песчаных наносов представлен 19 элементами, а аллювиальных дерновых почв – 21 элементом. Наибольшая концентрация элементов свойственна гумусовым горизонтам. Содержание валовых форм элементов в верхнем 20-см слое прямо пропорционально зависит от содержания частиц меньше 0,05 мм ($R^2=0,58-0,92$). Определено, что почвы, расположенные близко к руслу реки или тальвегу, независимо от подтипа, отличаются более легким гранулометрическим составом и, следовательно, более низким содержанием валовых и подвижных форм элементов, наиболее удаленные – более тяжелым и большей концентрацией элементов. В целом аллювиальные слоистые примитивные почвы имеют минимальную концентрацию элементов; аллювиальные дерновые слоистые – максимальную. В аллювиальных дерновых почвах формируются положительные геохимические аномалии по содержанию меди, марганца, фосфора, цинка, хрома и никеля.

Ключевые слова: геохимия почв; аллювиальные почвы; рентгенофлуоресцентный анализ; элементный состав.

Введение

Изучение геохимии ландшафтов, рассматривающей вопросы распределения (концентрации и рассеяния) и процессы миграции химических элементов в земной коре, всегда представляет огромный интерес для исследователя. Такие данные позволяют глубже познать процессы, формирующие облик ландшафтов, оценить скорость протекания малого биологического круговорота веществ в системе почва-растение и накопление элементов в различных компонентах биогеоценоза, а также пути миграции элементов и их влияние на свойства почв. Геохимические и биогеохимические процессы прямо или косвенно влияют на распределение химических элементов в почвах и растениях как в природных, так и техногенных условиях [18, 25]. Выявление геохимической и биогеохимической роли почвы и растительности само по себе представляет важную и интересную задачу [25]. Изучение структуры растительных сообществ и в особенности обмена веществ в системе фитоценоз-почва чрезвычайно важно для понимания сущности биогеоценологических процессов по созданию органического вещества и биохимического влияния растений на костную часть почвы. При таком подходе в научных исследованиях открываются возможности глубже проникнуть в тайны жизни

сложных экологических систем, вскрыть механизмы их работы и на основе этих знаний разработать более эффективные меры повышения продуктивности лесов [38]. Изучение геохимии позволяет установить природные и техногенные аномалии, провести оценку контрастности и емкости геохимических барьеров [7, 20].

Известно, что основой химического состава почвы, совокупностью всех химических элементов, составляющих почву, является ее валовой состав [26]. Значения валового содержания элементов в почве наиболее продуктивно используется в геохимии и техногеохимии. Оно дает представление о величине кларков (глобальных и региональных). Со своей стороны, понятие кларка позволяет оценивать мощность природной или техногенной аномалии как положительной (при превышении кларка), так и отрицательной (при уровне ниже кларкового) [7]. Решение экологических проблем невозможно без получения полной информации о каждом химическом элементе. Геохимия элементов определяется внутренними и внешними факторами миграции, экология – физико-химическими свойствами самих элементов и их соединений [56]. Однако несмотря на важность данной работы для науки, ее реализация сопряжена с высокими материальными затратами, вызванными высокой стоимостью проведения анализов.

В республике сравнительно мало исследований, посвященных изучению валового состава почв, а имеющиеся затрагивают в основном восточную – возвышенную часть республики: Марийско-Вятский увал и Мари-Турекское плато [8]. Данных по геохимии почв западной части республики – Марийской низменной равнины и пойменных земель весьма мало, и они скудны. Первые исследования в этой области связаны с работами проф. Г.В. Добровольского [17], где приводятся данные по валовому химическому анализу почв лесных пойм Марийского Заволжья. Данные по микроэлементному анализу дерново-луговых пойменных почв имеются в работе проф. В.Н. Смирнова [48]. Однако перечисленные выше работы фрагментарны и получены с использованием устаревшего оборудования и методик, что не позволяет проводить их сравнение с современными данными. Для решения этой задачи коллективом научного отдела заповедника начата работа по оценке эколого-геохимического состояния пойменных и водораздельных ландшафтов.

Первым этапом стало изучение валового состава почв сосновых типов леса, являющихся наиболее распространенной растительной формой на территории заповедника [13, 14]. Одновременно проведена оценка вариабельности различных параметров, в том числе и валового состава аллювиальной луговой почвы пойменного биогеоценоза [23]. Эти и последующие исследования позволят восполнить существующий пробел знаний в области геохимии ландшафтов Марийской низменно-

сти, а настоящая работа направлена на изучение элементного состава пойменных земель – аллювиальных дерновых почв.

Полученные данные также позволят оценить степень загрязнения аллювиальных почв заповедника тяжелыми металлами, ведь, как известно, пойменные почвы представляют природные дрены суши, где оседают различные, в том числе и токсичные, вещества [16]. Необходимо выявлять и факторы, влияющие на накопление, перераспределение элементов, выявить геохимическую специализацию ландшафтов. Они также необходимы для контроля состояния окружающей среды и охраны ее от загрязнения [20, 22, 55], что особенно актуально для ООПТ.

Цель работы – оценить эколого-геохимическое состояние пойменных ландшафтов заповедника. Задачи: 1) выявить состав валовых и подвижных форм элементов и характер их распределения в различных типах пойменных почв, а также установить факторы, влияющие на их концентрацию; 2) провести оценку загрязнения почв заповедника тяжелыми металлами; 3) определить региональную геохимическую специализацию ландшафтов заповедника.

Объекты и методика исследования

Объектами исследования послужили аллювиальные дерновые почвы, сформировавшиеся на участке прирусловой части поймы реки Большая Кокшага с хорошо выраженным процессом меандрирования, а также свежие аллювиальные наносы (рис. 1). В 2005 году здесь на гривах были заложены 4 временные пробные площади (ВПП), на которых проведена полная таксационная характеристика древостоя (табл. 1) [41], а также заложены почвенные разрезы [47], определен гранулометрический состав почв и некоторые параметры их физико-химических свойств. В июне 2016 г. на каждой из этих ВПП были заложены почвенные прикопки, проведено их морфологическое описание, и взяты образцы почвы для определения валового содержания металлов, а также плотности сложения для определения их запасов, кислотности водной вытяжки и гранулометрического состава. Образцы почвы с глубины 0-10 и 10-20 см отбирали в трех повторностях почвенным буриком объемом 275,9 см³, предварительно удалив лесную подстилку; с глубины 40-60 и 60-80 см – почвенным буром Maulwürf также в трех повторностях, из которых в дальнейшем был сформирован смешанный образец. Названия почв даются в соответствии с Классификацией и диагностикой почв СССР [28].

ВПП-1 заложена на прирусловом валу, средняя продолжительность затопления 23 дня. Древостой отсутствует, живой напочвенный покров (ЖНП) с проективным покрытием (ПП) 95% состоит в основном из костреца безостого. Почва – аллювиальная слабодерновая слоистая примитивная связнопесчаная – имеет следующее строение профиля (рис. 2А):

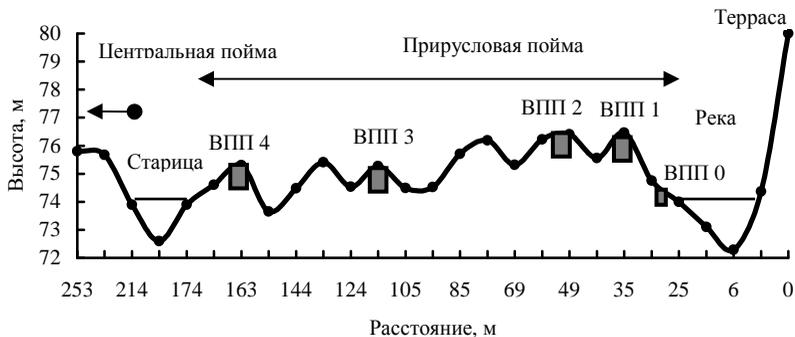


Рис. 1. Схема строения поперечного профиля прирусловой части поймы. Прямоугольником обозначены места закладки прикопок

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев на ВПП

N ВП П	Состав древо- стоя по ярусам	Тип леса	Таксационные показатели древостоя по элементам леса							
			По- рода	А, лет	Н _{ср.} , м	Д _{ср.} , см	бони ни- тет	полнота		запас, м ³ /га
								абсол., м ² /га	относит.	
1	Кострцовый прирусловый вал									
2	1) 10Чер. ед. Д	Черемухник будровый	Чер Д	- -	3,5 3,5	2,5 4,0	-* -	- -	- -	- -
3	1) 51Лп21Д 16Чер 6В	Липняк черемухово- дубовый	Лп	42	13,6	14,1	II	7,5	0,27	48
			Д	48	15,0	15,0	II	2,8	0,12	21
			Чр	48	13,0	14,6	-	2,3	0,09	15
			В	68	12,5	15,3	IV	0,8	0,04	5
	2) 52Лп40Чер 5В3Д	Лп	Лп	30	8,0	8,7	II	5,0	0,30	26
			Чр	35	8,3	9,2	-	4,1	0,22	20
	В	В	39	8,0	10,5	III	0,4	0,03	2	
		Д	27	7,0	7,0	II	0,2	0,02	1	
Всего							23,1	1,09	138	
4	1) 77Д3Лп20В	Дубрава липово- вязовая	Д	98	19,3	32,4	III	35,1	1,27	321
			Лп	49	17,8	17,4	II	1,9	0,06	14
			В	44	18,4	23,2	IV	9,3	0,35	83
	2) 19Д18Лп 62В	Лп	Лп	47	13,0	14,8	II	2,1	0,10	14
			Лп	38	13,4	12,4	II	1,94	0,09	13
			В	46	15,0	24,4	V	6,08	0,26	46
	3) 53Чер43Лп 6Д	Чр	Чр	39	7,0	10,8	-	1,86	0,12	9
			Лп	34	7,5	10,6	III	1,5	0,09	7
	Д	24	6,0	6,1	I	0,12	0,01	1		
Всего							59,9	2,35	508	

Примечание: * - не определено, абсол. - абсолютная.

А0 0-1 см. Подстилка, состоит из слоя наилка, перемешанного с остатками прошлогодней травы, свежая.

I 1-13 см. Аллювий светло-коричневый, бесструктурный, рыхлый, содержит много мелких корней травянистых растений, связнопесчаный,

свежий. В основном состоит из крупных минеральных зерен кварца с незначительным количеством пылеватых частиц. В значительном количестве содержит органический детрит (части листьев и стеблей трав). Встречаются личинки проволочника и майского хруща. Переход в следующий горизонт заметен по окраске и плотности.

II_f 13-27 см. Аллювий светло-коричневый, бесструктурный, рыхлый, связнопесчаный, свежий. Окраска связана с доминированием охристо-коричневых оттенков, которые чередуются с пятнами белого цвета. Охристо-коричневые тона обусловлены пленкой, обволакивающей поверхности минеральных зерен кварца, белые оттенки ее лишены. В значительном количестве также содержит мелкие остатки органики. Переход в следующий горизонт заметен по окраске.

III_f 27 и более см. Аллювий темновато-белый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Встречаются корневины. Охристо-коричневых тонов значительно меньше.

ВПП-2 заложена в черемушнике будровом, средняя продолжительность затопления 23 дня. Древостой с доминированием черемухи, единично встречается дуб. В ЖНП с ПП 20% преобладает будра плющевидная, 70% мертвый покров. Почва – аллювиальная слабодерновая слоистая примитивная легкосуглинистая имеет следующее строение профиля (рис. 2Б):

A0 0-1 см. Подстилка, состоит из слоя наилка, перемешанного с остатками прошлогодней травы и опада, свежая.

A1 1-10 см. Темно-коричневый, непрочно мелко- и среднеореховатый, уплотненный, легкосуглинистый, свежий. Крупных минеральных зерен кварца мало, в основном представлены пылеватые частицы, прокрашенные гумусом, которые образуют структурные отдельности. Достаточно много копролитов червей. Горизонт содержит очень много мелких корней, встречаются дождевые черви. Переход в следующий горизонт заметен по окраске.

B1_f 10-30 см. Светло-коричневый, бесструктурный, рыхлый, легкосуглинистый, свежий. Крупных зерен кварца значительно больше. В горизонте доминируют коричневые тона за счет преобладания глинистой массы. Светлые пятна представлены скоплениями отбеленных зерен кварца. На минеральных частицах присутствуют пленки окисного железа, придающие охристые тона. Много мелких вертикальных корней, есть скелетные корни.

I_f 30 см и более. Аллювий охристо-оранжевый, бесструктурный, рыхлый, связнопесчаный. Содержит много мелких вертикальных корней, есть скелетные корни.

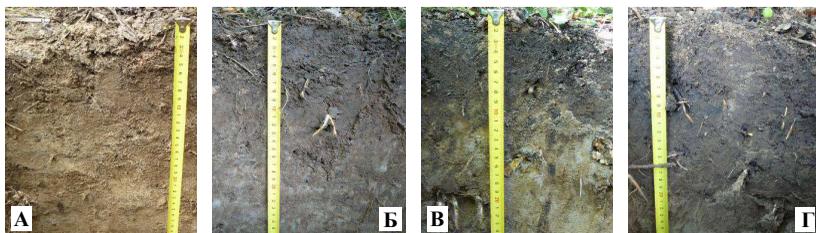


Рис. 2. Строение почвенного профиля на различных ВПП: А – ВПП 1; Б – ВПП 2; В – ВПП 3; Г – ВПП 4

ВПП-3 заложена в липняке черемухово-дубовом, средняя продолжительность затопления 36 дней. Древостой сложный разновозрастный, состав 54Лп25Чер16Д5В. Таксационное описание пробных площадей. В ЖНП с ПП 25% преобладают мятлик дубравный и будра плющевидная. Почва – аллювиальная дерновая слоистая связнопесчаная имеет следующее строение профиля (рис. 2В):

А0 0-1,4 см. Лесная подстилка, тип – мулль, однослойная, состоит из листьев, мелких и крупных веток, рыхлая, свежая.

А1 1,4-11 см. Буровато-темно-коричневый, пылеватый, уплотненный, связнопесчаный, свежий. Крупных зерен кварца больше, чем пылеватой массы, прокрашенной гумусом. Содержит много мелких корней, единично скелетные, встречаются черви и их копролиты. Переход в следующий горизонт заметен по окраске и плотности.

В_f 11-30 см. Светло-охристый с коричневыми пятнами, бесструктурный, связнопесчаный, свежий. Более светлый, чем А1 за счет меньшего содержания органического вещества. Темные пятна, заметные на срезе, представлены скоплением глинистых частиц. Охристые тона обусловлены наличием пленок окисного железа на минеральных зернах кварца, светлые тона их лишены. Присутствуют скелетные и мелкие корни, корневины.

И_f 30 и более см. Аллювий охристо-белый, бесструктурный, рыхлопесчаный, свежий. Встречаются небольшие по площади пятна охристого оттенка. Единично скелетные корни.

ВПП-4 заложена в дубраве липово-вязовой, средняя продолжительность затопления 36 дней. Древостой сложный разновозрастный, состав 67Д26В7Лп ед. Чер. В ЖНП с ПП 60% преобладает будра плющевидная. Почва – аллювиальная дерновая слоистая среднесуглинистая имеет следующее строение профиля (рис. 2Г):

А0 0-1,8 см. Лесная подстилка, тип – мулль-модер, состоит из прошлогоднего опада листьев, мелких и крупных веток, свежая.

A1 1,8-22 см. Темно-коричневый, непрочно мелко и среднеореховатый, уплотненный, среднесуглинистый, влажный. Крупных минеральных зерен кварца практически нет. Мелкие зерна сцементированы пылеватыми фракциями и гумусовыми веществами черного цвета. Присутствуют копролиты червей и сами дождевые черви. Горизонт содержит очень много мелких, а также скелетных корней. Переход в следующий горизонт заметен по окраске и плотности.

B_{1f} 22-35 см. Коричневый с небольшими пятнами охристого цвета, среднеореховатый, рыхлый, рыхлопесчаный, свежий. Темные пятна представлены преимущественно скоплением пылеватых фракций. Охристые тона обусловлены наличием пленок окисного железа на минеральных зернах кварца, светлые тона – их лишены. Горизонт содержит очень мало мелких корней, единично скелетные вертикальные корни.

I_f 35 и более см. Аллювий охристо-белый, бесструктурный, рыхлопесчаный, свежий. Представлен преимущественно крупными зернами кварца. Встречаются небольшие по площади пятна охристого оттенка. Единично скелетные корни.

Содержание валовых форм металлов определяли в лаборатории Казанского (Приволжского) федерального университета на рентгенофлуоресцентном волнодисперсионном спектрометре S8 Tiger (Bruker, Германия), который позволяет определять элементный состав твердых, порошкообразных и жидких образцов в диапазоне от В до U. Каждый почвенный образец из слоев почвы 0-10 и 10-20 см исследовался в трех повторностях, из слоев 40-60 и 60-80 см формировался один смешанный образец. Образец перед проведением анализа помещался в размольную garnитуру вибрационной дисковой мельницы и размалывался в течение 3 минут для достижения необходимых размеров частиц. Бралась навеска исследуемого образца массой 4 г, взвешивалась на аналитических весах с точностью 10⁻⁵г. Далее образец смешивался с органическим воском и прессовался на подложку из борной кислоты с усилием в 300 кН. Полученную таблетку помещали в спектрометр, где проходил анализ стандартизированной методикой Geoquant®. Полученный спектр обрабатывался на наличие паразитных пиков, учитывались дифракционные явления и матричные эффекты.

Для определения потерь при прокаливании (ППП) навеска образца 0,5 г помещалась в керамический тигель и нагревалась при 1100°C в течение 2-х часов. С учетом данных ППП и полученных массовых концентраций спектрометром формируется результат в виде элементов (оксидов элементов) и их процентного содержания по массе в образце. В публикации не приводится анализ данных о содержании хлора и мышь-

яка, поскольку концентрация их весьма мала и выявлены они были лишь в немногих почвенных образцах.

Анализ содержания подвижных форм металлов, кислотности и гранулометрического состава образцов почвы проведен в лаборатории Поволжского государственного технологического университета. Гранулометрический состав определяли на лазерном анализаторе размеров частиц Analysette 22 Micro Tecplus. Потери при прокаливании оценивали по ГОСТ 26213-91, величину рН водной вытяжки почвы – ГОСТ 26423-85. Содержание подвижных форм металлов определяли по типовым методикам [33] на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400 [PerkinElmer, USA, 2008] методом градуировочного графика, для построения которого использованы государственные стандартные образцы растворов. Каждый почвенный образец исследовался в трех повторностях.

Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием пакета прикладных программ Excel и Statistika 5.0 и 6.0. Для обнаружения влияния различных факторов на содержание элементов в слоях почвы на пробных площадях проводили двухфакторный дисперсионный анализ (факторы – грива, слой) с повторностями – для слоев почвы 0-10 и 10-20 см и без повторностей – 40-60 и 60-80 см (формировался смешанный образец). Результаты дисперсионного анализа фильтровались с помощью критерия Левена, применявшегося для подтверждения равенства дисперсий.

Результаты исследования и обсуждение

Результаты проведенного анализа обнаружили содержание в свежих песчаных наносах и в аллювиальных дерновых почвах 24 химических элемента, которые в зависимости от местоположения в катене образуют следующие ранговые ряды:

- ВПП 0 Si>Fe>Al>K>Na>Ca>Mg>Mn>Ti>S>P>Cu>Pd>Ru>Ni>Zr>Ag>Zn>Sr
- ВПП 1 Si>Al>Fe>K>Na>Ca>Mg>Ti>P>Mn>S>Ba>Zr>Cr>Cl>Sr>Cu>Ni>Zn>Rb
- ВПП 2 Si>Al>Fe>K>Na>Mg>Ca>Ti>P>S>Mn>Ba>Zr>Cr>Sr>Zn>Ni>Cu>Cl>Rb>As
- ВПП 3 Si>Al>Fe>K>Na>Mg>Ca>Ti>P>Mn>S>Ba>Zr>Cl>Cr>Sr>Cu>Ni>Zn>Rb>
- ВПП 4 Si>Al>Fe>K>Na>Ca>Mg>Ti>Mn>P>Zr>Ba>S>Cr>Sr>Zn>Ni>Cu>Cl>Rb>As

Свежие песчаные наносы содержат 19 элементов, что весьма предствительно, учитывая переработку их водой и хорошую отсортированность; аллювиальные дерновые почвы – 21 элемент. В свежих аллювиальных наносах, по сравнению с дерновыми почвами, не обнаружены барий, хром, рубидий, хлор и мышьяк, тогда как присутствуют палладий, рутений и серебро. Первые два относятся к элементам платиновой группы, геохимически эти элементы связаны с ультраосновными и основными породами. Отсутствие палладия в дерновых почвах, возможно, вызвано тем, что в процессе седиментации он рассеивается [56].

В разных экотопах последовательность убывания концентрации большинства элементов схожа, так положение Si, Fe, Al, K, Na, Ti, Ba и Rb в ранговом ряду не меняется. Однако некоторые элементы в зависимости от специфики условий могут изменять свое положение, что, однако, не приводит к координальным его изменениям. Большинство элементов обнаружено во всех образцах, хлор отсутствует в верхних горизонтах почвы (0-20 см) на ВПП 1 и в глубинных на ВПП 2 и 4. Мышьяк не обнаружен на ВПП 1 и 3 во всех изученных горизонтах почвы и на ВПП 2 и 4 в глубинных горизонтах.

Вариабельность содержания наиболее распространенных элементов в свежих песчаных наносах невысока, тогда как у редкоземельных (палладий, рутений и серебро), а также цинка и серы достигает больших значений (табл. 2). В аллювиальных дерновых почвах содержание всех элементов, за исключением кремния, отличается высокой изменчивостью (табл. 3).

Таблица 2

Статистические показатели концентрации органического вещества и элементного состава свежих аллювиальных наносов (n=3)

Элемент	Значения статистических показателей*						
	M _x	max	min	S _x	m _x	V	p
ППП	0,41	0,41	0,41	0,0	0,0	0,0	0,0
Si	453984,3	454107,0	453837,0	136,7	78,91	0,0	0,02
Fe	8857,3	9211,0	8644,0	308,5	178,08	3,5	2,0
Al	3905,7	4008,0	3848,0	88,9	51,30	2,3	1,3
K	1008,0	1040,0	982,0	29,5	17,01	2,9	1,7
Na	654,7	687,0	631,0	29,0	16,74	4,4	2,6
Ca	405,7	434,0	364,0	36,9	21,28	9,1	5,2
Mg	395,3	411,0	376,0	17,8	10,27	4,5	2,6
Mn	234,3	243,0	225,0	9,0	5,21	3,8	2,2
Ti	161,3	165,0	156,0	4,7	2,73	2,9	1,7
S	140,0	181,0	89,0	46,8	27,02	33,4	19,3
P	72,3	79,0	59,0	11,5	6,67	16,0	9,2
Cu	38,7	40,0	37,0	1,5	0,88	4,0	2,3
Pd	31,7	59,0	0,0	29,7	17,17	93,9	54,2
Ru	27,0	47,0	0,0	24,3	14,01	89,9	51,9
Ni	24,7	30,0	21,0	4,7	2,73	19,2	11,1
Zr	17,0	20,0	15,0	2,6	1,53	15,6	9,0
Ag	14,0	42,0	0,0	24,2	14,00	173,2	100,0
Zn	11,3	19,0	0,0	10,0	5,78	88,4	51,0
Sr	8,7	11,0	7,0	2,1	1,20	24,0	13,9

Примечание: * здесь и далее – содержание выгоревшего органического вещества (ППП) выражено в %, валовых форм металлов – в мг/кг. M_x, max, min – среднее, максимальное и минимальное значения признака; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение, m_x – ошибка среднего; V – коэффициент вариации, %; p – точность опыта, %; количество образцов 3.

Таблица 3

Статистические показатели концентрации органического вещества и элементного состава аллювиальных дерновых почв (n=32)

Элемент	Значения статистических показателей						
	M _x	max	min	S _x	m _x	V	p
ППП	4,62	15,00	0,98	3,79	0,68	82,0	14,7
Si	388697,1	442648,0	281942,9	47706,0	8568,3	12,3	2,2
Al	29956,7	59007,4	9478,5	16179,5	2905,9	54,0	9,7
Fe	19793,2	44152,7	8355,8	10781,8	1936,5	54,5	9,8
K	7514,5	14482,9	2425,0	3822,7	686,6	50,9	9,1
Na	5064,4	8031,8	1671,0	1744,1	313,2	34,4	6,2
Ca	4359,5	12702,95	813,85	3287,82	590,51	75,4	13,5
Mg	4223,7	9717,2	1055,9	2742,2	492,5	64,9	11,7
Ti	1516,1	3766,5	326,0	1114,6	200,2	73,5	13,2
Mn	624,3	2029,8	131,1	589,1	105,8	94,4	16,9
P	647,9	1818,9	174,1	461,5	82,9	71,2	12,8
S	377,7	1830,3	67,0	360,8	64,8	95,5	17,2
Zr	290,4	1028,4	31,5	326,4	58,6	112,4	20,2
Ba	293,3	725,49	0,00	209,25	37,58	71,4	12,8
Cr	109,6	207,04	0,00	55,86	10,03	51,0	9,2
Sr	70,3	145,40	18,19	39,79	7,15	56,6	10,2
Zn	49,2	188,42	18,44	36,13	6,49	73,5	13,2
Ni	42,9	74,72	24,40	15,97	2,87	37,2	6,7
Cu	41,2	62,60	28,32	9,30	1,67	22,5	4,0
Rb	23,2	60,07	7,56	15,68	2,82	67,6	12,1

Фактические данные о содержании элементов в почве показали, что их концентрация, за исключением кремния, с глубиной, как правило, снижается. Однако имеется и ряд исключений, так в экотопе на ВПП 1 в слое почвы 40-60 см большинство из них (кальций, магний, титан, фосфор, марганец, сера, барий, циркон, хром, цинк и рубидий) незначительно увеличивают свое присутствие, по сравнению со слоем 10-20 см (табл. 4). Содержание меди на ВПП 1 в слое почвы 0-10 см и 60-80 см отличается незначительно, а на ВПП 3 в слое 40-60 см ее больше, чем в слое 0-10 см. На ВПП 3 и 4 содержание натрия в слое почвы 10-20 см возрастает по отношению к слою 0-10 см. Особенностью аллювиальных дерновых почв и свежих песчаных отложений является превышение концентрации калия и натрия над кальцием, хотя в луговых почвах в верхнем 10-см слое кальция содержится больше [24], к тому же кларк кальция больше кларков этих элементов. Только в верхнем слое почвы на ВПП 2 и 4 кальция содержится больше, чем натрия. Высокие значения валовых форм калия свойственны и аллювиальным почвам р. Оби [46]. Присутствие натрия в значительном количестве весьма интересно, поскольку, как известно, подвижность его довольно высока, почти полностью вымывается из верхней толщ пород в условиях гумидного климата [56].

Таблица 4

Усредненное содержание элементов в аллювиальных дерновых почвах

Показатель	Содержание элементов на различной глубине, мг/кг			
	0-10 см	10-20 см	40-60 см	60-80 см
<i>ВПП-1 слоистая примитивная</i>				
ППП, %	2,82	1,48	1,49	0,98
Si	414160,5	429356,1	427288,0	440020,4
Al	20558,4	16256,7	17283,81	10085,24
Fe	14730,4	11056,1	11893,48	11220,68
K	5508,4	4458,1	4412,92	3355,51
Na	4680,6	3643,8	3223,49	1904,18
Ca	2490,4	1870,8	2138,80	1287,65
Mg	2487,9	1820,2	2112,34	1055,88
Ti	852,4	589,2	706,27	465,75
P	373,8	248,0	426,95	174,10
Mn	271,4	218,2	252,49	186,24
S	202,1	135,6	191,91	99,94
Ba	188,8	108,8	183,57	0,00
Zr	128,6	86,1	88,90	57,06
Cr	85,6	71,2	76,69	67,08
Sr	53,3	38,5	34,46	26,08
Cu	37,7	32,7	29,07	37,14
Ni	32,6	31,5	24,62	26,61
Zn	28,9	20,9	24,68	19,63
Rb	14,8	9,30	11,75	8,69
<i>ВПП-2 слабодерновая слоистая примитивная</i>				
ППП	8,60	3,94	1,81	1,48
Si	335357,9	387789,4	420725,8	428172,7
Al	47977,9	33059,7	20806,90	17085,63
Fe	30329,1	19370,4	11864,66	11472,60
K	12135,9	8291,4	5242,26	4090,75
Na	7431,6	6601,4	4597,80	3383,29
Ca	8143,4	4305,9	2227,84	1848,27
Mg	7205,2	4450,7	2670,78	2224,52
Ti	2688,9	1608,9	795,21	725,83
Mn	1214,6	546,6	159,58	138,68
P	1238,7	733,2	328,58	283,72
S	968,4	367,9	405,28	321,85
Zr	533,5	249,7	104,73	104,47
Ba	492,9	318,5	238,59	0,00
Cr	181,1	134,8	77,01	82,55
Sr	116,0	78,2	42,47	31,52
Zn	107,4	51,5	43,60	31,61
Ni	58,4	42,7	0,00	27,67
Cu	51,4	38,2	33,27	34,98
Rb	38,4	22,8	9,59	8,81

Окончание табл. 4

Показатель	Содержание элементов на различной глубине, мг/кг			
	0-10 см	10-20 см	40-60 см	60-80 см
<i>ВПП-3 дерновая слоистая</i>				
ППП	6,37	2,34	1,07	1,20
Si	392256,3	419641,6	427617,0	442648,0
Al	23632,9	19630,5	18731,04	9478,46
Fe	15050,3	12749,2	11766,87	8355,77
K	5794,1	4845,1	4767,73	2425,01
Na	4093,9	4187,3	3684,03	1670,98
Ca	3896,4	2057,5	1938,66	813,85
Mg	3371,5	2532,5	2408,19	1121,00
Ti	1069,5	741,8	704,31	326,02
P	625,9	336,7	314,71	181,21
Mn	454,4	221,2	176,26	131,06
S	522,8	211,2	168,96	77,37
Ba	263,0	212,8	234,34	0,00
Zr	109,0	81,7	62,13	31,51
Cr	78,9	66,7	71,57	0,00
Sr	53,0	40,3	38,81	18,19
Zn	41,3	28,2	23,51	20,28
Ni	42,0	28,7	38,32	27,38
Cu	39,1	37,0	40,17	30,81
Rb	19,2	11,4	10,96	0,00
<i>ВПП-4 дерновая слоистая</i>				
ППП	13,07	6,88	2,67	2,44
Si	291408,7	337847,4	407418,0	424521,9
Al	58401,6	52550,1	26597,25	16020,36
Fe	42176,7	33110,6	14106,05	12240,91
K	14145,1	12651,5	6705,06	4255,11
Ca	11367,9	7326,1	2747,29	1661,62
Na	6131,2	7488,9	6016,71	3835,10
Mg	9444,6	7772,9	3483,97	1972,71
Ti	3646,3	3036,0	1028,01	618,68
Mn	1887,2	1292,7	267,20	176,74
P	1591,7	991,0	370,10	214,25
Zr	942,0	691,3	129,61	67,67
S	850,5	342,7	95,09	67,05
Ba	668,8	548,6	291,44	0,00
Cr	192,3	179,1	80,57	51,07
Sr	141,2	123,2	62,89	45,79
Zn	97,3	73,0	30,56	26,21
Ni	74,2	61,5	38,53	32,29
Cu	59,1	51,2	36,73	36,37
Rb	54,5	41,4	17,50	11,74

Сравнение полученных результатов с имеющимися ПДК [9] химических веществ в почве установило незначительное превышение по марганцу на ВПП 4 в слое почвы 0-10 см (норматив 1500 мг/кг). Содержание серы во всех экотопах и преимущественно в верхних слоях почвы может превышать ПДК в 5,3 раза (норматив 160 мг/кг). Превышение ПДК меди, которое по данным некоторых авторов составляет 55 мг/кг [4, 37], отмечено только на ВПП 4 в верхнем 10-см слое.

В разрезе катены концентрация элементов, в том числе величина потери при прокаливании во всех слоях почвы, минимальна на ВПП 1, представленной самой молодой слоистой примитивной почвой, а на ВПП 4 в дерновой слоистой почве – максимальна. Однако более молодая слабодерновая слоистая примитивная почва экотопа на ВПП 2 имеет более высокую концентрацию всего спектра элементов, за исключением кремния, чем более зрелая дерновая слоистая почва экотопа на ВПП 3, которая находится дальше от вершины меандра и ближе к ВПП 4. Содержание серы во всех слоях почвы наибольшее на ВПП 2. Таким образом, распределение элементов по катене не носит строго возрастающий характер – от более молодых почв к более зрелым. Возникает закономерный вопрос: являются ли различия в содержании элементов на различных экотопах статистически достоверными, и если да, то какие факторы могли послужить причиной подобному распределению?

Результаты дисперсионного анализа установили, что по содержанию элементов различаются между собой и экотопы, и слои почвы в пределах одного экотопа (табл. 5). Только для натрия фактор глубины в пределах 20-см слоя не значим для всех ВПП. Для таких элементов, как сера, цирконий и марганец дисперсии в пределах экотопа двух верхних слоев не равны, поэтому результаты анализа не приводятся. Для верхних слоев почвы, наиболее морфологически измененных в процессе почвообразования, максимальный вклад в дисперсию вносит именно местоположение в пределах катены, доля влияния этого фактора в большинстве случаев составляет более 80%. Для глубинных слоев почвы, мало затронутых процессами почвообразования, влияние местоположения в катене для многих элементов не доказано даже на 10% уровне, а наибольший вклад вносит глубина залегания слоя. Возможно, это связано со свойствами отложенного аллювия или с выщелачиванием элементов из верхних слоев почвы. Ведь распределение элементов в этих слоях в пределах катены имеет тот же характер, что и для верхних: максимум на ВПП 4 и 2, минимум на ВПП 3 и 1. Доля влияния фактора глубины в большинстве случаев составляет более 60%. Для бария, никеля и рубидия в слоях почвы 40-60 и 60-80 см анализ не произведен, так как они обнаружены не на всех участках поймы.

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа органического вещества и элементного состава почв

Фактор	Значение																
	ППП	Si	Al	Fe	K	Ca	Na	Mg	Ti	P	Ba	Sr	Ni	Cu	Rb	Zn	Cr
<i>Уровень значимости фактора для слоев почвы 0-10 и 10-20 см</i>																	
А	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05
Б	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	0,374	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05
А*Б	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,07	<0,05	<0,05	<0,2	0,21	0,41	<0,4
<i>Доля влияния факторов для слоев почвы 0-10 и 10-20 см, %</i>																	
А	56,7	76,8	90,8	84,2	88,9	75,4	81,9	88,3	89,2	74,1	86,1	88,1	81,6	68,2	81,0	78,9	85,1
Б	31,6	17,1	5,3	10,5	6,8	16,4	0,4	7,5	7,2	17,8	6,5	8,6	12,3	14,2	13,0	10,5	4,7
А*Б	5,6	2,3	2,0	2,2	2,3	4,6	10,0	2,3	1,9	4,1	2,6	1,4	3,4	4,8	1,4	1,5	1,7
Ошибка	6,1	3,7	1,8	3,1	1,9	3,5	7,6	1,9	1,7	4,0	4,7	1,9	2,7	12,7	4,5	9,1	8,5
<i>Уровень значимости фактора для слоев почвы 40-60 и 60-80 см</i>																	
А	<0,02	<0,02	<0,09	<0,18	<0,11	<0,13	<0,02	<0,10	<0,17	<0,8	-	<0,03	-	<1,0	-	<0,03	<0,50
Б	<0,20	0,008	0,014	<0,11	<0,02	<0,02	<0,01	<0,02	<0,04	<0,05	-	<0,02	-	<1,0	-	<0,06	<0,30
<i>Доля влияния факторов для слоев почвы 40-60 и 60-80 см, %</i>																	
А	88,3	31,7	19,1	39,1	19,0	15,4	31,0	20,4	21,7	3,1	-	40,6	-	100	-	58,9	34,8
Б	11,7	68,3	80,9	60,9	81,0	84,6	69,0	79,6	78,3	96,9	-	59,4	-	0,0	-	41,1	65,2

Примечание: Фактор А – ВПП, Б – глубина, А*Б – взаимодействие факторов.

Несмотря на доказанное различие экотопов и слоев почвы по содержанию элементов оно не тождественно для всех почв. Итоги анализа были для нас весьма неожиданными. Результаты множественных сравнений средних значений концентраций элементов в слоях почвы 0-10 и 10-20 см с помощью критерия Шеффе показали, что слоистая примитивная почва экотопа на ВПП 1 значительно отличается от слоистой примитивной слабодерновой почвы экотопа на ВПП 2, хотя они расположены на расстоянии друг от друга всего 15-20 м (табл. 6).

Таблица 6

Матрица сходства экотопов по содержанию элементов и органического вещества

Эко-топ	Элементы, содержание которых достоверно различается между биотопами		
	ВПП 1	ВПП 2	ВПП 3
<i>Слой почвы 0-10 см</i>			
ВПП 2	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, P, Ba, Sr, Ni, Zn, Rb, Cr	-	
ВПП 3	только потери при прокаливании	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, P, Ba, Sr, Ni, Rb, Cr	-
ВПП 4	Si, Al, Fe, K, Ca, Mg, Ti, P, Ba, Sr, Ni, Cu, Zn, Rb, Cr	Si, Fe, Ca, Mg, Ti, Sr, Ba, Ni, Rb	Si, Al, Fe, K, Ca, Mg, Ti, P, Ba, Sr, Ni, Cu, Zn, Rb, Cr
<i>Слой почвы 10-20 см</i>			
ВПП 2	Si, Al, Fe, K, Na, Mg, Ti, P, Sr, Ni, Rb	-	
ВПП 3	нет различий	Si, Al, K, Na, Mg, Ti, Sr, Ni	-
ВПП 4	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, P, Ba, Rb, Cr, Sr, Ni, Zn, Cu	Si, Al, Fe, K, Ca, Mg, Ti, Ba, Sr, Ni, Rb	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, P, Rb, Cr, Ba, Sr, Zn, Ni
<i>Слой почвы 40-60 см</i>			
ВПП 2	Na, Mn, S, Zn	-	
ВПП 3	нет разницы	S, Zn, PPP	-
ВПП 4	Si, Al, K, Na, Mg, S, Sr	Si, Na, Mn, S, Sr, Zn	Si, Al, Na, Mn, Sr
<i>Слой почвы 60-80 см</i>			
ВПП 2	Si, Na, S, Zn	-	
ВПП 3	нет разницы	Si, Ca, Na, S, Zr, Zn	-
ВПП 4	Si, Na, Sr	S	Si, Fe, Na, Sr

Примечание: различие достоверно значимо на уровне $p < 0,033$ для слоев почвы 0-20 см и $p < 0,05$ для слоев почвы 40-80 см.

Почти полное сходство по содержанию элементов почва экотопа на ВПП 1 показывает с почвой экотопа на ВПП 3, несмотря на то, что расстояние между ними составляет около 80 м и растительность на них

коренным образом отличается: на ВПП 1 кострецовый луг, а на ВПП 3 липняк черемухово-дубовый. Достоверное различие между ними только в величине потери при прокаливании в верхнем слое. Верхний слой почвы на ВПП 2 обнаруживает наибольшее сходство с таковым на ВПП 4, хотя состав растительности на них также существенно отличается: на ВПП 2 черемушник, а ВПП 4 дубрава липово-вязовая.

Глубинные слои почвы различных экотопов обнаруживают большую степень сходства между собой, чем верхние. Так, сравнение между собой этих слоев почвы в экотопах на ВПП 1 и ВПП 3 с помощью множественного t-критерия не обнаружило различий в элементном составе. Как правило, различия проявляются в содержании всего 4-х элементов и органического вещества. В экотопе на ВПП 4 слой почвы 40-60 см отличается от всех остальных участков по наибольшему числу элементов (5-7).

Существенные различия между ВПП по содержанию элементов между верхним 20-см слоем почвы и нижними слоями вызваны, на наш взгляд, двумя факторами. Первый (и, скорее всего, наиболее значимый) связан с аллювием: нижние горизонты сложены русловым аллювием легкого гранулометрического состава, верхние – уже пойменным, имеющим более тяжелый гранулометрический состав. Второй фактор обусловлен влиянием растительности на элементный состав верхних горизонтов, проявляющимся в основном через замедление скорости течения поймы воды, а также (в меньшей степени) через химизм поступающего на поверхность почвы опада. Таким образом, основным источником поступления элементов, по-видимому, являются ежегодные отложения аллювиальных наносов, что подтверждается и работами разных авторов [29, 30, 35], а не фитоценоз. Известно, что источником калия в аллювиальных почвах служит аллювий [35].

Сравнение между собой различных слоев почвы экотопов выявило, что по концентрации элементов нет достоверных различий между верхним слоем почвы на ВПП 1 и слоем почвы 10-20 см на ВПП 3 (табл. 7). Возможно, они имеют одинаковый генезис, сложены схожими по химическому составу отложениями, а элементный состав верхнего горизонта на ВПП 3 – результат проявления почвообразовательного процесса, активно идущего благодаря отложению пойменного аллювия. Таким образом, в самой молодой почве на ВПП 1 вертикальная дифференциация элементов проявляется весьма слабо. Верхний слой почвы на ВПП 2 обнаруживает полное сходство со слоем почвы 10-20 см на ВПП 4, что, возможно, также свидетельствует о прохождении одинаковой стадии почвообразовательного процесса и генезиса этих слоев.

Таблица 7

Сходство верхних слоев почвы экотопов по содержанию элементов

Экотоп слой 10- 20 см	Элементы, концентрация которых в слое почвы 0-10 см достоверно различается между экотопами			
	ВПП 1	ВПП 2	ВПП 3	ВПП 4
ВПП 1	нет различий			
ВПП 2	Al, K, Mg, Ti, Sr	Si, Al, Fe, K, Ca, Mg, Ti, P, Rb, Ba, Sr, PPP		
ВПП 3	нет разницы	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, P, Cu, Rb, Cr, Ba, Sr, Ni, Zn, PPP	Ni, PPP	
ВПП 4	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, P, Rb, Cr, Ba, Sr, Ni, Zn	нет разницы	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, Rb, Cr, Ba, Sr, Ni	Si, Fe, Ca, P, Ni, PPP

Примечание: различие достоверно значимо на уровне $p < 0,017$.

Наибольшее сходство глубинных слоев отмечено на ВПП 1 и 2, 2 и 4, 3 и 4, которые отличаются содержанием 2-3 элементов (табл. 8).

Таблица 8

Сходство нижних слоев почвы экотопов по содержанию элементов

Экотоп слой 60- 80 см	Элементы, концентрация которых в слое почвы 40-60 см достоверно различается между экотопами			
	ВПП 1	ВПП 2	ВПП 3	ВПП 4
ВПП 1	Si, Ca, Na, P, S			
ВПП 2	Mn, S	Na, S, Zn		
ВПП 3	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Ti, Mn, P, S, Sr	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, S, Zr, Sr, Zn	Si, Al, Fe, K, Ca, Na, Mg, Ti, S, Sr	
ВПП 4	Mn, P, S, ППП	S, Zn	S, ППП	Si, Al, K, Ca, Na, Mg, Ti, Mn, Zr, Sr

Примечание: различие достоверно значимо на уровне $p < 0,05$.

Выявленные дисперсии данных слоев свидетельствует о влиянии почвообразования, проявляющегося через выщелачивание элементов (см. табл. 4). Содержание серы достоверно отличается в большинстве случаев, отсутствует различие лишь между слоями почвы на ВПП 4. Сходство данных экотопов между собой подтверждается и высокими коэффициентами Жаккара (табл. 9).

Таблица 9

Матрица коэффициентов сходства элементного состава почв экотопов, построенная по нормированным данным

№ ВПП	Значение коэффициента Жаккара между ВПП на различных глубинах			
	Грива 1	Грива 2	Грива 3	Грива 4
<i>Слой почвы 0-10 см</i>				
1	1,000			
2	0,399	1,000		
3	0,757	0,501	1,000	
4	0,316	0,754	0,398	1,000
<i>Слой почвы 10-20 см</i>				
1	1,000			
2	0,451	1,000		
3	0,784	0,573	1,000	
4	0,284	0,628	0,363	1,000
<i>Слой почвы 40-60 см</i>				
1	1,000			
2	0,762	1,000		
3	0,793	0,793	1,000	
4	0,690	0,703	0,690	1,000
<i>Слой почвы 60-80 см</i>				
1	1,000			
2	0,586	1,000		
3	0,861	0,516	1,000	
4	0,704	0,720	0,674	1,000

Объяснить описанное выше распределение концентрации металлов в направлении от ВПП-1 к ВПП-4, а также сходство между собой экотопов возможно с позиции анализа местоположения на элементах рельефа. Прирусловую часть поймы, исходя из рис. 1, можно разделить на две составляющие: первую – возвышенную, представленную тремя гривами с максимальными высотными отметками 76,5 м, на двух из которых заложены ВПП 1 и 2. И вторую – пониженную, также представленную тремя гривами с максимальными высотами 75,3 м, на двух из которых заложены ВПП 3 и 4. Их разделяет обширное межгривное понижение, выполняющее роль тальвега (второго русла). Это обуславливает отложение более крупных частиц на ВПП 1 и ВПП 3, что приводит к формированию здесь почвы с более легким гранулометрическим составом и соответственно более низким содержанием металлов, чем на ВПП 2 и ВПП 4. Данное предположение можно будет проверить только после количественного и качественного анализа наилка. Это станет предметом наших дальнейших исследований.

Оценив пространственную динамику распределения элементов в катене, можно акцентировать внимание на факторах, ее обуславливаю-

щих. Известно, что концентрация металлов тесно связана с гранулометрическим составом [1, 5, 6, 21, 22, 26, 31, 36, 44, 54 и др.], а также с кислотностью почвы [42].

Корреляционный анализ подтвердил наличие прямой тесной связи между содержанием элементов и фракциями гранулометрического состава только для верхних слоев почвы, для нижних она весьма невысокая (табл. 10). Таким образом, увеличение доли частиц размером менее 0,05 мм (преимущественно фракций физической глины) приводит к увеличению концентрации элементов в почве, за исключением кремния, оксид которого SiO₂ может считаться минералом, почти вполне устойчивым к химическому выветриванию [45], и присутствует в основном в крупных фракциях. Наличие такой связи в слоях почвы 0-10 и 10-20 см свидетельствует о природном, а не антропогенном происхождении элементов [5].

Таблица 10

Статистические показатели коэффициентов корреляции между содержанием элементов и гранулометрическим составом почв

Статистический показатель	Фракции гранулометрического состава					
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001
<i>Слой почвы 0-10 и 10-20 см</i>						
Si	0,859	0,854	-0,977	-0,889	-0,905	-0,917
<i>Другие элементы</i>						
M _R	-0,827	-0,790	0,911	0,866	0,875	0,881
max	-0,539	-0,490	0,974	0,950	0,960	0,961
min	-0,915	-0,879	0,658	0,521	0,486	0,485
S _R	0,094	0,115	0,088	0,101	0,112	0,115
m _R	0,022	0,027	0,021	0,024	0,026	0,027
V	-11,4	-14,5	9,7	11,7	12,8	13,0
<i>Слой почвы 40-60 и 60-80 см</i>						
Si	0,604	-0,676	-0,009	0,546	-0,608	-0,287
<i>Другие элементы</i>						
M _R	-0,384	0,468	0,006	-0,549	0,368	0,123
max	0,241	0,758	0,865	-0,221	0,834	0,508
min	-0,712	-0,185	-0,687	-0,954	-0,230	-0,425
S _R	0,249	0,271	0,394	0,189	0,273	0,229
m _R	0,059	0,064	0,093	0,045	0,064	0,054
V	-64,8	57,9	6282,7	-34,5	74,1	186,8

Примечание: * - M_R, max, min – среднее, максимальное и минимальное значения коэффициента корреляции; S_R – среднее квадратическое отклонение, m_R – ошибка среднего; V – коэффициент вариации, %.

Если высокая корреляция элементов с фракцией физической глины объяснима, то для частиц мелкого песка тесная связь элементов, воз-

можно, обусловлена поступлением их с крупными частицами аллювия, содержащего слабобыветрелые минералы, как это характерно, к примеру, для калия, поступающего на поверхность почв поймы р. Оби [46] за счет частиц, в минералогическом составе которых значительную долю составляют калиевые полевые шпаты, а также обломки других слабобыветрелых минералов (мусковит, биотит, хлорит) [35]. Связь концентрации элементов с фракциями гранулометрического состава почв довольно хорошо аппроксимируется уравнением прямой с высокими коэффициентами детерминации (табл. 11, 12).

Таблица 11

Значение параметров функции, описывающей влияние количества частиц фракций физической глины на концентрацию элементов

Параметры	Значения параметров уравнения $y=k \cdot x+b$								
	ППП, %	Al	Fe	K	Ca	Na	Mg	Ti	Mn
k	0,244	1180,7	789,4	279,6	226,2	110,3	197,7	82,0	41,98
b	0,862	12064,7	7692,1	3283,2	919,1	3441,0	1213,3	262,8	-21,72
R ²	0,68	0,91	0,89	0,92	0,79	0,74	0,87	0,91	0,83

Таблица 12

Значение параметров функции, описывающей влияние количества частиц фракций физической глины на концентрацию элементов

Параметры	Значения параметров уравнения $y=k \cdot x+b$									
	P	S	Zr	Ba	Cr	Sr	Zn	Ni	Cu	Rb
k	31,2	15,3	22,3	12,7	3,83	2,95	2,16	1,15	0,612	1,14
b	174,7	151,7	-52,69	124,9	53,5	25,2	16,03	24,7	31,87	5,14
R ²	0,77	0,30	0,76	0,83	0,89	0,93	0,58	0,84	0,72	0,87

Связь концентрации элементов с кислотностью не выявлена. Высокие коэффициенты корреляции элементов между собой опосредованы и обусловлены их связью с гранулометрическим составом, поэтому оценить их взаимовлияние весьма сложно, однако связь между элементами весьма специфична (табл. 13, рис. 3). Для нижних слоев почвы теснота связи значительно слабее, чем для верхних. Установлены два ее типа: линейная и степенная. На тесную связь тяжелых металлов между собой ($R^2 = 0,71-0,88$) указывают некоторые исследователи, говоря в данном случае о взаимном парном влиянии элементов на накопление: Pb и Zn, Pb и Cu, Zn и Cu, а также Mn и Ni, V и Ni, V и Cu, Ni и Cu способствуют накоплению друг друга в почвах [44]. Однако вопрос связи содержания элементов между собой – это предмет отдельного разговора.

Таблица 13

Статистические показатели коэффициентов корреляции между содержанием элементов и кислотностью почвы

Показатель	Значения статистических параметров					
	M_R	max	min	S_R	m_R	V
<i>Слой почвы 0-10 и 10-20 см</i>						
ППП	0,853	0,963	0,553	0,107	0,025	12,6
pH	-0,185	0,240	-0,275	0,117	0,027	63,7
Si	-0,929	-0,673	-0,991	0,095	0,022	10,3
Другие элементы	0,879	0,998	0,518	0,116	0,009	13,1
<i>Слой почвы 40-60 и 60-80 см</i>						
ППП	0,506	0,851	-0,108	0,264	0,062	52,3
pH	-0,418	0,652	-0,749	0,324	0,074	77,4
Si	-0,754	-0,204	-0,993	0,250	0,059	33,2
Другие элементы	0,584	0,997	-0,476	0,320	0,026	54,9

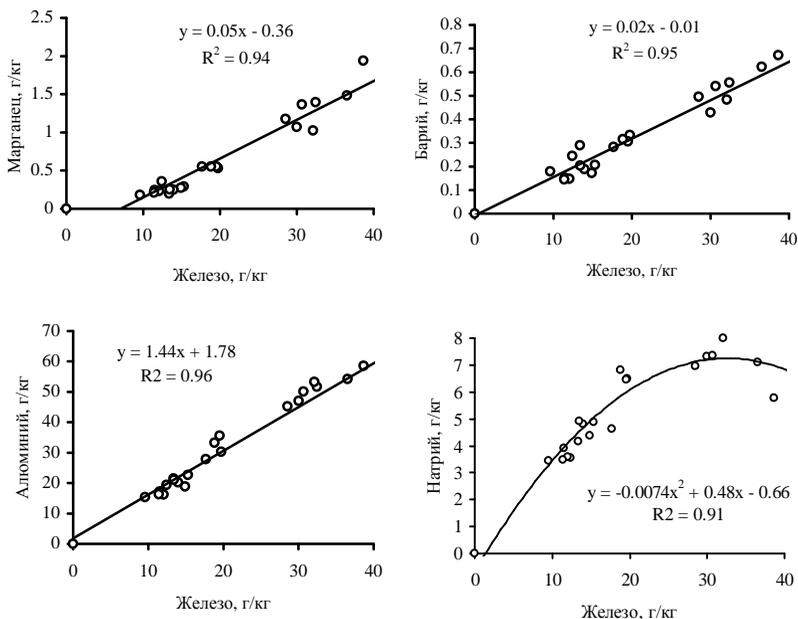


Рис. 3. Влияние концентрации железа на содержание некоторых химических элементов в верхнем 20-см слое почвы

Анализ данных гранулометрического состава почв экотопов в катене показал, что аллювий более чем на 90% состоит из фракций крупного и среднего песка, верхний 20-см слой дерновых почв представлен преиму-

шественно фракциями мелкого песка и крупной пыли. Нижние слои хорошо отсортированы, в них преобладает крупный и средний песок. Распределение фракции физической глины в верхних слоях почвы сходно с таковым у элементов: минимум на ВПП 1 и 3, максимум на ВПП 2 и 4 (табл. 14). Значения кислотности водной вытяжки дерновых почв изменяются в небольшом интервале: от близкой к нейтральной до нейтральной (табл. 15). Дерновым почвам пойм Центра русской равнины свойственно отсутствие дифференциации кислотности по профилю [10, 17].

Таблица 14

Гранулометрический состав почв на различных участках прирусловой части поймы

Экотоп	Размер частиц, мм (n=3)						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	Физ. глина
<i>Слой почвы 0-10 см</i>							
ВПП 0*	91,3	5,1	2,0	0,4	0,9	0,3	1,6
ВПП 1	26,0	50,4	14,3	2,3	5,5	1,5	9,3
ВПП 2	0,2	25,4	44,6	7,8	17,5	4,5	29,8
ВПП 3	24,7	35,5	29,9	2,2	6,0	1,7	9,9
ВПП 4	0,0	8,4	57,5	8,2	20,2	5,7	34,1
<i>Слой почвы 10-20 см</i>							
ВПП 1	47,2	41,1	6,4	1,3	3,1	0,9	5,3
ВПП 2	8,2	44,9	24,5	5,7	13,3	3,4	22,4
ВПП 3	45,0	36,4	11,4	1,6	4,3	1,3	7,2
ВПП 4	0,1	16,7	47,9	7,6	21,5	6,2	35,3
<i>Слой почвы 40-60 см</i>							
ВПП 1	82,8	12,1	2,0	0,3	0,2	2,6	3,1
ВПП 2	80,5	10,8	3,8	0,6	0,6	3,7	4,9
ВПП 3	92,0	5,3	0,2	0,4	0,2	1,9	2,5
ВПП 4	73,9	20,8	0,4	0,3	1,3	3,3	4,9
<i>Слой почвы 60-80 см</i>							
ВПП 1	83,4	11,7	1,8	0,3	0,2	2,6	3,1
ВПП 2	82,2	10,8	3,9	0,6	0,3	2,2	3,1
ВПП 3	84,6	8,4	0,7	2,4	0,7	3,2	6,3
ВПП 4	-**	-	-	-	-	-	-

Примечание: * - анализ выполнен в одной повторности; ** - анализ не проводился.

Таблица 15

Средние значения кислотности почв (n=3)

Экотоп	Глубина взятия образца, см			
	0-10	10-20	40-60	60-80
<i>Кислотность почвы</i>				
ВПП 1	6,60	6,80	6,60	6,90
ВПП 2	6,20	6,10	6,20	6,10
ВПП 3	5,70	5,90	5,90	6,40
ВПП 4	6,10	5,90	6,00	6,20

Достоверность влияния местоположения экотопа в катене на содержание фракций гранулометрического состава подтверждается данными дисперсионного анализа – доля влияния этого фактора составляет более 80% (табл. 16). Варьирование значений кислотности более чем на 60% связано с экотопом, а закономерные изменения показателей кислотности с глубиной не обнаружены. Значительна и доля ошибки – 33,5%, что вызвано неоднородностью кислотности в пределах одной повторности.

Таблица 16

Результаты дисперсионного анализа гранулометрического состава и кислотности почв (n=24)

Фактор	Фракция песка			Фракция глины			Фракция ила			Кислотность		
	F _{факт.}	p	доля влияния, %	F _{факт.}	p	доля влияния, %	F _{факт.}	p	доля влияния, %	F _{факт.}	p	доля влияния, %
Грива	349,6	<0,001	82,8	104,9	<0,001	91,3	108,9	<0,001	92,0	12,7	<0,001	66,5
Глубина	31,1	<0,001	15,7	2,9	0,058	3,3	2,6	0,072	2,8	0,74	0,581	0,0
Ошибка			1,6			5,4			5,2			33,5

Примечание: F_{крит.} = 3,63. Анализ выполнен только для слоев аллювиальных почвы 0-10 и 10-20 см.

Подтверждение влияния аллювиальных отложений на гранулометрический состав верхнего горизонта почв мы находим, проанализировав данные, полученные в 2005 и 2015 годах, которые позволили выявить изменения в его составе. Так, за 10 лет произошло его утяжеление за счет увеличения содержания глинистых фракций: ВПП 1 на 5,5%, ВПП 2 на 11,4%, ВПП 4 на 3,2%, тогда как на ВПП 3 уменьшилось на 5,6%, за счет увеличения доли песчаной фракции (рис. 4). Однако доля илистой фракции снизилась: ВПП 1 – на 1,8%, ВПП 2 – 5,0%, ВПП 3 – 4,5% и ВПП 4 – 16,2%, что вызвано особенностями отлагавшегося аллювия.

Общее утяжеление гранулометрического состава свидетельствует о том, что активный процесс формирования прирусловой поймы с седиментацией так называемого руслового аллювия, формирующего постепенно смещающиеся в сторону вогнутого берега русловые валы [2, 3], закончен. В настоящий момент отлагается пойменный аллювий – более тяжелый по гранулометрическому составу, основная роль которого состоит в выравнивании рельефа и в конечном итоге в формировании почвы. Интересно отметить, что в 2005 году распределение глинистых фракций по поперечнику поймы носило характер, описанный нами ранее: с двумя максимумами на ВПП 2 и 4, причем на ВПП 4 значение больше, чем на ВПП 2, а на ВПП 3 – больше, чем на ВПП 1.

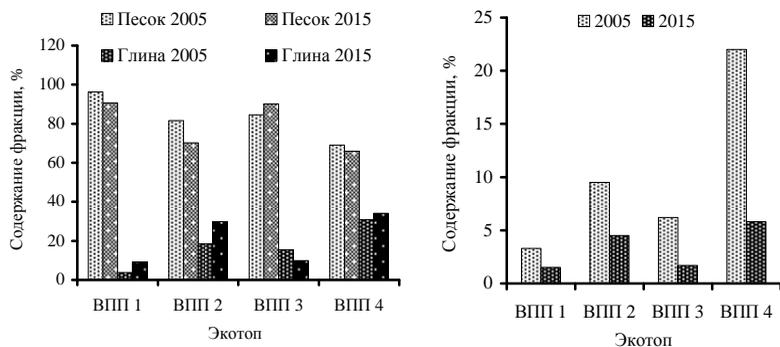


Рис. 4. Содержание песчаной и глинистой фракций (слева) и илистой фракции (справа) в различных экотопах прирусловой части поймы в 2005 и 2015 гг.

Мы попытались сопоставить содержание элементов в свежих аллювиальных отложениях и в глубинных слоях почвы (слои почвы 40-60 и 60-80 см) экотопов для определения степени трансформации последних в процессе педогенеза. Предполагаем, что нижние слои почвы экотопов и современные песчаные наносы сложены отложениями, источник которых один и тот же – размываемый песчаный берег, расположенный выше по течению реки. В результате установлено, что гранулометрический состав данных слоев весьма сильно отличается только по содержанию илистой фракции (табл. 17).

Таблица 17

Отношение содержания фракций гранулометрического состава между глубинными слоями почвы (40-80 см) на различных ВПП и песчаными наносами

Пробная площадь	Фракции гранулометрического состава, мм					
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001
ВПП 1	0,91	2,33	0,95	0,75	0,22	8,67
ВПП 2	0,89	2,12	1,93	1,5	0,5	9,83
ВПП 3	0,97	1,34	0,23	3,5	0,5	8,5
ВПП 4	0,81	4,08	0,2	0,75	1,44	11,0

Нижние слои дерновых почв мало отличаются от свежих аллювиальных наносов по содержанию кремния, железа, марганца, серы, меди и никеля (рис. 5). По другим элементам различия весьма высоки. Среди них есть такие, которые известны своей крайне низкой подвижностью в почвах (Ti, Zr), так как находятся в ней преимущественно в составе устойчивых минералов [32]. Калий слабо подвижный в любой геохимиче-

ской обстановке [56]. Эти элементы унаследованы от наносов. Есть те, которые, наоборот, отличаются высокой подвижностью – натрий; стронций подвижен в любой геохимической обстановке. Следовательно, они должны накапливаться в глубинных слоях почвы либо выноситься за пределы почвенного профиля. Фосфор подвижен в кислой среде, а его накопление в гипергенных условиях связано с биогеохимическими процессами, что свойственно верхним горизонтам аллювиальных дерновых почвы. Эти элементы привнесены в процессе вымывания из верхних слоев почвы. Таким образом, сравнивать аллювиальные отложения между собой не представляется возможным, так как на формирование элементного состава глубинных слоев аллювия оказывает влияние как первоначальный состав отложений, так и процесс почвообразования, проявляющийся через вымывание элементов в нижележащие слои почвы в условиях гумидного климата.

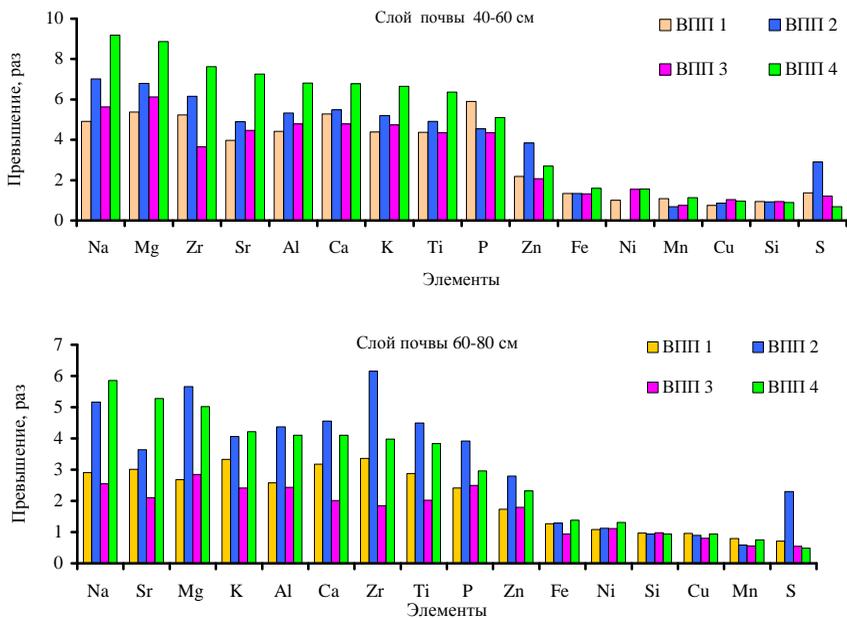


Рис. 5. Различия в содержании элементов между песчаными наносами и глубинными слоями на различных ВПП (по оси ординат – превышение содержания по сравнению со свежими аллювиальными наносами)

Анализ содержания подвижных форм элементов показал, что в водную вытяжку перешли только ионы калия, марганца, цинка и стронция, ионы остальных металлов (Fe, Ca, Mn, Co, Cr, Pb, Ni и Cu) не обнаружены (табл. 18). Причем последние два элемента отмечались менее чем в половине образцов почвы, а в слоях почвы 40-60 и 60-80 см стронций отсутствовал. Варьирование содержания подвижных форм металлов в различных почвенных слоях весьма высокое, что отмечается и некоторыми исследователями [26, 40], с глубиной незначительно снижается.

Таблица 18

Статистические показатели концентрации подвижных форм металлов в почве

Элемент	Показатель						
	M _x	max	min	S _x	m _x	V	p
<i>Слой почвы 0-10 см</i>							
K	10,40	15,05	6,05	2,83	0,47	27,3	4,5
Mn	16,21	32,30	0,32	11,10	1,07	68,5	6,6
Zn	0,22	2,31	0,00	0,59	0,06	269,7	25,9
Sr	0,22	0,64	0,00	0,20	0,02	93,3	9,0
<i>Слой почвы 10-20 см</i>							
K	6,84	18,18	3,70	3,64	0,61	53,1	8,9
Mn	6,88	24,34	0,33	7,49	0,72	108,8	10,5
Zn	0,07	0,22	0,00	0,07	0,01	101,3	9,7
Sr	0,03	0,23	0,00	0,07	0,01	202,1	19,4
<i>Слой почвы 40-60 см</i>							
K	6,22	8,32	4,50	1,46	0,42	23,6	6,8
Mn	0,50	0,71	0,32	0,14	0,02	27,5	4,6
Zn	0,04	0,16	0,00	0,07	0,01	181,0	30,2
Sr	0,0	-	-	-	-	-	-
<i>Слой почвы 60-80 см</i>							
K	6,08	7,97	4,60	1,29	0,37	21,2	6,1
Mn	0,61	0,96	0,39	0,22	0,04	36,1	6,0
Zn	0,06	0,18	0,00	0,07	0,01	119,6	19,9
Sr	0,0	-	-	-	-	-	-

Примечание: * - содержание элементов в мг/кг; количество повторностей для слоев почвы 0-10 и 10-20 см – 36; для слоев почвы 40-60 и 60-80 см – 12.

Концентрация подвижных форм металлов весьма мала, по сравнению с валовыми. Одной из причин низких значений может быть нейтральная реакция среды, снижающая миграционную способность почти всех тяжелых металлов [50]. Кислотность в почве является важнейшим фактором, определяющим токсичность тяжелых металлов [39].

Распределение концентраций подвижных форм металлов как по профилю почвы, так и в пределах различных биотопов сугубо специфично. Общей чертой является то, что наибольшее содержание элемен-

тов свойственно верхнему слою почвы, совпадающему по мощности с гумусово-аккумулятивным горизонтом, где они, по-видимому, связываются с органическим веществом (табл. 19). С глубиной, как правило, содержание подвижных форм элементов убывает. Только в почве на ВПП 3 с глубины 20 см содержание калия возрастает и достигает весьма значительной величины – 7,95 мг/кг. В целом динамика содержания подвижных форм металлов в катене не повторяет динамику содержания валовых форм, за исключением марганца с максимумом на ВПП 2 и 4.

Таблица 19

Содержание подвижных форм металлов в почве на различных ВПП

Элемент	Значения параметров на различной глубине, мг/кг							
	0-10 см		10-20 см		40-60 см		60-80 см	
	M_x	$\pm m_x$	M_x	$\pm m_x$	M_x	$\pm m_x$	M_x	$\pm m_x$
<i>ВПП 1 (кострецовый прирусловый вал)</i>								
К	10,80	1,08	6,32	0,4	6,68	0,13	6,25	0,13
Mn	2,25	0,92	0,57	0,09	0,46	0,01	0,50	0,00
Zn	0,71	0,35	0,08	0,02	0,00	-	0,00	-
Sr	0,00	-	0,00	-	0,00	-	0,00	-
<i>ВПП 2 (черemuшник будровый)</i>								
К	7,77	0,42	4,91	0,32	4,66	-	4,62	-
Mn	25,10	0,52	7,47	0,54	0,34	-	0,40	-
Zn	0,03	0,01	0,04	0,01	0,00	-	0,00	-
Sr	0,19	0,02	0,00	-	0,00	-	0,00	-
<i>ВПП 3 (линяк черemuхово-дубовый)</i>								
К	10,66	0,65	4,91	0,29	5,50	-	7,95	-
Mn	9,49	0,55	5,57	0,34	0,57	-	0,95	-
Zn	0,05	0,03	0,04	0,02	0,07	-	0,17	-
Sr	0,17	0,03	-	0,01	0,00	-	0,00	-
<i>ВПП 4 (дубрава липово-вязовая)</i>								
К	12,4	0,87	10,8	1,83	8,27	-	7,95	-
Mn	28,0	1,07	18,1	1,56	0,70	-	0,95	-
Zn	0,08	0,02	0,10	0,03	0,15	-	0,17	-
Sr	0,51	0,05	0,11	0,03	0,00	-	0,00	-

Дисперсионный анализ установил достоверное влияние экотопа и глубины залегания на содержание элементов только в верхнем 20-см слое почвы (табл. 20). Так, на содержание калия во всех изученных слоях почвы оказывает влияние местоположение экотопа, причем доля влияния этого фактора существенно возрастает с глубиной с 26,5% до 88,3%. Влияние глубины залегания достоверно только в верхних слоях почвы. Влияние местоположения биотопа и глубины залегания на концентрацию марганца достоверно подтверждено только для верхних слоев почвы.

Таблица 20

Результаты дисперсионного анализа содержания подвижных форм металлов в почве

Фактор	Слой почвы 0-10 и 10-20 см		Слой почвы 40-60 и 60-80 см	
	K	Mn	K	Mn
<i>Уровень значимости фактора для различных элементов</i>				
ВПП	<0,001	<0,001	<0,05	<0,15
Глубина	<0,001	<0,001	<0,50	<0,40
<i>Доля влияния факторов, %</i>				
ВПП	26,5	67,6	88,3	75,7
Глубина	23,4	20,0	2,8	6,1
Погрешность	50,0	12,4	8,9	18,2

Концентрация марганца в слоях почвы 0-20 см довольно тесно связана с содержанием фракций глины, ила, органического вещества, а также с валовыми формами калия, марганца и цинка, а в слоях почвы 40-80 см еще и с валовым цинком (табл. 21). Сопряженное содержание элементов между собой может свидетельствовать об их совместном поступлении в почву и требует дальнейших более углубленных исследований. Очевидно, что пул валового марганца является источником его подвижных форм. Содержание калия в верхнем 20-см слое почвы не обнаруживает тесных связей ни с подвижными, ни с валовыми формами металлов и не зависит от гранулометрического состава, в глубинных слоях появляется тесная связь с подвижным марганцем, цинком и стронцием. Возрастает теснота связи и с валовым содержанием калия. Стронций имеет довольно высокую связь с органическим веществом (рис. 6).

Таблица 21

Матрица коэффициентов корреляции между содержанием подвижных форм металлов с валовыми и некоторыми физико-химическими свойствами

Элемент	Слой почвы 0-20 см				Слой почвы 40-80 см		
	K _п	Mn _п	Zn _п	Sr _п	K _п	Mn _п	Zn _п
Mn _п * [*]	0,464	1,000			0,818	1,000	
Zn _п	0,174	-0,080	1,000		0,798	0,916	1,000
Sr _п	0,483	0,587	0,276	1,000	-*	-	-
K _в * [*]	0,434	0,913	-0,116	0,715	0,663	0,564	0,685
Mn _в	0,364	0,952	-0,180	0,572	0,585	0,304	0,521
Zn _в	0,363	0,892	-0,304	0,664	0,242	0,103	0,247
Sr _в	0,449	-0,044	0,263	0,395	0,048	-0,186	-0,313
ППП, %	0,519	0,831	-0,119	0,881	0,115	-0,142	-0,018
Фракции глины и ила	0,374	0,923	-0,145	0,569	-	-	-
pH H ₂ O	-0,086	-0,243	0,227	0,370	-	-	-

Примечание: объем выборки 24; здесь и далее п, в – подвижные и валовые формы соответственно; стронций в слоях почвы 40-80 см не обнаружен.

Анализ сходства биотопов по содержанию подвижных форм металлов установил, что в целом оно совпадает с таковым для валовых, однако коэффициенты сходства в некоторых случаях весьма малы (табл. 22). Так, для верхнего слоя почвы ВПП 1 более сходна с ВПП 3, а ВПП 2 более схожа с ВПП 4. Для слоев почвы 40-60 и 60-80 см сходство ВПП 1 с другими ВПП постепенно снижается по мере удаления биотопов от русла реки по поперечнику поймы. Наиболее сильное сходство верхних 10-см горизонтов почвы проявляется между ВПП 2 и ВПП 4 (0,737), однако с глубиной более тесная связь обнаруживается уже с ВПП 3.

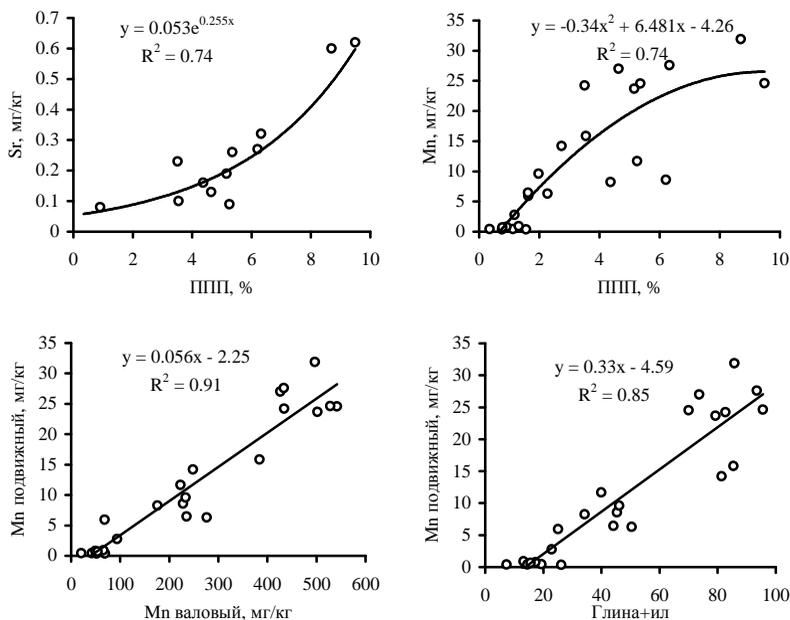


Рис. 6. Влияние некоторых показателей на содержание подвижных форм стронция и марганца

Оценка степени подвижности металлов установила, что для всех элементов она весьма мала и не превышает 2,6% (табл. 23). Пространственная динамика данного показателя как между биотопами в катене, так и по почвенному профилю весьма неоднородна. Так, для калия на ВПП 1, 2 и 3 с глубиной нет четкой тенденции ее изменения, тогда как на ВПП 4 значение коэффициента возрастает. Для марганца отношение подвижных форм к валовым достигает наибольших значений в нижнем

Таблица 22

**Матрица коэффициентов сходства зольного состава почв экотопов,
построенная по нормированным данным**

№ ВПП	Значение коэффициента Жаккара между ВПП на различных глубинах			
	1	2	3	4
<i>Слой почвы 0-10 см</i>				
2	0,174	1,000		
3	0,290	0,518	1,000	
4	0,250	0,737	0,566	1,000
<i>Слой почвы 10-20 см</i>				
2	0,467	1,000		
3	0,545	0,745	1,000	
4	0,395	0,432	0,356	1,000
<i>Слой почвы 40-60 см</i>				
2	0,716	1,000		
3	0,868	0,790	1,000	
4	0,297	0,213	0,269	1,000
<i>Слой почвы 60-80 см</i>				
2	0,767	1,000		
3	0,542	0,464	1,000	
4	0,327	0,251	0,541	1,000

Таблица 23

Коэффициент подвижности металлов (отношение подвижных форм к валовым), %

Слой почвы	K	Mn	Zn	Sr
<i>ВПП 1 (кострецовый прирусловый вал)</i>				
0-10 см	0,19	0,82	2,54	-
10-20 см	0,14	0,26	0,42	0,00
40-60 см	0,15	0,18	0,00	0,00
60-80 см	0,19	0,27	0,00	0,00
<i>ВПП 2 (черemuшник будровый)</i>				
0-10 см	0,06	2,10	0,04	0,17
10-20 см	0,06	1,36	0,11	0,00
40-60 см	0,09	0,21	0,00	0,00
60-80 см	0,11	0,29	0,00	0,00
<i>ВПП 3 (липняк черemuхово-дубовый)</i>				
0-10 см	0,21	2,21	0,27	0,25
10-20 см	0,11	0,60	0,14	0,07
40-60 см	0,11	0,28	0,00	0,00
60-80 см	0,23	0,44	0,36	0,00
<i>ВПП 4 (дубрава липово-вязовая)</i>				
0-10 см	0,09	1,50	0,08	0,36
10-20 см	0,09	1,41	0,14	0,09
40-60 см	0,12	0,26	0,50	0,00
60-80 см	0,19	0,54	0,65	0,00

слое почвы. Коэффициент подвижности калия достигает наибольших величин на ВПП 1 и 3 во всех слоях почвы, марганца в верхних слоях почвы – на ВПП 2 и 3, в нижних – на ВПП 4. Коэффициент подвижности стронция в верхнем слое почвы увеличивается от ВПП 2 к ВПП 4, а в почве экотопа на ВПП 1 подвижных его форм не обнаружено. Наибольшие значения коэффициента подвижности для цинка характерны самым молодым почвам и достигают 2,5%. На ВПП 4 с глубиной происходит увеличение коэффициента подвижности.

Данные по запасам валовых форм элементов, значения которых являются интегральной величиной от их концентрации и плотности сложения почвенных слоев, показали, что пул алюминия только в слое почвы 20 см оценивается более чем в 49,5 т/га на ВПП 1 и 117,8 т/га на ВПП 4, а его доля в суммарном вкладе может составлять 11% (табл. 24). Содержание железа более чем в два раза уступает алюминию: максимальная доля доходит до 6%, а его пул в верхнем горизонте оценивается минимум в 34,6 т/га на ВПП 1, а максимум – в 78,9 т/га на ВПП 4. Проводить оценку запасов элементов для выявления роли дерновых почв в биологическом круговороте веществ необходимо в сравнении с другими подтипами аллювиальных почв, однако данных пока сравнительно мало.

Таблица 24

Запасы органического вещества и элементов в аллювиальных почвах, кг/га

Элемент	ВПП 1		ВПП 2		ВПП 3		ВПП 4	
	0-20	40-80	0-20	40-80	0-20	40-80	0-20	40-80
ППП	57,1	37,7	154,1	48,4	84,3	35,33	209,0	76,7
Si	1157386	1305569	901798	1240272	918651	1350505	683455	1236834
Al	49574,2	41682,7	98638,7	55360,6	46841,6	44340,67	117847,5	63338,4
Fe	34618,5	34858,4	60243,4	34096,3	30182,1	31444,72	78975,5	39165,4
K	13444,5	11768,5	24850,8	13635,3	11530,4	11304,83	28451,5	16289,5
Ca	5840,6	5215,2	14969,4	5955,2	5985,6	4339,35	19146,5	6552,5
Na	11214,2	7807,5	17288,2	11660,1	9266,5	8432,06	14882,0	14642,3
Mg	5780,3	4839,4	14120,9	7152,0	6292,5	5554,81	18104,8	8109,4
Ti	1921,6	1780,7	5196,8	2222,3	1899,6	1621,84	7056,3	2447,3
Mn	658,8	665,0	2103,7	435,8	668,0	479,83	3267,6	659,8
P	828,6	921,4	2383,7	894,6	970,0	777,82	2646,7	868,4
S	447,2	445,5	1597,3	1062,3	705,8	387,81	1177,3	241,0
Zr	285,6	221,9	941,5	305,7	203,1	147,18	1691,5	293,2
Ba	398,8	288,2	984,9	348,5	516,4	377,47	1273,2	432,7
Cr	210,0	217,2	385,9	233,1	158,2	115,28	396,1	195,6
Sr	122,8	91,7	236,0	108,1	99,5	89,70	279,7	161,5
Zn	66,7	67,1	191,4	109,9	72,8	68,19	177,4	84,4
Ni	87,8	77,0	123,4	40,4	74,3	102,65	142,9	105,3
Cu	96,0	99,2	109,5	99,7	84,5	110,77	116,6	108,7
Rb	31,9	31,0	74,0	26,9	31,3	17,65	99,9	43,5

Полученные данные содержания валовых элементов были использованы для эколого-геохимической оценки почв и выявления региональной геохимической специализации фоновых ландшафтов. Для этого были использованы значения кларков элементов верхней части континентальной земной коры, предложенные в работе Н.С. Касимова, Д.В. Власова [27]. Эти авторы на основе анализа различных литературных данных выделили те их значения, которые целесообразно использовать в качестве эталонов (табл. 25).

Таблица 25

Значения кларков элементов [7]

Элемент, мг/кг															
Al	Fe	K	Ca	Na	Mg	Ti	Mn	P	S	Ba	Cr	Sr	Zn	Ni	Cu
76100	40600	23240	25660	24260	14950	3900	770	690	953	628	92	270	75	50	27

Построенные геохимические спектры для аллювиальных дерновых почв, находящихся на различных стадиях развития, и свежих наносов выявили повышенное, по сравнению с кларком литосферы, содержание меди (рис. 7). Концентрация марганца, фосфора, цинка, хрома и никеля превышает значение кларка литосферы для почв на ВПП 2 и 4. Таким образом, по этим элементам формируются положительные геохимические аномалии природного или антропогенного характера. Причину превышения, как и источник поступления этих элементов, определить в настоящее время сложно, поскольку это может быть обусловлено как поступлением с аллювием, так и с опадом растительности. Заложенный опыт по оценке наилконакопления и его элементный анализ, а также анализ зольного состава растительного опада, запланированные в 2017 году, позволят определить причину.

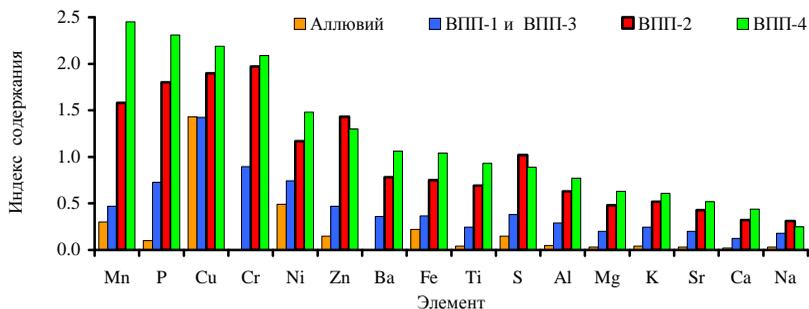


Рис. 7. Содержание элементов в аллювиальных дерновых почвах относительно кларка их концентрации в литосфере Земли

Выводы

1. Валовой состав свежих аллювиальных песчаных наносов представлен 19 элементами, аллювиальных дерновых почв – 21 элементом. В аллювиальных наносах, по сравнению с дерновыми почвами, не обнаружены барий, хром, рубидий, хлор и мышьяк, тогда как присутствуют палладий, рутений и серебро. Пул подвижных форм элементов в аллювиальных дерновых почвах представлен калием и марганцем, которые отмечались повсеместно, а также цинком и стронцием, которые обнаружены менее чем в половине образцов почвы, а в слоях почвы 40-60 и 60-80 см стронций отсутствовал. Остальные металлы (Fe, Ca, Mn, Co, Cr, Pb, Ni и Cu) не обнаружены. Особенностью аллювиальных дерновых почв и свежих песчаных отложений является превышение концентрации калия и натрия над кальцием.

2. Гранулометрический состав свежих аллювиальных наносов более чем на 90% представлен фракциями крупного и среднего песка, верхнего 20-см слоя дерновых почв – преимущественно фракциями мелкого песка и крупной пыли. Нижние слои почв (40-80 см) хорошо отсортированы, в них преобладает крупный и средний песок 74-92%. На содержание фракций в почвах более чем на 90% влияет местоположение экотопа в пределах прирусловой части поймы. В результате почвы, расположенные близко к руслу реки или тальвегу, независимо от подтипа отличаются более легким гранулометрическим составом, наиболее удаленные – более тяжелым.

3. Гранулометрический состав верхних горизонтов аллювиальных дерновых почв не постоянен во времени: за 10 лет произошло его утяжеление за счет увеличения содержания глинистых фракций: ВПП 1 – на 5,5%, ВПП 2 – на 11,4%, ВПП 4 – на 3,2%, тогда как на ВПП 3 уменьшилось на 5,6%, за счет увеличения доли песчаной фракции. Однако доля илистой фракции снизилась: ВПП 1 – на 1,8%, ВПП 2 – 5,0%, ВПП 3 – 4,5% и ВПП 4 – 16,2%. Таким образом, активный процесс формирования прирусловой поймы с седиментацией руслового аллювия закончен.

4. Аллювиальным дерновым почвам свойственна близкая к нейтральной и нейтральная реакция среды, значения которой связаны более чем на 60% с их местоположением в пределах поймы, однако не выявлена вертикальная дифференциация по профилю.

5. Содержание большинства элементов как валовых, так и подвижных форм достигает максимальных значений в гумусовых горизонтах и с глубиной снижается. Таким образом, гумусовые горизонты аллюви-

альных дерновых почв представляют собой биогеохимический сорбционный барьер, причем степень проявления свойств барьера тем выше, чем дальше почва располагается от русла реки или тальвега. Почвы, расположенных близко к руслу реки или тальвегу, независимо от подтипа отличаются более низким содержанием валовых и подвижных форм элементов. В целом аллювиальные слоистые примитивные почвы имеют минимальную концентрацию элементов; аллювиальные дерновые слоистые почвы – максимальную.

6. Концентрация валовых форм элементов в верхнем 20-см слое дерновых почв более чем на 80% обусловлена положением в пределах прирусловой части поймы, т.е. геоморфологическим строением, и лишь на 5-17% связана с глубиной. Только для натрия фактор глубины в пределах 20-см слоя не значим для всех экотопов. В слоях почвы 40-80 см, мало затронутых процессами почвообразования, наибольший вклад вносит глубина залегания слоя более 60% дисперсии.

7. Содержание валовых форм элементов в верхнем 20-см слое тесно связано с содержанием частиц меньше 0,05 мм; чем выше их содержание, тем выше и концентрация элементов в почве, за исключением кремния. Данные соотношения имеют линейную зависимость с высокими коэффициентами детерминации ($R^2=0,58-0,92$). Роль растительного покрова второстепенна и сводится к уменьшению скоростей течения полой воды и перераспределению аллювия на поверхности поймы. Содержание элементов в нижних слоях почвы не обнаруживает тесной связи с гранулометрическим составом. Установлена также тесная связь элементов между собой, которая может иметь как прямолинейный, так и степенной характер.

8. Сравнить элементный состав свежих аллювиальных наносов и глубинных слоев дерновых почв не представляется возможным, так как на формирование элементного состава последних оказывает влияние как первоначальный состав отложений, так и процесс почвообразования, проявляющийся через вымывание элементов в нижележащие слои почвы. Нижние слои дерновых почв мало отличаются от свежих аллювиальных наносов по содержанию валовых форм кремния, железа, марганца, серы, меди и никеля. По другим элементам различия весьма незначительны.

9. Для аллювиальных дерновых почв установлено незначительное превышение ПДК по марганцу на ВПП 4 в слое почвы 0-10 см (норматив 1500 мг/кг). Содержание серы во всех экотопах и преимущественно в верхних слоях почвы может превышать ПДК в 5,3 раза (норматив 160

мг/кг). Превышение ПДК меди, которое составляет 55 мг/кг, отмечено только на ВПП 4 в верхнем 10-см слое.

10. Концентрация подвижных форм марганца в слоях почвы 0-20 см довольно тесно связана с содержанием фракций глины, ила, органического вещества, а также с валовыми формами калия, марганца и цинка. В слоях почвы 40-80 см выявлена связь с подвижными формами цинка. Содержание подвижных форм калия в верхнем 20-см слое почвы не обнаруживает тесных связей ни с подвижными, ни с валовыми формами металлов и не зависит от гранулометрического состава, тогда как с глубиной появляется тесная связь с подвижным марганцем, цинком и стронцием. Возрастает теснота связи и с валовым содержанием калия. Стронций имеет довольно высокую связь с органическим веществом

11. Степень подвижности таких металлов, как калий и марганец весьма мала и не превышает 7%, а их динамика как относительно биотопа, так и с глубиной весьма неоднородна. Для марганца отношение подвижных форм к валовым достигает наибольших значений в нижнем слое почвы. Степень подвижности стронция достигает существенных величин, а наибольшие значение свойственны в основном для гумусовых горизонтов.

12. Геохимические спектры аллювиальных дерновых почв, находящихся на различных стадиях развития, и свежих наносов, выявили повышенное, по сравнению с кларком литосферы, содержание меди. Концентрация марганца, фосфора, цинка, хрома и никеля превышает значение кларка литосферы для аллювиальных дерновых почв, имеющих более тяжелый гранулометрический состав (ВПП 2 и 4). Таким образом, по этим элементам формируются положительные геохимические аномалии.

Библиографический список

1. Архипов, А.И. Никель в почвах Алтая / А.И. Архипов // Мир науки, культуры, образования. – 2008. – № 2(9). – С. 16-19.
2. Барышников, Н.Б. Морфология, гидрология и гидравлика пойм / Н.Б. Барышников. – Л.: Гидрометеоздат, 1984. – 280 с.
3. Барышников, Н.Б. Речные поймы / Н.Б. Барышников. – Л.: Гидрометеоздат, 1978. – 152 с.
4. Белюченко, И.С. Экология Кубани. Часть II. / И.С. Белюченко. – Краснодар: Изд-во КГАУ, 2005. – 470 с.
5. Валовое содержание тяжелых металлов в лесных почвах Литвы / М. Вайчис, А. Рагуотис, К. Армолайтис, Л. Кубертавичене // Почвоведение. – 1998. – № 12. – С. 1489-1494.

6. Влияние гранулометрического состава на поглощение меди, свинца и цинка черноземными почвами Ростовской области / Т.М. Минкина, Д.Л. Пинский, С.С. Манджиева, Е.М. Антоненко, С.Н. Сушкова // Почвоведение. – 2011. – № 11. – С. 1304-1311.
7. Водяницкий, Ю.Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах / Ю.Н. Водяницкий. – М.: ГНУ Почвенный институт им. В.В. Докучаева РАСХН, 2008. – 85 с.
8. Газизуллин, А.Х. Почвенно-экологические условия формирования лесов Среднего Поволжья / А.Х. Газизуллин. – Казань: РИЦ «Школа», 2005. – 496 с.
9. ГН 2.1.7.2041-06 Предельно допустимые концентрации химических веществ в почве.
10. Горбунова, З.Н. Свойства почв поймы р. Клязьмы и минералогический состав их илистых фракций / З.Н. Горбунова // Почвоведение. – 1961. – № 1. – С. 61-67.
11. ГОСТ 26213-91 Почвы. Методы определения органического вещества.
12. ГОСТ 26423-85 Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки.
13. Демаков, Ю.П. Содержание органики и зольных элементов в напочвенном покрове и почве сосняков лишайниково-мшистых / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 56-76.
14. Демаков, Ю.П. Вариабельность содержания зольных элементов в напочвенном покрове и верхнем слое почвы сосняка лишайникового / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2015. – С. 29-40.
15. Добровольский, Г.В. Учение о почвообразовании в поймах и дельтах рек и его значение в развитии генетического почвоведения / Г.В. Добровольский // Почвоведение. – 1984. – № 12. – С. 27-33.
16. Добровольский, Г.В. Значение учения В.Р. Вильямса о почвообразовании в поймах рек в развитии почвоведения / Г.В. Добровольский // Почвоведение. – 1988. – № 9. – С. 32-36.
17. Добровольский, Г.В. Почвы речных пойм центра Русской равнины / Г.В. Добровольский. 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Изд-во МГУ, 2005. – 293 с.
18. Добровольский, В.В. Гипергенез и коры выветривания / В.В. Добровольский // Избранные труды. Т.1. – М.: Научный мир, 2007. – 512 с.
19. Ефремов, И.Ф. Периодические коллоидные структуры / И.Ф. Ефремов. – Л.: Химия, 1971. – 192 с.
20. Жарикова, Е.А. Геохимическая характеристика почв восточного побережья Северо-Сахалинской низменности / Е.А. Жарикова // Почвоведение. – 2017. – № 1. – С. 40-47.
21. Зайделман, Ф.Р. Теория образования светлых кислых элювиальных горизонтов почв и ее прикладные аспекты / Ф.Р. Зайделман. – М.: КРАСАНД, 2010. – 248 с.
22. Ильин, В.Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение / В.Б. Ильин. – Новосибирск: Наука, СО. 1991. – 151 с.

23. Исаев, А.В. Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшага») / А.В. Исаев. – Йошкар-Ола: Марийский государственный технический университет, 2008. – 240 с.
24. Исаев, А. В. Вариабельность параметров почвы пойменного биогеоценоза / А.В. Исаев, Ю.П. Демаков, Т.Х. Гордеева, А.А. Бажина // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2015. – С. 41-78.
25. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях: пер. с англ. / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
26. Карпачевский, Л.О. Экологическое почвоведение / Л.О. Карпачевский. – М.: ГЕОС, 2005. – 336 с.
27. Касимов, Н.С. Кларки химических элементов как эталоны сравнения в экогеохимии / Н.С. Касимов, Д.В. Власов // Вестн. Моск. ун-та. Серия 5. География. – 2015. – № 2. – С. 7-17.
28. Классификация и диагностика почв СССР / сост. В.В. Егоров, В.М. Фридланд, Е.Н. Иванова и др. – М.: Колос, 1977. – 224 с.
29. Кораблева, Л.И. Агрохимическая характеристика почв пойм реки Москвы / Л.И. Кораблева // Почвоведение. – 1961. – № 4. – С. 30-39.
30. Кораблева, Л.И. Фосфорный режим почв поймы р. Оки / Л.И. Кораблева, Г.А. Ачкасова // Почвоведение. – 1963. – № 4. – С. 76-85.
31. Коробицина, Ю.С. Экологическая оценка загрязнения тяжелыми металлами почвенного покрова г. Северодвинска / Ю.С. Коробицина и др. // Научный диалог. – 2013. – № 3 (15): Естествознание. Экология. Науки о земле. – С. 75-93.
32. Ладонин, Д.В. Формы соединений тяжёлых металлов в техногенно-загрязнённых почвах / Д.В. Ладонин: дис. ... д-ра биол. наук по спец.: 03.02.13 – Почвоведение. – М., МГУ: 2016, – 383 с.
33. Методика выполнения измерений валового содержания меди, кадмия, цинка, свинца, никеля, марганца, кобальта, хрома методом атомно-абсорбционной спектроскопии. – М.: ФГУ ФЦАО, 2007. – 20 с.
34. Методы биогеохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 450 с.
35. Мизеров, Б.М. Аллювиальные и озерно-аллювиальные кайнозойские отложения Среднего Приобья / Б.М. Мизеров, С.И. Черноусов, С.П. Абрамов. – Новосибирск: Наука, 1971. – 212 с.
36. Влияние гранулометрического состава на поглощение меди, свинца и цинка черноземными почвами Ростовской области / Т.М. Минкина, Д.Л. Пинский, С.С. Манджиева, Е.М. Антоненко, С.Н. Сушкова // Почвоведение. – 2011. – № 11. – С. 1304-1311.
37. Мукатанов, А.Х. Вопросы эволюции и районирования почвенного покрова Республики Башкортостан / А.Х. Мукатанов. – Уфа: Гилем, 1999. – 228 с.
38. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н.И. Казимиров, А.Д. Волков, С.С. Зябченко, А.В. Иванченко, Р.М. Морозова. – Л.: Наука, 1977. – 304 с.

39. Овчаренко, М.М. Тяжелые металлы в системе почва-растение-удобрение / М.М. Овчаренко. – М., 1997. – 287 с.
40. Орлов, А.Я. Почвенная экология сосны / А.Я. Орлов, С.П. Кошельков. – М.: Наука, 1971. – 316 с.
41. ОСТ 56-69-83 Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки.
42. Перельман, А. И. Геохимия / А. И. Перельман. – М.: Высшая школа, 1979. – 423 с.
43. Наумов, Г.Б. Химическая эволюция минералообразующих сред и локализация руд на геохимических барьерах // Геохимия. Минералогия / Г.Б. Наумов. – М., 1980.
44. Попова, Л.Ф. Комплексная эколого-химическая оценка и нормирование качества почвенно-растительного покрова городских экосистем (на примере Архангельская., автореф. дисс. ... д-ра биол. наук, спец. 03.02.08 – Экология. – Петрозаводск, 2015. – 35 с.
45. Роде, А.А. Почвоведение: учебник для лесохозяйственных вузов / А.А. Роде, В.Н. Смирнов. – М.: Высшая школа, 1972. – 480 с.
46. Середина, В.П. Резервы калия в почвах Западно-Сибирской равнины / В.П. Середина // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. № 1 (21). – С. 7–21.
47. Смирнов, В.Н. Методика проведения полевых почвенных исследований в лесу для лесохозяйственных целей / В.Н. Смирнов. – Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1958. – 55 с.
48. Смирнов, В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения / В.Н. Смирнов. – Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1968. – 532 с.
49. Смольянинов, И.И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов / И.И. Смольянинов. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 192.
50. Стриад, В. Взаимодействие фульватных комплексов свинца, кадмия, меди и цинка с минералами и почвами / В. Стриад, В. Золотарева // Экол. Кооп. – 1988. – № 1. – С. 53-55.
51. Тюлин, А.Ф. Органо-минеральные коллоиды в почве, их генезис и значение для корневого питания высших растений / А.Ф. Тюлин. – М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 52 с.
52. Тюрин, И.В. Органическое вещество почвы и его роль в плодородии / И.В. Тюрин. – М., 1965. – 319 с.
53. Тюрин, И.В. Вопросы генезиса и плодородия почв / И.В. Тюрин. – М.: Наука, 1966. – 288 с.
54. Химия тяжелых металлов, мышьяка и молибдена в почвах. под ред. Н.Г. Зырина и Л.К. Садовниковой. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. – 208 с.
55. Хрусталева, М.А. Экогеохимия моренных ландшафтов Русской равнины / М.А. Хрусталева. – М.: Техполиграфцентр, 2002. – 315 с.
56. Чертко, Н.К. Геохимия и экология химических элементов: справочное пособие / Н.К. Чертко, Э.Н. Чертко Мн.: Издательский центр БГУ, 2008. – 140 с.
57. Шоба, В.Н. Органо-минеральные системы почв: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук, спец. 03.00.27 – Почвоведение. – Новосибирск, 2001. – 32 с.

ECOGEOCHEMISTRY OF SOILS IN THE CLOSE TO THE RIVER CHANNEL BOTTOMLAND DEVELOPING WHEN MEANDERING

A. V. Isaev, I. I. Mityakova

Keywords: geochemistry of soils, alluvial soil, elemental composition.

An elemental composition of alluvian sod soils (total and moving forms), formed close to the river channel of bottomland in the middle course of the Bolshaya Kokshaga when meandering, is determined. It was determined that the total composition of fresh alluvian sandbanks included 19 constituents, alluvian sod soils – 21 constituents. The highest concentration of constituents is typical for a humic layer. The content of total forms of constituents in the upper 20-cm layer in direct order depends on particles content which are 0.05 mm less ($R^2=0.58-0.92$). It was concluded that the soils located close to the riverbed or the thalweg were of easier particle-size composition and, consequently, of lower content of total and moving forms of constituents, but soils located far from the riverbed or the thalweg were of heavier and larger concentration of constituents. Subtype of soil does not play any crucial role in both the cases. In total, alluvian layer-type raw soils are of minimum concentration of constituents; alluvian sod layer-type soils are of maximum concentration of constituents. Positive geochemical anomalies in the content of cuprum, manganese, phosphorus, zinc, chrome, and nickel are formed in the alluvian sod soils.

УДК 631.46 (470.343)

ПОЧВЫ ЛЕСОПАРКА «ДУБОВАЯ РОЩА»: СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА, РАЗВИТИЕ

Ю. П. Демаков, И. И. Митякова, А. В. Исаев

Отражены результаты почвенно-экологических исследований, проведенных в 13 различных биотопах лесопарка «Дубовая роща», приведено морфологическое описание профилей почв, оценен характер варьирования значений различных физических и химических параметров их состояния, установлены границы их изменчивости и выявлены взаимосвязи между ними. Показано, что на большинстве участков почвы аллювиально-луговые среднегумусные легкоглинистые на карбонатном глинистом аллювии, однако довольно часто встречаются легко- и среднегумусные, а также среднеглинистые аллювиальные псевдоподзолистые. По характеру вертикального изменения величины рН и гидролитической кислотности все почвы относятся к кислотно-щелочному типу. Сделан вывод о том, что наиболее информативными признаками при оценке влияния растительности на состояние почв являются мощность гумусово-аллювиального горизонта, его кислотность, среднее содержание и запасы гумуса в нем. Важную информацию о генезисе почв и их развитии несет также характер изменения содержания гумуса и кислотности в градиенте их вертикального профиля. Отражены результаты рентгенофлуоресцентного анализа почв, позволившего оценить валовое содержание в них 29 химических элементов, основным из которых является кремний; следом за ним идут алюминий и железо. Значительно меньше содержится в почве калия, магния, натрия, кальция, титана, марганца и фосфора. Замыкают ранговый ряд элементов никель, цинк, рубидий, медь и мышьяк. Наиболее тесно с содержанием в почве кремния коррелирует содержание железа, натрия, цинка и меди. С содержанием же в почве алюминия наиболее тесно коррелирует содержание магния, а с потерями при прокаливании, связанными с выгоранием летучих фракций органического вещества, – содержание цинка.

Ключевые слова: пойменные экотопы; почва; физические и химические параметры; генезис; развитие.

Введение

Познанием закономерностей развития почв, которые являются важнейшим компонентом биогеоценозов, во многом определяющим их структурную организацию, продуктивность и закономерности развития, ученые занимаются уже давно и плодотворно [4, 6-10, 17-23, 25, 30, 31, 34, 35, 37-39], однако многие вопросы остаются пока слабо освещенными и часто дискуссионными, что связано с большим разнообразием природно-климатических условий в различных регионах России и Земного шара, обуславливающих специфику протекания биогеоценологических процессов, а также с совершенствованием методов и аппаратуры почвенно-экологических исследований, позволяющих открыть ранее неизученные явления.

Целью нашей работы являлись оценка современного состояния почв в лесопарке «Дубовая роща» и выяснение закономерностей их развития под влиянием природных и антропогенных факторов. Полученные результаты, рассмотренные с позиций биогеоценологии, могут быть не банальными и дать толчок к дальнейшим размышлениям и обобщениям.

Объекты и методика исследования

В качестве объекта исследования был выбран лесопарк «Дубовая роща», расположенный в непосредственной близости от г. Йошкар-Олы в пойменной части большой излучины реки Малая Кокшага (рис. 1).



Рис. 1. Спутниковый снимок лесопарка «Дубовая роща»

Выбор этого объекта, общая площадь которого составляет 150 га, не был случайным и определялся разнообразием породного состава лесных биогеоценозов, часть из которых возникла или была создана искусственно на месте пойменных лугов, выравненностью рельефа и однотипностью почвенно-экологических условий в пределах всей его территории. Средняя дата весеннего половодья приходится на 14 апреля, изменяясь по годам от 30 марта до 29 апреля [11]. Максимум половодья от-

мечается в среднем 17 апреля, изменяясь от 31 марта до 2 мая, а общая его продолжительность варьирует от 3 до 14 дней. Довольно часто река вообще не выходит из границ коренных берегов, т.е. половодья фактически не бывает. Связь между параметрами половодья и запасом воды в почве не выявлена.

Территория лесопарка входит в состав Ветлужско-Унжинской провинции лесной зоны Русской равнины подзоны широколиственных лесов [24], климат которой умеренно-континентальный [1], средняя годовая температура воздуха равна +3,3°C, зимой иногда отмечаются морозы до -46°C, а летом она может подниматься до +38°C. Сумма температур выше +10°C составляет 1900-2200°, а средняя продолжительность периода с температурой воздуха выше 0°C – 208 дней. За год в среднем выпадает 475...550 мм осадков, из которых 54 % (37-70 %) приходится на вегетационный период (май-сентябрь). Гидротермический коэффициент изменяется по годам от 0,3 до 2,7, составляя в среднем 1,1-1,2.

Материал собран в 13 различных биотопах, в каждом из которых, согласно методике биогеоценологических исследований [28, 29], проведено подробное описание растительности, выкопаны почвенные разрезы, сделано полное их морфологическое описание и взяты образцы из разных горизонтов для лабораторных анализов.

Гранулометрический состав почв определяли на лазерном анализаторе размеров частиц Analysette 22 Micro Tecplus. Химический анализ образцов проводили по типовым методикам [2, 26, 33]. Валовое содержание элементов в почве оценивали физическими методами на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400 (PerkinElmer, USA, 2008) и рентгенофлуоресцентном волнодисперсионном спектрометре S8 Tiger (Bruker, Германия), оснащённом рентгеновской трубкой мощностью 4 кВт с родиевым анодом. Взвешивание образцов проводили на электронных весах с точностью до 10^{-5} г.

Обработку цифрового материала провели на ПК с использованием стандартных методов математической статистики [2, 14, 15] и пакетов соответствующих прикладных программ.

Растительность и почвы на объектах исследования

Каждый из 13 выбранных нами объектов имеет свои особенности строения и состояния почв, которые связаны с пространственным расположением фаций, характером развития в них растительности и её хозяйственного использования.

Пробная площадь № 1 заложена на некосимом лугу, подверженном высокой рекреационной нагрузке, расположенном в юго-восточной час-

ти лесного массива. Рельеф в пределах всего участка ровный, травостой густой, состоящий из 52 видов растений, среди которых наиболее обильны манжетка обыкновенная, василек луговой, осока колючковатая, тысячелистник обыкновенный, подмаренник мягкий, овсяница красная, тимopheевка, ежа сборная, герань луговая и клевер средний. Почва аллювиально-луговая легкосуглинистая на карбонатном глинистом аллювии имеет следующее строение:

A_д (0-1 см) – плотная дернина, густо пронизанная корнями трав.

A₁ (1-17 см) – гумусовый горизонт серой окраски, мелкокомковатый, рыхлого сложения, легкосуглинистый (табл. 1), влажный, насыщенный основаниями (табл. 2), густо пронизанный корнями трав и включающий копролиты червей. Переход в следующий горизонт постепенный, но заметен по окраске.

A₁B (17-36 см) – переходный горизонт буровато-серой окраски, комковатый, плотноватого сложения, среднесуглинистый, влажный, включающий мелкие корни растений. Переход в следующий горизонт плавный, но различимый по цвету.

B₁ (36-68 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневой окраски, листовато-комковатой структуры, плотноватого сложения, тяжелосуглинистый, сырой, включающий небольшое количество мелких корней, потеки гумуса и пятна оксида железа. Переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (68-101 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, крупно-комковатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, мокрый, включающий пятна гумуса и оксида железа. Переход в следующий горизонт плавный.

B₃ (101-150 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, крупно-комковатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, мокрый.

Таблица 1

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 1

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 4-15	1,3	22,2	29,2	11,5	16,3	19,5	47,3
A ₁ B 17-36	0,7	29,3	41,1	7,6	10,4	10,9	28,9
B ₁ 36-68	0,1	19,3	35,1	4,7	9,0	31,8	45,5
B ₂ 68-101	0,1	8,3	38,2	6,2	10,4	36,8	53,4
B ₃ 101-150	0,4	26,8	27,7	5,8	9,4	29,9	45,1

Таблица 2

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 1

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	рН		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O мг на 100 г	P ₂ O ₅ мг на 100 г
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A ₁ 4-15	5,92	4,30	8,58	26,4	75,5	3,67	3,00	следы
A ₁ B 17-36	5,86	3,63	7,18	8,0	52,7	1,01	2,00	следы
B ₁ 36-68	5,95	3,72	7,09	24,0	77,2	0,46	2,75	следы
B ₂ 68-101	6,8	5,40	1,93	38,0	95,2	0,34	2,75	13,50
B ₃ 101-150	8,53	7,49	0,61	31,2	98,1	0,05	4,00	7,15

Примечание: *здесь и далее: ГК – гидролитическая кислотность, СОО – сумма обменных оснований, СНО – степень насыщенности почвы основаниями.

Пробная площадь № 2 заложена на сыром лугу в понижении, при-
мыкающем с севера к культурам лиственницы сибирской и берегу реки
Малая Кокшага. Травостой густой, состоящий из лугового разнотравья,
в котором наиболее обильны лютик золотистый, герань луговая, гравил-
лат речной, лисохвост луговой и цикорий обыкновенный (рис. 2). Почва
аллювиально-луговая легкоглинистая глееватая на глинистом аллювии
имеет следующее строение:

A_д (0-1 см) – плотная дернина, густо пронизанная корнями трав.

A₁ (1-10 см) – гумусовый горизонт серой окраски, среднеорехова-
той структуры, плотноватого сложения, легкоглинистый (табл. 3), све-
жий, имеющий кислую реакцию (табл. 4), густо пронизан корнями трав.
Переход в следующий горизонт заметен по плотности.

A₁B (10-23 см) – переходный горизонт коричнево-серой окраски,
комковатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, влаж-
новатый, насыщенный корнями растений, имеющий включения древес-
ного угля и пятна Fe₂O₃. Переход в следующий горизонт резкий (рис. 3).

B₁ (23-51 см) – иллювиальный горизонт серо-коричневой окраски,
комковатой структуры, плотного сложения, легкоглинистый, влажнова-
тый с пятнами оглеения. Переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (51-70 см) – иллювиальный горизонт светло-коричневой окраски,
бесструктурный, плотного сложения, легкоглинистый, влажный, вклю-
чающий частицы древесного угля и пятна оглеения. Переход в следую-
щий горизонт заметный.

B₂C (70-97 см) – переходный горизонт коричневой окраски, бес-
структурный, плотного сложения, легкоглинистый, влажный, вклю-
чающий частицы древесного угля и пятна закиси железа. Переход в сле-
дующий горизонт заметный.

С (97-120 см) – материнская почвообразующая порода коричневой окраски, бесструктурная, плотного сложения, легкоглинистая, влажная, включает частицы древесного угля и пятна оглеения.



Рис. 2. Травостой на пробной площади № 2

Таблица 3

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 2

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 1-10	0,7	1,0	27,0	20,8	13,4	37,1	71,3
A ₁ B 10-23	5,6	6,2	40,7	0,3	12,2	35,0	47,5
B ₁ 23-51	2,0	4,3	21,7	4,3	27,6	40,1	72,0
B ₂ 51-70	1,0	5,1	17,5	5,2	23,2	48,0	76,4
B ₂ C 70-97	1,5	9,8	34,2	4,6	6,1	43,8	54,5
C 97-120	1,3	15,0	24,5	13,9	7,2	38,1	59,2

Таблица 4

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 2

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	pH		ГК	COO	CHO, %	Гумус, %	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г	мг на 100 г				
A ₁ 1-10	5,31	4,15	12,0	42,0	77,8	6,03	5,0	2,0
A ₁ B 10-23	5,01	3,59	18,1	37,2	60,1	6,02	5,0	0,2
B ₁ 23-51	4,90	3,19	20,5	33,2	61,8	1,27	3,5	следы
B ₂ 51-70	5,02	3,41	15,5	47,6	75,4	0,72	5,0	следы
B ₂ C 70-97	5,85	4,43	8,8	58,0	71,5	1,22	5,0	0,6
C 97-120	6,36	4,74	6,4	43,6	87,2	0,38	5,0	6,0



Рис. 3. Почвенный разрез на пробной площади № 2

Пробная площадь № 3 заложена на сенокосном лугу, расположенном между старицей реки и руслом пересыхающего летом ручья в центральной части лесного массива. Рельеф в пределах всего участка ровный. Травостой густой, состоящий из 41 вида растений, среди которых наиболее обильны лютик едкий и золотистый, одуванчик лекарственный, василек луговой, тысячелистник обыкновенный, клевер луговой, герань луговая, гравилат речной, лисохвост луговой, вероника длиннолистная и щавель кислый. Почва аллювиально-луговая среднесуглинистая на глинистом аллювии имеет следующее строение:

A_d (0-1 см) – плотная дернина, густо пронизанная корнями трав.

A_1' (1-27 см) – гумусовый горизонт серо-бурой окраски, мелкокомковатой структуры, уплотненного сложения, легкосуглинистый (табл. 5), свежий, насыщенный основаниями (табл. 6), пронизанный корнями трав. Переход в следующий горизонт заметный по окраске.

A_1'' (27-41 см) – гумусовый горизонт темно-серой окраски, среднекомковатой структуры, уплотненного сложения, среднесуглинистый, влажный, содержащий корни трав. Переход в следующий горизонт заметный по окраске.

Таблица 5

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 3

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ ' 1-27	0,1	7,4	24,9	15,0	19,3	33,3	67,6
A ₁ '' 24-41	0,1	15,2	30,8	7,7	15,3	30,9	53,9
A ₁ B 41-70	0,1	20,7	26,3	6,9	9,1	36,9	52,9
B ₁ 70-105	0,1	21,4	32,9	5,0	9,5	31,1	45,6
B ₂ 105-150	2,6	36,8	20,7	4,5	8,6	26,8	39,9

Таблица 6

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 3

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	рН		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г				мг на 100 г	
A ₁ ' 1-27	6,09	5,08	6,39	31,2	83,0	6,85	20,60	17,80
A ₁ '' 24-41	6,50	5,09	4,90	28,4	85,3	3,31	14,00	17,80
A ₁ B 41-70	6,84	5,10	2,45	29,2	92,3	0,78	17,20	19,60
B ₁ 70-105	6,93	5,03	2,01	30,4	93,8	0,74	17,20	28,60
B ₂ 105-150	6,92	5,21	2,45	24,0	90,7	не опр.	22,00	30,30

AB (41-70 см) – переходный горизонт буро-коричневой окраски, листовато-комковатой структуры, уплотненного сложения, тяжелосуглинистый, влажный, включающий потеки гумуса и небольшое количество корней. Переход в следующий горизонт плавный.

B₁ (70-105 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски с бурыми пятнами, комковато-листоватой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный, включающий потеки гумуса и небольшое количество корней. Переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (105-150 см) – иллювиальный горизонт желто-коричневой окраски, комковато-листоватой структуры, плотного сложения, глинистый, влажный, включающий потеки гумуса.

Пробная площадь № 4 заложена на сенокосном лугу, расположенном в северной части лесного массива в непосредственной близости от реки. Рельеф в пределах всего участка ровный, травостой густой, состоящий из 66 видов растений, среди которых наиболее обильны манжетка обыкновенная, тысячелистник обыкновенный, душистый колосок, василек луговой, земляника зеленая, клевер луговой, лютик едкий и золотистый, подорожник ланцетовидный, ежа сборная и нивяник обыкновенный.

новенный. Почва аллювиально-луговая легкоглинистая на карбонатном глинистом аллювии. Профиль имеет следующее строение:

A₁ (1-20 см) – гумусовый горизонт темно-бурой окраски, мелкозернистой структуры, рыхлого сложения, среднесуглинистый (табл. 7), свежий, насыщенный основаниями (табл. 8) и густо пронизанный корнями растений. Переход в следующий горизонт плавный.

A₁A₂ (20-34 см) – переходный горизонт светло-серой окраски со стальным оттенком, плитчатой структуры, рыхлого сложения, легкосуглинистый, свежий, включающий мелкие корни, потеки гумуса, а также пятна SiO₂ и Fe₂O₃. Переход в следующий горизонт заметен по окраске.

Таблица 7

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 4

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 2-17	0,9	8,3	35,1	4,5	33,3	17,9	55,7
A ₁ A ₂ 20-30	0,3	0,5	53,3	15,7	8,0	22,2	45,9
A ₂ B 34-44	0,3	7,9	37,8	10,6	13,5	29,9	54,0
B ₁ 60-70	0,3	11,1	27,2	10,3	9,8	41,3	61,4
B ₂ 80-90	0,2	15,9	30,1	6,3	9,9	37,6	53,8
B ₃ 125-135	0,6	20,7	33,8	1,1	11,9	31,9	44,9
C 180-190	1,6	30,6	28,1	5,4	4,8	29,5	39,7

Таблица 8

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 4

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	pH		ГК	COO	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г	мг на 100 г			мг на 100 г	
A ₁ 2-17	5,65	4,35	9,98	36,0	78,3	3,62	20,75	3,25
A ₁ A ₂ 20-30	5,67	3,51	10,1	30,0	74,9	1,24	7,25	следы
A ₂ B 34-44	5,58	3,39	11,7	36,0	75,5	1,03	18,50	следы
B ₁ 60-70	5,59	5,51	11,0	28,0	98,2	0,87	27,50	следы
B ₂ 80-90	5,93	4,05	4,99	30,0	85,7	не опр.	29,75	9,00
B ₃ 125-135	7,06	4,72	1,70	26,0	93,9	не опр.	21,88	23,75
C 180-190	8,22	7,13	0,50	28,0	98,2	не опр.	16,25	28,25

A₂B (34-55 см) – переходный горизонт буровато-коричневой окраски, плитчатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый,

свежий, включающий мелкие корни, потеки гумуса и пятна Fe_2O_3 . Переход в следующий горизонт размытый.

B_1 (55-80 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, крупноореховатой призматической структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, свежий, включающий единичные мелкие корни, слабые потеки гумуса и небольшие пятна Fe_2O_3 . Переход в следующий горизонт плавный.

B_2 (80-124 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневой окраски, призматической структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный, включающий потеки гумуса. Переход в следующий горизонт плавный.

B_3 (124-150 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, призматической структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, влажный, включающий слабые гумусовые потеки. Переход в следующий горизонт плавный.

C (150-190 см) – материнская порода коричневой окраски, призматической структуры, плотного сложения, легкоглинистая, влажная, включающая слабые потеки гумуса.

Пробная площадь № 5 заложена на пахотных землях ГУП «Овощевод», расположенных в восточной части лесопарка между автомагистралью и осушительным каналом (рис. 4), созданным в 1970 году. До этого времени участок был заболочен и в хозяйственных целях практически не использовался. До 1999 года на участке возделывали различные сельскохозяйственные культуры, а затем забросили и превратили в сенокосные угодья. Рельеф в пределах всего участка ровный. Почва иллювиально-луговая легкоглинистая на карбонатном глинистом аллювии, слабо дифференцирована на генетические горизонты. Глубина почвенного разреза составляет 100 см и имеет следующее строение:

$A_{\text{пах}}$ (0-20 см) – пахотный гумусовый горизонт буровато-коричневой окраски, среднекомковатой структуры, рыхловатого сложения, среднесуглинистый (табл. 9), свежий, сильно насыщен основаниями (табл. 10) и густо пронизан корнями растений. Переход в следующий горизонт размытый.

$A_{\text{под}}$ (20-30 см) – подпахотный гумусовый горизонт буровато-коричневой окраски, мелкокомковатой структуры, уплотненного сложения, среднесуглинистый, свежий, пронизанный мелкими и средними корнями. Переход в следующий горизонт плавный.

B_1 (30-70 см) – иллювиальный горизонт неоднородно-буровой окраски, комковатой структуры, плотноватого сложения, среднесуглини-

стый, свежий, имеющий включения гумуса, Fe_2O_3 и корней растений. Переход в следующий горизонт хорошо заметен по окраске.

BC (70-100 см) – материнская порода сизоватой окраски, средне-крупнокомковатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистая, свежая, имеющая включения Fe_2O_3 и корней растений.



Рис. 4. Общий вид лугового фитоценоза в месте закладки пробной площади № 5

Таблица 9

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 5

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A _{пах.} 0-20	2,4	10,3	27,1	19,6	13,1	27,5	60,2
A _{под.} 20-30	2,0	5,4	32,2	18,8	17,3	24,3	60,4
B ₁ 30-70	1,5	7,6	22,7	4,2	26,1	37,9	68,2
BC 70-100	0,5	9,7	20,5	13,9	18,1	37,3	69,3

Таблица 10

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 5

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	pH		ГК	COO	СНО,	Гумус,	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г		%	%	мг на 100 г	
A _{пах.} 0-20	7,25	5,95	2,90	33,0	91,9	3,21	28,63	25,63
A _{под.} 20-30	7,39	6,13	2,48	32,0	92,7	3,21	21,88	16,50
B ₁ 30-70	7,08	5,98	2,70	53,0	95,1	3,50	10,07	1,38
BC 70-100	7,82	5,90	1,30	37,0	96,7	1,26	14,57	16,75

Пробная площадь № 6 расположена между руслом реки М. Кокшага и осушительным каналом в северной части лесопарка на пахотных землях (рис. 5). До 1970 года участок был заболочен и в хозяйственных целях практически не использовался. Рельеф в пределах всего участка ровный. Почва аллювиально-луговая легкоглинистая на глинстом аллювии имеет следующее строение:

$A_{\text{пах}}$ (1-25 см) – пахотный горизонт серой окраски, комковатой структуры, плотноватого сложения, легкоглинистый (табл. 11), влажный, сильно насыщенный основаниями (табл. 12), пронизанный корнями растений. Переход в следующий горизонт плавный.

$A_{\text{под}}$ (25-32 см) – подпахотный горизонт буровато-серой окраски, призматической структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный, включающий корневины и пятна оглеения. Переход в следующий горизонт плавный.

B_1 (32-53 см) – иллювиальный горизонт сизовато-буроватой окраски, мелкокомковатой ореховатой структуры, плотноватого сложения, среднесуглинистый, влажный, включающий пятна гумуса и оксида железа. Переход в следующий горизонт постепенный по окраске.

B_2 (53-76 см) – иллювиальный горизонт коричнево-сизоватой окраски, мелкоореховатой призматической структуры, плотноватого сложения, песчано-суглинистый, влажный, включающий пятна Fe_2O_3 и FeO . Переход в следующий горизонт заметен по окраске.



Рис. 5. Общий вид угодья в месте закладки пробной площади № 6

Таблица 11

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 6

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A _{пах} 1-25	8,2	13,8	19,2	18,4	10,3	30,1	58,8
A _{под} 25-32	7,7	23,6	20,8	7,2	9,9	30,8	47,9
B ₁ 32-53	11,6	11,8	31,0	5,8	10,5	29,3	45,6
B ₂ 53-76	6,9	53,7	8,3	4,5	15,2	11,4	31,1
B ₃ 76-98	2,4	11,4	37,6	6,2	10,2	32,2	48,6
C 98-120	2,6	9,4	32,8	7,4	9,9	37,9	55,2

Таблица 12

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 6

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	рН		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O мг на 100 г	P ₂ O ₅ мг на 100 г
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A _{пах} 1-25	7,22	6,31	1,74	58,0	97,1	1,31	10,0	следы
A _{под} 25-32	7,31	6,37	1,74	51,6	96,7	1,29	10,0	8,0
B ₁ 32-53	7,18	6,28	2,6	48,0	94,9	2,72	10,0	8,0
B ₂ 53-76	6,97	6,19	18,6	32,0	63,2	2,53	4,0	6,0
B ₃ 76-98	7,12	6,11	4,0	56,8	93,4	1,47	5,0	8,0
C 98-120	7,15	6,04	3,8	60,0	94,0	1,74	5,0	8,0

B₃ (76-98 см) – иллювиальный горизонт неоднородной сизовато-коричнево-ржавой окраски, комковатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, сырой, включающий пятна Fe₂O₃ и FeO. Переход в следующий горизонт замечен по окраске.

C (98-120 см) – материнская порода, буро-серой окраски, бесструктурная, плотного сложения, тяжелосуглинистая, мокрая.

Пробная площадь № 7 заложена в чистых культурах лиственницы сибирской (рис. 6), созданных в 1959 году на лугу, расположенном внутри лесного массива рядом с пробной площадью № 1. Рельеф в пределах участка, размер которого 1,2 га, ровный. Запас древостоя составляет 325 м³/га, полнота 0,9, средняя высота деревьев 21,5 м, средний диаметр 19,2 см. Подрост на участке, состоящий из липы сердцевидной и вяза гладкого, обилен и достигает высоты 4 м. Подлесок густой и представлен в основном черемухой птичьей, рябиной обыкновенной, малиной лесной, жимолостью обыкновенной и смородиной колосистой высотой от 0,8 до 2,5 м. Травяной покров хорошо развит и состоит из 29 видов растений, наиболее обильны из которых крапива двудомная, гра-

вилат речной, будра плющевидная и пырейник собачий. Почва аллювиально-луговая легкосуглинистая на карбонатном глинистом аллювии имеет следующее строение:

A_0 (0-1 см) – лесная подстилка типа муть бурого цвета, влажная.

A_1' (1-22 см) – гумусовый горизонт коричневато-серой окраски, зернисто-ореховатой структуры, рыхлого сложения, суглинистый (табл. 13), влажный, густо пронизан корнями растений, насыщен основаниями (табл. 14). Переход в следующий горизонт постепенный и проявляется по изменению плотности.

A_1'' (22-37 см) – гумусовый горизонт коричневато-серой окраски, ореховатой структуры, плотноватого сложения, тяжелосуглинистый, влажный, характеризующийся обилием корней. Переход в следующий горизонт заметный по окраске.

B (37-68 см) – иллювиальный горизонт темно-бурой окраски, среднеореховатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, влажный, включающий многочисленные корни растений и потеки гумуса по трещинам и порам. Переход в следующий горизонт плавный.

BC (68-120 см) – горизонт неоднородно-коричневой окраски, крупноореховатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, сырой, с наличием корней, потеков гумуса и пятен оглеения.



Рис. 6. Общий вид культуры лиственницы сибирской на пробной площади № 7

Таблица 13

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 7

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ ' 1-22	0,5	14,6	30,5	10,7	18,5	25,2	54,3
A ₁ '' 22-37	0,1	16,0	32,2	8,9	15,7	27,1	51,7
B 37-68	0,1	8,3	35,1	4,4	10,6	41,5	56,5
BC 68-120	0,1	17,1	34,0	7,0	9,4	32,4	48,8

Таблица 14

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 7

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	pH		ГК	COO	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г				мг на 100 г	
A ₁ ' 1-22	6,00	4,52	8,14	26,4	76,4	5,60	3,00	5,70
A ₁ '' 22-37	6,20	4,41	7,26	26,0	78,2	1,29	2,50	5,30
B 37-68	7,45	6,50	1,14	34,4	96,8	0,64	2,75	5,70
BC 68-120	8,02	6,90	0,70	30,2	97,7	0,23	2,75	11,43

Пробная площадь № 8 заложена в чистых культурах лиственницы сибирской, созданных в 1959 году на лугу, примыкающем к берегу реки М. Кокшага и пробной площади № 2. Рельеф в пределах всего участка ровный. Древостой по своим параметрам такой же, как на пробной площади № 7. Из подроста на участке сформировался второй ярус древостоя, состоящий из липы сердцевидной и вяза гладкого. Подлесок густой и представлен в основном черемухой птичьей, рябиной обыкновенной, малиной лесной, жимолостью обыкновенной и смородиной колючей. Травяной покров из-за затенения скудный и состоит из крапивы двудомной, будры плющевидной и сныти. Почва аллювиально-дерновая легкоглинистая на глинистом аллювии. Профиль имеет следующее строение:

A₀ (0-1 см) – бурая влажная лесная подстилка типа муль.

A₁' (1-22 см) – гумусовый горизонт буровато-серой окраски, мелкокомковатой структуры, уплотненного сложения, легкоглинистый (табл. 15), свежий, насыщенный основаниями (табл. 16), пронизанный корнями растений и ходами дождевых червей. Переход в следующий горизонт плавный.

A₁'' (22-37 см) – гумусовый горизонт серовато-бурой окраски, мелкопывелатой структуры, уплотненного сложения, среднесуглинистый, влажноватый с потеками гумуса по трещинам и порам, пронизан-

ный корнями растений и ходами дождевых червей. Переход в следующий горизонт плавный.

A₁B (37-49 см) – переходный горизонт бурой окраски, среднекомковатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажноватый с включениями корней, червороин и наличием подтеков гумуса. Переход в следующий горизонт плавный.

Таблица 15

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 8

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ ' 1-22	0,1	2,7	27,0	20,2	33,2	16,8	70,2
A ₁ '' 22-37	0,1	5,0	40,3	8,0	30,0	16,6	54,6
A ₁ B 37-49	0,6	0,2	33,1	18,7	26,7	20,7	66,1
B ₁ 49-80	1,9	4,4	21,6	21,6	15,9	34,6	72,1
B ₂ 80-101	0,7	5,5	13,8	27,1	17,6	35,3	80,0
B ₃ 101-125	0,2	3,4	17,0	26,1	10,4	42,9	79,4

Таблица 16

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 8

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	pH		ГК	COO	CHO, %	Гумус, %	K ₂ O мг на 100 г	P ₂ O ₅ мг на 100 г
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A ₁ ' 1-22	5,77	4,66	8,35	49,6	85,6	8,46	10,0	4,0
A ₁ '' 22-37	5,68	4,37	7,7	49,6	85,6	3,74	5,0	2,0
A ₁ B 37-49	5,11	3,55	15,7	39,6	89,7	2,99	4,0	3,0
B ₁ 49-80	4,80	3,28	21,4	32,8	60,5	1,86	4,0	следы
B ₂ 80-101	4,80	3,23	19,7	30,8	61,0	0,93	5,0	следы
B ₃ 101-125	4,92	3,47	19,5	52,8	66,2	0,97	5,0	0,2

B₁ (49-80 см) – иллювиальный горизонт коричнево-бурой окраски, средне-мелкокомковатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажноватый с включениями корней, червороин и наличием подтеков гумуса. Переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (80-101 см) – иллювиальный горизонт сизовато-коричневой окраски, среднекомковатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный с наличием пятен оглеения. Переход в следующий горизонт плавный.

B₃ (101-125 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, крупноореховатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, влажный с потеками гумуса и дендритами.

Пробная площадь № 9 заложена в чистых культурах тополя бальзамического, созданных в 1951 году на лугу, расположенном внутри лесного массива рядом с пробной площадью № 7. В настоящее время насаждение деградировано в результате высокой рекреационной нагрузки. Подрост и подлесок на участке отсутствуют. Травяной покров редкий, состоящий из вербейника монетного, лютика едкого, пырея ползучего, одуванчика лекарственного, будры плющевидной. Рельеф в пределах участка, размер которого составляет всего 0,2 га, ровный. Почва аллювиально-луговая легкосуглинистая на глинистом аллювии имеет следующее строение:

A_0 (0-1 см) – маломощная слаборазложившаяся лесная подстилка бурой окраски из опавших листьев.

A_1 (1-29 см) – гумусовый горизонт серой окраски, среднекомковатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый (табл. 17), свежий, насыщенный обменными основаниями (табл. 18), густо пронизанный корнями растений. Переход в следующий горизонт заметен по окраске.

A_1B (29-55 см) – переходный горизонт буро-коричневой окраски, комковато-листоватой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, свежий, пронизанный корнями. Переход в следующий горизонт плавный.

B_1 (55-83 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, комковато-листоватой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, свежий, включающий корни и потеки гумуса. Переход в следующий горизонт плавный.

B_2 (83-144 см) – иллювиальный горизонт буро-коричневой окраски, листовато-призматической структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, свежий, включающий вертикальные корни и потеки гумуса. Переход в следующий горизонт плавный.

BC (144-150 см) – переходный горизонт коричневой окраски, комковато-листоватой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, свежий, включающий потеки гумуса, а также пятна Fe_2O_3 и Al_2O_3 .

Таблица 17

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 9

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A_1 1-29	2,8	13,4	26,4	9,7	20,2	27,5	57,4
A_1B 29-55	2,0	14,8	36,2	8,3	11,6	27,1	47,0
B_1 55-83	2,5	17,3	32,7	3,5	8,7	35,3	47,5
B_2 83-144	2,5	23,1	32,1	3,4	8,7	30,2	42,3
BC 144-150	0,8	21,8	34,9	3,9	9,8	28,8	42,5

Таблица 18

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 9

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	рН		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O мг на 100 г	P ₂ O ₅ мг на 100 г
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A ₁ 1-29	6,54	4,45	5,16	34,4	87,0	7,84	29,40	23,20
A ₁ B 29-55	6,76	5,28	2,45	29,0	92,2	2,38	19,10	8,03
B ₁ 55-83	7,09	5,62	1,93	27,2	93,4	0,93	18,70	8,90
B ₂ 83-144	7,02	5,58	1,66	25,4	93,9	не опр.	18,70	23,20
BC 144-150	7,12	5,80	1,58	22,4	93,4	не опр.	20,60	35,60

Пробная площадь № 10 заложена в чистых культурах тополя бальзамического (рис. 7), созданных в 1951 году на лугу, расположенном на берегу р. Малая Кокшага рядом с пробной площадью № 4 на лугу. Бонитет древостоя I^a, полнота 1,0, средняя высота 32 м, средний диаметр 24 см. Подрост обильный, состоящий из липы, дуба и вяза. Подлесок редкий, представленный рябиной и жимолостью обыкновенной. Травяной покров редкий, состоящий из вербейника монетного, подмаренника мягкого, ландыша, звездчатки длиннолистной, фиалки собачьей, сныти.



Рис. 7. Летний и осенний снимки культур тополя на пробной площади № 10

Рельеф в пределах участка, размер которого составляет всего 0,2 га, ровный. Почва аллювиально-слабоподзолистая тяжелосуглинистая на карбонатном глинистом аллювии. Почвенный разрез, глубина которого составляет 210 см, имеет следующее строение:

A₀ (0-1 см) – лесная однослойная подстилка типа муть, состоящая из хорошо разложившихся листьев деревьев, кустарников и трав.

A₁ (1-30 см) – гумусовый горизонт темно-серой окраски, среднезернистый, рыхлого сложения, свежий, среднесуглинистый (табл. 19), насыщен гумусными копролитами и основаниями (табл. 20), пронизан корнями растений. Переход в следующий горизонт постепенный.

Таблица 19

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 10

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 5-30	0,9	16,4	39,3	4,3	17,4	21,7	43,4
A ₁ B 32-42	0,5	19,9	38,6	7,9	12,1	21,0	41,0
B ₁ 50-60	0,7	21,8	36,0	2,8	4,7	34,0	41,5
B ₂ 70-80	2,5	31,6	23,8	3,2	6,1	32,8	42,1
B ₃ 95-134	0,8	21,9	31,2	3,2	10,4	32,5	46,1
BC 134-170	0,5	19,6	35,7	4,9	8,6	30,7	44,2
C 210-230	0,4	27,0	31,7	2,8	5,7	32,4	40,9

Таблица 20

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 10

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	рН		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г				мг на 100 г	
A ₁ 5-30	6,16	4,89	6,50	31,0	82,3	4,36	20,75	1,13
A ₁ B 32-42	5,82	4,20	6,98	22,0	75,9	1,58	11,75	следы
B ₁ 50-60	6,07	3,98	7,48	30,0	80,0	0,77	24,13	отсут.
B ₂ 70-80	6,41	4,70	2,90	26,0	89,9	0,34	17,38	3,25
B ₃ 95-134	7,01	5,01	3,50	38,0	93,8	не опр.	27,50	3,05
BC 134-170	8,35	7,14	0,99	40,0	97,6	не опр.	6,13	следы
C 210-230	8,10	7,29	1,50	40,0	96,4	не опр.	5,00	отсут.

A₁B (30-43 см) – переходный горизонт стальной окраски, листоватой структуры, плотноватого сложения, среднесуглинистый, свежий, имеющий включения пятен SiO₂, гумуса и корневин. Переход в следующий горизонт плавный.

B₁ (43-63 см) – иллювиальный среднесуглинистый горизонт буровато-коричневой окраски и среднеореховатой структуры, плотного сложения, свежий, имеющий включения гумуса, присыпки SiO₂ и вертикальных корней. Переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (63-95 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневой окраски, мелкопризматической структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный, с потеками гумуса и наличием мелких и средних корней. Переход в следующий горизонт размытый.

B₃ (95-134 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневой окраски, призматической структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный, с подтеками гумуса, CaCO₃ и наличием мелких корней. Переход в следующий горизонт плавный.

BC (134-170 см) – переходный горизонт охристо-коричневой окраски, плитчатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, влажный, включающий небольшие пятна Fe₂O₃ и CaCO₃. Переход в следующий горизонт размытый.

C (170-210 см) – материнская порода охристо-коричневой окраски, плитчатой структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистая, влажная, имеющая включения Fe₂O₃ и CaCO₃.

Пробная площадь № 11 заложена в фации, расположенной недалеко от пробной площади № 9 в непосредственной близости от опушки лесного массива возле русла ручья, прекратившего свое существование в 1970 году после строительства осушительного канала. На пробной площади в настоящее время произрастает 65-летний древостой естественного происхождения, имеющий состав 7Ос1Д1В1П, полноту 0,7, среднюю высоту деревьев 18,5 м, средний диаметр 18,6 см. Подрост редкий из липы и пихты сибирской. Подлесок средней густоты, состоящий из рябины и жимолости обыкновенной. Травяной покров средней густоты, в котором доминирует сныть обыкновенная. Высокую встречаемость имеют крапива, борец северный, копытень европейский, будра, хвощ лесной. Рельеф в пределах всего участка, размер которого 1,4 га, ровный. Почва пойменная дерновая аллювиально-лесная, среднесуглинистая на карбонатном тяжелосуглинистом аллювии имеет следующее строение:

A₀ (0-3 см) – лесная однослойная подстилка типа муть, состоящая из хорошо разложившихся листьев деревьев, кустарников и трав.

A₁ (3-48 см) – гумусовый горизонт темно-серой окраски с буроватым оттенком, зернистый, рыхлого сложения, легкосуглинистый (табл. 21), свежий, насыщенный основаниями (табл. 22) и пронизанный корнями растений. Переход в следующий горизонт четко различается по цвету.

Таблица 21

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 11

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 5-30	0,8	8,1	19,4	16,5	20,2	35,0	71,7
A ₁ B 45-55	1,7	8,1	33,3	4,7	15,5	36,7	56,9
B ₁ 50-70	2,1	30,4	23,8	4,4	5,5	33,8	43,7
B ₂ 86-96	1,3	2,4	57,0	3,6	14,0	21,7	39,3

Таблица 22

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 11

Горизонт, глубина, см	Значения показателей*							
	pH		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O мг на 100 г	P ₂ O ₅ мг на 100 г
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A ₁ 5-30	7,07	6,07	5,09	52,0	91,1	6,65	13,44	5,00
A ₁ B 45-55	7,47	6,17	1,49	38,0	96,2	4,04	20,75	11,50
B ₁ 50-70	7,42	6,70	2,30	30,0	72,7	0,39	14,00	23,75
B ₂ 86-96	7,65	6,43	1,89	32,0	94,4	0,19	23,00	23,0

A₁B (48-62 см) – переходный горизонт светло-серой окраски, зернистый, плотноватого сложения, легкосуглинистый, сырой, со следами оглеения и пронизанный мелкими корнями растений. Переход в следующий горизонт постепенный, но заметный по цвету и плотности.

B₁ (50-70 см) – иллювиальный горизонт светло-буровой окраски, призматической структуры, плотного сложения, легкосуглинистый, сырой, содержащий мелкие корни растений, переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (70-130 см) – иллювиальный горизонт светло-буровой окраски, призматической структуры, плотного сложения, легкосуглинистый, сырой, переход в следующий горизонт постепенный.

Пробная площадь № 12 заложена в смешанном разновозрастном древостое естественного происхождения, наиболее приближенном по своим параметрам к типичному для данных лесорастительных условий (рис. 8) и находящемуся рядом с пробной площадью № 9. Его состав 4Д4П2Ос+Лп, полнота 0,7, класс бонитета III. Подрост состоит из липы сердцевидной, вяза гладкого и пихты сибирской, а подлесок – из бересклета бородавчатого, рябины и черемухи птичьей. Рельеф в пределах всего участка ровный. Живой напочвенный покров средней густоты и представлен купеной лекарственной, ландышем майским, медуницей, будрой плющевидной и снытью.

Почва аллювиально-дерновая псевдоподзолистая среднеглинистая на карбонатном глинистом аллювии имеет следующее строение:

A₀ (0-4 см) – рыхлая однослойная лесная подстилка типа муль, состоящая из опада листьев и хвои.

A₁ (4-16 см) – гумусовый горизонт серой окраски, мелкоореховатой структуры, рыхлого сложения, среднеглинистый (табл. 23), свежий, насыщенный основаниями (табл. 24), пронизанный корнями и ходами дождевых червей. Переход в следующий горизонт заметен по окраске.



Рис. 8. Зимний вид древостоя на пробной площади № 12

Таблица 23

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 12

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 2-10	1,3	4,4	23,2	24,2	31,8	15,1	71,1
A ₂ 15-30	0,9	19,1	42,1	6,9	21,1	9,9	37,9
A ₂ B 30-49	0,2	17,0	41,2	16,4	7,9	17,3	41,6
B ₁ 49-75	0,1	15,1	21,4	16,7	6,2	40,5	63,4
B ₂ 75-105	0,1	17,0	35,3	4,8	20,7	22,1	47,6
B ₃ 105-125	0,8	19,0	36,6	4,3	7,0	32,3	43,6

Таблица 24

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 12

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	pH		ГК	COO	CHO, %	Гумус, %	K ₂ O	P ₂ O ₅
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A ₁ 2-10	5,84	4,84	8,0	44,0	84,6	5,89	10,0	5,0
A ₂ 15-30	5,09	3,36	17,6	16,8	34,4	0,64	0,2	0,1
A ₂ B 30-49	5,03	3,80	11,8	23,6	35,4	0,62	3,5	5,0
B ₁ 49-75	6,02	4,57	7,65	46,8	72,6	0,22	5,0	4,0
B ₂ 75-105	7,78	6,92	1,74	32,4	94,9	0,19	3,5	5,0
B ₃ 105-125	7,96	7,04	1,6	32,7	95,3	0,31	5,0	8,0

A₂ (16-35 см) – гумусовый горизонт серо-палевой окраски, пылеватого-комковатой структуры, рыхлого сложения, среднесуглинистый, влажноватый, включающий корни растений, червораины и пятна закиси железа. Переход в следующий горизонт плавный.

A₂B (35-52 см) – переходный горизонт сизовато-буроватой окраски, крупноореховатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, влажный, включающий корневины. Переход в следующий горизонт хорошо выражен.

B₁ (52-86 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневатой окраски, крупноореховато-листоватой структуры, плотного сложения, тяжелоуглинистый, влажный, включающий потеки гумуса и пятна оксида железа. Переход в следующий горизонт плавный.

B₂ (86-108 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, крупноореховато-листоватой структуры, плотного сложения, тяжело суглинистый, влажный, включающий пятна оглеения и карбоната кальция. Переход в следующий горизонт плавный.

B₃ (108-131 см) – иллювиальный горизонт коричневой окраски, бесструктурный, плотного сложения, тяжелоуглинистый, влажный, включающий потеки гумуса по полостям корней и пятна карбоната кальция.

Пробная площадь № 13 заложена в смешанном и разновозрастном древостое естественного происхождения, наиболее приближенном по своим параметрам к сукцессионно зрелому для данных лесорастительных условий, расположенном рядом с пробной площадью № 4. Состав древостоя 5ДЗП2Лп+Ос, возраст дуба более 150 лет, остальных пород 60-80, бонитет 2, полнота 0,7. Подрост состоит из липы, пихты и дуба. Подлесок средней густоты, в состав которого входят рябина, лещина, бересклет и жимолость. Рельеф в пределах всего участка, размер которого составляет 5,3 га, ровный. Травяной покров густой, состоящий из сныти, медуницы, ландыша, звездчатки длиннолистной, воронца колосистого, вороньего глаза, копытеня европейского, фиалки удивительной, чины лесной. Почва пойменная аллювиальная псевдоподзолистая среднесуглинистая на карбонатном глинистом аллювии имеет следующее строение:

A₀ (0-5 см) – маломощная однослойная лесная подстилка типа муль коричнево-буроватого цвета, влажная, состоящая из прошлогоднего опада листьев деревьев, кустарников и трав.

A₁ (5-19 см) – гумусовый горизонт буровато-серой окраски, мелкозернистой структуры, рыхлого сложения, среднесуглинистый (табл. 25), влажноватый, насыщенный основаниями (табл. 26), густо пронизанный

корнями растений, включающий копролиты, частицы древесного угля и ходы дождевых червей. Переход в следующий горизонт четко заметен по окраске.

A₁A₂ (19-39 см) – переходный горизонт сизовато-белесой окраски, мелкокомковатой призматической структуры, плотного сложения, легкосуглинистый, свежий, включающий корни растений, охристые пятна SiO₂ и Fe₂O₃. Переход в следующий горизонт плавный.

A₂B (39-54 см) – переходный горизонт неоднородно буровато-светло-коричневой окраски, среднеореховатой структуры, плотного сложения, среднесуглинистый, свежий, включающий отдельные вертикальные корни, потеки гумуса, пятна SiO₂, Al₂O₃ и Fe₂O₃. Переход в следующий горизонт плавный.

B₁ (54-80 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневой окраски, комковато-призматической структуры, плотного сложения, тяжело-суглинистый, влажный, включающий отдельные вертикальные корни, потеки гумуса и пятна Fe₂O₃. Переход в следующий горизонт плавный.

Таблица 25

Гранулометрический состав почвы на пробной площади № 13

Горизонт, глубина, см	Доля частиц (%) разного размера, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
A ₁ 5-15	0,8	5,5	27,2	18,7	26,5	21,3	66,5
A ₁ A ₂ 23-39	1,5	15,2	38,3	16,5	16,6	11,9	45,0
A ₂ B 40-50	0,4	7,4	36,3	9,2	11,2	35,5	55,9
B ₁ 60-70	0,5	8,8	39,5	1,3	10,8	39,1	51,2
B ₂ 90-100	0,4	21,0	33,0	2,7	16,8	26,1	45,6
B ₃ 130-140	0,40	28,1	28,9	4,5	9,8	28,3	42,6

Таблица 26

Физико-химические свойства почвы на пробной площади № 13

Горизонт, глубина, см	Значения показателей							
	рН		ГК	СОО	СНО, %	Гумус, %	K ₂ O мг на 100 г	P ₂ O ₅ мг на 100 г
	H ₂ O	KCl	мг-экв. на 100 г					
A ₁ 5-15	5,55	4,28	11,97	36,0	75,0	2,34	26,38	5,50
A ₁ A ₂ 23-39	5,17	3,40	13,37	14,0	51,2	0,92	17,38	1,50
A ₂ B 40-50	5,35	3,47	14,26	22,0	60,7	0,50	15,13	следы
B ₁ 60-70	5,56	3,65	9,68	26,0	72,9	0,36	26,38	2,50
B ₂ 90-100	7,15	4,75	1,96	28,0	93,5	не опр.	14,00	13,75
B ₃ 130-140	8,05	6,62	1,20	32,0	94,1	не опр.	16,25	22,25

B₂ (80-120 см) – иллювиальный горизонт буровато-коричневой окраски, призматической структуры, плотного сложения, тяжело-суглини-

стый, влажноватый. Новообразования и включения представлены отдельными вертикальными корнями и потеками гумуса на гранях частиц структуры. Переход в следующий горизонт размытый.

B₃ (120-160 см) – иллювиальный горизонт светло-буровато-коричневой окраски, крупнопризматической структуры, плотного сложения, тяжелосуглинистый, влажноватый, включающий редкие корни, потеки гумуса, следы оглеения, пятна Fe₂O₃ и Al₂O₃, присутствие карбонатов. Переход в следующий горизонт плавный.

C (160-170 см) – материнская порода светло-коричневой окраски, комковатой структуры, плотного сложения, глинистая, влажная.

Анализ и обсуждение результатов исследования

Почва, как известно, является «летописью» всех природных событий и процессов, которые оставляют свои следы в её слоях, формирующих в каждом биогеоценозе свой сугубо индивидуальный профиль. На строении и состоянии почвы отражается также и хозяйственная деятельность человека. Задача исследователей заключается в расшифровке этой информации, позволяющей глубже понять генезис и пути развития почвенного покрова в пределах того или иного ландшафта. Первым этапом этой работы является установление пределов и закономерностей вариативности всех параметров состояния почв, а вторым – выяснение причин их изменчивости.

Статистический анализ исходного цифрового материала показал, что характер изменения значений каждого из оцененных нами параметров сугубо специфичен и не соответствует в большинстве случаев закону нормального распределения (табл. 27, рис. 9). Наиболее значительно варьируют в изученных нами биогеоценозах значения гидролитической кислотности, а также содержания в почве гумуса и подвижных соединений фосфора. Меньше всего изменяются значения pH, степени насыщенности основаниями, суммы обменных оснований, доля в почве глинистых и илистых частиц. Значения параметров состояния почв не остаются постоянными в пределах всего профиля, изменяясь определенным образом по мере удаления вглубь от поверхности (рис. 10). Так, песчаных частиц размером более 0,05 мм меньше всего содержится в верхнем слое почвы, а также на глубине 80-100 см. Минимум же содержания илистых частиц и суммы обменных оснований отмечается на глубине 20-40 см. Содержание гумуса с глубиной экспоненциально падает, а значения остальных параметров флуктуируют, то снижаясь, то увеличиваясь, что связано с процессом привноса аллювия.

Таблица 27

Показатели изменчивости параметров почвы в пойменных биогеоценозах

Параметр почвы*	Значения статистических показателей					
	M_x	min	max	S_x	m_x	V
Доля песка, %	16,3	0,8	60,6	10,3	1,22	63,2
Доля глины, %	52,9	28,9	80,0	11,6	1,38	21,9
Доля ила, %	29,7	9,9	48,0	8,5	1,01	28,5
Гумус, %	2,17	0,05	8,46	2,15	0,28	98,8
pH водное	6,48	4,80	8,53	1,00	0,12	15,5
pH солевое	5,02	3,19	7,49	1,23	0,15	24,5
ГК	6,53	0,50	21,40	5,62	0,67	86,1
COO	34,5	8,0	60,0	10,7	1,27	31,1
CHO	83,0	34,4	98,2	14,9	1,77	17,9
K ₂ O	12,3	0,20	29,8	8,54	1,01	69,6
P ₂ O ₅	8,3	0,00	35,6	9,28	1,10	112,2

Примечание: обозначения и единицы измерения параметров почвы те же, что и во всех предыдущих таблицах; M_x – среднее значение параметра; min, max – минимальное и максимальное значения; S_x – среднеквадратическое (стандартное) отклонение параметра; m_x – ошибка среднего; V – коэффициент вариации, %.

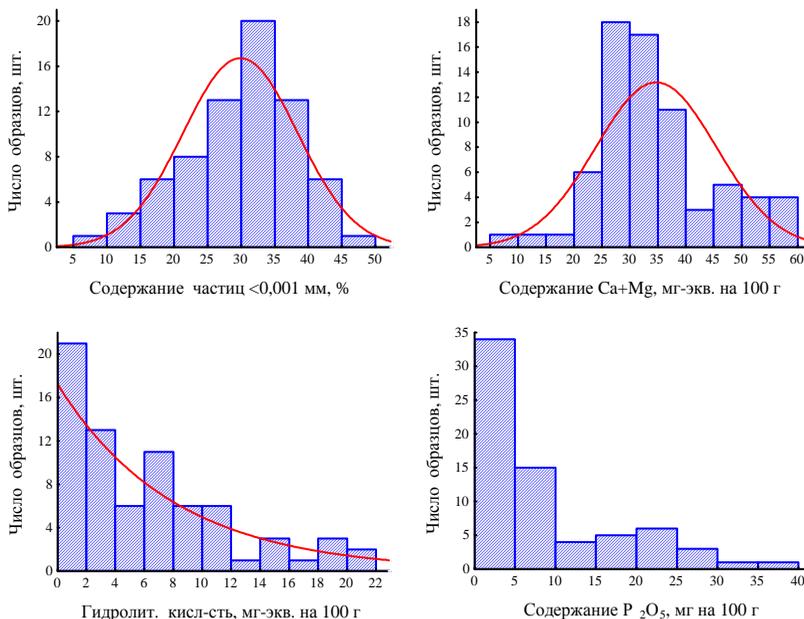


Рис. 9. Характер распределения значений параметров почвы пойменных биогеоценозов

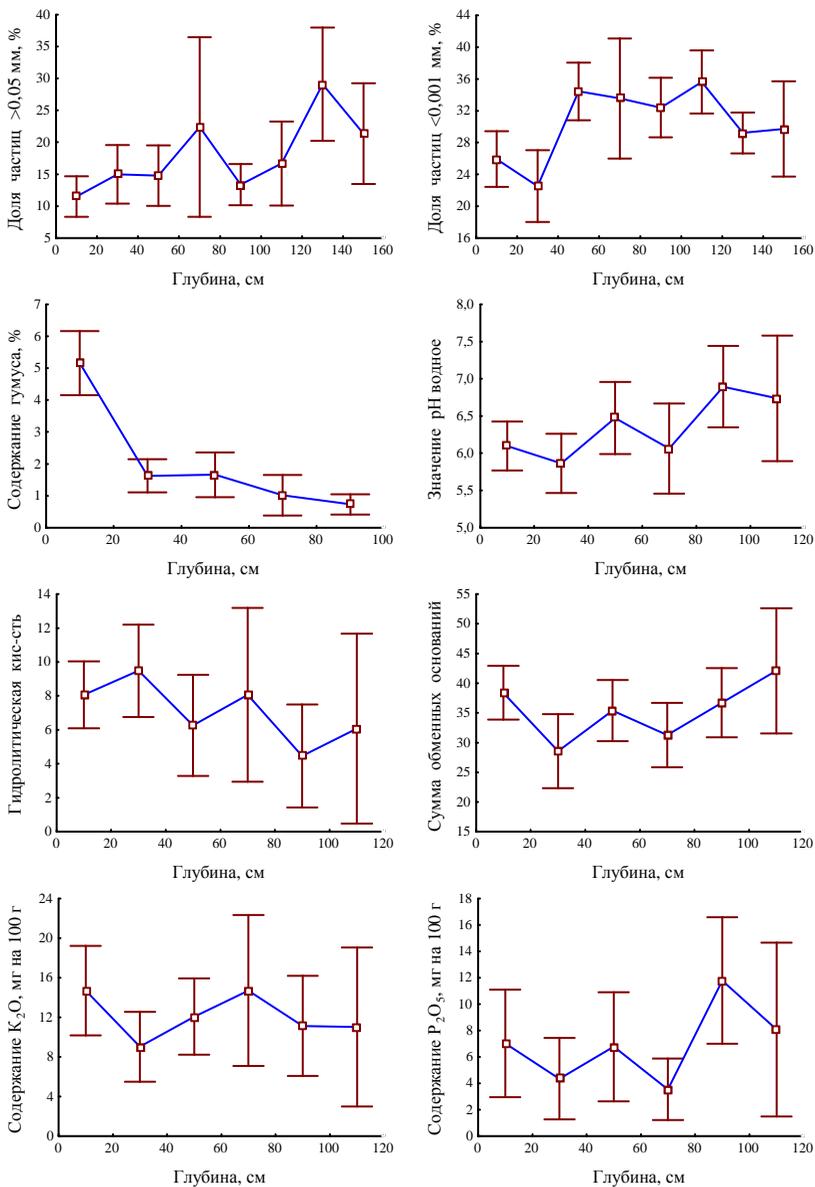


Рис. 10. Изменение значений параметров почвы по градиенту ее глубины

Параметры кислотности почв (актуальной и потенциальной), как показали расчеты, очень тесно связаны между собой (рис. 11), что описывают следующие нелинейные уравнения регрессии:

$$Y_1 = 0,29 \cdot X^{1,524}; R^2 = 0,905;$$

$$Y_2 = 100 \cdot \exp[-0,878 \cdot (X - 3)]; R^2 = 0,956;$$

где Y_1 – значение рН солевой вытяжки, Y_2 – гидролитическая кислотность, мг-экв. на 100 г почвы; X – значение рН водной вытяжки.

Из этих трех параметров, несущих практически одинаковую смысловую нагрузку, при анализе развития почв целесообразнее использовать гидролитическую кислотность, информативность которой, напрямую связанная с величиной коэффициента вариации, наиболее велика. Значения остальных параметров слабо коррелируют между собой, что свидетельствует об отражении ими разных аспектов состояния и развития почв.

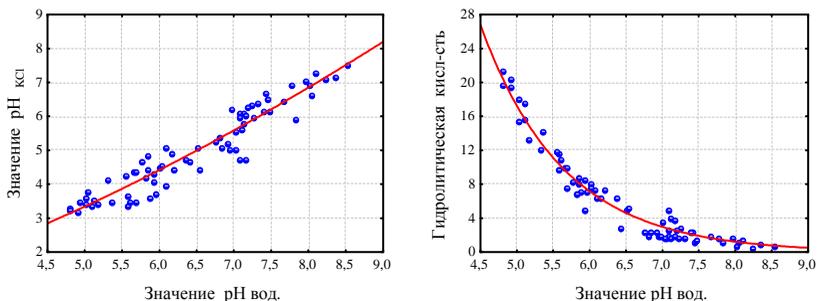


Рис. 11. Характер связи между параметрами кислотности почвы

Воздействие природных и антропогенных факторов отразилось прежде всего, на строении профиля почв, который в каждой фации, как показывают приведенные выше данные, сугубо специфичен. Общей чертой исследованных биогеоценозов является большая мощность гумусово-элювиального горизонта, свидетельствующая о длительном их воздействии на почву. Наибольшей она оказалась на пробной площади № 11, заложенной в 65-летнем осиннике (рис. 12), а наименьшей – на сыром лугу (ПП № 2), который давным-давно был создан человеком путем сведения леса при подсечно-огневом земледелии, о чем говорит присутствие в слоях почвы частиц древесного угля. Немного больше мощность этого горизонта и на пробной площади № 1, заложенной на лугу недалеко от пробной площади № 2. На лесной же поляне, примыкающей к руслу высохшего ручья (ПП № 3), мощность гумусово-

элювиального горизонта лишь немногим меньше, чем в осиннике, удаленном от нее всего лишь на 250 м, и близка по величине в смешанном разновозрастном древостое естественного происхождения (ПП № 13). Данный факт можно истолковать в пользу варианта сравнительно недавнего сведения леса на этой поляне для использования земельного участка в целях сенокосения. Может, вероятно, быть и другое объяснение. На обоих участках в культурах лиственницы (ПП № 7 и 8), созданных в 1959 году на лугах, мощность гумусово-элювиального горизонта одинаковая и лишь немногим меньше, чем в сукцессионно зрелом лесном биогеоценозе. В культурах тополя (ПП № 9 и 10), которые старше культур лиственницы на 8 лет и были созданы также на лугах, мощность этого горизонта почти самая низкая, превышающая её величину только в биотопах № 1 и 2. В биотопах № 5 и 6, использовавшихся некоторое время в сельском хозяйстве для выращивания пропашных культур, мощность гумусово-элювиального горизонта лишь немногим ниже, чем в культурах тополя.

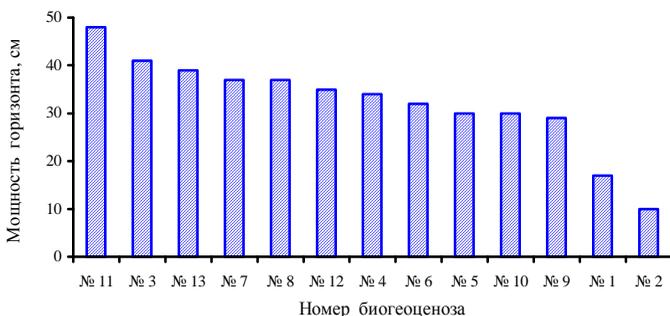


Рис. 12. Мощность гумусово-элювиального горизонта почв в различных биогеоценозах

Степень воздействия природных и антропогенных факторов на почву адекватнее отражает, на наш взгляд, не протяженность гумусово-элювиального горизонта, которая определяется визуально и весьма субъективно, а характер изменения содержания гумуса по градиенту глубины профиля и его запас в верхнем метровом слое. Расчеты показали, что содержание гумуса во всех биотопах, кроме пахотных земель, четко убывает с глубиной, но в каждом из них это происходит по-разному (рис. 13, табл. 28). Так, в поверхностном слое почвы, находящемся сразу же под подстилкой, оно самое высокое в деградированных 65-летних культурах тополя бальзамического (биотоп № 10), а самое

низкое – в дубово-пихтово-липовом сукцессионно зрелом древостое (ПП № 13). Скорость же снижения величины этого показателя по градиенту глубины почвы, которую численно отражает параметр уравнения a , выше всего в культурах лиственницы на ПП № 7 (рис. 14), созданных на лугу, являющемся продолжением экотопа № 1. Меньше всего скорость снижения содержания гумуса в почве также в культурах лиственницы на ПП № 8 и в 65-летнем осиннике естественного происхождения на ПП № 11. На пахотных землях (биотопы № 5 и 6) максимальное содержание гумуса отмечается, в результате неоднократного оборота верхнего слоя почвы, на глубине 50-55 см.

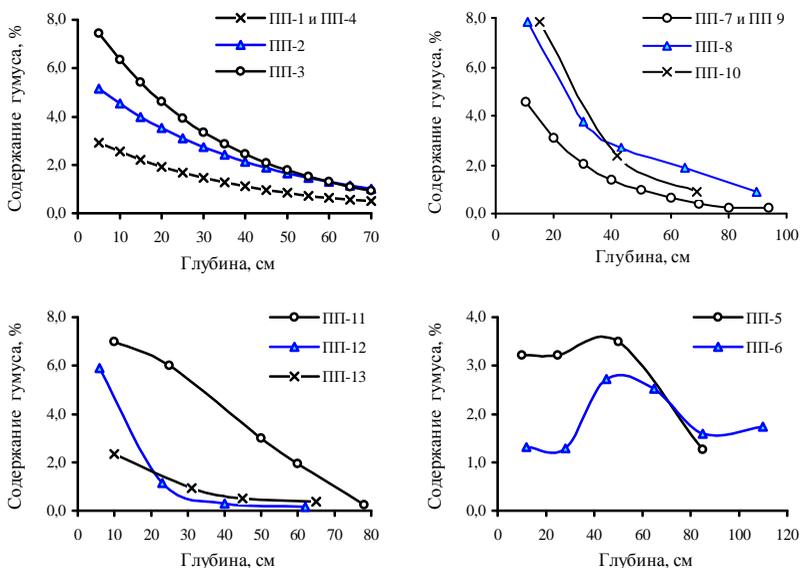


Рис. 13. Характер изменения в различных биогеоценозах содержания гумуса по градиенту глубины почвы

Таблица 28

Параметры уравнения изменения содержания гумуса с глубиной почвы

Параметр	Значения параметров уравнения $Y = K \cdot \exp(-a \cdot 10^{-3} \cdot X)$ для разных биотопов										
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13
K	7,17	7,98	13,3	5,45	12,1	11,5	14,8	9,8	12,5	8,66	3,53
-a	67,8	35,1	43,8	45,7	70,7	31,4	42,7	47,9	32,6	64,4	41,8
R ²	0,98	0,89	0,98	0,87	0,99	0,97	0,99	0,99	0,86	0,99	0,99

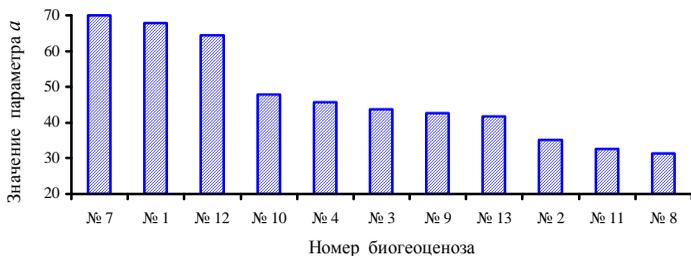


Рис. 14. Скорость снижения содержания в почве гумуса с ее глубиной в биотопах

На основе полученных нами уравнений регрессии, отражающих величину изменения содержания гумуса по градиенту глубины профиля, а также зависимость от этой величины плотности сложенности почвы, несложно оценить запасы гумуса в разных биотопах. Расчеты показали, что в верхнем 25-см слое почвы наиболее высоки они в деградированных культурах тополя (ПП № 9), созданных на лугу, и в 65-летнем осиннике (ПП № 11), возникшем тоже, вероятно, на лугу (рис. 15). Самые же низкие запасы гумуса оказались на пахотных землях (ПП № 6), которые ранее были олуговлены и окультурены совсем недавно, а также в сукцессионно зрелом дубово-пихтово-липовом ценозе (ПП № 13).

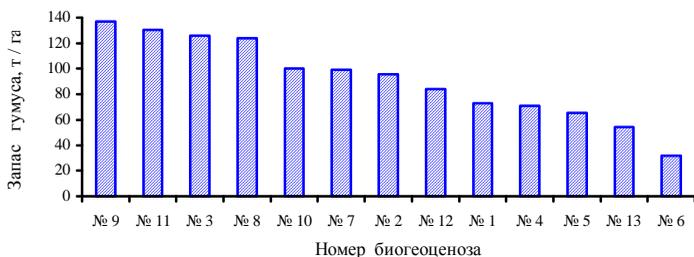


Рис. 15. Запасы гумуса в верхнем 20-см слое почвы различных биогеоценозов

Ранговое расположение биотопов по запасам гумуса в верхнем метровом слое почвы несколько иное (рис. 16). Наиболее высоки они в 65-летнем осиннике естественного происхождения (ПП № 11), возникшем на месте зарослей серой ольхи и находящемся вблизи старого русла ручья. Немного меньше они в культурах лиственницы на ПП № 9, созданных на месте лугового фитоценоза, а также в деградированном насаждении тополя бальзамического (ПП № 9), созданных тоже на лугу. Уровень запасов гумуса в почве этих биотопов можно классифициро-

вать по существующей экологической шкале [32] как средний (от 200 до 400 т/га). Самые же низкие запасы гумуса в метровом слое почвы оказались в сукцессионно зрелом дубово-пихтово-липовом ценозе (ПП № 13) и на лесной поляне с высокой рекреационной нагрузкой (ПП № 1). На лугах, находящихся на более возвышенных участках, где постоянно проводили сенокосение или пастьбу скота (ПП № 1 и № 4), содержание гумуса в метровом слое почвы гораздо ниже, чем на сырых лугах с низкой антропогенной нагрузкой (ПП № 2 и № 3).

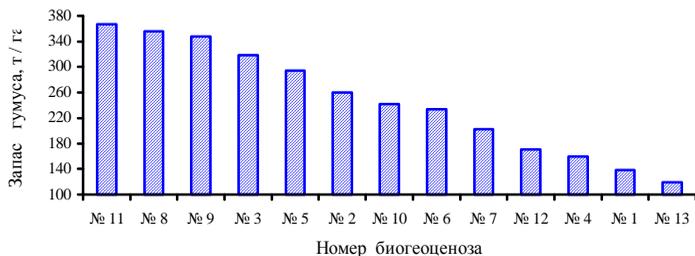


Рис. 16. Запасы гумуса в верхнем метровом слое почвы различных биогеоценозов

В верхнем 20-см слое почвы сосредоточено в различных биотопах от 13,6 до 53,0 % всего запаса гумуса в метровом слое. Чем выше эта доля, тем меньше запас гумуса в нижних слоях и тем слабее, следовательно, воздействие на почву фитоценоза. Особенно велика она в луговом фитоценозе (ПП № 1), испытывающем сильные антропогенные нагрузки, а наиболее же низка на пахотных землях (ПП № 5 и № 6), где основные запасы гумуса в результате неоднократного оборота верхнего слоя почвы перемещены на глубину 40-60 см (рис. 17).

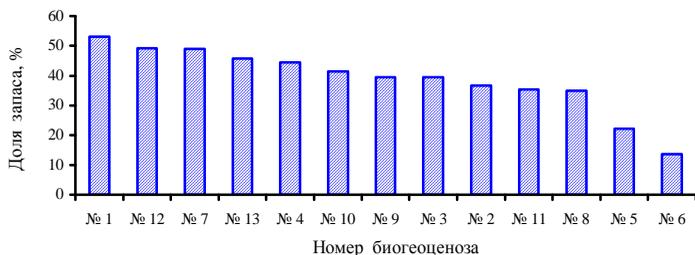


Рис. 17. Доля запаса гумуса в верхнем 20-см слое почвы по отношению к метровому слою в различных биогеоценозах лесопарка «Дубовая роща»

Результаты исследований, таким образом, не позволяют по запасу гумуса однозначно оценить характер влияния растительности на процесс почвообразования. Большие запасы гумуса в почве свидетельствуют, на наш взгляд, лишь о низкой скорости биологического круговорота в экосистеме, когда темпы разложения опада отстают от темпов его поступления. Доля же гумуса в верхнем 20-см слое почвы по отношению к метровому слою может свидетельствовать в определенной мере о скорости его разложения и проникновения под действием биотических и абиотических факторов в более глубокие слои. Значение этого показателя (Y , %) зависит, как показали расчеты, от двух основных параметров почв: содержания песчаных частиц в гумусово-элювиальном горизонте (X , %) и его гидролитической кислотности (Z , мг-экв. на 100 г почвы). Первый из этих параметров определяет фильтрационную способность почвы, а второй, зависящий в основном от совместного действия всех компонентов биоценоза, – скорость разложения опада. Эту зависимость описывает следующее уравнение регрессии:

$$Y = 36,3 \cdot \exp[16,37 \cdot 10^{-5} \cdot X \cdot (54,6 \cdot Z - 2,16 \cdot Z^2 - 206,6)]; R^2 = 0,830.$$

Графическое отображение этого уравнения, приведенное на рис. 18, показывает, что на данном типе почв максимальная доля гумуса в верхнем 20-см их слое по отношению к метровому слою отмечается при значениях гидролитической кислотности порядка 13 мг-экв./100 г. Увеличение доли песка в почве приводит к пропорциональному возрастанию этого показателя. Ограниченность исходного материала не позволяет сделать пока обобщающих выводов, и модель должна быть проверена на основе более представительной выборки.

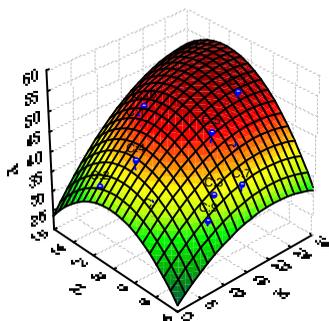


Рис. 18. Характер изменения доли запаса гумуса в верхнем 20-см слое почвы по отношению к запасу в метровом слое в зависимости от доли песчаных частиц в гумусово-элювиальном горизонте (X , %) и гидролитической кислотности (Z , мг-экв./100 г)

Скорость и направленность процесса развития почв во многом зависит, как известно, от температуры окружающей среды и количества поступающих осадков, которые определяют успешность жизнедеятельности почвенной биоты, интенсивность протекания биохимических процессов и перемещение веществ по градиенту профиля. Исследования показали, что во всех биотопах сложился свой сугубо специфический температурно-влажностный режим почв (табл. 29, рис. 19).

Таблица 29

Результаты измерения температуры и влажности верхнего 20-см слоя почвы на модельных объектах в различных фациях лесопарка «Дубовая роща»

Параметр	Среднее значение параметра в разных экотопах				
	ПП-1	ПП-7	ПП-9	ПП-11	ПП-13
Температура 4.06.2014 г., °С	16,8	15,1	14,0	14,1	14,0
Влажность 6.09.2002 г., %	17,2	21,8	18,2	30,8	25,3
Влажность 4.06.2014 г., %	16,1	16,4	18,2	19,7	22,4
Влажность 30.09.2015 г., %	34,4	13,1	21,4	19,5	21,6

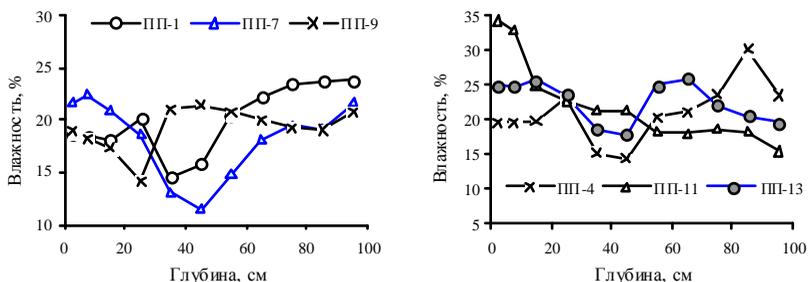


Рис. 19. Характер изменения влажности почвы в экотопах по градиенту ее профиля в сентябре сухого 2002 года

Приведенные данные показывают, что наиболее сильно прогревается верхний слой почвы на лугу. В культурах лиственницы температура на 1°С выше, чем в лиственных древостоях. Влажность верхнего 20-см слоя почвы на лугу во все годы, кроме 2015, характеризующегося обилием летних осадков, была ниже, чем в лесных биотопах, особенно в осиннике и дубово-пихтово-липовом насаждении. Влажность почвы на глубине 30-50 см в засушливом 2002 году была самой низкой в культурах лиственницы, а самой высокой – в осиннике и тополельнике. В сыром же 2015 году ситуация сменилась на диаметрально противоположную: влажность этого слоя почвы была самой низкой в осиннике и

культурах тополя, а самой высокой – на лугу (рис. 20). На глубине 50-70 см влажность почвы в 2002 году самой низкой была в культурах лиственницы, а самой высокой – в дубово-пихтово-липовом насаждении. В 2015 году влажность этого слоя почвы была самой низкой в осиннике, а самой высокой – на лугу.

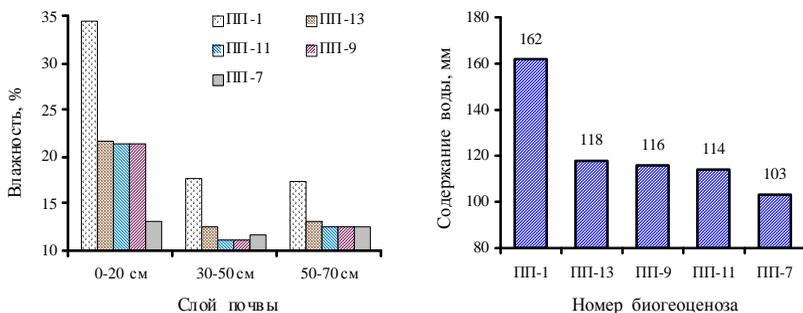


Рис. 20. Характер изменения влажности почвы по градиенту профиля и содержание воды в верхнем 70-см слое почвы различных биотопов в конце сентября влажного 2015 года

Расчеты показали, что запасы воды в верхнем 70-см слое почвы в 2002 году были наиболее высокие в осиннике (194 мм), а самые низкие – на лугу (130 мм). В сыром же 2015 году на лугу они были, наоборот, самые высокие (162 мм), а в культурах лиственницы – самые низкие (103 мм). Во всех биотопах, кроме лугового, запасы воды в этом году были, как это ни странно, ниже, чем в засушливом 2002. Этот парадокс связан с воздействием многих факторов, определяющих баланс между поступлением воды и её расходом в экотопах. Большое влияние на текущий запас воды в почве оказывает полог леса, задерживающий поступление атмосферных осадков, особенно слабых, которые в 2015 году преобладали. Он связан также с интенсивностью испарения её фитоценозами, которая во многом определяется скоростью продукционного процесса. Немаловажное значение на текущий запас воды оказывает её запас в предыдущем году, а также продолжительность половодья, обеспечивающего насыщение почвы влагой. В луговых биотопах, таким образом, почва в засушливые годы суше, чем в лесных, а особенно в осиннике. В годы же с обильными осадками она на лугах, наоборот, влажнее, чем в лесу. В результате этого в биотопах формируются разные условия для развития почв и накопления в них гумуса.

Скорость разложения отмершего органического вещества в почве во многом зависит не только от температуры и влажности, но и ее кислотности, которая определяет интенсивность протекания в ней биологических и биохимических процессов, а также подвижность химических элементов и их доступность растениям [5, 16, 22, 36], но сама, в свою очередь, является продуктом деятельности биогеоценозов. Исследования показали, что во всех биотопах величина кислотности почв довольно четко изменяется в пределах профиля, однако в каждом из них это происходит по-разному (рис. 21). Наиболее высокие значения гидролитической кислотности отмечаются практически во всех биотопах на глубине 30-50 см, а далее они постепенно снижаются, достигая в подстилающей красноцветной пермской глине, сильно насыщенной обменными кальцием и магнием, 1,0-1,5 мг-экв. на 100 г образца. По характеру вертикального изменения величины этого показателя данные почвы можно отнести к кислотно-щелочному типу [32].

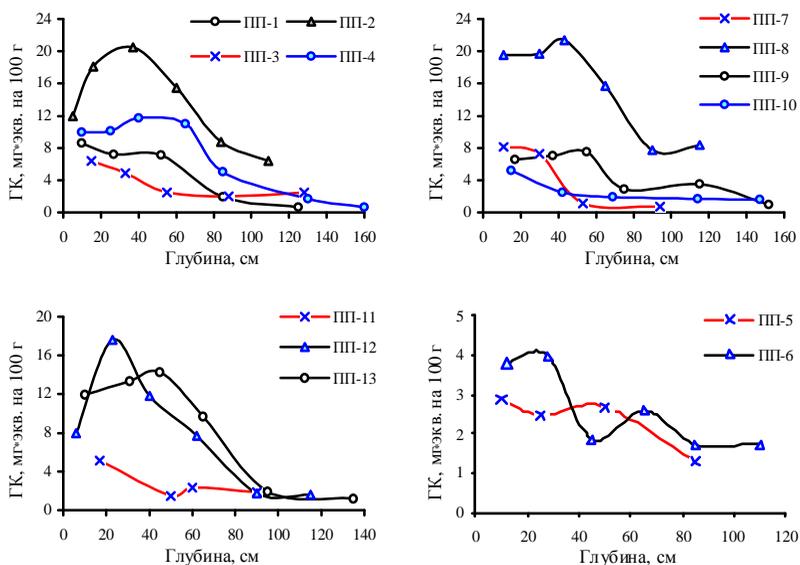


Рис. 21. Характер изменения гидролитической кислотности почвы по градиенту её глубины в различных биогеоценозах

Гумусово-элювиальный горизонт является наиболее кислым в биогеоценозах, расположенных в понижении, находящемся рядом с приру-

словым валом (рис. 22). Интенсивность протекания биологического круговорота веществ, подвижность химических элементов и их доступность растениям здесь самые низкие. Немного ниже кислотность почвы и в дубово-пихтовом ценозе (ПП № 12). На пахотных землях (ПП № 5 и № 6), в осиннике (ПП № 11) и дубово-пихтово-липовом ценозе (ПП № 13), где реакция водной вытяжки из почвы этого горизонта слабощелочная, подвижность многих элементов вновь уменьшается [5, 16, 22, 36], что приводит к снижению скорости биологического круговорота в экосистемах. Наиболее высока скорость биологического круговорота в биотопах № 1, № 9 и № 7, где гумусово-элювиальный горизонт имеет нейтральную реакцию, при которой элементы питания очень подвижны и легко доступны растениям.

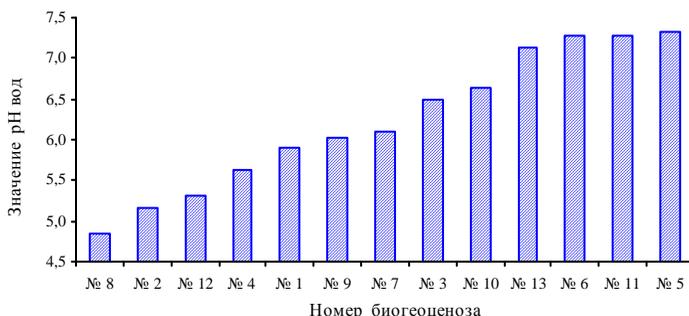


Рис. 22. Распределение биогеоценозов по средней кислотности почвы в горизонте А

О скорости биологического круговорота веществ в экосистемах свидетельствует содержание в почве подвижных соединений калия и фосфора, а также обменных оснований. Если исходить из предположения, что интенсивность извлечения растениями из почвы элементов питания обратно пропорциональна их концентрации в ней, то скорость биологического круговорота кальция, магния, калия и фосфора наиболее высока в луговом биогеоценозе № 1 (рис. 23, 24 и 25). Интенсивность вовлечения в круговорот кальция и магния самая слабая в биотопах № 6, 8 и 11, калия – в № 5, 10 и 13, а фосфора – в № 5, 3 и 10. Все биогеоценозы отличаются друг от друга не только по содержанию подвижных соединений кальция, магния, калия и фосфора в гумусово-элювиальном горизонте, но и по характеру его изменения по градиенту профиля (рис. 26), что связано с особенностями видового состава фитоценозов и гранулометрического состава почвы (рис. 27 и 28).

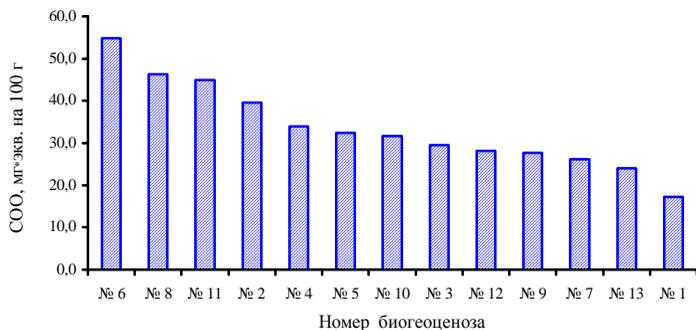


Рис. 23. Распределение биогееценозов по сумме обменных оснований в горизонте А

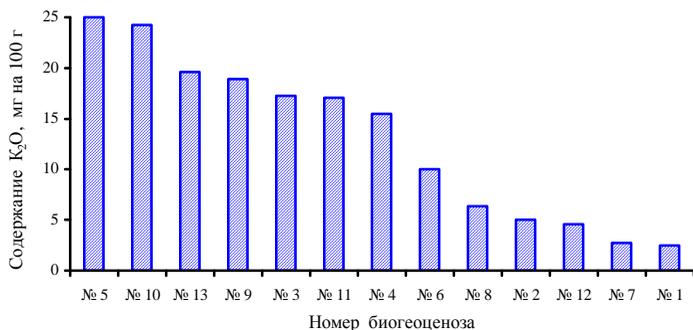


Рис. 24. Распределение биогееценозов по содержанию K₂O в горизонте А

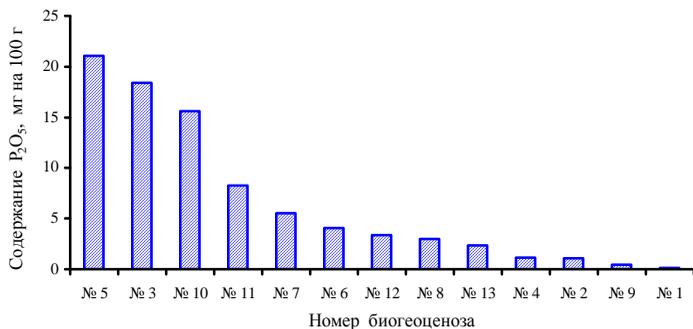


Рис. 25. Распределение биогееценозов по содержанию P₂O₅ в горизонте А

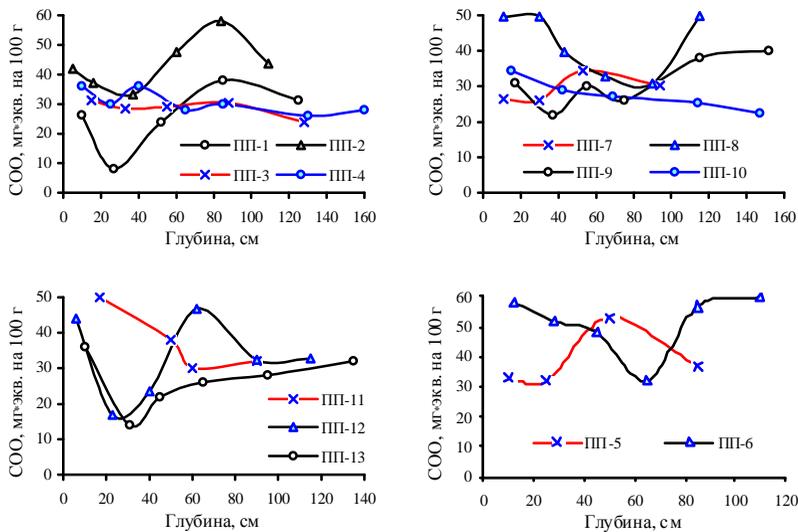


Рис. 26. Характер изменения суммы обменных оснований по градиенту глубины почвы в различных биогеоценозах

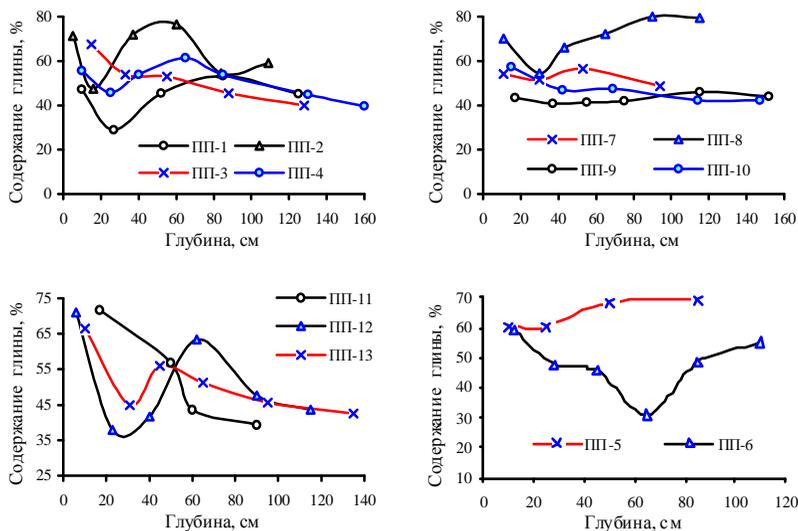


Рис. 27. Характер изменения содержания глинистых частиц по градиенту глубины почвы в различных биогеоценозах

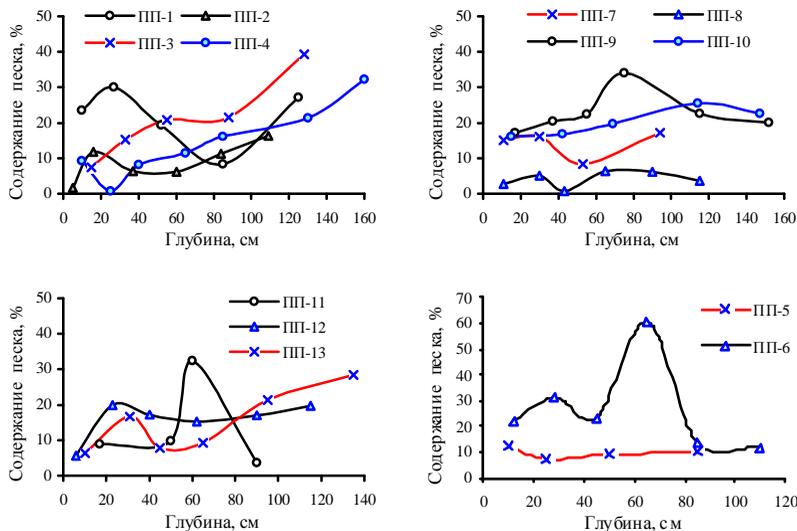


Рис. 28. Характер изменения содержания песчаных частиц по градиенту глубины почвы в различных биогеоценозах

По комплексу всех проанализированных выше параметров почв изученные нами биогеоценозы лесопарка «Дубовая роща» довольно четко объединяются между собой в три кластера (рис. 29), наибольшие различия между которыми отмечаются лишь по доле песчаных частиц в гумусово-элювиальном горизонте, а особенно по содержанию подвижного калия и фосфора в нем (рис. 30).

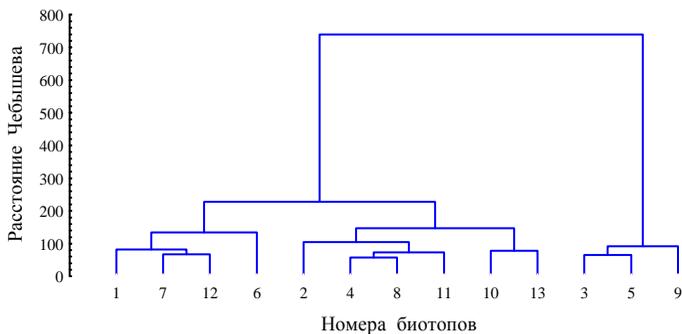
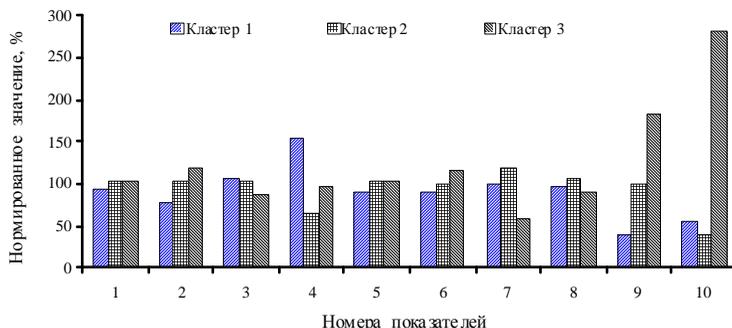


Рис. 29. Дендрограмма сходства биотопов по параметрам их почвенного покрова, построенная способом Варда по матрице нормированных данных



Обозначение показателей: 1 – мощность гумусово-элювиального горизонта; 2 – запас гумуса в верхнем 20-см слое почвы; 3 – доля запаса гумуса в этом слое к метровому слою почвы; 4 – доля песчаных частиц; 5 – доля глинистых частиц; 6 – доля илестых частиц; 7 – гидролитическая кислотность; 8 – сумма обменных оснований; 9 – содержание K_2O ; 10 – содержание P_2O_5 .

Рис. 30. Среднее нормированное значение параметров почвенного покрова в биотопах, относящихся к разным кластерам

Содержание подвижных элементов минерального питания растений зависит не только от степени кислотности почвы, но и от их валового содержания в почве. Лабораторный анализ образцов, проведенный на атомно-абсорбционном спектрометре [13], показал, что почва в лесопарке «Дубовая роща» характеризуется определенным составом зольных элементов, ранговый ряд которых в разных биотопах в целом практически одинаков. Первое место в нем занимает железо, за которым следуют кальций, калий и марганец. Замыкают ранговый ряд зольных элементов медь, стронций и кадмий. Содержание всех зольных элементов довольно сильно варьирует на объекте исследования (табл. 30), что связано как с естественной пестротой почвенного покрова, так и с влиянием растительности. Так, в почве осинника меньше, чем в других экотопах, содержание железа, никеля, хрома, свинца и кобальта, которых больше всего в почве под культурами лиственницы. Содержание же кальция, являющегося основой растительных клеток, в осиннике, наоборот в 4,2 выше, чем в лиственничнике. По содержанию в почве марганца лидером являются культуры тополя, а меньше же всего этого элемента на лугу. Биотопы незначительно различаются между собой по содержанию в почве калия, многие соединения которого очень подвижны, и части микроэлементов, а особенно никеля. Наиболее сильно биотопы различаются между собой по содержанию железа, кальция и марганца.

Таблица 30

Валовое содержание зольных элементов в почве разных экотопов

Элемент	Содержание элементов в разных биотопах, мг/кг					F _{факт}	НСР _{0,05}
	ПП-1	ПП-7	ПП-9	ПП-11	ПП-13		
Слой почвы 0-10 см							
Fe	13943,3	20331,0	11750,0	8504,4	16050,1	51,89	2664,9
Ca	11224,4	3462,3	12803,6	14428,4	3514,3	321,2	1251,5
K	1756,0	1755,9	1652,9	1739,4	1795,7	3,07	129,3
Mn	563,5	891,8	1283,8	795,9	1015,5	6,41	450,9
Zn	38,9	35,2	27,3	28,4	37,7	19,35	5,2
Ni	26,5	27,7	26,3	22,8	24,4	17,07	2,03
Cr	19,8	23,4	18,0	15,5	20,1	79,05	1,39
Pb	10,7	12,3	9,3	8,3	10,3	37,2	1,05
Co	5,92	7,79	6,56	4,38	5,86	25,4	1,05
Cu	7,52	6,10	3,82	4,06	4,17	266,9	0,42
Sr	3,41	5,18	2,95	3,48	4,74	170,7	0,31
Cd	0,23	0,27	0,16	0,26	0,38	16,7	0,08
Слой почвы 10-20 см							
Fe	16184,4	17419,9	11584,4	12805,3	22359,7	16,98	4439,2
Ca	12140,9	2615,0	15180,6	10890,8	2315,4	374,1	1293,8
K	1791,1	1762,7	1715,5	1658,4	1637,1	10,8	86,0
Mn	549,9	1215,3	1132,5	2193,0	2305,4	12,0	924,9
Zn	39,9	29,1	34,5	24,9	35,2	24,1	5,1
Ni	29,7	27,2	25,9	27,9	27,8	1,29	5,2
Cr	23,5	22,6	14,6	17,7	23,9	68,9	2,13
Pb	9,29	11,5	10,3	11,1	11,9	4,30	2,12
Co	5,85	8,72	6,03	8,47	9,62	9,61	2,33
Cu	5,26	4,14	6,70	3,95	4,47	87,6	0,52
Sr	3,65	3,13	3,51	2,29	3,00	58,3	0,30
Cd	0,20	0,16	0,23	0,23	0,24	-	-

Примечание: значение критерия Фишера при P = 0,05 равно 2,61; НСР – наименьшая существенная разность между значениями параметров разных экотопов на 5 %-ном уровне значимости.

Расчеты, проведенные на основе полученных данных, показали, что общая масса содержания макроэлементов в почве в экотопах огромна. Так, к примеру, масса железа в верхнем 20-см слое изменяется от 24 т/га в осиннике до 41,5 в культурах лиственницы (табл. 31). Масса всех учтенных нами элементов, число которых далеко не полно, изменяется от 50,4 т/га в почве лугового экотопа до 61,1 в культурах тополя. Для её

перемещения из одного слоя почвы в другой, которое осуществляется в процессе биологического круговорота не только сверху вниз, но также и в обратном направлении, требуется очень большая энергия. В нисходящем потоке веществ участвуют атмосферные осадки, благодаря чему почвенные растворы поступают в нижние слои почвы, и растения посредством своих кроновых выделений, увеличивающих подвижность многих химических элементов [12]. Восходящий же поток элементов обеспечивают в основном растения, поглощая их корнями в нижних слоях почвы и поднимая по стволу в крону. Растения, таким образом, являются не пассивными потребителями элементов питания из почвы, а активными её преобразователями, обеспечивающими не только (и даже не столько) свое существование, но и подготавливая условия среды для смены в ходе сукцессий одних видов другими.

Таблица 31

Масса зольных элементов в верхнем 20-см слое почвы разных биотопов

Элемент	Масса элементов в разных биотопах, кг/га				
	ПП-1	ПП-7	ПП-9	ПП-11	ПП-13
Fe	26019,0	41523,9	24809,7	24014,1	32197,6
Ca	20204,6	6640,6	29934,3	27444,3	12573,7
K	3059,5	3924,8	3586,0	3732,3	3498,1
Mn	962,0	2396,2	2551,1	3447,0	2618,5
Zn	67,9	71,1	66,6	58,3	69,4
Ni	48,6	61,3	55,5	56,5	52,5
Cr	37,3	51,3	34,2	36,8	40,5
Pb	17,3	26,5	20,9	21,7	21,3
Co	10,2	18,6	13,3	14,6	14,0
Cu	11,0	11,1	11,5	8,8	9,2
Sr	6,1	9,0	6,9	6,2	7,6
Cd	0,4	0,5	0,4	0,5	0,6
В целом	50443,8	54734,8	61090,4	58841,2	51103,0

В ходе проведения исследований нами было установлено, что многие зольные элементы вымываются из верхнего слоя почвы в нижние и для их обратного перемещения растения затрачивают определенную энергию. Железо, марганец, никель, хром и свинец наиболее активно вымываются в осиннике, кальций – в дубо-липняке, а калий, цинк, медь, стронций и кадмий – в культурах тополя (табл. 32). Медленнее же всего вымывание многих из этих элементов происходит в луговом биотопе. Суммарная масса всех элементов, вымытых из верхнего слоя почвы в нижний, наиболее велика в дубово-липовом экотопе. Меньше же всего

эта величина на лугу и в культурах лиственницы. В ряде же биотопов отмечается аккумуляция некоторых элементов в верхнем слое почвы: на лугу – Mn, Pb, Cu и Cd, в культурах лиственницы – Ca, Cu, Sr и Cd, в осиннике – Ca и Sr, в дубово-пихтово-липовом ценозе – Sr и Cd. Лишь в культурах тополя происходит вымывание всех оцененных элементов.

Таблица 32

Отношение массы зольных элементов между различными слоями почвы

Элемент	Отношение массы элементов в слое 10-20 см к слою 0-10 см в биотопах, %				
	ПП-1	ПП-7	ПП-9	ПП-11	ПП-13
Fe	117,8	112,0	123,4	188,0	132,2
Ca	109,7	98,7	148,5	93,3	314,3
K	103,5	130,8	130,1	117,7	125,3
Mn	99,1	176,2	110,3	346,3	197,4
Zn	104,0	106,8	159,0	108,3	112,3
Ni	114,0	126,8	123,6	152,1	149,0
Cr	120,6	124,8	101,1	140,8	133,1
Pb	87,7	120,8	139,5	165,5	138,8
Co	100,2	144,1	114,9	241,9	176,4
Cu	71,0	88,2	220,0	120,4	153,8
Sr	108,4	78,2	148,5	81,2	85,4
Cd	86,7	74,6	180,3	111,3	72,8
В целом	113,1	113,7	134,8	134,3	163,0

Рентгенофлуоресцентный анализ (РФА) позволил выявить присутствие в почве биогеоценозов лесопарка 29 химических элементов, однако часть из них встречена далеко не во всех образцах. Так, бром обнаружен только в одном из 11 проанализированных образцов, палладий – в трех, церий – в четырех, рутений и иттрий – в пяти, галлий – в шести, хлор – в семи, ниобий – в восьми, мышьяк – в 10. Остальные 20 элементов присутствовали во всех образцах почвы. Зато РФА не смог установить наличие в почве кадмия, кобальта и свинца, что связано с ничтожным содержанием этих элементов, недоступных для обнаружения этим методом. На первом месте в ранговом ряду элементов по содержанию в почве находится кремний, за которым следуют алюминий и железо. За ними с большим отставанием идут калий, магний, натрий, кальций, титан, марганец и фосфор. Замыкают ранговый ряд элементов никель, цинк, рубидий, медь и мышьяк.

Содержание всех элементов очень сильно варьирует в исследованных образцах почвы. Так, к примеру, содержание в почве железа изме-

няется от 36,1 до 55,6 г/кг, магния – от 10,4 до 15,2 г/кг, кальция и натрия – от 6,2 до 10,7 г/кг (табл. 33 и 34). Особенно велика вариабельность содержания серы (от 114 до 837 мг/кг), марганца (от 614 до 3110 мг/кг) и фосфора (от 243 до 1117 мг/кг). Меньше всего изменяется концентрация в почве титана, стронция, кремния, рубидия, алюминия, калия, меди и хрома. Причинами варьирования являются особенности гранулометрического и минералогического состава как биогеоценозов, так и разных слоев почвы. Расчеты показали, что почвы разных биотопов существенно различаются между собой ($p < 0,05$) по валовому содержанию кремния, алюминия, железа, калия, магния, кальция, натрия, титана, фосфора и циркония. Достоверность же различий между слоями почвы статистически доказана по содержанию в них кремния, алюминия, железа, магния, кальция, натрия, титана и циркония.

Таблица 33

Элементный состав почв в различных биотопах лесопарка «Дубовая роща»

Элемент	Содержание элементов в биотопах на разной глубине				
	Пойменный луг (ПП-1)			Культуры лиственницы (ПП-7)	
	0-20 см	30-50 см	50-70 см	30-50 см	50-70 см
Si, %	26,6	29,5	27,8	28,7	27,5
Al, г/кг	66,1	80,4	86,2	80,1	84,8
Fe, г/кг	55,6	44,9	50,6	46,9	52,2
K, г/кг	13,6	16,0	16,1	14,6	15,3
Mg, г/кг	10,4	13,9	16,0	13,6	15,2
Ca, г/кг	8,27	6,24	8,33	8,88	10,6
Na, г/кг	6,86	8,59	6,71	7,98	6,19
Ti, г/кг	4,78	5,02	4,75	5,26	4,84
Mn, г/кг	3,11	0,67	0,73	1,08	0,61
P, г/кг	1,12	0,30	0,27	0,33	0,29
S, мг/кг	837,0	157,0	134,0	172,0	145,0
Zr, мг/кг	281,0	346,0	311,0	349,0	325,0
Cr, мг/кг	151,0	181,0	175,0	188,0	202,0
Sr, мг/кг	139,0	149,0	167,0	150,0	149,0
Zn, мг/кг	108,0	80,0	93,0	88,0	90,0
Ni, мг/кг	95,0	88,0	113,0	99,0	124,0
Cu, мг/кг	81,0	73,0	71,0	71,0	73,0
Rb, мг/кг	68,0	71,0	75,0	66,0	73,0
Ba, мг/кг	543,0	431,0	547,0	320,0	603,0
As, мг/кг	22,0	15,0	17,0	н/о	15,0
V, мг/кг	155,0	172,0	156,0	161,0	155,0

Таблица 34

Элементный состав почв в различных биотопах лесопарка «Дубовая роща»

Элемент	Содержание элементов в биотопах на разной глубине					
	ПП-9		Осинник (ПП-11)		ПП-13	
	30-50 см	50-70 см	30-50 см	50-70 см	30-50 см	50-70 см
Si, %	31,6	29,5	31,1	30,9	30,4	29,0
Al, г/кг	72,3	79,7	74,1	74,8	75,5	81,3
Fe, г/кг	36,1	45,8	38,0	40,5	40,0	48,0
K, г/кг	17,1	17,2	17,6	16,9	17,7	17,3
Mg, г/кг	11,5	13,3	12,5	12,5	12,4	13,7
Ca, г/кг	7,1	7,9	6,94	7,5	6,7	7,2
Na, г/кг	10,7	8,0	10,2	9,3	10,1	7,8
Ti, г/кг	5,0	5,1	4,89	4,6	5,1	4,9
Mn, г/кг	0,79	0,74	0,69	0,63	0,94	0,73
P, г/кг	0,24	0,27	0,43	0,47	0,31	0,38
S, мг/кг	114,0	135,0	129,0	129,0	136,0	130,0
Zr, мг/кг	402,0	384,0	353,0	302,0	394,0	361,0
Cr, мг/кг	189,0	222,0	195,0	205,0	186,0	184,0
Sr, мг/кг	154,0	152,0	156,0	154,0	144,0	144,0
Zn, мг/кг	69,0	85,0	79,0	76,0	80,0	85,0
Ni, мг/кг	85,0	99,0	97,0	86,0	86,0	104,0
Cu, мг/кг	59,0	69,0	63,0	72,0	64,0	72,0
Rb, мг/кг	70,0	76,0	72,0	69,0	76,0	81,0
Ba, мг/кг	546,0	654,0	461,0	469,0	470,0	475,0
As, мг/кг	13,0	14,0	11,0	14,0	17,0	25,0
V, мг/кг	143,0	146,0	134,0	141,0	141,0	154,0

Результаты исследований показали, что почвенный покров в лесопарке «Дубовая роща» более однороден, чем в пойме реки «Большая Кокшага» на территории заповедника, где вариabельность содержания практически всех элементов, кроме серы, гораздо выше. Почвенный покров этих двух территорий существенно различается и по валовому содержанию ряда элементов: в почве лесопарка «Дубовая роща» выше концентрация алюминия, калия, магния, натрия, титана, никеля, рубидия, меди, а особенно хрома, стронция и циркония, но ниже – марганца (в 3,6 раза), фосфора (в 2,8 раза), серы (в 2,1 раза), цинка, кальция и железа (табл. 35). В определенной мере это связано с техногенным загрязнением почвы лесопарка, примыкающего к г. Йошкар-Оле и автодороге с очень мощным транспортным потоком, однако причины снижения содержания железа, марганца, фосфора, а особенно серы и цинка иные.

Таблица 35

Содержание химических элементов в глинистых почвах пойм разных рек

Элемент	Единица измерения	Значения показателей в почвах разных бассейнов					
		Малая Кокшага (n = 11)			Большая Кокшага (n = 20)		
		M _x	m _x	V	M _x	m _x	V
Si	%	29,3	0,48	5,4	29,7	1,81	27,3
Al	г/кг	77,8	1,77	7,5	52,9	4,85	40,9
Fe	г/кг	45,3	1,86	13,6	52,8	6,32	53,5
K	г/кг	16,3	0,40	8,2	9,73	0,86	39,7
Mg	г/кг	13,2	0,48	12,1	8,21	0,97	53,1
Na	г/кг	8,40	0,46	18,1	4,45	0,35	35,6
Ca	г/кг	7,80	0,37	15,6	8,44	0,98	51,7
Ti	г/кг	4,94	0,06	4,0	3,37	0,33	43,3
Mn	г/кг	0,97	0,22	74,1	3,60	0,80	98,9
P	г/кг	0,40	0,07	62,1	1,12	0,17	68,3
Ba	мг/кг	501,7	27,2	18,0			
Zr	мг/кг	346,2	11,7	11,2	224,7	21,2	42,3
V	мг/кг	150,7	3,28	7,2			
S	мг/кг	201,6	63,7	104,8	418,5	78,2	81,4
Cr	мг/кг	188,9	5,47	9,6	122,6	9,35	34,1
Sr	мг/кг	150,7	2,24	4,9	110,7	9,95	40,2
Ni	мг/кг	97,8	3,70	12,5	82,8	9,18	49,6
Zn	мг/кг	84,8	3,09	12,1	92,4	12,3	59,6
Rb	мг/кг	72,5	1,30	6,0	50,5	5,81	51,4
Cu	мг/кг	69,8	1,80	8,5	58,5	3,32	25,4
As	мг/кг	16,3	1,28	26,0			

Расчеты показали, что все химические элементы объединяются между собой по характеру изменения содержания в почве разных биотопов в три четко выраженные кластера (рис. 31). В первый, связанный с содержанием в почве кремнезема, вошли натрий, калий, хром, титан и цирконий. Второй кластер связан с долей в почве глинозема. В него вошли алюминий, магний, стронций, кальций, никель, рубидий и барий. Третий кластер элементов объединяется вокруг железа, в который кроме него вошли цинк, медь, ванадий, марганец, сера и фосфор, являющиеся, по сути, индикаторами состояния почв. Причем последние три элемента тесно связаны между собой и образуют отдельный подкластер. Наиболее тесно с содержанием в почве кремния коррелирует содержание таких элементов как железо, натрий, цинк и медь (рис. 32). С содержанием же в почве алюминия наиболее тесно коррелирует содержание магния, а с потерями при прокаливании, связанными с выгоранием летучих фракций органики, – содержание цинка (рис. 33).

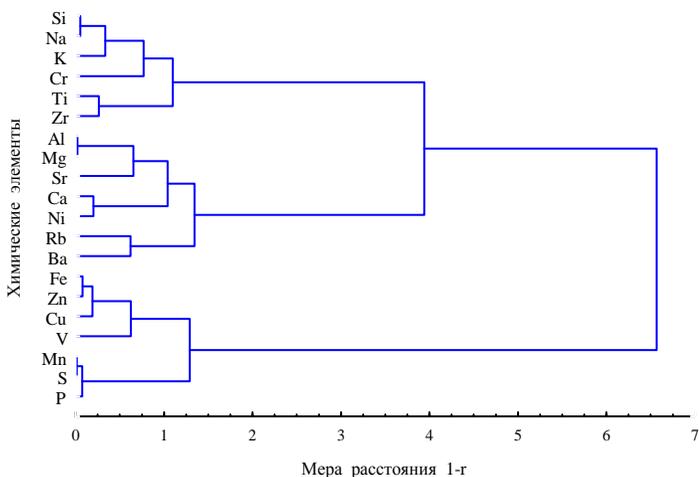


Рис. 31. Дендрограмма сходства химических элементов по вариабельности их содержания в почве биотопов лесопарка «Дубовая роща», построенная способом Варда по матрице нормированных данных

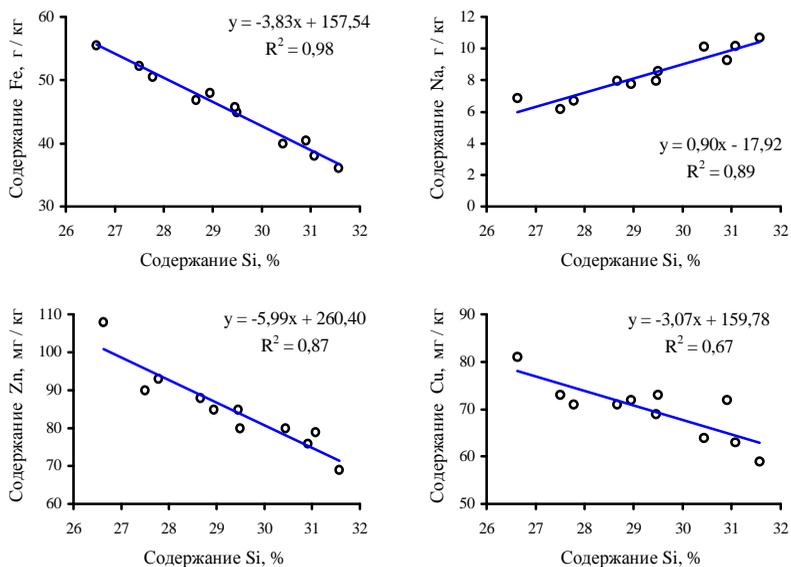


Рис. 32. Характер связи между содержанием в почве кремния и других элементов

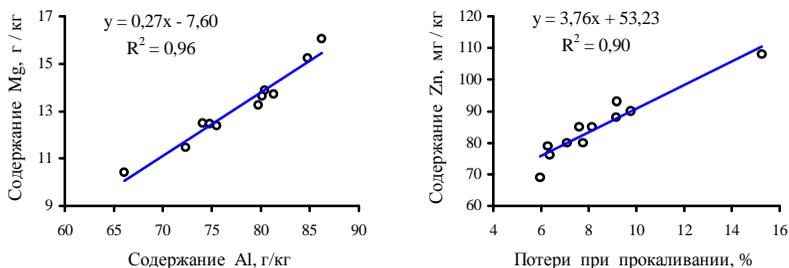


Рис. 33. Характер связи между содержанием в почве разных компонентов

Данные связи и отражающие их уравнения относятся, вероятно, только к почвам лесопарка и обусловлены особенностями их минералогического состава. В почвах других географически удаленных районов характер связи между различными химическими элементами будет, вероятно, иным. Подтвердить или опровергнуть это предположение позволят дальнейшие исследования в этом направлении, которое является, на наш взгляд, весьма перспективным и будет способствовать совершенствованию диагностики и классификации почв.

Результаты наших исследований, основанные пока на ограниченном объеме собранного материала, не отражают в полной мере влияния биогеоценозов на свойства аллювиальных почв, а характеризуют лишь самые общие черты этого процесса. Для глубокого познания закономерностей их развития необходимо проведение длительных наблюдений на стационарных объектах, лучше всего специально созданных для этой цели, как это было сделано, к примеру, сотрудниками Института леса Сибирского отделения РАН [27]. Лесопарк «Дубовая роща», характеризующийся большим разнообразием биотопов, может явиться одним из таких объектов.

Проведенные нами исследования позволили вместе с тем выявить наиболее информативные признаки диагностики почв и влияния на нее растительности и других компонентов биоценозов. К их числу следует отнести мощность гумусово-элювиального горизонта, его кислотность, среднее содержание и запасы гумуса в нем, а также валовое содержание марганца, фосфора и серы, которые менее всего связаны с гранулометрическим составом почв и содержанием в них других химических элементов. Важную информацию о генезисе почв и их развитии отражает также характер изменения содержания гумуса и кислотности в градиенте их вертикального профиля.

Заключение

Почвенный покров лесопарка «Дубовая роща», несмотря на выравненность рельефа, довольно неоднороден: каждый из 13 выбранных нами объектов имеет особенности строения и состояния почв, которые связаны с пространственным расположением биотопов, характером их хозяйственного использования и развития растительности. Почвы на большинстве участков аллювиально-луговые среднегумусные легкоглинистые на карбонатном глинистом аллювии, однако довольно часто встречаются легко- и среднесуглинистые, а также среднеглинистые аллювиальные псевдоподзолистые. По характеру вертикального изменения величины рН все почвы относятся к кислотнo-щелoчному типу. Они, исходя из комплекса агрохимических свойств, пригодны не только для лесовыращивания высокопродуктивных насаждений разного породного состава, но также луговых трав и, после известкования и окультуривания, для выращиваия сельскохозяйственных культур.

Проведенные исследования позволили оценить характер варьирования значений многочисленных параметров, отражающих состояние почв лесопарка, установить границы их изменчивости и изучить взаимосвязи между ними. Установлено, что наиболее значительно варьируют значения гидролитической кислотности почв, а также содержания в них гумуса и подвижных соединений фосфора. Меньше же всего изменяются значения рН, степени насыщенности основаниями, суммы обменных оснований, доли в почве глинистых и илистых частиц.

Показано, что формирование почв происходит во многом благодаря деятельности фитоценозов, которые воздействует прежде всего на температурно-влажностный режим: под пологом леса, особенно в осинниках, в засушливые годы почва влажнее, чем на лугу, а в годы с обильными осадками, наоборот, суше. Растения обогащают почву гумусом и изменяют исходную реакцию подстилающих пород, увеличивая величину ее кислотности. Наиболее информативными признаками при оценке влияния растительности на состоянии почв являются мощность гумусово-элювиального горизонта, его кислотность, среднее содержание и запасы гумуса в нем. Важную информацию о генезисе почв и их развитии отражает также характер изменения содержания гумуса и кислотности в градиенте их вертикального профиля. Установлено, в частности, что в верхнем 20-см слое почвы сосредоточено в различных биотопах от 13,6 до 53,0 % всего запаса гумуса в метровом ее слое. По комплексу всех проанализированных нами параметров почв все биогеоценозы лесопарка довольно четко объединяются между собой в три кластера,

наибольшие различия между которыми отмечаются лишь по доле песчаных частиц в гумусово-элювиальном горизонте, а особенно по содержанию подвижного калия и фосфора в нем.

Рентгенофлуоресцентный анализ позволил выявить присутствие в почве биогеоценозов лесопарка 29 химических элементов, на первом месте в ранговом ряду которых по их валовому содержанию находится кремний, за ним следуют алюминий и железо. Значительно меньше содержание в почве калия, магния, натрия, кальция, титана, марганца и фосфора. Замыкают ранговый ряд элементов никель, цинк, рубидий, медь и мышьяк. Содержание всех элементов очень сильно варьирует в исследованных образцах почвы. Так, к примеру, содержание в почве железа изменяется от 36,1 до 55,6 г/кг, магния – от 10,4 до 15,2 г/кг, кальция и натрия – от 6,2 до 10,7 г/кг. Особенно велика вариабельность содержания серы (от 114 до 837 мг/кг), марганца (от 614 до 3110 мг/кг) и фосфора (от 243 до 1117 мг/кг). Меньше всего изменяется концентрация в почве титана, стронция, кремния, рубидия, алюминия, калия, меди и хрома. Причинами варьирования являются особенности гранулометрического и минералогического состава биогеоценозов и слоев почвы.

Все химические элементы объединяются между собой по характеру изменения содержания в почве разных биотопов в три четко выраженные кластера. В первый, связанный с содержанием в почве кремнезема, вошли натрий, калий, хром, титан и цирконий. Второй кластер связан с долей в почве глинозема. В него вошли алюминий, магний, стронций, кальций, никель, рубидий и барий. Третий кластер элементов объединяется вокруг железа, сюда кроме него вошли цинк, медь, ванадий, марганец, сера и фосфор, являющиеся, по сути, индикаторами состояния почв. Причем последние три элемента тесно связаны между собой и образуют отдельный подкластер. Наиболее тесно с содержанием в почве кремния коррелирует содержание таких элементов, как железо, натрий, цинк и медь. С содержанием же в почве алюминия наиболее тесно коррелирует содержание магния, а с потерями при прокаливании, связанными с выгоранием летучих фракций органики, – содержание цинка.

Результаты наших исследований, основанные пока на ограниченном объеме собранного материала, не отражают в полной мере влияния биогеоценозов на свойства аллювиальных почв, а характеризуют лишь самые общие черты этого процесса. Для глубокого познания закономерностей их развития необходимо проведение длительных наблюдений в лесопарке «Дубовая роща», который характеризуется большим разнообразием биотопов. Полученные нами результаты послужат, как мы надеемся, надежным фундаментом для этого.

Библиографический список

1. Агроклиматические ресурсы Марийской АССР. – Л.: Гидрометеоздат, 1972. – 107 с.
2. Аринушкина, Е. В. Руководство по химическому анализу почв / Е.В. Аринушкина. – М.: МГУ, 1970. – 487 с.
3. Аффифи, А. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ / А. Аффифи, С. Эйзен. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
4. Ахтырцев, Б. П. О генезисе серых лесных почв / Б.П. Ахтырцев // Почвоведение. – 1979. – № 10. – С. 24-33.
5. Барбер, С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве / С.А. Барбер. – М.: Агропромиздат, 1988. – 376 с.
6. Благовидов, Н. Л. Некоторые закономерности почвообразования в лесах таежной зоны / Н.Л. Благовидов // Труды Ленинградской лесотехнической академии. – 1956. – Вып. 73. – С. 199-216.
7. Вайчис, М. В. Генезис и свойства лесных почв южной Прибалтики / М.В. Вайчис. – Вильнюс: Минтис, 1975. – 412 с.
8. Гаджиев, И. М. Эволюция почв южной тайги Западной Сибири / И.М. Гаджиев. – Новосибирск: Наука, 1982. – 270 с.
9. Газизуллин, А. Х. Почвенно-экологические условия формирования лесов Среднего Поволжья / А.Х. Газизуллин. – Казань, РИЦ Школа, 2005. Т. 1. – 496 с.
10. Герасимов, И. П. Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения / И.П. Герасимов. – М.: Наука, 1976. – 246 с.
11. Демаков, Ю. П. Динамика сроков половодья на Малой Кокшаге / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 312-316.
12. Химическая и биологическая активность водных экстрактов лесных растений / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев, О.В. Малюта // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 2. – С. 57-76.
13. Изменение параметров луговой аллювиальной почвы под влиянием лесной растительности / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, И.И. Митякова, В.И. Таланцев // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2016. – № 3. – С. 59-76.
14. Дмитриев, Е. А. Математическая статистика в почвоведении / Е.А. Дмитриев. – М.: МГУ, 1972. – 292 с.
15. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
16. Управление азотным питанием растений в почве / А.А. Завалин, Г.Г. Благовещенская, Л.С. Смирнова, Н.Я. Шмырева // Агрехимический вестник. – 2012. – № 4. – С. 38-40.
17. Зонн, С. В. Современные проблемы генезиса и географии почв / С.В. Зонн. – М.: Наука, 1983. – 168 с.
18. Зонн, С. В. Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв / С.В. Зонн, А.П. Травлеев. – Киев: Наукова думка, 1989. – 216 с.

19. Иенни, Г. Факторы почвообразования / Г. Иенни. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1948. – 347 с.
20. Карпачевский, Л. О. Лес и лесные почвы / Л.О. Карпачевский. – М.: Лесная промышленность, 1981. – 264 с.
21. Карпачевский, Л. О. Общие закономерности почвообразования в лесной зоне / Л.О. Карпачевский, М.Н. Строганова // Почвообразование в лесных биогеоценозах. – М.: Наука, 1989. – С. 5-12.
22. Карпачевский, Л. О. Экологическое почвоведение / Л.О. Карпачевский. М.: ГЕОС, 2005. – 336 с.
23. Ковда, В. А. Основы учения о почвах / В.А. Ковда. – М.: Наука, 1973. – 447 с.
24. Курнаев, С. Ф. Лесорастительное районирование СССР / С.Ф. Курнаев. – М.: Наука, 1973. – 201 с.
25. Ливеровский, Ю. А. Проблемы генезиса и географии почв / Ю.А. Ливеровский. – М.: Наука, 1987. – 248 с.
26. Методика выполнения измерений валового содержания меди, кадмия, цинка, свинца, никеля, марганца, кобальта, хрома методом атомно-абсорбционной спектроскопии. – М.: ФГУ ФЦАО, 2007. – 20 с.
27. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов / Л.С. Шугалай, М.Г. Семечкина, Г.И. Яшихин, В.К. Дмитриенко. – Новосибирск: Наука, 1984. – 152 с.
28. Почвенно-биогеоценологические исследования в лесных биогеоценозах / под ред. Л.О. Карпачевского. – М.: МГУ, 1980. – 160 с.
29. Программа и методика биогеоценологических исследований / под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. – М.: Наука, 1966. – 235 с.
30. Ремезов, Н. П. О роли леса в почвообразовании / Н.П. Ремезов // Почвоведение. – 1953. – № 12. – С. 74-83.
31. Роде, А. А. Почвообразовательный процесс и эволюция почв / А.А. Роде. – М.: Наука, 1947. – 142 с.
32. Экология и безопасность (справочник). Т. 2. Экологическая безопасность / Н.Г. Рыбальский, М.А. Малярова, В.В. Горбатовский и др. – М.: ВНИИ-ПИ, 1993. – 390 с.
33. Семендяева, Н. В. Инструментальные методы исследования почв и растений / Н.В. Семендяева, Л.П. Галеева, А.Н. Мармулев. – Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2013. – 116 с.
34. Смирнов, В. Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения / В.Н. Смирнов. – Йошкар-Ола: Маргнигоиздат, 1968. – 531 с.
35. Соколов, И. А. Теоретические проблемы генетического почвоведения / И.А. Соколов. – Новосибирск: Гуманитарные технологии, 2004. – 288 с.
36. Соколов, О. А. Эколого-физиологическая оценка минерального питания растений / О.А. Соколов, В.А. Черников, И.Я. Шмырева // Известия Тимирязевской с.-х. академии. – 2016. – № 3. – С. 5-17.
37. Таргульян, В. О. Развитие почв во времени / В.О. Таргульян // Проблемы почвоведения. – М.: Наука, 1982. – С. 108-113.

38. Тюрин, И. В. Вопросы генезиса и плодородия почв / И.В. Тюрин. – М.: Наука, 1966. – 288 с.
39. Фридланд, В. М. Проблемы географии, генезиса и классификации почв / В.М. Фридланд. – М.: Наука, 1986. – 243 с.

SOILS OF «DUBOVAYA ROSHCHA» URBAN FOREST: CONFIGURATION, PROPERTIES, DEVELOPMENT

Yu. P. Demakov, I. I. Mityakova, A. V. Isaev

Keywords: inundable ecotopes; soil; physical and chemical parameters; genesis; development.

Results of soil-ecological researches of 13 biotopes in “Dubovaya Roshcha” urban forest are offered. Morphological characteristic of soil profiles is given. Nature of variation of values of different physical and chemical parameters of soil profiles condition is assessed, limits of the values variability are estimated, and interaction between soil profiles is revealed. It was demonstrated that alluvial-meadow medium-humic light loamy soils on the carbonated clay alluvium were mainly typical for the considered territory, but light and middle loamy soils as well as moderately loamy alluvian pseudopodzolic soils were also often met. By the nature of vertical change of pH value and the combined acidity, all the soils are of acid base type. It was concluded that thickness of humic and eluvial horizon, its acidity, mean content, and stock of humus in it were the most informative indice when assessing the impact of vegetation on the soil condition. Important information on the soils genesis and development of soils is also reflected in the nature of the change of the content of humus and acidity in the gradient of their vertical profile. Results of X-ray fluorescence analysis of soils are offered. The analysis allowed to assess the total content of 29 chemical elements in the soils, where silicium is the principal one. Aluminium and ferrum take the second place. There is much less potassium, magnesium, sodium, calcium, titanium, manganese, and phosphorus in the soil. Nickel, zinc, rubidium, cuprum, and arsenic take the last place. The content of ferrum, sodium, zinc, and cuprum correlate most of all with the content of silicium in the soil, the content of magnesium correlate most of all with the content of aluminium in the soil. The content of zinc correlates with the losses when ignition, caused by burning of volatile fractions of organic matter.

УДК 504.064 (470.343)

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Е. А. Гончаров, А. М. Иосифиди, А. С. Петухов

Приведены результаты радиоэкологических исследований, проведенных лабораторией радиационной экологии Поволжского государственного технологического университета на территории заповедника «Большая Кокшага». На постоянных пробных площадях и вдоль ландшафтного профиля проведены гамма-съемка, отбор и спектрометрические измерения проб почв, растений и грибов. Установлено, что пойменные геосистемы отличаются по радиоэкологическим параметрам: для них характерна более высокая интенсивность гамма-излучения (за счет повышенного содержания в почве калия и цезия) и вертикальная миграция в почве ^{137}Cs , но за счет более богатых почв пойменная растительность практически не накапливает техногенные радионуклиды. Уровень загрязнения почвы ^{137}Cs составляет 0,5-1,2 кБк/м², мощность эквивалентной дозы гамма-излучения – 0,03-0,05 мкЗв/ч. Среди компонентов биоценоза максимальный уровень накопления техногенных радионуклидов отмечен в плодовых телах грибов и мхах.

Ключевые слова: радиоэкология; гамма-съемка; спектрометрические измерения проб почв, растений и грибов.

Введение

Возрастание уровня радиоактивного загрязнения окружающей среды требует проведения комплексных мероприятий, включающих в себя контроль радиационного состояния воздушной среды, поверхностных вод и водных экосистем, геологической среды и наземных экосистем. Для достижения этой цели необходимо проведение радиационного мониторинга окружающей среды. Радиационный мониторинг включает в себя как наблюдения за естественным (природным) радиационным фоном, так и наблюдения за техногенным радиоактивным загрязнением основных природных компонентов, а именно контроль источников загрязнения на данной территории; контроль распределения радионуклидов в компонентах биосферы, оценку их миграционных свойств в конкретных экологических цепочках и способность концентрироваться в отдельных звеньях трофических цепей (в т.ч. загрязнение сельскохозяйственных угодий, почв, воды водоемов, кормов, растительной и животноводческой продукции); контроль доз облучения населения и биоты на данной территории.

В качестве территорий фонового экологического мониторинга часто выбираются особо охраняемые природные территории. В 2012 году на территории ГПЗ «Большая Кокшага» лабораторией радиационной эко-

логии ПГТУ были заложены стационарные пробные площади для наблюдения за радиэкологическими параметрами лесных экосистем.

Объекты исследований

Комплексные радиэкологические исследования проводились на двух постоянных пробных площадях (ПП 2-Л и ПП 90-3-05) и вдоль комплексного ландшафтного профиля. Характеристика постоянных пробных площадей и результаты их первичного обследования в 2012 г. приведены в [1, 2]. Комплексный профиль является постоянным объектом исследований по выявлению особенностей формирования почвенного покрова и расположен на правом берегу реки Большая Кокшага перпендикулярно ее течению от русла реки до западной границы заповедника (рис. 1).

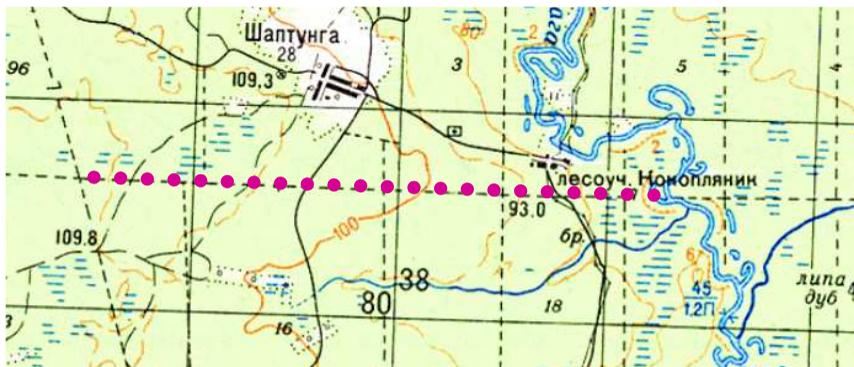


Рис. 1. Рельеф комплексного профиля

Поверхность территории закладки профиля сложена четвертичными отложениями, представленными аллювиальными отложениями пойм р. Б. Кокшага и р. Интунг (пески, суглинки, глины), аллювиальными отложениями (пески, глины) Мончаловско-осташковского горизонта Валдайского надгоризонта первой надпойменной террасы, аллювиально-флювиогляциальными (склоны речной долины – пески, суглинки) и флювиогляциальными отложениями (водоразделы – пески, суглинки, глины) Лазаревского горизонта Подмосковного надгоризонта (рис. 2). Имеют распространение отложения торфа в верховых, переходных и низинных болотах. Дочетвертичные отложения (песчаники, глины, алевролиты, известняки, мергели) на глубине 5-30 м и представлены

Юрпаловской и Путятинской свитами Котельнической серии Северодвинского горизонта Татарского яруса Пермской системы.



Рис. 2. Геологическое строение комплексного профиля [3]

Почвенный покров профиля представлен (от русла реки Б. Кокшага до водораздела): аллювиальными, дерново-подзолистыми, подзолистыми и торфянистыми почвами песчаного и супесчаного составов.

Пологоволнистые зандровые равнины на водоразделах профиля покрыты в основном сосняками и березняками, иногда встречается ель (рис. 3). На надпойменных террасах произрастают насаждения липы и осины, встречаются сосняки. В пойме произрастают дубово-липовые насаждения, вдоль малых рек и ручьев – березовые или черноольховые с небольшой примесью ели. В понижениях рельефа на водоразделах и в притеррасной части поймы реки Б. Кокшага распространены болота переходного типа, покрытые также пушисто-березняками и черноольшанниками.

Вдоль комплексного профиля были заложены ключевые пробные площади (рис. 3), где проводились радиоэкологические исследования: отбор проб почвы и растительности для спектрометрических измерений, измерение мощности дозы гамма-излучения. Характеристика пробных площадей приведена в табл. 1.

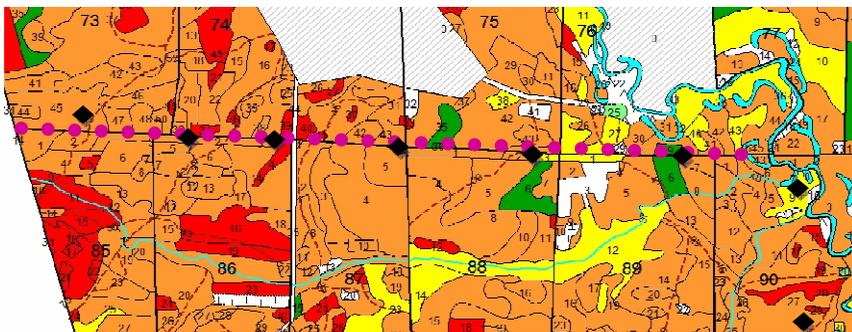


Рис. 3. План насаждений и размещение ключевых пробных площадей вдоль комплексного профиля. Условные обозначения: ◆ ключевая пробная площадь

Таблица 1

Характеристика ключевых пробных площадей на комплексном профиле

Пробная площадь	Форма рельефа	Почвы	Древостой	Живой надпочвенный покров
ПП 2-Л1	Пойма р. Б. Кокшага	аллювиальная среднеглинистая на слоистых глинисто-песчаных отложениях	Преобладает липа, единично вяз, дуб черешчатый	Крапива, будра
КПП 1	Пойма р. Интуг	дерново-подзолистая грунтово-глееватая рыхлопесчаная на древнеаллювиальных песках	Преобладает ольха, единично ель, береза, дуб черешчатый	Крапива, щитовник мужской, будра, таволг
КПП 2	Надпойменная терраса	дерново-подзолистая рыхлопесчаная	Преобладают береза и осина, ель в подросте	Звездчатка, копытень, подмаренник
ПП 90-3-05	Надпойменная терраса	дерново-слабоподзолистая песчаная слабогумусированная	Преобладает сосна, единично береза	Кладония, плеврочиум, марьянник, ястребинка, ландыш
КПП 3	Водораздел	дерново-подзолистая рыхлопесчаная	Преобладает ель, единично сосна, береза	Черника, щитовник мужской, сфагнум, майник, пролеска
КПП 4	Водораздел	торфянистая болотная	Преобладают сосна, береза	Сфагнум, клюква, черника
КПП 5	Водораздел	дерново-подзолистая рыхлопесчаная	Преобладают береза, липа, в подросте ель, клен	Чина лесная, звездчатка, копытень, подмаренник, хвощ
КПП 6	Водораздел	дерново-подзолистая рыхлопесчаная	Преобладает сосна, береза	Дикранум, кладония, брусника, черника

Методика исследования

Исследования проводились на постоянных пробных площадях ПП 90-3-05 и ПП-2Л и вдоль комплексного профиля. На объектах исследования изучались следующие показатели радиационной обстановки: мощность эквивалентной дозы гамма-излучения (МЭД) на высоте 1 м, распределение удельной активности радионуклидов ^{137}Cs , ^{40}K , ^{226}Ra , ^{232}Th по почвенному профилю; плотность поверхностного загрязнения почвы ^{137}Cs ; удельная активность радионуклидов ^{137}Cs , ^{40}K , ^{226}Ra , ^{232}Th в хвое (листве) древесных видов, наземной фитомассе растений живого напочвенного покрова, в плодовых телах шляпочных грибов.

Отобранные образцы почвы, подстилки и растений помещались в полиэтиленовые пакеты, снабжались этикеткой и доставлялись в лабораторию. В лаборатории радиационной экологии ПГТУ в соответствии с [4-6] выполнялась пробоподготовка образцов и спектрометрические измерения на стационарной спектрометрической установке МКС-01 А «Мультирад-АБГ».

Результаты исследования

Мощность эквивалентной дозы гамма-излучения (МЭД) измерялась на постоянных и ключевых пробных площадях на высоте 1 м дозиметром-радиометром МКС-АТ 6130 (нулевой фон дозиметра 0,027 мкЗв/ч, основная погрешность 20 %, статистическая погрешность 10 %). Результаты приведены в табл. 2.

Таблица 2

Оценка мощности эквивалентной дозы гамма-излучения и плотности поверхностного загрязнения почвы ^{137}Cs на пробных площадях

Пробная площадь	Форма рельефа	МЭД, мкЗв/ч	Плотность поверхностного загрязнения почвы ^{137}Cs , кБк/м ²
ППП 2-Л	Пойма р. Б. Кокшага	0,05	1,17
КПП 1	Пойма р. Интуг	0,05	1,00
КПП 2	Надпойменная терраса	0,05	1,04
ППП 90-3-05	Надпойменная терраса	0,03	0,97
КПП 3	Водораздел	0,05	1,10
КПП 4	Водораздел (сфагновое болото)	0,03	-
КПП 5	Водораздел	0,03	0,68
КПП 6	Водораздел	0,03	0,52

Пространственное распределение гамма-излучения на пробных площадях характеризуется как однородное (коэффициент вариации составляет 3-5%) и практически не изменяется по годам.

При этом интенсивность излучения на пойменных участках в 1,7 раза выше, на чем на водораздельных, что объясняется геологическим строением (более тяжелым гранулометрическим составом почвообразующих пород). В целом мощность дозы гамма-излучения соответствует минимальным значениям природного фона для средней полосы европейской территории России.

Распределение удельной активности радионуклидов (^{137}Cs , ^{40}K , ^{226}Ra , ^{232}Th) по почвенному профилю. Программой радиоэкологического мониторинга предусматривается не реже 1 раза в 5 лет на пробных площадях проводить изучение миграции радионуклидов по почвенному профилю. Также послойный отбор почвенных образцов был произведен на ключевых пробных площадях. Результаты приведены в табл. 3.

Таблица 3

Вертикальное распределение радионуклидов в почвенном слое 0-20 см на постоянных и ключевых пробных площадях

Радионуклид	Удельная активность радионуклида (Бк/кг)				
	Подстилка	0-5 см (в т.ч. подстилка)	5-10 см	10-15 см	15-20 см
ПП 2-Л Т 4 Пойма р. Б. Кокшага					
Cs-137	2,0±1,1	24,7±3,2	15,4±2,2	1,8±0,7	≤2,1
K-40	202,0±49,7	293,6±59,6	299,5±56,8	202,1±39,4	222,7±53,9
Ra-226	≤2,0	13,6±2,4	11,7±2,1	17,5±2,7	18,1±4,1
Th-232	≤2,6	26,1±5,0	26,6±3,9	26,2±3,9	31,3±5,4
КПП 1 Пойма р. Интуг					
Cs-137	12,8±1,9	32,2±5,3	24,5±3,1	≤1,2	≤0,4
K-40	30,3±16,4	≤35,0	282,2±56,6	253,1±49,4	216,1±41,0
Ra-226	2,3±1,2	4,6±2,6	13,0±2,2	12,6±2,3	15,4±2,5
Th-232	4,8±2,6	8,3±5,0	23,0±3,9	31,7±4,6	33,0±4,5
КПП 2 Надпойменная терраса					
Cs-137	21,1±3,0	16,6±2,2	1,9±0,5	0,4±0,3	≤0,3
K-40	≤29,1	77,6±22,7	39,2±11,3	68,5±15,3	55,6±13,6
Ra-226	1,9±1,0	5,1±1,3	4,3±0,9	4,7±0,9	4,3±0,9
Th-232	7,6±2,4	6,4±2,4	4,3±1,2	3,7±1,2	5,9±1,3
ПП 90-3-05 Т 6 Надпойменная терраса					
Cs-137	51,5±5,9	32,2±4,8	6,1±0,9	2,0±0,5	≤0,8
K-40	≤13,3	≤31,2	36,8±12,2	20,3±8,0	45,0±12,1
Ra-226	2,0±1,3	9,1±3,0	6,0±1,2	3,3±0,8	4,0±0,9
Th-232	≤3,5	≤4,2	3,3±1,3	3,4±1,2	5,1±1,5
КПП 3 Водораздел					
Cs-137	20,8±3,2	31,2±7,8	13,3±1,9	2,7±0,7	0,7±0,5
K-40	≤20,9	≤103,0	≤11,5	78,3±19,7	69,4±19,1
Ra-226	≤3,1	≤6,1	8,8±1,6	3,7±1,0	2,4±0,8
Th-232	≤6,1	≤13,5	4,1±1,9	2,5±1,5	3,4±1,6

Окончание табл. 3

Радионуклид	Удельная активность радионуклида (Бк/кг)				
	Подстилка	0-5 см (в т.ч. подстилка)	5-10 см	10-15 см	15-20 см
КПП 4 Водораздел (сфагновое болото)					
Cs-137	-	55,8±8,5	-	-	-
K-40	-	432,0±110,0	-	-	-
Ra-226	-	≤3,4	-	-	-
Th-232	-	≤8,7	-	-	-
КПП 5 Водораздел					
Cs-137	10,3±2,2	13,5±2,0	0,8±0,5	0,5±0,9	≤0,4
K-40	≤20,6	82,9±22,7	99,6±23,6	106,1±25,5	82,4±19,2
Ra-226	≤1,6	6,6±1,4	3,4±1,0	5,1±1,1	4,9±1,1
Th-232	≤3,5	7,2±2,6	4,9±2,1	5,9±2,3	5,8±1,7
КПП 6 Водораздел					
Cs-137	24,3±3,6	7,9±1,4	3,0±1,1	1,9±0,5	≤0,3
K-40	≤16,5	≤13,1	≤7,9	≤7,4	32,5±9,9
Ra-226	2,8±1,8	2,0±1,1	2,5±0,7	2,9±0,8	2,4±0,7
Th-232	≤3,5	≤3,4	3,7±1,8	2,6±1,4	3,0±1,2

В ходе изучения характера распределения техногенных и природных радионуклидов в верхнем 20 см слое почвы установлено, что радионуклиды цезия-137 в основном (80-85% с учетом плотности сложения почвенного слоя) сосредоточены в поверхностном слое (0-10 см). На глубине более 20 см содержание ¹³⁷Cs с учётом неопределённости измерений не превышает 2 Бк/кг. На пойменных участках цезий интенсивнее мигрирует вглубь почвы – на слой 5-10 см приходится до 50 % запаса радионуклида в почве, в то время как на остальных участках основная активность содержится в слое 0-5 см.

Содержание природных радионуклидов в почве определяется минералогическим составом почвообразующих пород и положением пробной площади в ландшафте. На пойменных участках содержание калия, радия и тория максимально, достигая соответственно 250-300 Бк/кг, 12-18 Бк/кг, 23-33 Бк/кг, на надпойменной террасе и водоразделе активность калия в почве не превышает 100 Бк/кг, а радия и тория – 10 Бк/кг. При этом содержание природных радионуклидов увеличивается с глубиной по мере увеличения содержания минеральной части почвы.

Сравнительный анализ результатов измерений почвенных образцов, отобранных в 2012 и в 2016 году, показывает хорошую сходимость результатов. Следует отметить, что при обработке данных 2016 года в радионуклидную базу был добавлен бериллий-7, что позволило снизить неопределенность измерений почти в 2 раза, что привело к снижению средних значений.

Плотность поверхностного загрязнения почвы ^{137}Cs . Уровень радиоактивного загрязнения территории оценивается по поверхностной плотности загрязнения почвы техногенными радионуклидами. Результаты расчета плотности загрязнения почвы приведены в табл. 2.

Относительно более высокий уровень загрязнения почвы пойменного участка связан, скорее всего, с привнесом цезия с паводковыми и тальми водами, а также с более активным поглощением элементов минерального питания растительностью на автоморфных почвах.

В целом плотность поверхностного загрязнения почвы ^{137}Cs на всех обследованных территориях находится в интервале от 0,5 до 1,2 кБк/м², что соответствует уровням глобальных выпадений данного радионуклида.

Содержание радионуклидов в биологических объектах. Для целей радиэкологического мониторинга в условиях минимального загрязнения почвы ^{137}Cs (до 185 кБк/м²) используются виды-биоиндикаторы по аккумуляции, виды-доминанты и хозяйственно ценные виды. Информативным элементом древостоя, характеризующим его радиэкологическое состояние, являются листва и хвоя, в которых может наблюдаться повышенное содержание ^{137}Cs даже при минимальном уровне загрязнения [1, 2]. Результаты спектрометрических измерений воздушно-сухих образцов биологических объектов приведены в табл. 4.

Таблица 4

Удельная активность радионуклидов в компонентах фито- и микоценозов

Биологический объект	Удельная активность радионуклидов, Бк/кг			
	Cs-137	K-40	Ra-226	Th-232
ПП 2-Л Пойма				
Дуб черешчатый (листья)	≤1,0	≤18,3	≤1,2	≤2,8
Крапива двудомная	≤0,5	1164,0±186,0	≤0,8	≤1,8
Будра плющевидная	≤1,2	1994,0±324,0	3,5±1,7	17,6±5,6
Щитовник мужской	≤0,7	1721,0±274,0	3,5±1,2	13,1±3,7
КПП 1 Пойма				
Ольха (листья)	4,0±2,2	368,1±83,4	≤1,8	13,0±6,0
Вяз (листья)	≤1,5	≤25,0	1,9±1,8	≤4,6
Крапива двудомная	1,1±0,6	20,7±14,5	1,9±1,0	≤1,9
Щитовник мужской	7,2±1,5	27,1±17,1	2,5±1,3	≤1,9
КПП 2 Надпойменная терраса				
Клен остролистный (листья)	≤1,7	334,6±85,4	≤3,2	≤6,7
Подмаренник цепкий	≤3,2	1168,0±209,0	2,0±1,9	4,4±3,9
ПП 90-3-05 Надпойменная терраса				
Сосна обыкновенная (хвоя)	21,4±3,0	≤37,1	2,4±1,2	4,9±3,0
Брусника (листья)	41,8±5,0	53,2±22,1	3,5±1,3	6,0±2,4

Окончание табл. 4

Биологический объект	Удельная активность радионуклидов, Бк/кг			
	Cs-137	K-40	Ra-226	Th-232
Плевроциум Шребера	34,9±4,7	433,2±91,6	≤1,9	≤3,5
Дикранум метловидный	84,7±9,5	≤16,1	2,7±1,7	≤2,6
Кладония оленья	22,0±3,0	359,4±68,4	≤0,9	≤3,1
Белый гриб	186,9±20,4	565,0±124,0	≤2,3	≤6,4
Моховик зеленый	991,0±101,0	1087,0±199,0	9,8±3,3	≤5,0
Горькушка	1387,0±141,0	797,0±153,0	≤3,6	≤5,2
КПП 3 Водораздел				
Ель европейская (хвоя)	17,6±4,0	157,5±66,1	≤3,0	≤7,3
Черника (листья)	41,2±8,1	108,1±80,6	≤8,7	≤16,5
КПП 4 Водораздел				
Сосна обыкновенная (хвоя)	7,3±5,9	98,5±96,4	≤7,9	≤8,3
Береза пушистая (листья)	16,0±2,8	239,7±57,6	≤1,7	≤4,6
Сфагнум	55,8±8,4	432,0±110,0	≤3,4	≤8,7
КПП 5 Водораздел				
Липа мелколистная (листья)	≤2,3	729,0±144,0	≤3,0	≤7,8
Звездчатка ланцетолистная	12,3±3,7	1253,0±231,0	≤3,3	≤20,7
Сморчки	≤17,4	1728,0±561,0	≤18,1	≤62,3
КПП 6 Водораздел				
Сосна обыкновенная (хвоя)	8,5±2,0	≤23,1	≤3,8	≤4,7
Черника (листья)	33,4±17,6	≤386,0	≤19,6	≤46,7
Дикранум метловидный	43,8±9,1	≤93,5	8,8±6,5	≤22,3

Спектрометрический анализ образцов растений и грибов показал отсутствие тяжелых природных радионуклидов радия и тория.

Значимая удельная активность цезия зафиксирована в растительности всех пробных площадей, за исключением пойменных, которые характеризуются более плодородными почвенными условиями. Интенсивному поступлению цезия в растительность и накоплению его в подстилке способствует низкое содержание в песчаной почве элементов минерального питания (в т.ч. калия – биофильного химического аналога цезия), незначительная сорбционная способность почвы (низкое содержание гумуса и глинистых частиц) и медленная минерализация опада [7].

Сравнительный анализ результатов измерений биологических образцов за 2012 и 2016 гг. показал хорошую сходимость результатов, существенных изменений в накопительной способности ¹³⁷Cs компонентами фитоценозов не произошло. Следует отметить, что при обработке данных 2016 года в радионуклидную базу был добавлен бериллий-7, что позволило снизить неопределенность измерений почти в 2 раза, что привело к некоторому снижению средних значений. Среди природных радионуклидов отдельно стоит выделить калий-40, содержание которого

во всех образцах существенно увеличилось в 2016 году, что может быть связано с благоприятными погодными условиями 2016 г.

Как и в 2012 г., максимальный уровень накопления техногенных радионуклидов отмечен в плодовых телах грибов (горькушке, моховике), так как грибы являются основными индикаторами по аккумуляции присутствия ^{137}Cs в лесных экосистемах и играют значительную роль в биогеохимической миграции этого радионуклида. Полученные результаты свидетельствуют также о том, что содержание техногенных радионуклидов не превышает допустимые санитарные нормы (2500 Бк/кг для сушёных грибов) [8].

Заключение

В ходе проведенных работ выполнен очередной этап мониторинговых наблюдений на постоянных пробных площадях, заложенных для целей радиоэкологического мониторинга в 2012 году, изучено изменение радиоэкологических параметров вдоль комплексного профиля. По результатам исследований можно сделать следующие выводы:

1. Мощность дозы гамма-излучения на пробных площадях соответствует минимальным значениям природного фона для средней полосы Европейской территории России, пространственное распределение гамма-излучения на пробных площадях характеризуется как однородное.

2. Плотность поверхностного загрязнения почвы ^{137}Cs находится в интервале от 0,5 до 1,2 кБк/м², что соответствует уровням глобальных выпадений данного радионуклида.

3. Радионуклиды ^{137}Cs в основном (80-85% с учетом плотности сложения почвенного слоя) сосредоточены в поверхностном слое (0-10 см), на глубине более 20 см содержание ^{137}Cs с учётом неопределённости измерений не превышает 2 Бк/кг.

4. Содержание природных радионуклидов в почве определяется минералогическим составом почвообразующих пород и положением пробной площади в ландшафте: на пойменных участках содержание калия, радия и тория максимально, достигая соответственно 250-300 Бк/кг, 12-18 Бк/кг, 23-33 Бк/кг, на надпойменной террасе и водоразделе активность калия в почве не превышает 100 Бк/кг, а радия и тория - 10 Бк/кг, при этом содержание природных радионуклидов увеличивается с глубиной по мере увеличения содержания минеральной части почвы.

5. Значимая удельная активность цезия зафиксирована в растительности всех пробных площадей, за исключением пойменных, которые характеризуются более богатыми почвенными условиями.

6. Максимальный уровень накопления техногенных радионуклидов отмечен в плодовых телах грибов (горькушка, моховик), на порядок ниже накапливают ^{137}Cs мхи (дикранум, сфагнум).

7. В целом пойменные участки отличаются по радиоэкологическим параметрам: для них характерна более высокая интенсивность гамма-излучения (в 1,7 раза выше, чем на водораздельных участках, за счет повышенного содержания калия и цезия) и вертикальная миграция в почве ^{137}Cs , но за счет более богатых почв пойменная растительность практически не накапливает техногенные радионуклиды.

8. Сравнительный анализ результатов измерений почвенных и биологических образцов, отобранных в 2012 и в 2016 году, показал хорошую сходимость результатов. Следует отметить, что при обработке данных 2016 года в радионуклидную базу был добавлен бериллий-7, что позволило снизить неопределенность измерений почти в 2 раза.

Библиографический список

1. Гончаров, Е.А. Радиоэкологический мониторинг на территории заповедника «Большая Кокшага» / Е.А.Гончаров, Д. И. Пигалин // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6 / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 77- 90.

2. Гончаров, Е.А. Распределение техногенных и естественных радионуклидов в лесных экосистемах заповедника «Большая Кокшага» / Е.А.Гончаров, Д.И. Пигалин // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2013. – № 4. – С. 76-87.

3. Государственная геологическая карта России [Электронный ресурс]. URL: <http://www.geolkarta.ru/> (дата обращения 10.06.2017).

4. Методика выполнения гамма-спектрометрических измерений активности радионуклидов в пробах почвы и растительных материалов. – М.: Рослесхоз, 1994. – 16 с.

5. Методика измерения активности радионуклидов с использованием сцинтилляционного гамма-спектрометра с программным обеспечением «Прогресс». – Менделеево: ГНМЦ «ВНИИФТРИ», 2003. – 30 с.

6. Методика измерения активности радионуклидов с использованием сцинтилляционного бета-спектрометра с программным обеспечением «Прогресс». – Менделеево: ГНМЦ «ВНИИФТРИ», 2004. – 24 с.

7. Малюта, О.В. Радиоэкологические исследования лесных экосистем Среднего Поволжья / О.В. Малюта, Д.Е. Конаков, Е.А. Гончаров // Лесной журнал. – 2010. № 4. – С. 132-138.

8. Единые санитарно-эпидемиологические и гигиенические требования к товарам, подлежащим санитарно-эпидемиологическому надзору (контролю). Утв. Решением Комиссии Таможенного союза от 28.05.2010, № 299.

RADIOECOLOGICAL STUDIES IN THE TERRITORY OF «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

E. A. Goncharov, A. M. Iosifidi, A. S. Petukhov

Keywords: radioecology; gamma survey; spectrometer measurements of samples of soils, plants, mushrooms.

Results of radio-ecological studies carried out in the laboratory of Radioecology (Volga State University of Technology) in the grounds of «Bolshaya Kokshaga» nature reserve are offered. Gamma survey, selection, and spectrometer measurements of samples of soils, plants, and mushrooms were carried out on the permanent samples and along the landscape profile. It was found that inundable geosystems differed in radioecological parameters. Higher intensity of gamma-radiation (through higher concentration of potassium and cesium in the soil) and an upright travel of ^{137}Cs in the soil (through more fertile soils, inundable vegetation does not practically accumulate the man-caused radionuclides) is typical for them. The level of soil pollution with ^{137}Cs is 0.5-1.2 kBq /m², the power of an equivalent dose of gamma-radiation is 0.03-0.05 mSv/h. Among the components of the biocenosis, maximum level of man-caused radionuclides accumulation is found to be in the kames and in the moss.

УДК 581.5:575.857:561.394

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ГРОЗДОВНИКА МНОГОРАЗДЕЛЬНОГО В ЗАПОВЕДНИКЕ

Г. О. Османова, Г. А. Богданов

Приведены результаты изучения онтогенетической структуры популяции гроздовника многораздельного (*Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.). Редкость данного вида объясняется тем, что по большинству факторов экологических шкал Д.Н. Цыганова *B. multifidum* является стеновалентным видом. Онтогенетические спектры популяции *B. multifidum* за два года наблюдений односторонние, левосторонние с максимумом на группе особей прегенеративного периода. Популяция *B. multifidum* нормальная, неполночленная, по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского популяция *B. multifidum* – молодая.

Ключевые слова: гроздовник многораздельный; онтогенетическая структура; экологическая характеристика местообитаний.

Введение

Изучение механизмов устойчивости популяций редких и архаичных видов растений – первый шаг к решению проблемы сохранения биоразнообразия нашей планеты. К настоящему времени популяционными исследованиями Н.И. Шориной, ее учениками и рядом других авторов [2, 4, 5, 22 и др.] достаточно хорошо изучены многие виды типичных папоротников, чего не скажешь о реликтовых видах.

Неподдельный интерес вызывают представители класса Ужовниковые (*Ophioglossopsida*), роль и место которых в эволюции растительного мира до сих пор в науке не определены. Они не имеют хозяйственного значения, но представляют научный интерес как длительно эволюционирующая, исчезающая группа растений. Ужовниковые рассматривают либо в качестве потомков праголосеменных, либо как совершенно самостоятельную, очень древнюю тупиковую линию эволюции, которая развивалась параллельно папоротникам и праголосеменным растениям [Bierhorst, 1971; Wagner, 1964; Wagner, Wagner, 1993; Takahashi, Kato, 1988; Kato, 1988, 1990: цит. по: 6, 13].

Род Гроздовник (*Botrychium* Sw.) – это самая своеобразная и очень древняя группа папоротников, до сих пор остается слабо изученной. В литературе имеются сведения об онтогенезе гроздовника полудунного – *Botrychium lunaria* (L.) Sw. [13], гроздовника многораздельного – *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. [14] и гроздовника виргинского – *Botrychium virginianum* (L.) Sw. [7].

Объект и методика исследования

Объектом исследования выбран гроздовник многораздельный – небольшое (8-32 см высотой) многолетнее травянистое растение с коротким корневищем [12], с пучком многочисленных шнуровидных придаточных корней и двумя вайями (рис. 1). Стебель – радиально-симметричный, как правило, простой, неветвящийся, мягкий и обычно несколько мясистый. Близ верхушки покрыт сближенными буроватыми основаниями старых листьев, после разрушения которых остаются листовые рубцы. Стебель заканчивается верхушечной почкой. Листья длинночерешковые, очередные, состоят из двух сегментов – из стерильной (трофофор) и спороносной (спорофор) частей, сидящих на общем длинном черешке (филломофор). Основание черешка обычно окружено влагалищным основанием предыдущего, уже отмершего листа, как воротничком. Трофофор в очертании треугольный, триждыперисторассеченный и имеет стержень. Спорофор смотрится как продолжение филломорфора и представляет собой прямостоячий, сидячий на ножке «колосок» со спорангиями. Листья разворачиваются летом, и после спороношения спороносная часть отмирает, а вегетативная часть зимует и сохраняется до следующего года. Полностью она отмирает после разворачивания следующего листа. Каждый год образуется один лист, поэтому по числу листовых рубцов на корневище можно определить относительный возраст гроздовника.

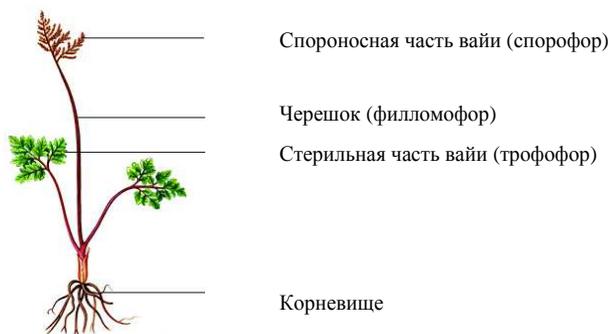


Рис. 1. Морфологическое строение *V. multifidum*

Спороносная часть с длинной ножкой в виде дважды или трижды разветвленной яйцевидной «метелки» с крупными (около 1 мм), шаровидной формы несросшимися спорангиями, находящимися по бокам и на верхушках сегментов спороносной части листьев. Споры с трилуче-

вым тетрадным рубцом. Спорофор обычно треугольно-овальный, дважды или трижды разветвленный [3]. К каждому спорангию подходит проводящий пучок – это примитивный признак, несвойственный другим папоротникам. Спороносит в июле-августе [17]. Гаметофит подземный, длиной до 20 мм, образует микоризу. Половые органы (антеридии и архегонии) на одном заростке созревают не одновременно: первыми созревают антеридии, что способствует перекрестному оплодотворению.

При неблагоприятном стечении обстоятельств растение может «выпасть» из травостоя на 1-4 года (иногда до 8 лет), и под землей находятся питающиеся микотрофно стебли с корнями и почкой [14].

Гроздовник многораздельный – голарктический реликтовый вид. Произрастает в Скандинавии, Западной и Восточной Европе, Гималаях, Северной Америке, Австралии. На территории России – в лесной зоне европейской части, Западной Сибири [3]. В Республике Марий Эл *B. multifidum* встречается в сосновых, хвойно-широколиственных лесах, на сухих мшистых склонах. Обнаружен в Волжском, Звениговском, Килемарском, Мари-Турекском, Медведевском, Моркинском, Параньгинском и Юринском районах [12]. Распространен на суходольных мшистых и пойменных лугах, сухих песчаных травянистых склонах, в травянистых березовых мелколесьях, разреженных, светлых, смешанных и хвойных, преимущественно сосновых лесах, кустарниках на зарастающих гарях, вырубках, лесных полянах и опушках, на известняковых обнажениях, залежах [1]. Предпочитает рыхлые и влажные почвы.

И.Г. Криницыным [14] изучен онтогенез *B. multifidum* (рис. 2).

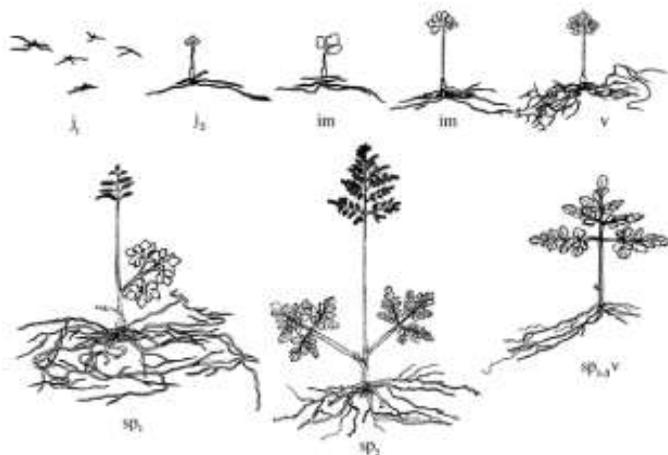


Рис. 2. Онтогенез гроздовника многораздельного [14]

Спорофиты начинают и заканчивают свою жизнь под землей. В начальный период онтогенеза подземная жизнь уховниковых помогает им окрепнуть и избежать массовой элиминации, поскольку ежегодно на лугах до 90% ювенильных растений погибают по разным причинам [15].

И.И. Науялисом [цит. по: Naujalis, 1995] описаны популяции некоторых уховниковых в Литве, но для европейской части России подобные исследования отсутствуют [13]. *B. multifidum* встречается редко, популяции этого вида малочисленны.

Изучение динамики численности и онтогенетической структуры популяции *B. multifidum* проводили на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» (кв. 95) в 2013 и 2014 годах.

Крупная популяция *B. multifidum* была обнаружена на заброшенной сырой лесной дороге. Растения находились на обочинах и по центру дороги. Данное расположение связано с тем, что там они не могут быть повреждены колесами машин. Гроздовники размножаются, по-видимому, исключительно спорами, что обуславливает повышенную требовательность к влажности субстрата [16].

На популяцию *B. multifidum* антропогенные воздействия отсутствуют. Она характеризуется высокой плотностью растений и присутствием молодых особей прегенеративного периода.

Экологическую оценку местообитаний проводили по геоботаническим описаниям данного фитоценоза с применением программного комплекса «Ecoscale Win» [11] по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [20]: Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала солевого режима почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Rc – шкала кислотности почв, fH – шкала переменной влажности почв; Lc – шкала освещенности-затенения.

С использованием подходов Л.А. Жуковой [10] нами рассчитаны потенциальная (PEV) и реализованная (REV) экологические валентности *B. multifidum*, коэффициент экологической эффективности ($K_{ec. eff.}$). Полученные значения были распределены по группам валентности и толерантности [21].

С целью изучения численности, морфологических особенностей особей и онтогенетической структуры популяции *B. multifidum* в лесном фитоценозе были заложены 3 трансекты размером 1×6 (м). Трансекты были заложены на лесной дороге. Две трансекты были проложены в колее, одна – между колеями. Каждую трансекту разбили на 18 площадок 1×1 (м). В пределах каждой площадки определяли онтогенетическое состояние особей *B. multifidum* с координатной привязкой. Общий объ-

ем выборки составил 54 площадки. В качестве счетной единицы использовалась особь [19].

Для выделения онтогенетических состояний были использованы диагностические признаки, предложенные И.Г. Кринцыным [14]: наличие связи с гаметофитом, дифференциация вайи на вегетативную (стерильную) и спороносную (фертильную) части, форма вегетативной и спороносной частей листа, форма сегментов вегетативной части вайи, число.

Для оценки состояния популяции *B. multifidum* рассчитаны индексы возрастности (Δ) [18], эффективности (ω) [8], восстановления (I_b) и замещения (I_z) [9]. Тип популяции определяли по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [8].

Обсуждение результатов исследования

Экологическая характеристика местообитаний *B. Multifidum*. Результаты обработки геоботанических описаний позволили нам получить балловые характеристики местообитаний *B. multifidum*. Анализ потенциальной экологической валентности (PEV) в системе экологических шкал Д.Н. Цыганова [20] показал, что по отношению к факторам шкалы увлажнения почв (PEV = 0,30), солевого режима почв (PEV = 0,16) и кислотности почв (PEV = 0,31) *B. multifidum* является стеновалентным видом, т.е. может выносить лишь ограниченные изменения данных факторов, близких к критическим (табл. 1). По шкале освещенности-затенения (PEV = 0,67) *B. multifidum* можно охарактеризовать как эвривалентный вид.

Согласно значениям по факторам почвенных шкал (см. табл. 1) популяция *B. multifidum* произрастала на небогатых / довольно богатых почвах (5,76-6,29), бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почвах (5,11-5,45) на сухолесолуговых / влажно-лесолуговых почвах (12,14-12,77). В экологическом ряду кислотности почв популяция *B. multifidum* располагается на кислых почвах / слабокислых почвах (5,80-6,11) в зоне относительно устойчивого / слабо переменного увлажнения (4,58-5,0). Особи *B. multifidum* произрастали в условиях полуоткрытых пространств / светлых лесов (3,80-4,03).

По факторам шкал увлажнения почв, солевого режима почв и освещенности-затенения, полученные для *B. multifidum* данные укладываются в диапазоны, приводимые Д.Н. Цыгановым [20] для этого вида. По факторам шкал богатства почв азотом и переменности увлажнения данные для этого вида у Д.Н. Цыганова [20] отсутствуют, поэтому приводятся впервые. По фактору шкалы кислотности почв полученные дан-

ные выходят за рамки, приводимые Д.Н. Цыгановым, поэтому данную шкалу можно расширить вправо на 0,11 ступеней.

Рассчитанные показатели дают возможность определить $K_{e,eff}$, который показывает, сколько процентов данного фактора использовали особи *B. multifidum* в изученной популяции. Этот показатель варьирует от 3,88 до 17,5 %. Максимальные показатели получены по шкале солевого режима почв (Tr) – 17,5 % и по шкале увлажнения почв (Hd) – 9 %.

Таблица 1

Характеристика потенциальной и реализованной экологических валентностей и коэффициента экологической эффективности

Экологические шкалы	Экологическая позиция вида по шкале фактора	PEV	Реализованная экологическая позиция	REV	$K_{e,eff}$, %
Hd (1-23)	10-16	0,30 СВ	12,14-12,77	0,027	9
Tr (1-19)	5-7	0,16 СВ	5,76-6,29	0,028	17,5
Nt (1-11)	–	–	5,11-5,45	0,031	–
Rc (1-13)	3-6	0,31 СВ	5,80-6,11	0,024	7,74
fH (1-11)	–	–	4,58-5	0,039	–
Lc (1-9)	1-6	0,67 ЭВ	3,80-4,03	0,026	3,88

Условные обозначения: Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала солевого режима почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Rc – шкала кислотности почв, fH – шкала переменной увлажненности почв; Lc – шкала освещенности-затенения; СВ – стеновалентный, ЭВ – эвривалентный; PEV – потенциальная экологическая валентность; REV – реализованная экологическая валентность; $K_{e,eff}$ – коэффициент экологической эффективности.

Популяция *B. multifidum*, как было отмечено ранее, произрастала на лесной дороге. Было замечено, что на площади в 18 м² особи *B. multifidum* были размещены не равномерно. Было выявлено, что на колее отсутствовали особи этого вида непосредственно на проезжей части. По обочинам колеи в пределах первой трансекты были отмечены единичные экземпляры *B. multifidum*, находящиеся в виргинильном и генеративном состояниях (всего 9 особей). На трансекте № 3 на обочине было отмечено 23 особи. Замечено, что на данной трансекте доминировали особи прегенеративного периода (j и im). В пределах этой трансекты была обнаружена одна генеративная особь в sp₂ состоянии. На площадке № 2 – одна особь переходного состояния (im-v). Больше всего особей (14 растений) было зафиксировано на площадке № 6.

Трансекта № 2 была заложена между колеями и располагалась на микроповышении. На этой трансекте нами выявлено наибольшее число экземпляров *B. multifidum* (37 растений). Доминирование особей *B. multifidum* на трансекте № 2 можно объяснить тем, что движущийся транспорт касается спорофоров и происходит распространение спор, с дальнейшим их прорастанием. Спектр онтогенетических состояний

B. multifidum в пределах трансекты № 1 неполночленный, одновершинный левосторонний, максимум приходится на виргинильные спорофиты (55,5 %). Также присутствовали молодые спороносящие (22,2 %) и временно неспороносящие (22,2 %) спорофиты.

Онтогенетический спектр *B. multifidum* в пределах трансекты № 3 также неполночленный. Доминирующими группами являются особи ювенильного (47,8 %) и имматурного (43,5 %) состояний. Нами была обнаружена единственная особь *B. multifidum*, находящаяся в переходном состоянии от имматурного к виргинильному, а также одно растение средневозрастного спороносящего онтогенетического состояния, на долю которых пришлось по 4,3 %.

В пределах трансекты № 2 спектр онтогенетических состояний *B. multifidum* прерывистый. Доминирующей группой являются особи имматурного состояния. Минимальной – группа особей переходных форм (2,7 %): имматурный, переходящий в молодой спороносящий спорофит, виргинильный, переходящий в молодой спороносящий спорофит, молодой спороносящий, переходящий в виргинильный спорофит и средневозрастный спороносящий, переходящий в виргинильный спорофит. Онтогенетический спектр одновершинный левосторонний, максимум приходится на группу особей имматурного состояния (29,7%).

Онтогенетическая структура ценопопуляции *B. Multifidum*. Динамику онтогенетического состава популяции *B. multifidum* проследили в течение 2013–2014 гг. Результаты изучения онтогенетической структуры *B. multifidum* показали, что в 2013 и 2014 годах присутствовали особи ювенильного, имматурного и виргинильного состояний, а также молодые спороносящие и средневозрастные спороносящие растения. Не были обнаружены старые спороносящие, субсенильные и сенильные растения. Всего в 2013 году было обнаружено 58 особей (рис. 3).

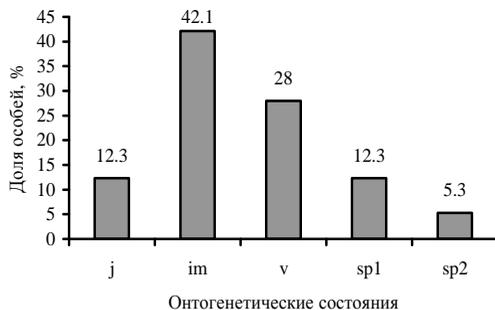


Рис. 3. Онтогенетический спектр популяции *B. multifidum* в 2013 году

Популяция *B. multifidum* полночленная. Доминирующей группой являются особи имматурного состояния (42,1%), минимальной – группа средневозрастных спороносящих растений (5,3%). Онтогенетический спектр одновершинный левосторонний. Всего в 2014 году было обнаружено 69 особей (рис. 4).

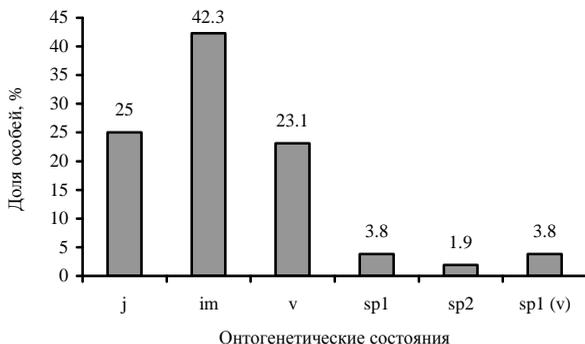


Рис. 4. Онтогенетический спектр популяции *B. multifidum* в 2014 году

Возросло число растений в ювенильном (25 %), имматурном (42,3 %) и виргинильном (23,1 %) состояниях. Также найдены временно не спороносящие спорофиты (3,8 %). В 2014 году было обнаружено 7 переходных форм (рис. 5).

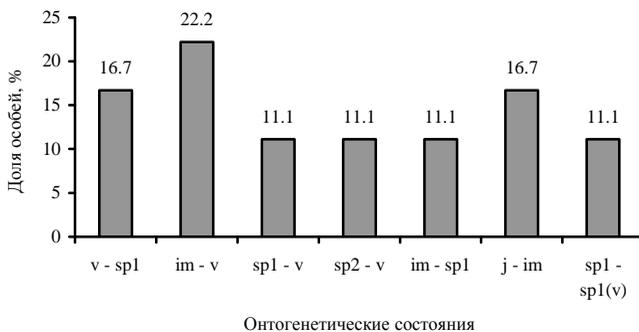


Рис. 5. Онтогенетический спектр переходных форм популяции *B. multifidum* в 2014 году

Максимум приходится на имматурные, которые переходят в виргинильное состояние (22,2 %). В популяции *B. multifidum* отмечена реверсия (возврат к ранним стадиям онтогенеза). Это такие формы, как моло-

дые и зрелые спороносящие, переходящие в виргинильные состояния (11,1 %). В популяции *B. multifidum* также присутствуют спорофиты (11,1 %), перешедшие к спороношению на ранних стадиях: имматурный спорофит, переходящий в молодой спороносящий. Присутствуют особи молодых спороносящих спорофитов, переходящих во временно не спороносящие (11,1 %).

Исследованная нами популяция, согласно классификации «дельта-омега» [8], охарактеризована как молодая. Индекс эффективности не высокий (0,286). Это связано с тем, что в популяции *B. multifidum* преобладают особи прегенеративного периода (j, im, v), т.е. нагрузка на среду, оказываемая средневозрастным генеративным растением, не высока. Индекс возрастности тоже имеет низкое значение (0,09). В изучаемой популяции *B. multifidum* отсутствовали сенильные и субсенильные онтогенетические группы, поэтому значения индексов восстановления и замещения равны (3,83). Высокий процент особей *B. multifidum* (79,3 %), находящихся в прегенеративном периоде, и высокие значения индексов восстановления и замещения (3,83) свидетельствуют об активном споровом самоподдержании.

Заключение

Результаты анализа полученных данных по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [20] показали, что по большинству факторов *B. multifidum* является стеновалентным видом. Шкалу кислотности почв можно расширить вправо на 0,11 ступеней. По шкале богатства почв азотом и переменности увлажнения данные для этого вида приводятся впервые. Онтогенетические спектры популяции *B. multifidum* за два года наблюдений одновершинные, левосторонние с максимумом на группе особей прегенеративного периода. Популяция *B. multifidum* нормальная, неполночленная. Онтогенетический спектр *B. multifidum* одновершинный с максимумом на группе особей имматурного состояния. По классификации нормальных популяций «дельта-омега» Л.А. Животовского [8] популяция *B. multifidum* – молодая.

Библиографический список

1. Абрамов, Н.В. Флора Республики Марий Эл: справочное пособие / Н.В. Абрамов. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т., 2008. – 196 с.
2. Барабанщикова, Н.С. Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 2002. – 18 с.

3. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1 / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. – М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2002. – 526 с.
4. Гуреева, И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). – Томск, 2001. – 158 с.
5. Державина, Н.М. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – М., 2006. – 50 с.
6. Еленевский, А.Г. Ботаника высших или наземных растений / А.Г. Еленевский, М.П. Соловьева, В.Н. Тихомиров. – М.: Академия, 2000. – 432 с.
7. Онтогенез *Botrychium virginianum* (L.) Sw.) / А.А. Ефимова, И.Г. Криницын, Д.Н. Зонтиков, А.С. Дюкова. – Кострома: Костромской государственный университет им. Н.А. Некрасова ГПЗ «Кологривский лес им. М. Г. Синецина», 2015. – С. 63-66.
8. Животовский, Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – №1. – С. 3-7.
9. Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, 1995. – 224 с.
10. Жукова, Л.А. Оценка экологической валентности основных экологическо-ценотических групп: подходы и методы / Л.А. Жукова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 256-259.
11. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoscaleWin: учебное пособие / Л.Г. Зубкова, Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина, Ю.А. Дорохов. – Мар. гос. ун-т, Пушинский гос. ун-т, 2008. – Йошкар-Ола. – 96 с.
12. Красная книга Республики Марий Эл. Том «Растения. Грибы» / сост. Г.А. Богданов, Н.В. Абрамов, Г.П. Урбанавичус, Л.Г. Богданова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2003. – 324 с.
13. Криницын, И.Г. Онтогенез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw. в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.Г. Криницын. – Барнаул, 2004. – 24 с.
14. Криницын, И.Г. Онтогенез гроздовника многораздельного (*Botrychium multifidum* (S.G.Gmel.) Rupr.) / И.Г. Криницын // Онтогенетический атлас. Том V. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2007. – С. 169-174.
15. Куркин, К.А. Системные исследования динамики лугов / К.А. Куркин. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
16. Разживина, Т.В. Папоротники класса Ужовниковые в Пензенской области / Т.В. Разживина, Е.Д. Байдарова // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2009. – №18. – С. 35-42.
17. Толмачев, А.И. Введение в географию растений / А.И. Толмачев. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 224 с.

18. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – №2. – С. 7-34.
19. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, Н.В. Егорова и др., отв. ред. проф. А.А. Уранов, проф. Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 215 с.
20. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М., 1983. – 196 с.
21. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова, М.Н. Гаврилова, Т.А. Полянская. – Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.
22. Шорина, Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – М., 1994. – 34 с.

BOTRYCHIUM MULTIFIDUM POPULATION CONDITION IN THE NATURE RESERVE

G. O. Osmanova, G. A. Bogdanov

Keywords: *Botrychium multifidum*; ontogenetic structure; environmental characteristic of ecotope.

Results of study of ontogenetic structure of *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. population are offered. This species is a rare one, most factors of D.N. Tsyganov ecological scales show *B. multifidum* to be a stenovalent species. For a period of 2-year observations, ontogenetic spectra of population of *B. multifidum* were unimucronate, left-sided with maximum in the group of plants of a pregenetic period. Population of *B. multifidum* is a normal one, it does not include the plants of all the age-groups; according to L.A.Zhivotovskiy «delta-omega» classification, *B. multifidum* population is a young one.

УДК 634.738: 632.4.01

ДИНАМИКА ФИТОСАНИТАРНОГО СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БРУСНИКИ В ЗАПОВЕДНИКЕ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Л. В. Рыжова, З. З. Файзрахманова

*Приведены данные по динамике фитосанитарного состояния парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в заповеднике «Большая Кокшага» за 2012-2016 гг. В сосняках зеленомошных были обнаружены следующие виды грибов, вызывающие различные повреждения брусники: *Calyptospora goeppertiana* Kuhn., *Exobasidium vaccini* Woron., *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boudier., *Monilinia nidulans* Kook., *Phomopsis vaccinii* Farr&Castl., *Phyllosticta leptidea* (Fr.) Allesch., *Phacidium vaccinii* Fr. Наиболее распространенными повреждениями парциальных кустов брусники является поражение серой пятнистостью, которое в отдельные годы достигает 78%. С 2012 по 2016 гг. частота повреждения парциальных кустов брусники в зависимости от их онтогенетического состояния изменяется. Парциальные кусты, пораженные в 2012 г. серой пятнистостью, на следующий год становятся здоровыми (18-53%). Парциальные кусты, пораженные в 2014-2015 гг. серой пятнистостью, на следующий год в основном не изменяют характер своего поражения. Здоровые в 2012 г. парциальные кусты остаются преимущественно здоровыми (58-80%). Здоровые в 2013-2015 гг. иммаатурные и молодые генеративные парциальные кусты на следующий год поражаются в основном серой пятнистостью (50-77%). Частота повреждения насекомыми достигает 36 %.*

Ключевые слова: брусника; парциальные кусты; онтогенетическое и фитосанитарное состояние; повреждения; грибные болезни; динамика.

Введение

Важную роль в развитии травяно-кустарничкового яруса играют грибные болезни, наносящие большой ущерб кустарничкам, что проявляется в сокращении плодоношения и ухудшении состояния растений (их распространения, развития и вредоносности) [5].

В Республике Марий Эл ранее исследовались поражение брусники разными грибами и встречаемость некоторых заболеваний в различных экологических условиях [15, 16, 20, 21]. Однако почти во всех работах отсутствуют сведения о распространении заболеваний парциальных кустов брусники в пространстве и во времени. В данной статье приводятся результаты изучения изменения состояния (наличие и характер различных повреждений) на маркированных парциальных кустах брусники на учетных площадках в заповеднике «Большая Кокшага».

Место исследования

На территории заповедника «Большая Кокшага» в двух сосняках с 2012 г. на постоянных учетных площадках проводятся многолетние наблюдения за маркированными парциальными кустами брусники.

Учетная площадка № 1 (рис. 1) расположена на опушке сосняка брусничного, возникшего после пожара в 1921 году (кв. 90). Возобновление сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., березы повислой *Betula pendula* L. В подлеске крушина ломкая *Frangula alnus* Mill., дуб черешчатый *Quercus robur* L. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника обыкновенная *Vaccinium vitis-idaea* L. (проективное покрытие 40%), черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L. (3%), голубика обыкновенная *Vaccinium uliginosum* L. (8%), вереск обыкновенный *Calluna vulgaris* L. (1%), багульник болотный *Ledum palustre* L. (7%), зеленые мхи (5%).

Учетная площадка № 2 (рис. 2) расположена в сосняке зеленомошно-брусничном (кв. 90). Возобновление ели финской *Picea × fennica* (Regel) Kom, пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. В подлеске рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., дуб черешчатый *Quercus robur* L., крушина ломкая *Frangula alnus* Mill., можжевельник обыкновенный *Juniperus communis* L. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника (проективное покрытие 60%), ландыш майский *Convallaria majalis* L., (5%), черника (3%), вереск (5%), марьянник луговой *Melampyrum pratense* L. (10%), ракитник русский *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolf.) Klásk. (1%), ястребинка зонтичная *Hieracium umbellatum* L. (1%).



Рис. 1. Учетная площадка № 1 на опушке сосняка брусничного



Рис. 2. Учетная площадка № 2 в сосняке зеленомошно-брусничном

В пределах изученных местообитаний были проведены геоботанические описания, которые были обработаны по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [24] по алгоритму вычисления градаций экологических факторов биотопа с помощью регрессионного анализа и по средним арифметическим значениям [2].

Оба местообитания довольно сходны по экологическим условиям, они характеризуются кислыми, небогатыми, переходными от очень бедных к бедным азотом почвами с относительно устойчивым увлажнением. Различаются местообитания по увлажнению почв. Местообитание 1 по увлажнению характеризуется более влажными почвами (сыровато-лесолуговое увлажнение), чем местообитание 2 (влажно-лесолуговое увлажнение).

Методы исследования

В пределах сосняков в 2012 г. были заложены учетные площадки размером 1 м², на которых замаркированы все парциальные кусты брусники и определены их координаты. Для каждого парциального куста ежегодно в конце июля – начале августа определяли онтогенетическое состояние [18], календарный возраст [6] и жизнённость [17], также отмечали наличие и характер повреждений. В данной работе приводятся результаты изучения динамики повреждения парциальных кустов брусники в 2012-2016 гг.

Видовую принадлежность возбудителей болезней определяли по морфологическим признакам патогена и по симптомам поражения растений [1, 4, 5, 7-12, 16].

В зависимости от структуры надземное образование может быть парциальным побегом или парциальным кустом. Однако в ряде случаев их трудно разделить. Парциальный куст формируется в течение нескольких лет, претерпевая последовательные этапы развития. Не подчеркивая различные стадии развития парциального образования, мы используем для обозначения надземных элементов в составе ценопопуляции понятие «парциальный куст» [19].

Сравнение распределений парциальных кустов по онтогенетическим состояниям, характеру заболеваний в разные годы проводили с помощью критерия χ^2 и точного критерия (с помощью компьютерной программы RCEXACT) для таблиц сопряженности [23].

Сокращения, используемые в статье:

ПК – парциальный куст

УП – учетная площадка

гипер. – гипертрофия

здор.– здоровый
нас. – повреждение насекомыми и другими беспозвоночными животными
некр.ст. – некроз стебля
пестр. – пестролистность или бесхлорофильность листьев
с.п. – серая пятнистость
фацид. – фацидиоз
экзоб. – экзобазидиоз
im – имматурное онтогенетическое состояние
v – виргинильное онтогенетическое состояние
g₁ – молодое генеративное онтогенетическое состояние
g₂ – средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние
g₃ – старое генеративное онтогенетическое состояние
sc – отмирающее онтогенетическое состояние

Встречаемость повреждений парциальных кустов брусники и частота заболеваний в разные годы

При изучении маркированных ПК брусники на учетных площадках были выявлены ее разные состояния: здоровые (без видимых поражений и повреждений) и больные парциальные кусты (пораженные грибами или поврежденные различными беспозвоночными животными).

В 2012-2016 гг. происходит увеличение частоты поврежденных парциальных кустов на обеих учетных площадках: от 54-70% в 2012 году до 92-96% в 2016 г., причем динамика частот на разных учетных площадках по годам происходит одинаково ($\chi^2=4,42$, $v=4$, $P>0,1$).

При изучении парциальных кустов брусники на учетных площадках в 2012-2016 гг. были обнаружены и выделены следующие заболевания:

- 1) гипертрофия стебля, вызываемая *Calyptospora goeppertiana* Kuhn.;
- 2) экзобазидиоз, вызываемый *Exobasidium vaccini* Wagon. и *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boudier. (рис. 3);
- 3) ожог, вызываемый *Monilinia nidulans* Kook. и *Phomopsis vaccinii* Farr&Castl.;
- 4) серая пятнистость, вызываемая *Phyllosticta leptidea* (Fr.) Allesch.;
- 5) фацидиоз, вызываемый *Phacidium vaccinii* Fr. (рис. 4);
- 6) некроз стебля, вызываемый различными грибами;
- 7) пестролистность растений. Она может проявляться у части листьев, у некоторых растений часть листьев молодых побегов может быть полностью лишена зеленой окраски [14]. Такие разнообразные хлорофильные мутации хорошо известны для множества видов растений.

Проявление и выражение этих мутаций широко варьирует и зависит от условий среды [22]. Хлорофильные аномалии могут быть обусловлены вирусами, бактериями, грибами [13].

Распределение указанных выше поражений и повреждений парциальных кустов брусники на учетных площадках в разные годы представлено в табл. 1-2.

Учетная площадка № 1 характеризуется высокой частотой парциальных кустов, пораженных серой пятнистостью (табл. 1). Наибольшая частота поражения наблюдается в 2015 г. – 78,4%, в 2016 г. – 70,8% и в 2014 г. – 72,8%. Наибольший процент повреждения насекомыми наблюдался в 2012 г. – 27,6% и в 2013 г. – 19,5%, в остальные годы частота повреждения не превышала 2%. Также для парциальных кустов на УП 1 характерна высокая частота совместного поражения серой пятнистостью и экзобазидиозом – 14,1%. Частота остальных отдельных и совместных поражений грибами и повреждений вредителями не превышает 5%.



а)



б)



Рис. 3. Экзобазидиоз, вызываемый а) *Exobasidium vaccinii* Woron., б) *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boudier

Рис. 4. Фацидиоз, вызываемый *Phacidium vaccinii* Fr.

В табл. 2 представлены встречаемость заболеваний парциальных кустов брусники в разные годы на учетной площадке № 2. Для неё также характерна высокая частота парциальных кустов, пораженных серой пятнистостью: до 60,5% в 2012 г. и 50,0% в 2013 г. Наибольшее повреждение насекомыми наблюдалось в 2015 г. (36,3%) и в 2014 г. (36,1%). В остальные годы частота парциальных кустов, поврежденных насекомыми, невелика и не превышает 19%. Увеличение частоты совместного поражения серой пятнистостью и экзобазидиозом наблюдается в 2016 г. (12,2%). Совместное поражение серой пятнистостью и насекомыми в разные годы варьирует от 16 до 31%. На данной учетной площадке также обнаружено поражение гипертрофией, наибольшая частота наблюдалась в 2015 г. – 5,6 %.

Таблица 1

Частота (%) заболеваний парциальных кустов брусники в разные годы на УП 1

Характер повреждения	Год				
	2012	2013	2014	2015	2016
с.п.	59,7	50,1	72,8	78,4	70,8
экзоб.	8,9	9,5	3,3	1,2	2,4
нас.	27,6	19,5	2,1	1,4	0,8
некр.ст.	1,5	0	0	0	0
ожог	0	4,1	0,3	0,7	0,3
ожог+нас.	0	0	0	0	0,3
нас.+экзоб.	0,7	1,8	0	0	0
нас.+фацид.	0	0	0	0,2	0
с.п.+нас.	0,7	7,7	5,7	3,9	6,4
с.п.+некр.ст.	0	0	0,3	0	0
с.п.+экзоб.	0,7	2,4	14,1	10,2	11,1
с.п.+ожог	0	1,2	0	1,9	5,0
с.п.+ожог+нас.	0	0	0	0	1,3
с.п.+фацид.	0	0	0	1,4	0,5
с.п.+экзоб.+нас.	0	0	1,2	0,5	0,5
с.п.+экзоб.+некр.ст.	0	0	0,3	0	0
с.п.+фацид.+ожог	0	0	0	0	0,3
с.п.+ожог+экзоб.	0	0	0	0,2	0
с.п.+экзоб.+нас.+ожог	0	0	0	0	0,3
мучнистая роса	0	2,4	0	0	0
пестр.	0	0,6	0	0	0
Объем выборки	134	169	333	431	377

Таблица 2

Частота (%) заболеваний парциальных кустов брусники в разные годы на УП 2

Характер повреждения	Год				
	2012	2013	2014	2015	2016
с.п.	60,5	50,0	7,1	16,9	21,1
гипер.	0	4,2	2,02	5,6	2,2
ожог	4,7	4,2	0	0,8	0
нас.	9,3	16,7	36,1	36,3	18,9
пестр.	2,3	0	0	0	0
с.п.+ожог	2,3	4,2	1,01	1,6	2,2
с.п.+нас.	16,3	16,7	40,4	20,9	20,0
с.п.+гипер.	2,3	0	0	1,6	2,2
с.п.+экзоб.	0	2,1	4,04	4,03	12,2
гипер.+нас.	0	0	2,02	2,4	0
ожог+нас.	2,3	0	1,01	0	3,3
экзоб.+нас.	0	0	2,02	6,5	13,3
экзоб.	0	2,1	0	2,4	2,2
с.п.+экзоб.+нас.	0	0	4,04	0,8	2,1
нас.+с.п.+ожог	0	0	0	0	1,1
Объем выборки	43	48	99	124	90

Динамика характера повреждения парциальных кустов брусники разных онтогенетических состояний на учетных площадках

Нами рассмотрено изменение характера повреждений парциальных кустов брусники на учетных площадках в целом за все годы наблюдения. На учетной площадке № 1 изменение характера повреждения парциальных кустов в зависимости от онтогенетического состояния выявляется (табл. 3) для виргинильных парциальных кустов, которые на следующий год становятся молодыми генеративными ($P < 0,001$); для молодых и средневозрастных генеративных парциальных кустов, не изменивших свое онтогенетическое состояние ($P < 0,017$); для молодых генеративных парциальных кустов, которые на следующий год перешли в средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние ($P < 0,05$). На учетной площадке № 2 такая зависимость наблюдается только для молодых генеративных не изменивших свое онтогенетическое состояние парциальных кустов ($P = 0,0002$). Ниже рассмотрим более подробно эти зависимости (табл. 4-5).

Таблица 3

Зависимость динамики повреждения парциальных кустов брусники разных онтогенетических состояний (в таблице указано значение вероятности P)

Онтогенетическое состояние парциального куста в предыдущий и последующий годы	УП 1	УП 2
im-im	0,99	0,68
im-v	1,00	>0,98
im-g ₁	0,02	0,27
v-v	0,47	0,55
v-g ₁	<0,001	0,64
v-g ₂	–	1,00
g ₁ -g ₁	<0,001	0,0002
g ₁ -g ₂	<0,05	0,21
g ₁ -g ₃	0,20	0,17
g ₂ -g ₂	0,017	0,71
g ₂ -g ₃	–	1,00
g ₃ -g ₃	–	0,18

Примечание: прочерк означает отсутствие парциальных кустов с такими повреждениями. Жирным шрифтом выделено значение $P < 0,05$.

В табл. 4 представлено изменение характера повреждения молодых генеративных парциальных кустов, оставшихся на следующий год в этом же онтогенетическом состоянии. Можно видеть, что парциальные кусты, пораженные либо только серой пятнистостью, либо совместно серой пятнистостью и экзобазидиозом, либо серой пятнистостью и

имеющие повреждение насекомыми, на следующий год остаются пораженными серой пятнистостью. Частота таких парциальных кустов составляет 56-67%.

Здоровые парциальные кусты на следующий год также довольно часто поражаются серой пятнистостью (около 45%). Парциальные кусты, пораженные насекомыми, становятся здоровыми в 36% случаев. При заболевании экзобазидиозом 38% парциальных кустов на следующий год становятся здоровыми и 25% поражаются серой пятнистостью. Уменьшение частот некоторых заболеваний, возможно, связано с небольшой степенью поражения или повреждения парциальных кустов и опадением поврежденных листьев.

Таблица 4

Изменение характера повреждений молодых генеративных парциальных кустов брусники ($P < 0,001$) на УП 1

Характер поражения в предшествующий год	Характер поражения на следующий год, %									
	объем выборки	здор.	с.п.	нас.	с.п.+ нас.	с.п.+ экзоб.	экзоб.	нас.+ фацид.	с.п.+ ожог	другое*
с.п.	168	9,5	66,7	0,0	6	4,2	2,9	3,6	2,9	4,2
нас.	22	36,4	13,6	13,6	9,1	18,2	0,0	0,0	0,0	9,1
здор.	85	14,1	44,7	3,5	3,5	25,9	1,2	0,0	1,2	5,9
с.п.+экзоб.	8	0,0	64,3	0,0	17,9	0,0	0,0	0,0	3,6	14,3
с.п. + нас	23	0,0	61,0	4,3	8,7	0,0	0,0	4,3	0,0	21,7
экзоб.	8	37,5	12,5	0,0	12,5	25,0	0,0	0,0	0,0	12,5
Другое*	23	8,7	56,5	0,0	8,7	4,3	0,0	0,0	13,0	8,7

Примечание: жирным шрифтом выделены наибольшие частоты парциальных кустов.

* - Под словом «другое» подразумеваются отдельные заболевания или одновременные поражения и повреждения парциальных кустов, встречающиеся с небольшой частотой.

В табл. 5 представлено изменение характера повреждения молодых генеративных парциальных кустов, пораженных в предшествующий год разными заболеваниями на УП 1. Парциальные кусты, не имеющие никаких повреждений (здоровые ПК), на следующий год остаются здоровыми в 36% случаев, менее половины парциальных кустов (46%) поражаются серой пятнистостью. Парциальные кусты, пораженные серой пятнистостью, в 61% случаев не изменяют характер поражения. Растения, поврежденные одновременно насекомыми и пораженные серой пятнистостью в 43% случаев становятся здоровыми. На парциальных кустах, поврежденных насекомыми и имеющих одновременное повреждение насекомыми и поражение экзобазидиозом, на следующий год во всех случаях выявляется поражение серой пятнистостью.

Таблица 5

Изменение характера повреждений молодых генеративных парциальных кустов брусники (переход g_1-g_2) ($P<0,005$) на УП 1

Характер повреждения в предшествующий год	Характер повреждения на следующий год				
	Объем выборки	здор.	с.п.	с.п.+экзоб.	другое
здор.	22	36,4	45,5	4,5	13,6
с.п.	74	13,5	60,8	10,8	14,9
нас+с.п.	7	42,8	28,6	28,6	0,0
нас.	6	0,0	100,0	0,0	0,0
нас+экзоб.	5	0,0	100,0	0,0	0,0
с.п.+экзоб.	9	0,0	66,7	11,1	22,2
другое	10	0,0	0,0	50	50

Примечание: жирным шрифтом выделены наибольшие частоты парциальных кустов.

Таким образом, с 2012 по 2016 гг. увеличивается частота повреждения парциальных кустов брусники. При этом выявляется изменение характера повреждения в зависимости от онтогенетического состояния парциального куста, наличия и характера его повреждения в предшествующий год. На следующий год парциальные кусты преимущественно имеют такие же поражения или поражаются вновь либо только серой пятнистостью, либо совместно серой пятнистостью и экзобазидиозом. До 42% парциальных кустов на следующий год могут остаться или становятся здоровыми.

Динамика изменения характера повреждения парциальных кустов брусники по годам

Рассмотрим, как изменяется характер поражения и повреждения парциальных кустов в разные годы наблюдения. В таблице 6 приведена статистика изменения некоторых поражений парциальных кустов в разные годы. Изменение характера повреждения парциальных кустов на УП 1 наблюдается только для некоторых онтогенетических переходов, в основном в тех случаях, когда отмечается последовательный переход парциального куста из одного онтогенетического состояния в последующее или нахождение в определенном онтогенетическом состоянии два года. Для УП 2 такая зависимость наблюдается только для средневозрастных генеративных парциальных кустов (переход g_2-g_2), когда парциальный куст был поражен серой пятнистостью ($P=0,016$). Отсутствие зависимости в некоторых случаях, возможно, связано с небольшими объемами выборок.

Таблица 6

Зависимость изменения характера повреждения парциальных кустов, разных онтогенетических состояний от условий года на УП 1 (в табл. указано значение вероятности Р)

Онтогенетическое состояние в предшествующий и в последующий годы	Характер повреждения в предшествующий год			
	здор.	с.п.	нас.	с.п.+нас.
im-im	0,0008	0,00003	–	–
im-v	0,0003	0,31	0,33	0,4
im-g ₁	0,33	0,1	0,06	0
v-v	0,000001	0,77	–	0,558
v-g ₁	0,116	0,0002	–	1,0
g ₁ -g ₁	<0,001	<0,005	0,002	–
g ₁ -g ₂	0,007	0,00001	1,0	0,005
g ₂ -g ₂	1,0	0,018	–	1,0

Примечание: прочерк означает отсутствие или единичные парциальные кусты с такими повреждениями. Жирным шрифтом выделено значение $P < 0,05$.

В табл. 7 представлено изменение на следующий год характера повреждения иматурных парциальных кустов, пораженных в предшествующий год серой пятнистостью. Можно видеть, что на следующий год не изменяют характер поражения от 20-29% парциальных кустов в 2013-2014 гг. до 70-96% парциальных кустов в 2015-2016 гг. Около 43% парциальных кустов после поражения в 2012 г. серой пятнистостью становятся на следующий год здоровыми. Это связано с небольшой степенью поражения парциальных кустов и опадением пораженных листьев на следующий год.

Таблица 7

Изменение ($P = 0,000003$) на УП 1 характера повреждения иматурных парциальных кустов, пораженных в предшествующий год серой пятнистостью

Год поражения серой пятнистостью	Объем выборки	Характер повреждения на следующий год, %		
		здор.	с.п.	другое
2012	7	42,8	28,6	28,6
2013	5	20,0	20,0	60,0
2014	28	3,5	96,4	0,0
2015	10	10,0	70,0	20,0

В табл. 8 представлено изменение на следующий год характера повреждения виргинильных парциальных кустов, пораженных в предшествующий год серой пятнистостью. Можно видеть, что такие парциальные кусты на следующий год не изменяют характер повреждения в 2013 г. в 28%, в 2014-2016 гг. в 53-80% случаев. Около 50% парциальных кустов после поражения в 2012 г. серой пятнистостью становятся на следующий год здоровыми. В последующие годы частота здоровых парциальных кустов уменьшается с 7 до 3%. В 2014 и 2016 гг. около

20% парциальных кустов, пораженных серой пятнистостью, дополнительно поражаются экзобазидиозом. Возможно, это связано с обильными осадками в 2013 году. Известно, что развитию экзобазидиоза способствует повышенная влажность [3].

Таблица 8

Изменение ($P=0,0001$) на УП I характера повреждения парциальных кустов (переход $v-g_1$), пораженных в предшествующий год серой пятнистостью

Год поражения серой пятнистостью	Объем выборки	Характер повреждения на следующий год, %				
		здор.	с.п.	с.п.+ожог	с.п.+экзоб.	другое
2012	18	50,0	28,0	0,0	0,0	22,0
2013	14	7,1	64,3	0,0	21,4	7,1
2014	15	6,6	80,0	6,6	6,6	0,0
2015	30	3,3	53,3	13,3	20,0	20,0

В табл. 9 представлено изменение на следующий год характера повреждения молодых генеративных парциальных кустов, пораженных в разные годы серой пятнистостью. Можно видеть, что такие парциальные кусты не изменяют характер повреждения в 53-76% случаев. Около 18% парциальных кустов после поражения в 2012 г. серой пятнистостью становятся на следующий год здоровыми. Возможно, это связано с небольшой степенью повреждения парциальных кустов и опадением поврежденных листьев к следующему году. Также в 2013-2015 гг. выявляется высокая частота парциальных кустов (16-21%), пораженных либо только экзобазидиозом, либо одновременно экзобазидиозом и серой пятнистостью.

Таблица 9

Изменение ($P<0,005$) характера поражения молодых генеративных парциальных кустов, пораженных серой пятнистостью на УП I

Год поражения серой пятнистостью	Объем выборки	Характер повреждения на следующий год, %					
		здор.	с.п.	экзоб.	с.п.+экзоб.	с.п.+нас.	другое
2012	17	17,6	52,9	21,4	0,0	11,8	0,0
2013	25	0,0	76,0	4,0	16,0	4,0	0,0
2014	65	0,1	70,8	0,0	18,5	1,5	8,1
2015	55	9,1	63,1	1,8	1,5	5,5	7,3

В табл. 10 представлено изменение на следующий год характера повреждения молодых генеративных парциальных кустов, пораженных в предшествующий год серой пятнистостью и перешедших на следующий год в средневозрастное онтогенетическое состояние. Можно видеть, что в 2013 г. 29% парциальных кустов на следующий год не изменяют характер поражения, а в последующие годы поражение серой пятнисто-

стью увеличивается от 58 до 83%. Около 53% парциальных кустов после поражения в 2012 г. серой пятнистостью становятся на следующий год здоровыми, в 2014 г. доля таких парциальных кустов составляет всего 8%. Возможно, это связано с большой степенью повреждения парциальных кустов серой пятнистостью и «выздоровления» в данном случае не происходит. Также наблюдаются совместные заболевания серой пятнистостью и экзобазидиозом. В 2014-2016 гг. степень поражения этими заболеваниями варьирует от 4 до 16,7%.

Таблица 10

Изменение ($P=0,00001$) характера повреждения молодых генеративных парциальных кустов (переход g_1-g_2), пораженных в предшествующий год серой пятнистостью на УП 1

Год повреждения серой пятнистостью	Объем выборки	Характер поражения на следующий год, %			
		здоров.	с.п.	с.п.+экзоб.	другое
2012	18	53,0	29,4	4,0	17,6
2013	12	8,3	58,3	16,7	16,7
2014	18	0,0	83,3	11,1	5,6
2015	25	0,0	72,0	4,0	24,0

Динамика повреждения у здоровых иматурных парциальных кустов (не изменившие свое онтогенетическое состояние), представлены в табл. 11. Можно видеть, что на следующий год молодые парциальные кусты остаются здоровыми более чем в 64-80% случаев. В 2014-2015 гг. 10-15% иматурных парциальных кустов поражаются одновременно серой пятнистостью и экзобазидиозом, в 2016 г. такие парциальные кусты не встречаются. В 2015-2016 гг. резко увеличивается частота парциальных кустов, пораженных серой пятнистостью – до 50-68%, здоровыми же остаются не более 23-26% парциальных кустов, что, возможно, связано с высокой степенью поражения растений. В 2014-2015 гг. увеличивается встречаемость некоторых совместных заболеваний. Например, повреждение насекомыми и поражение серой пятнистостью наблюдается у 14-18% парциальных кустов.

Таблица 11

Изменение ($P=0,00068$) характера повреждения парциальных кустов на УП 1 (переход $im-im$), здоровых в предшествующий год

Год, в котором ПК были здоровыми	Объем выборки	Характеристика повреждения на следующий год, %				
		здор.	с.п.	экзоб.	нас.+с.п.	экзоб.+с.п.
2012	10	80,0	10,0	10	0,0	0,0
2013	11	63,6	9,1	0,0	18,2	9,1
2014	22	22,7	50,0	0,0	13,6	13,6
2015	19	26,3	68,4	0,0	5,3	0,0

Динамика повреждения у здоровых имматурных парциальных кустов (ставших на следующих год виргинильными) представлена в табл. 12. Можно видеть, что на второй год наблюдения парциальные кусты остаются здоровыми более чем в половине случаев (58%), 25% парциальных кустов на следующий год поражаются серой пятнистостью и около 14% повреждаются насекомыми. В последующие годы резко увеличивается частота парциальных кустов, пораженных серой пятнистостью – до 58-64%, здоровыми остаются не более 21% парциальных кустов. К 2016 г. также увеличивается встречаемость экзобазидиоза – до 14%.

Таблица 12

Изменение ($P < 0,005$) характера повреждения парциальных кустов на УП 1 (переход *im-v*), здоровых в предшествующий год

Год, в котором ПК были здоровыми	Объем выборки	Характеристика повреждения на следующий год, %					
		здоров.	с.п.	экзоб.	с.п.+экзоб.	нас.	другое
2012	36	58,3	25,0	2,8	0,0	13,9	0,0
2013	17	17,6	58,8	0,0	11,8	5,9	5,9
2014	23	17,4	60,9	8,7	13,0	0,0	0,0
2015	14	21,4	64,3	14,3	0,0	0,0	0,0

Динамика повреждения у здоровых виргинильных парциальных кустов (не изменившие свое онтогенетическое состояние) представлена в табл. 13. Можно видеть, что на второй год наблюдения 82% парциальных кустов остаются здоровыми. В 2014 г. частота поражения серой пятнистостью составляет 58%, в 2016 г. – 33%. В 2013-2015 гг. поражение только серой пятнистостью не наблюдается, но выявлено одновременное поражение серой пятнистостью и повреждение насекомыми. В 2015 г. частота таких парциальных кустов составляет около 77%.

Таблица 13

Изменение ($P = 0,000001$) характера повреждения виргинильных парциальных кустов на УП 1, здоровых в предшествующий год

Год, в котором ПК были здоровыми	Объем выборки	Характеристика повреждения на следующий год, %			
		здор.	с.п.	с.п.+нас.	другое
2012	11	81,8	0,0	0,0	18,2
2013	12	33,3	58,3	8,3	0,0
2014	17	23,5	0,0	76,5	0,0
2015	9	22,2	33,3	11,1	22,2

Динамика повреждения у здоровых молодых генеративных парциальных кустов (не изменивших свое онтогенетическое состояние) представлена в табл. 14. В 2013 г. парциальные кусты остаются здоровыми в 67% случаев, а поражение серой пятнистостью и повреждение насеко-

мыми составляет 13%. В 2014-2015 гг. здоровыми остаются всего лишь 6-10% парциальных кустов, а частота поражения серой пятнистостью резко увеличивается до 60-77%. Увеличение частоты парциальных кустов с экзобазидиозом в 2014-2015 гг. до 8-10%, возможно, связано с обильными осадками в эти годы.

Таблица 14

Изменение ($P < 0,001$) повреждения молодых генеративных парциальных кустов на УП 1, здоровых в предшествующий год

Год, в котором ПК были здоровыми	Объем выборки	Характеристика повреждения на следующий год, %					
		здор.	с.п.	нас.	с.п.+нас.	экзоб.	другое
2012	15	66,7	13,3	13,3	6,7	0,0	0,0
2013	35	5,7	77,1	2,9	5,7	8,6	0,0
2014	10	10,0	60,0	0,0	0,0	10,0	20,0
2015	3	33,3	66,7	0,0	0,0	0,0	0,0

Динамика некоторых заболеваний парциальных кустов на учетных площадках

Нами была рассмотрена динамика частот парциальных кустов брусники, пораженных серой пятнистостью и экзобазидиозом и поврежденных насекомыми (табл. 15-18). Изменение частот парциальных кустов по годам на учетных площадках выявляется только для серой пятнистости (табл. 15) и повреждений насекомыми (табл. 17).

Поражение серой пятнистостью (табл. 16) на учетной площадке № 1 возрастает от 7,9% в 2012 г. до 33,1% в 2016 г. На учетной площадке № 2 частоты поражения серой пятнистостью в разные годы однородны. Исключение составляет 2014 г., когда частота поражения серой пятнистостью снижается до 7%. Частота повреждений насекомыми (табл. 17) на учетной площадке № 1 с 2012 по 2016 гг. снижается (с 43,5 до 3,5%). На учетной площадке № 2, наоборот, частота повреждений насекомыми в 2012-2015 гг. возрастает (от 3,6 до 40,9%) и снижается в 2016 г. до 15,5%.

Распределение парциальных кустов, пораженных экзобазидиозом и одновременно серой пятнистостью и экзобазидиозом (табл. 16, 18), на учетных площадках в разные годы однородно ($P=0,05-0,10$).

Таблица 15

Динамика поражения парциальных кустов брусники серой пятнистостью(%)

№ учетной площадки	Год					объем выборки
	2012	2013	2014	2015	2016	
1	7,9	8,3	23,9	33,1	26,4	1012
2	26,8	24,7	7,2	21,6	19,6	97

Примечание: $\chi^2=75,63$, $v=4$, $P < 0,001$

Таблица 16

Динамика поражения парциальных кустов брусники экзобазидиозом (%)

№ учетной площадки	Год					объем выборки
	2012	2013	2014	2015	2016	
1	21,8	32,7	20,0	9,1	16,4	55
2	0	16,7	0	50,0	33,3	6

Примечание: $\chi^2=9,96$, $v=4$, $P<0,05$

Таблица 17

Динамика повреждения парциальных кустов брусники насекомыми (%)

№ учетной площадки	Год					объем выборки
	2012	2013	2014	2015	2016	
1	43,5	37,6	8,2	7,1	3,5	85
2	3,6	7,3	32,7	40,9	15,5	110

Примечание: $\chi^2=94,2$ $v=4$, $P<0,001$

Таблица 18

Динамика поражения парциальных кустов брусники серой пятнистостью и экзобазидиозом (%)

№ учетной площадки	Год					объем выборки
	2012	2013	2014	2015	2016	
1	0,7	2,9	34,1	31,9	30,4	138
2	0	4,8	19,04	23,8	52,4	21

Примечание: $\chi^2=4,51$, $v=4$, $P>0,1$

В дальнейшем планируются изучение и анализ динамики повреждений парциальных кустов в зависимости от степени повреждения, жизнеспособности и календарного возраста парциального куста; продолжение исследования динамики повреждений в течение нескольких лет и выявление зависимости таких изменений от условий года.

Выводы

1. Распространенными повреждениями парциальных кустов брусники на учетных площадках является поражение серой пятнистостью (частота пораженных парциальных кустов в отдельные годы достигает 78%); повреждение насекомыми (частота до 36%); одновременное поражение серой пятнистостью и повреждение насекомыми (частота до 40%).

2. Молодые генеративные парциальные кусты, пораженные серой пятнистостью, серой пятнистостью и экзобазидиозом, серой пятнистостью и вредителями, а также здоровые парциальные кусты на следую-

ший год имеют преимущественно поражение только серой пятнистостью (45-67%).

3. Парциальные кусты, пораженные в 2012 г. серой пятнистостью, на следующий год становятся здоровыми (18-53%). Парциальные кусты, пораженные в 2014-2015 гг. серой пятнистостью, на следующий год в основном (53-96%) не изменяют характер своего поражения.

4. Здоровые в 2012 г. парциальные кусты остаются преимущественно здоровыми (58-80%). Здоровые в 2013-2015 гг. иматурные и молодые генеративные парциальные кусты на следующий год поражаются в основном серой пятнистостью (50-77%).

5. Частота поражения парциальных кустов серой пятнистостью на учетной площадке № 1 возрастает в 2012-2016 гг., на учетной площадке № 2 частоты поражения в разные годы сходные. Частота повреждения парциальных кустов насекомыми в 2012-2016 гг. на учетной площадке № 1 снижается, на учетной площадке № 2 возрастает.

Библиографический список

1. Амниев, П.И. Динамика экзобазидиоза брусники в лесах Ленинградской области / П.И. Амниев, И.И. Минкевич // Микология и фитопатология. – 1980. – Т. 14, №1. – С. 43-50.
2. Бузук, Г.Н. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д.Н. Цыганова) / Г.Н. Бузук, О.В. Созинов. – Минск: Право и экономика, 2009. Вып. 37. – С. 356-362.
3. Воронин, М.С. Избранные произведения / М.С. Воронин. – М., 1961. – 324 с.
4. Горленко, М.В. Грибы / М.В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976. – 476 с.
5. Докукина, Е.А. Грибные болезни вересковых ягодных кустарничков в рекреационных лесах: дис. ... канд. биол. наук. – М., 2001. – 150 с.
6. Жуйкова, И.В. Особенности роста и определение возраста некоторых растений Хибин / И.В. Жуйкова // Проблемы Севера. – М; Л.: Наука, 1964. Вып. 8. – С. 116-129.
7. Жуков, А.М. Патогенные грибы на растениях сем. Vacciniaceae в Южной Сибири / А.М. Жуков // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 145-173.
8. Каратыгин, И.В. Порядок Exobasidiales: положение в системе класса Ustilaginomycetes для определения видов рода *Exobasidium* / И.В. Каратыгин // Микология и фитопатология. – 2000. Т. 34. Вып.6. – С. 23-31.
9. Максеева, Г.Ю. Патогенные микромицеты, основные болезни и способы защиты от них на культивируемых ягодных кустарничках подсемейства Брусничные (Vaccinioidae): дис. ... канд. биол. наук. – Кострома, 2003. – 138 с.
10. Минкявичус, А.Й. Определитель ржавчинных грибов Литовской ССР / А.Й. Минкявичус. – Вильнюс: Моклас, 1984. – 273 с.

11. Морозов, О.В. Поражаемость брусники болезнями в культуре / О.В. Морозов, Н.А. Галынская // Плантационное выращивание грибов и ягод: докл. соещ. семинара. – Гомель: Бел-НИИЛХ, 1988. – С. 61-65.
12. Новомодный, Е.В. Насекомые и фитопатогены брусничников Нижнего Приамурья / Е.В. Новомодный // Чтения памяти А.И. Куренцова. – Владивосток, 1996. Вып. 6. – С. 94-104.
13. Попкова, К.В. Общая фитопатология / К.В. Попкова. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
14. Прокопьева Л.В. Бесхлорофилльные растения брусники // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола, 2007. Вып. 2. – С. 336-337.
15. Прокопьева, Л.В. Болезни брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), вызванные грибами / Л.В. Прокопьева, Е.С. Христолюбова, Н.В. Глотов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. Вып. 5. – С. 175-188.
16. Прокопьева, Л.В. Болезни парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в сосняках брусничных / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сб. материалов Всерос. науч. практ. конф. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 93-97.
17. Прокопьева, Л.В. Жизненность парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, М.А. Большунова // Популяции в пространстве и во времени: сб. материалов. VIII Всерос. популяционного семинара. – Н.Новгород, 2005. – С. 335-338.
18. Прокопьева, Л.В. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов, Л.А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – С. 39-46.
19. Прокопьева, Л.В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности: автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Нижний Новгород, 2006. – 22 с.
20. Рыжова, Л.В. Распространение заболеваний парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. на учетных площадках / Л.В. Рыжова, М.В. Бочарова, А.В. Михайлова // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. ст. Междунар. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2016. Вып. 5. – С. 37-39.
21. Ураков, Е.С. Пространственное размещение парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), пораженных грибами / Е.С. Ураков, Л.В. Прокопьева // Актуальные проблемы биологии, экологии и химии: материалы республиканской научно-практической конференции / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2013. Вып. 4. – С. 40-42.
22. Фадеева, Т.С. Сравнительная генетика растений / Т.С. Фадеева, С.П. Сошихина, Н.М. Иркаева. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1980. – 248 с.
23. Хромов-Борисов, Н.Н. Биометрические задачи в популяционных исследованиях / Н.Н. Хромов-Борисов, Г.Б. Лазаротто, Т.Б. Ледур // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004. Ч. 2. – С. 62-86.

24. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.

**DYNAMICS OF PHYTOSANITARY CONDITION OF
VACCINIUM VITIS-IDAEA COENOPOPULATION IN
«BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE**

L. V. Ryzhova, Z. Z. Faizrakhmanova

Keywords: *Vaccinium vitis-idaea*; partial shrubs; ontogenetic and phytosanitary condition; damages; fungal diseases; dynamics.

The data on dynamics of phytosanitary condition of *Vaccinium vitis-idaea* partial shrubs in «Bolshaya Kokshaga» nature reserve for a period from 2012 till 2016 years are given. Some fungal species, provoking different damages of *Vaccinium vitis-idaea* were detected in the Pinetum hylocomiosum. They are *Calyptospora goeppertiana* Kuhn., *Exobasidium vaccini* Woron., *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boudier., *Monilinia nidulans* Kook., *Phomopsis vaccinii* Farr&Castl., *Phyllosticta leptidea* (Fr.) Allesch., *Phacidium vaccinii* Fr. Grey speck is the most wide spread damage of partial shrubs of *Vaccinium vitis-idaea*, it takes 78% of all the affects in particular years. For a period from 2012 till 2016, damage rate of *Vaccinium vitis-idaea* partial shrubs depending on their ontogenetic condition has changed. Partial shrubs, affected with grey speck in 2012, grow healthy next year (18-53%). Partial shrubs, affected with grey speck in 2014-2015 years, are of the same condition next year. Healthy partial shrubs (2012) stay predominantly healthy (58-80%). Healthy immature and young genesic partial shrubs (2013-2015 years) are mainly affected with grey speck next year (50-77%). Rate of insect damage is no more than 36 %.

УДК 581.412

СТРУКТУРА И ГОДИЧНЫЕ ПРИРОСТЫ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ БРУСНИКИ В ЗАПОВЕДНИКЕ

Л.В.Рыжова, Н.В.Глотов

*Приведены данные анализа развития парциальных образований брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в течение первых пяти лет их жизни. Установлено, что больше половины новых парциальных образований появляется в начале вегетационного сезона. Причем чем позже они появляются, тем больше среди них частота особей, имеющих низкую жизнеспособность. Гибель парциального образования первого года жизни не зависит от времени их появления и состояния верхушечной почки. Частота гибели парциальных образований, имеющих балл жизнеспособности 1, равна 14,9 %, жизнеспособности 2 и 3 – 4,2 %. Средняя частота гибели парциальных образований с погибшей верхушечной почкой выше (12,9 %), чем с живой (6,8 %). Гибель парциальных образований зависит от жизнеспособности в предыдущем году: чем она ниже, тем больше вероятность их гибели в последующем году. Гибель верхушечной почки оказывает существенное влияние на становление морфологической структуры парциальных образований, их онтогенетическое состояние и жизнеспособность: чем раньше погибает верхушечная почка, тем быстрее формируется типичный парциальный куст брусники с множеством побегов разного порядка ветвления.*

Ключевые слова: брусника обыкновенная; парциальные образования; морфологическая структура; онтогенетическое состояние; прирост; отпад.

Введение

Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) чаще всего встречается в травяно-кустарничковом ярусе сосновых и лиственных лесов, являясь доминантом этого яруса. Растет в лесной и арктической зонах, распространена в хвойных и смешанных лесах, на вырубках, в горных и равнинных тундрах [1, 3, 5, 9].

Детальный морфологический анализ структуры парциальных побегов брусники [9] выявил разнообразие их морфотипов. При этом возникает вопрос об относительных частотах морфотипов, возможных переходах одного морфотипа в другой в течение онтогенеза, о жизненном состоянии разных морфотипов. Для решения этих вопросов необходимы массовая маркировка вновь возникающих парциальных побегов и прослеживание их судьбы в течение ряда лет.

Целью данной работы является исследование развития парциальных кустов брусники в течение первых пяти лет жизни.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились в 2005-2009 гг. на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий Эл в сосняке зеленомошно-брусничном. Данный сосняк возник в результате пожара 1921 г. Основные таксационные характеристики пробной площади следующие: состав древостоя 10С+Б; возраст древостоя 60 лет; полнота 0,8; сомкнутость крон 0,7; класс возраста 3; бонитет 3. В подлеске встречается можжевельник обыкновенный *Juniperus communis* L. Возобновление отсутствует. В нижних ярусах наблюдается преобладание зеленых мхов с проективным покрытием 59,7%. Проективное покрытие брусники составляет 16,9%.

В пределах пробной площади проведено геоботаническое описание, которое было обработано по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [10]. Анализ проводился с помощью программного комплекса «Ecoscale» [4]. Были получены следующие результаты. По шкале увлажнения почв местообитание характеризуется как влажнолесолуговое; по богатству почв – переходными от небогатых к довольно богатым почвам; по богатству почв азотом – бедными азотом почвами; по кислотности – слабокислыми почвами; по освещенности – этосветлые леса; по переменности увлажнения – местообитание со слабо переменным увлажнением.

В пределах исследованной пробной площади в 1998 г. регулярным способом (через 3 м) было заложено 30 постоянных учетных площадок размером 1 м². В 2005 г. на этих площадках были замаркированы все молодые, появившиеся в этом году надземные побеги брусники имматурного онтогенетического состояния (всего более 390). Дополнительно рядом с учетными площадками было замаркировано еще около 210 побегов (для увеличения объема выборки). Таким образом, всего замаркировано свыше 600 имматурных парциальных образований брусники [8]. Маркировка проводилась в три срока: в конце июня (21.06), в конце июля (28.07) и в августе (13.08).

В течение пяти лет наблюдения часть маркеров парциальных образований была потеряна. Из общего количества замаркированных в 2005 г. парциальных образований полные данные за пять лет (2005–2009 гг.) известны для 488 парциальных образований. Материалы по этим парциальным образованиям анализируются в настоящей работе.

В первый год (2005) был определен месяц появления парциального образования, его жизненность, состояние верхушечной почки (живая или поврежденная) в момент регистрации. В ноябре 2005 г. были отмечены побеги, погибшие к концу первого вегетационного периода.

В последующие годы (в конце июля – начале августа), когда формирование побегов данного года в большинстве случаев закончено, опре-

деляли онтогенетические состояния парциальных образований брусники по следующим качественным признакам: наличие побегов ветвления (побегов второго и последующих порядков), наличие опушения стебля, форма листьев, соотношение новообразований и степени отмирания побега или парциального образования [7], также определяли жизнеспособность [6]. Во все годы учета была зарисована морфологическая структура каждого парциального образования. У парциальных образований, сохранившихся к 2008 г., была измерена величина приростов побегов всех порядков за все годы. В 2009 г. были измерены приросты за последний вегетационный сезон.

Статистические методы. При анализе данных использовали критерий χ^2 , точный критерий для таблиц $R \times C$ (программа RCEXACT), критерий знаков, двух- и трехфакторный дисперсионный анализ [2, 11].

В зависимости от структуры надземное образование может быть парциальным побегом или парциальным кустом. Однако в ряде случаев их трудно различить. Парциальный куст формируется в течение нескольких лет, претерпевая последовательные этапы развития. Не подчеркивая различные стадии развития парциального куста, мы используем для обозначения надземных элементов в составе ценопопуляций понятие «парциальные образования».

Перечень сокращений и обозначений:

ПО – парциальные образования;

↑ – побег с живой верхушечной почкой;

↑ – побег с погибшей верхушечной почкой;

† – граница годовичного прироста;

⊕ – гибель ПО.

Характеристика парциальных образований в первый год жизни (2005)

Распределение парциальных образований по времени появления приведено в табл. 1.

Таблица 1

Время возникновения парциальных образований брусники в 2005 г.

Дата регистрации	Наблюдаемое число ПО (частота, %)	Продолжительность времени, в течение которого могли появиться ПО, дни	Ожидаемое число ПО (частота, %)
Июнь (21.06)	253 (51,8)	31	180,1 (36,9)
Июль (28.07)	188 (38,5)	37	215,0 (44,1)
Август (13.08)	47 (9,6)	16	93,0 (19,1)
Всего	488 (100)	84	488 (100)

Можно видеть, что около половины парциальных образований из общего их числа зарегистрировано 21 июня, в последующие сроки – гораздо меньше (заметим, что был еще один срок регистрации – спустя больше месяца, 18 сентября; за период 13 августа – 18 сентября (36 дней) появилось всего 7 новых парциальных образований; в связи с малостью их числа мы не использовали их в дальнейшем анализе).

Однако, чтобы делать вывод о неравномерности появления большинства ПО в течение сезона, необходимо учесть продолжительность промежутка времени между днями регистрации. Эта величина известна для второй – первой и третьей – второй регистраций, но не известна продолжительность времени от начала появления ПО до первого дня регистрации. Многолетние наблюдения за наступлением фенологических фаз брусники в заповеднике «Большая Кокшага» показывают, что новые парциальные образования брусники появляются преимущественно не раньше первых чисел июня. Предположим «с запасом», что первые ПО могут появиться и в последние 10 дней мая. Тогда в предположении равномерного появления побегов в мае – августе можно вычислить ожидаемое число побегов в разные сроки регистрации (столбец 4 табл. 1). Сравнение наблюдаемого распределения с ожидаемым показывает, что они различаются статистически высоко значимо ($\chi^2=55,65$; $\nu=2$; $P<1,0 \times 10^{-7}$). Таким образом, новые парциальные образования брусники чаще появляются в июне, в начале вегетационного периода.

Зависимость жизненности парциальных образований от времени их появления в первый год жизни. Из 488 парциальных образований в момент регистрации 404 имели живую верхушечную почку и 84 – погибшую. В табл. 2 и 3 приведены распределения ПО в момент регистрации по их жизненности.

В табл. 2 можно видеть, что чем позже появляются ПО (имеющие живую верхушечную почку), тем больше среди них доля растений с низкой жизненностью (балл 1) и соответственно ниже доля растений с высокой жизненностью ($\chi^2=58,03$; $\nu=4$, $P<0,001$). Наибольшую среднюю жизненность имеют ПО, появившиеся в июне.

Таблица 2

Распределение парциальных образований с живой верхушечной почкой, появившихся в 2005 г. в разное время, по жизненности (в скобках – частота, %)

Дата регистрации	Балл жизненности ПО			Всего ПО	Средняя жизненность ПО
	1	2	3		
Июнь	29 (15,0)	81 (42,0)	83 (43,0)	193 (100)	2,3
Июль	56 (33,5)	84 (50,3)	27 (16,2)	167 (100)	1,8
Август	24 (54,5)	17 (38,6)	3 (6,8)	44 (100)	1,5

Распределения ПО с погибшей верхушечной почкой, появившихся в разное время, по баллам жизненности однородные ($P=0,57$). Здесь явно преобладают побеги с низкой жизненностью (последняя строка табл. 3).

Таблица 3

Распределение парциальных образований с погибшей верхушечной почкой, появившихся в 2005 г. в разное время, по жизненности (в скобках – частота, %)

Дата регистрации	Балл жизненности			Всего ПО	Средняя жизненность
	1	2	3		
Июнь	43 (71,7)	16 (26,7)	1 (1,7)	60 (100)	1,3
Июль	16 (72,6)	4 (19,0)	1 (4,8)	21 (100)	1,3
Август	3 (100)	0 (0)	0 (0)	3 (100)	1,0
Всего	62 (73,8)	20 (23,8)	2 (2,4)	84 (100)	1,3

Сравнивая среднюю жизненность ПО с живой и погибшей верхушечной почкой (табл. 2 и 3), можно видеть, что жизненность последних ниже. Хотя суммарное распределение ПО с погибшей верхушечной почкой не отличается статистически значимо от распределения побегов с живой верхушечной почкой в августе ($\chi^2=5,70$; $\nu=2$; $P>0,05$), но уже значимо отличаются от распределения в июле ($\chi^2=37,38$; $\nu=2$; $P<0,001$).

Гибель парциальных образований в течение вегетационного сезона 2005 года. В конце вегетационного периода (2 ноября 2005 г.) была учтена гибель ПО, появившихся в июне – августе. Эти данные приведены в табл. 4. Можно видеть, что однородны частоты гибели ПО с живой верхушечной почкой с баллом жизненности 1 вне зависимости от времени их появления и однородны частоты гибели всех остальных групп ПО с живой верхушечной почкой с баллом жизненности 2 и 3, а также с погибшей верхушечной почкой всех трех баллов жизненности вне зависимости от времени их появления. Средняя частота гибели ПО с живой верхушечной почкой с баллом жизненности 1 равна 7,3%, и она выше частоты гибели всех других групп ПО, равной 1,6 %, что статистически значимо ($P = 0,0044$).

Таблица 4

Гибель парциальных образований к концу вегетационного сезона 2005 г. (в числителе – число погибших, в знаменателе – общее число на момент учета вновь появившихся)

Месяц	Живая верхушечная почка			Погибшая верхушечная почка		
	1 балл	2 балл	3 балл	1 балл	2 балл	3 балл
Июнь	1/29	0/81	0/83	1/43	0/16	0/1
Июль	4/56	4/84	0/27	1/16	0/4	0/1
Август	3/24	0/17	0/3	0/3	–	–
Гомогенность частот, P	0,44			0,23		
Всего	8/109			6/379		
Частота гибели, %	7,3			1,6		

Длина парциального образования (годовой прирост за 2005 г.) показана в табл. 5. Для ПО с живой верхушечной почкой здесь четко прослеживаются две тенденции: длина ПО тем больше, чем больше жизненность ПО и чем раньше он появился. Это подтверждают результаты двухфакторного дисперсионного анализа: значимы оба фактора жизненность ($P = 6,0 \times 10^{-8}$) и время появления ПО ($P = 0,0024$), взаимодействие же факторов незначимо ($P = 0,48$).

Таблица 5
Длина парциального образования (годовой прирост) в 2005 г., см
(в скобках – объем выборки)

Дата регистрации	Живая верхушечная почка			Погибшая верхушечная почка			Всего ПО
	балл жизненности			балл жизненности			
	1	2	3	1	2	3	
Июнь	5,19 (18)	6,13 (59)	8,29 (72)	7,02 (24)	6,37 (13)	8,90 (1)	187
Июль	4,52 (34)	5,56 (63)	7,25 (15)	6,63 (4)	7,25 (4)	4,20 (1)	121
Август	4,07 (12)	5,79 (14)	5,97 (3)	6,20 (2)	–	–	31
Всего ПО	64	136	90	30	17	2	339

В табл. 5 обращает на себя внимание еще одно обстоятельство: если сравнивать длину ПО с живой и погибшей верхушечной почкой у ПО, появившихся в одно время и имеющих одинаковую жизненность, то оказывается, что у ПО с погибшей верхушечной почкой прироста больше. Это подтвердил трехфакторный дисперсионный анализ, проведенный для части материала, достаточного для организации перекрестного комплекса с объемом выборки не менее 4: факторы (уровни факторов) – 1) состояние верхушечной почки (живая, погибшая); 2) жизненность ПО (баллы 1, 2); 3) время появления ПО (июнь, июль). Значимость фактора состояние верхушечной почки (живая – погибшая): $P = 0,0003$. Нам представляются возможными два объяснения этого неожиданного результата: 1) особенность развития кустарничка «требует» гибели верхушечной почки для успешного становления характерной жизненной формы; 2) селективный характер нашего материала – годичный прирост 2005 г. измерялся не у всех ПО, но только у ПО, оставшихся живыми к 2008 году. Это предположение требует проведения специальных исследований.

Гибель парциальных образований с ноября 2005 до августа 2006 года

Гибель ПО за этот период показана в табл. 6. Вне зависимости от времени появления ПО в 2005 г. и состояния верхушечной почки, частоты гибели ПО не различаются: 1) для ПО с баллом жизненности 1

(точный критерий, $P = 0,58$); 2) для ПО с баллом жизненности 2 и 3 (точный критерий, $P = 0,55$). Частота гибели ПО первой группы равна 14,9 % (24/161), второй – 4,2 % (13/313), разница статистически высоко значима ($\chi^2 = 66,53$; $\nu = 1$; $P < 1,0 \times 10^{-7}$).

Таблица 6

Гибель парциальных образований с ноября 2005 г. до августа 2006 г. (в числителе – число погибших, в знаменателе – общее число живых ПО к ноябрю 2005 г.)

Дата регистрации	Живая верхушечная почка			Погибшая верхушечная почка		
	балл жизненности ПО			балл жизненности ПО		
	1	2	3	1	2	3
Июнь	4/28	5/81	1/83	9/42	1/16	0/1
Июль	7/52	4/80	2/27	3/15	0/4	0/1
Август	1/21	0/17	0/3	0/3	–	–

Таким образом, за зимний период первого года жизни и за первую половину вегетационного сезона второго года жизни чаще погибают ПО низкой жизненности, при этом частота гибели ПО не зависит от времени их появления в 2005 г. и состояния верхушечной почки (живая или погибшая).

Морфотипы парциальных образований во второй год жизни

Морфотипы парциальных образований во второй год жизни (2006), имевших живую верхушечную почку в первый год жизни (2005), и их число показаны в табл. 7. Анализ этой таблицы показал, что соотношение разных морфотипов не зависит от времени появления ПО в 2005 г. и жизненности ПО в 2005 г. ($\chi^2=59,22$; $\nu=42$; $P=0,04$), т.е. мы имеем право рассматривать распределение морфотипов в целом, суммарно по всему материалу. В последнем столбце табл. 7 видно, что 7,9% ПО задержались в своем развитии (сохранили морфотип первого года жизни), у 35,6% ПО погибла верхушечная почка и подавляющее большинство их дало побеги 2-го порядка. 44,8% ПО во второй год жизни нарастали верхушкой, сохранив при этом живую верхушечную почку. 11,7% ПО сначала нарастали верхушечной почкой, а затем происходила ее гибель, причем в обоих случаях 3 ПО сформировали 1-2 побега 2-го порядка.

В табл. 8 приведены морфотипы и число ПО в 2006 г., возникшие из ПО с верхушечной почкой, погибшей в 2005 г. Как и в предыдущем случае, соотношение разных морфотипов не зависит от времени появления ПО и жизненности ПО в 2005 г. ($\chi^2=14,65$; $\nu=12$; $P=0,26$). Если сравнить их распределение с распределением тех же морфотипов от ПО

с живой верхушечной почкой в 2005 г., то эти распределения статистически значимо не различаются ($\chi^2=7,61$; $\nu=12$; $P=0,82$).

Таблица 7

Морфотип парциальных образований во второй год жизни (2006), возникший из парциальных образований с живой верхушечной почкой (2005)

№ п/п	Морфотип	Время появления ПП в 2005 г.									Всего ПО	Частота ПО, %
		июнь			июль			август				
		Жизненность ПО в 2005 г.										
1	2	3	1	2	3	1	2	3				
1		1	5	6	1	6	5	2	3	0	29	7,9
2		9	32	40	22	40	7	5	5	2	162	
3		0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	
4		1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	44,8
5		4	6	3	2	5	4	3	0	0	27	
6		1	5	3	5	2	0	3	2	0	21	
7		8	14	10	8	9	2	1	4	0	56	
8		0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
9		1	2	3	0	1	0	0	0	0	7	
10		0	4	6	2	2	2	0	1	0	17	
11		0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	
12		0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	
13		0	6	8	4	9	4	6	2	1	40	
14		0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	11,7
15		0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	
Всего ПО		24	76	82	45	76	25	20	17	3	368	100

Таблица 8

Морфотип парциальных образований во второй год жизни (2006), возникший из парциальных образований с погибшей верхушечной почкой (2005)

№ п/п	Морфотип	Время появления ПО в 2005 г.							Всего ПО
		июнь			июль			август	
		Жизненность ПО в 2005 г.							
1	2	3	1	2	3	1			
1		7	2	1	6	1	0	1	18
2		14	9	0	4	1	1	1	30
3		10	3	0	2	0	0	1	16
4		1	1	0	0	0	0	0	2
5		1	0	0	0	0	0	0	1
6		0	0	0	0	2	0	0	2
Всего		33	15	1	12	4	1	3	69

Онтогенетические пути парциальных образований за 5 лет наблюдений

Под онтогенетическими путями можно понимать последовательность во времени онтогенетических состояний, разных морфотипов и т.п. В случае кустарничка брусники, когда, кроме гибели (выживания) ПО, для формирования жизненной формы важна гибель верхушечной почки главного побега, мы строим онтогенетические пути на основе признаков: 1) ПО погибло или живое, 2) верхушечная почка главного побега погибла или живая.

В процессе онтогенеза развитие ПО, имевших живую верхушечную почку в первый год жизни (2005), происходит по трем путям: 1) гибель парциальных образований, 2) сохранение живой верхушечной почки до определенного времени и 3) гибель верхушечной почки главной оси. Большинство ПО в процессе развития погибает, у остальных ПО к концу 2009 г. погибает верхушечная почка, и лишь у трех ПО верхушечная почка сохраняется живой. Таким образом, гибель верхушечной почки главной оси является необходимым процессом для образования типичного парциального куста.

Для сравнения путей развития в разные годы жизни (2006-2009) побегов с живой верхушечной почкой мы получили табл. 9. Анализ этой таблицы показал, что соотношение частот исходов ПО зависит от года их жизни ($\chi^2=67,92$; $\nu=6$; $P<1,0\times 10^{-7}$). Действительно, в четвертый год жизни (2008) происходит заметное возрастание частоты ПО с погибшей (81,5%) верхушечной почкой. Разложение общего значения χ^2 на компоненты (2008 год и все остальные) дало следующие результаты: 1) χ^2 между группами равен 60,22; $\nu=2$; $P<0,001$; 2) гетерогенность внутри групп – $\chi^2=7,70$; $\nu=4$; $P>0,1$. При этом частота погибших ПО во все годы очень близка и составляет в среднем 6,8%.

Таблица 9

Соотношение частоты (%) исходов в разные годы для парциальных образований с живой верхушечной почкой (в скобках – общее число парциальных образований)

Год	Развитие ПО на следующий год			Всего ПО
	Погибшие ПО	ПО с живой верхушечной почкой	ПО с погибшей верхушечной почкой	
2006	6,1 (24)	49,7 (195)	44,1 (173)	392
2007	8,2 (16)	55,4 (108)	36,4 (71)	195
2008	6,5 (7)	12,0 (13)	81,5 (88)	108
2009	7,8 (1)	2,3 (3)	69,2 (9)	13
Всего ПК	48	319	341	708

ПО с погибшей верхушечной почкой в первый год жизни имеют лишь 2 пути развития: гибель парциальных образований и сохранение погибшей верхушечной почки главной оси. Из полученных данных для вычисления частоты гибели ПО в разные годы жизни, для побегов с погибшей верхушечной почкой, мы получили табл. 10. Частота гибели ПО в разные годы одинакова ($\chi^2=10,99$; $\nu=9$; $P>0,2$) и составляет в среднем 12,9%.

Таблица 10

Частота гибели парциальных образований с погибшей верхушечной почкой в разные годы

Год	Развитие ПО на следующий год		Всего	Частота гибели, %
	Погибшие ПО	ПО с погибшей верхушечной почкой		
2006	13	69	82	15,9
2007	27	146	173	15,6
	14	55	69	20,3
2008	11	60	71	15,5
	15	131	146	10,3
	6	49	55	10,9
2009	5	83	88	5,7
	9	51	60	15,0
	15	116	131	11,5
	4	45	49	8,2
Всего	119	805	924	100

Сравнивая данные табл. 9 и 10, можно видеть, что средняя частота гибели ПО с погибшей верхушечной почкой практически в 2 раза больше гибели ПО с живой верхушечной почкой. Общая динамика гибели ПО в последовательные годы наблюдения (кумулята) представлена на рис. 1. Видно, что из всех ПО, замаркированных в 2005 г., к 2009 г. погибло 37,1% ПО.

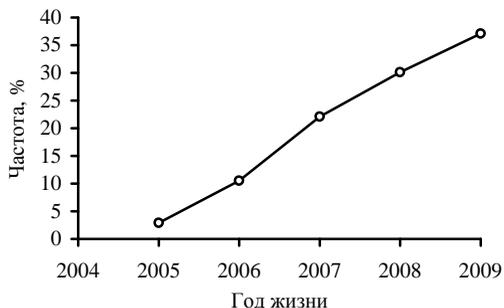


Рис. 1. Динамика гибели парциальных образований в течение пяти лет

Избирательная гибель парциальных образований низкой жизненности

Гибель парциального образования в зависимости от его жизненности в предыдущем году показана в табл. 11. Анализ табл. 11 показал, что гибель ПО в 2006 г. у побегов с живой верхушечной почкой зависит от его жизненности в предыдущем – 2005 г. ($\chi^2 = 11,52$; $\nu = 4$; $P < 0,025$). Если провести объединение погибших (+) и выживших ($\uparrow + \uparrow$) ПО, то различия между выделенными группами оказываются статистически значимы ($\chi^2 = 8,56$; $\nu = 2$; $P < 0,025$), в то время как распределение жизненности внутри групп однородно ($\chi^2 = 2,96$; $\nu = 2$; $P = 0,23$). Сравнение средней жизненности этих групп показало, что погибшие ПО имеют в предыдущем году низкую жизненность по сравнению с выжившими. Сходные результаты получены и для ПО с живой верхушечной почкой, погибших в 2007 г. (табл. 11), а также для побегов с погибшей верхушечной почкой (табл. 12).

Таблица 11

Избирательность гибели парциальных образований с живой верхушечной почкой

Переход из предыдущего года в последующий, группа	Жизненность в предыдущем году			Всего ПО	Однородность ПО предыдущего года	Средняя жизненность в предыдущем году		
	1	2	3					
Из 2005 \uparrow	101	178	113	392	Общее: $\chi^2=11,52$; $\nu=4$; $P<0,025$. Между (+) и ($\uparrow + \uparrow$): $\chi^2=8,56$; $\nu=2$; $P<0,025$. Гетерогенность: $\chi^2=2,96$; $\nu=2$; $P=0,23$.	2,03		
В 2006	+	12	9	3		24	1,63	
	\uparrow	40	94	61		195	2,06*	
Из 2006 \uparrow	\uparrow	49	75	49	173	Общее: $\chi^2=35,32$; $\nu=4$; $P<1,0 \times 10^{-7}$. Между (+) и ($\uparrow + \uparrow$): $\chi^2=31,15$; $\nu=2$; $P<1,0 \times 10^{-7}$. Гетерогенность: $\chi^2=4,17$; $\nu=2$; $P=0,12$.	2,11	
	В 2007	+	16	0	0		16	1,00
	\uparrow	30	68	10	108		1,82**	
Из 2007 \uparrow	\uparrow	24	35	12	71	Общее: $\chi^2=3,53$; $\nu=2$; $P>0,05$	1,81	
	В 2008	+	7	0	0		7	1,00
		\uparrow	8	4	1		13	1,36
Из 2008 \uparrow	\uparrow	60	26	2	88	P=1,0	1,46	
	В 2009	+	8	4	1		13	1,00
		\uparrow	1	0	0		1	1,50
В 2009	+	2	1	0	3	P=1,0	1,00	
	\uparrow	5	3	1	9		1,50	
	\uparrow							

Примечание: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ при сравнении средней жизненности погибших в следующем году (+) и оставшихся живыми (\uparrow и \uparrow) ПО.

Таблица 12

Избирательность гибели парциальных образований с погибшей верхушечной почкой

Время гибели верхушечной почки	Переход из предыдущего года в последующий, группа		Жизненность в предыдущем году			Всего ПО	Однородность ПО предыдущего года	Средняя жизненность в предыдущем году
			1	2	3			
2005	Из 2005		↑	60	20	2	$\chi^2=2,89; \nu=1; P=0,09$	1,29
	В 2006	+	12	1	0	13		1,08
		↑	48	19	2	69		1,33
	Из 2006		↑	46	18	5	$\chi^2=7,46; \nu=1; P=0,006$	1,41
	В 2007	+	14	0	0	14		1,00
		↑	32	18	5	55		1,51**
	Из 2007		↑	38	16	1	P=0,69	1,33
	В 2008	+	5	1	0	6		1,17
		↑	33	15	1	49		1,35
	Из 2008		↑	33	15	1	P=0,09	1,35
В 2009	+	2	1	1	4	1,75		
	↑	31	14	0	45	1,31		
2006	Из 2006		↑	109	55	9	$\chi^2=7,05; \nu=2; P=0,03$	1,42
	В 2007	+	23	4	0	27		1,15
		↑	86	51	9	146		1,47*
	Из 2007		↑	89	53	4	$\chi^2=3,52; \nu=1; P=0,06$	1,42
	В 2008	+	13	2	0	15		1,13
		↑	76	51	4	131		1,45
	Из 2008		↑	82	43	6	$\chi^2=5,43; \nu=1; P<0,025$	1,42
	В 2009	+	14	1	0	15		1,07
		↑	68	42	6	116		1,47*
	2007	Из 2007		↑	51	20	0	$\chi^2=1,36; \nu=1; P=0,24$
В 2008		+	10	1	0	11	1,09	
		↑	41	19	0	60	1,32	
Из 2008		↑	41	17	2	$\chi^2=1,10; \nu=1; P=0,29$	1,35	
В 2009		+	8	1	0		9	1,11
		↑	33	16	2		51	1,39
2008	Из 2008		↑	61	24	3	$\chi^2=7,46; \nu=1; P=0,006$	1,34
	В 2009	+	5	0	0	5		1,00
		↑	56	24	3	83		1,36

Примечание: * P<0,05, ** P<0,01 при сравнении средней жизненности погибших в следующем году (+) и оставшихся живыми (↑) ПО.

Сравнение данных табл. 11 и 12 с помощью критерия знаков показало, что в 13 случаях средняя жизненность выживших оказывается больше,

чем жизненность погибших ПО, и лишь в одном случае – это значение меньше ($P < 0,001$). Таким образом, можно сказать, что на гибель ПО влияет его жизненность в предыдущем году, и чем ниже оказывается жизненность, тем больше вероятность их гибели в последующем году.

Снижение жизненности парциальных образований в разные сроки гибели верхушечной почки

Результаты сравнения жизненности парциальных образований 2005 г. с 2009 г. в зависимости от года гибели верхушечной почки, представлены в виде табл. 13.

Таблица 13

Средняя жизненность парциальных образований в 2005 и в 2009 гг. в зависимости от года гибели верхушечной почки главной оси

Гибель верхушечной почки	Онтогенетическое состояние в 2009 г.	Объем выборки	Средняя жизненность	
			2005 г.	2009 г.
2005 г.	g_1	24	1,38	1,42
2006 г.	g_1	52	2,17	1,48**
	g_2	38	2,03	1,64*
	ss	12	1,92	1,25*
2007 г.	g_1	27	2,19	1,33**
	g_2	13	2,08	1,77
2008 г.	g_1	53	2,09	1,38**
2009 г.	g_2	14	1,71	1,57

Примечание: * $P < 0,05$, ** $P < 0,001$ при сравнении средней жизненности 2005, 2009 гг.

Критерий знаков показал, что в 7 вариантах из 8, независимо от года гибели верхушечной почки, к 2009 году происходит постепенное снижение жизненности и только в одном случае отмечается небольшое повышение. Для того чтобы понять, с чем связано такое понижение жизненности, необходимо дальнейшее изучение этого явления.

Онтогенетическая и виталитетная структура парциальных образований когорты 2005 года в 2009 году

В табл. 14 приведены распределения ПО по онтогенетическим состояниям в 2009 г. в зависимости от года гибели верхушечной почки. Распределения онтогенетических состояний ПО в 2009 г. не зависят от года гибели верхушечной почки ($\chi^2 = 21,39$; $\nu = 20$; $P > 0,1$). Общий онтогенетический спектр показан на рис. 2.

Таблица 14

Онтогенетическое состояние парциальных образований в 2009 г. в зависимости от года гибели верхушечной почки

Год гибели верхушечной почки	Онтогенетическое состояние								Всего
	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s	sc	
2005	1	0	24	9	4	7	0	0	45
2006	2	0	52	38	6	12	3	3	116
2007	0	1	27	13	4	4	1	1	51
2008	2	1	53	14	2	5	4	2	83
2009	0	0	5	3	0	0	1	0	9
Всего	5	2	161	77	16	28	9	6	304

На рис. 2 видно, что в 2009 г. больше половины парциальных кустов брусники (53%) находятся в молодом генеративном (g₁) онтогенетическом состоянии, также довольно высока частота средневозрастных генеративных (g₂) парциальных кустов (25,3%).

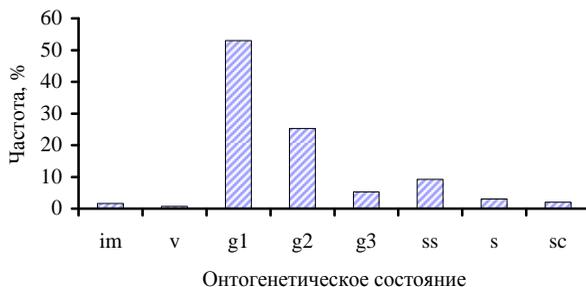


Рис.2. Онтогенетический спектр парциальных образований в 2009 г.

Была проанализирована зависимость балла жизненности ПО в 2009 году от года гибели верхушечной почки (табл. 15). Анализ таблицы показал, что балл жизненности ПО в 2009 г. не зависит от года гибели верхушечной почки ($\chi^2 = 21,39$; $\nu = 20$; $P > 0,1$).

Таблица 15

Балл жизненности парциальных образований в 2009 г. в зависимости от года гибели верхушечной почки главной оси

Год гибели верхушечной почки	Балл жизненности			Всего
	1	2	3	
2005	32	9	4	45
2006	73	31	12	116
2007	33	16	2	51
2008	56	24	3	83
2009	5	4	0	9
Всего	199	84	21	304
Частота, %	65,5	27,6	6,9	100

Общая длина годовых приростов на 2009 году

Анализ общей длины годовых приростов ПО за 5 лет жизни проводили с помощью трехфакторного дисперсионного анализа, где факторами выступали год гибели верхушечной почки (2005-2009 гг.), онтогенетическое состояние (g_1 , g_2) и жизненность ПО в 2009 году (балл жизненности 1 и 2). Значимым оказывается только фактор жизненность ПО в 2009 г. ($P = 1,5 \times 10^{-8}$), остальные факторы и все взаимодействия не значимы ($P > 0,15$). Эта зависимость общего прироста ПО от жизненности в 2009 г. приведена на рис. 3. У ПО с баллом жизненности 1 прирост естественно будет ниже, чем у ПО с баллом жизненности 2.



Рис. 3. Общий прирост парциального образования в зависимости от балла жизненности в 2009 г.

Задержки развития парциальных образований

В течение жизни ПО происходили задержки в развитии, т.е. ПО в определенные годы не давали прироста и, таким образом, оставались без изменений по сравнению с предыдущим годом. Мы учитывали это число остановок, во многих случаях подобных остановок не наблюдалось, поэтому для преобразования данных использовали распределение Пуассона ($\sqrt{x+0,386}$). Проводили трехфакторный дисперсионный анализ, где факторами выступали год гибели верхушечной почки (2005-2009), онтогенетическое состояние (g_1 , g_2) и жизненность ПО в 2009 г. (балл жизненности 1 и 2). Значимыми являются только эффекты онтогенетического состояния ($P=0,0066$) и балл жизненности ПО ($P=0,00029$) в 2009 г. Зависимость числа остановок ПО от онтогенетического состояния и жизненности приведена на рис. 4 и 5.

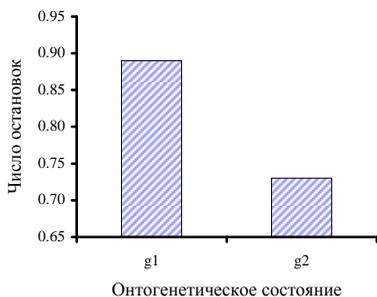


Рис.4. Общее число остановок в зависимости от онтогенетического состояния парциального образования в 2009 г.

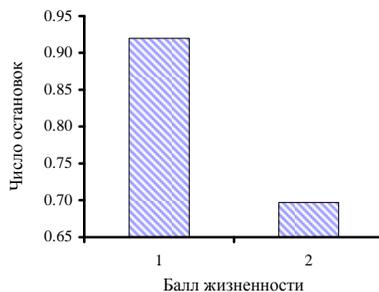


Рис.5. Общее число остановок в зависимости от жизненности парциального образования в 2009 г.

У молодых генеративных (g_1) ПО число остановок больше, чем у средневозрастных генеративных (g_2) ПО, так как эти ПО являются менее сформированными. ПО с баллом жизненности 1 характеризуются большим числом остановок по сравнению с ПО с баллом жизненности 2.

Морфологическая структура парциальных образований в зависимости от года гибели верхушечной почки

Количественная характеристика морфологической структуры формирующегося и особенно сформированного парциального образования кустарничка остается нерешенной задачей. Попытка детального учета признаков таких структур (число боковых побегов разных порядков с живой или погибшей верхушечной почкой, число приростов побегов, остановок развития и т.п.) оказывается безуспешной: возникающее при этом число вариантов очень велико, морфотип чуть ли не каждого ПО оказывается уникальным, так что классификация теряет смысл. Поэтому в данной работе мы ограничились рассмотрением отдельных признаков (число боковых осей, число приростов оси первого порядка и осей второго и последующих порядков, соотношение живых и погибших верхушечных почек боковых осей, частота образования генеративных побегов), характеризующих морфотип, вполне сознавая ограниченность и недостаточность такого подхода.

Число боковых осей. Анализ числа боковых осей ПО в 2009 г. мы проводили с помощью трехфакторного дисперсионного анализа, где факторами выступали год гибели верхушечной почки (2005-2009), онтогенетическое состояние (g_1 , g_2) и жизненность ПО в 2009 г. (баллы жизненности 1 и 2). Использовали логарифмическое преобразование числа

$\ln(x+1)$. Значимыми являются эффекты факторов год гибели верхушечной почки ($P = 3,13 \times 10^{-7}$), онтогенетическое состояние ($P = 0,00096$) и жизненность ПО в 2009 году ($P = 0,00015$), взаимодействия факторов статистически не значимы.

Растения в молодом генеративном онтогенетическом состоянии и с баллом жизненности 1 имеют меньшее (1,35 и 1,33 соответственно) число боковых осей, по сравнению со средневозрастными генеративными растениями и баллом жизненности 2 (1,60 и 1,63).

На рис. 6 представлен график зависимости числа боковых осей ПО от года гибели верхушечной почки. Множественные сравнения показали, что ПО, потерявшие живую верхушечную почку в 2008 г., имеют меньшее число боковых осей по сравнению с ПО, у которых верхушечная почка погибла в 2005-2007 гг.

Среднее значение жизненности ПО, у которых верхушечная почка погибла в 2005-2007 гг., оказалась выше (1,58), чем у ПО 2008, 2009 гг., средняя жизненность которых составляет 1,24%.

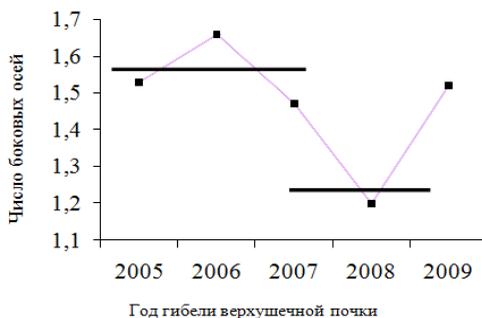


Рис. 6. Общее число боковых осей в зависимости от года гибели верхушечной почки

Число приростов оси первого порядка. Некоторые ПО, имевшие в 2005 г. живую верхушечную почку, в последующие годы нарастают верхушкой. Мы учитывали это число приростов в зависимости от года гибели верхушечной почки главной оси (табл. 16).

Анализ таблицы сопряженности (с помощью критерия χ^2) показал, что прирост оси первого порядка зависит от года гибели верхушечной почки главной оси ($\chi^2 = 113,96$; $\nu = 3$; $P < 1,0 \times 10^{-7}$). Разложение общего значения χ^2 на компоненты дало следующие результаты: 1) χ^2 между группами (2006 и 2007-2009 гг.) равен 112,89; $\nu = 1$; $P < 1,0 \times 10^{-7}$; 2) гетерогенность внутри групп – $\chi^2 = 1,07$; $\nu = 2$; $P > 0,1$. Из табл. 16 можно ви-

деть, что частота ПО с приростом главной оси гораздо выше в случае поздней гибели верхушечной почки (2007-2009 гг.).

Таблица 16

Число приростов оси первого порядка в зависимости от года гибели верхушечной почки

Год гибели верхушечной почки	Прирост оси первого порядка		Всего	Частота (%) ПО с приростом главной оси
	0 (нет)	1-3 прироста		
2006	80	34	114	29,8
2007	6	45	51	93,6
2008	3	78	81	
2009	0	9	9	
Всего	89	166		255

Число приростов осей второго и последующих порядков. Для ПО характерно нарастание верхушечной почкой не только оси первого порядка, но и побегов последующих порядков ветвления. В табл. 17 приведено число ПО с приростами осей второго и последующих порядков.

Таблица 17

Число приростов осей второго и последующих порядков

Год гибели верхушечной почки	Прирост оси второго и последующего порядка					Всего	Прирост, %
	0	1	2	3	4		
2005	22	14	7	1	0	44	60,8
2006	40	49	20	3	2	114	
2007	28	16	4	0	0	48	38,7
2008	51	20	10	0	0	81	
2009	5	2	1	0	0	8	
Всего	146	101	42	4	2		295

Анализ таблицы сопряженности показал, что прирост оси второго и последующих порядков зависит от года гибели верхушечной почки главной оси ($\chi^2 = 18,80$; $\nu = 6$; $P < 0,005$), χ^2 между группами (2005-2006 и 2007-2009 гг.) равен 14,84; $\nu = 2$; $P < 0,001$, гетерогенность внутри групп выраженная ($\chi^2 = 3,96$; $\nu = 4$; $P > 0,1$). Установлено, что 60,8 % ПО, потерявших живую верхушечную почку в 2005-2006 гг., в последующие годы нарастают верхушечными почками боковых осей, а у тех ПО, которые потеряли верхушечную почку в 2007-2009 гг., нарастание наблюдается только у 38,7% ПО.

Соотношение живая/погибшая верхушечная почка боковых осей. УПО, образовавшихся к 2009 г. было подсчитано общее число живых и погибших верхушечных почек боковых осей. Эти результаты приведены в табл. 18.

Таблица 18

Соотношение живая / погибшая верхушечная почка боковых осей в зависимости от года гибели верхушечной почки

Год гибели верхушечной почки	Верхушечные почки боковой оси		Всего	Частота (%) боковых осей с живой верхушечной почкой
	живая	погибшая		
2005	36	110	146	24,7
2006	133	305	438	30,3
2007	46	94	140	32,9
2008	77	95	172	42,0
2009	7	21	28	
Всего	299	625	924	–

Анализ, проведенный с помощью таблицы сопряженности, выявил зависимость соотношения живых и погибших верхушечных почек боковых осей от года гибели верхушечной почки главной оси ($\chi^2=13,26$; $\nu=3$; $P<0,0005$). Оказалось, что чем раньше погибает верхушечная почка, тем быстрее формируется типичный парциальный куст брусники с множеством побегов разного порядка ветвления.

Плодоношение парциальных образований. В зависимости от года гибели верхушечной почки мы исследовали число ПО, плодоносящих в течение этих пяти лет наблюдений. Эти результаты представлены в табл. 19.

Таблица 19

Плодоношение парциальных образований в зависимости от года гибели верхушечной почки

Год гибели верхушки	Плодоношение		% плодоносящих ПО
	есть	нет	
2005	4	41	6,6
2006	9	107	
2007	1	50	
2008	11	72	15,2
2009	3	6	
Всего	28	276	304

Как и в других случаях, оказалась значимой зависимость плодоношения от года гибели верхушечной почки ($\chi^2=11,37$; $\nu=4$; $P<0,025$). Разложение общего значения χ^2 на компоненты дало следующие результаты: 1) χ^2 между группами (2005-2007 гг. и 2008-2009 гг.) равен 5,7; $\nu=1$; $P<0,025$; 2) гетерогенность внутри групп – $\chi^2=5,67$; $\nu=3$; $P>0,1$. Большая частота плодоношения оказались у тех ПО, у которых верхушечная почка погибла в 2008 г. или в 2009 г.

Заключение

Проведенная нами работа представляет собой первичный анализ развития ПО в течение первых пяти лет их жизни. В процессе обработки данного материала возник ряд новых вопросов:

- 1) однозначность (точность) диагностики жизнениности ПО;
- 2) необходимо найти более адекватный метод для описания морфологической структуры ПО брусники;
- 3) необходимо оценить продолжительность разных онтогенетических состояний с учетом жизнениности ПО в предыдущий момент времени;
- 4) необходимо найти метод рассмотрения комплекса всех основных показателей приспособленности (выживание, жизнениность, онтогенетическое состояние, плодоношение, морфологическая структура ПО) во времени.

Огромный интерес представляет дальнейшее изучение онтогенеза ПО, их изменения в процессе жизни. При этом нужно иметь в виду, что все обобщения касаются данных конкретных экологических условий (абиотических и биотических) и анализируемые результаты представляют собой одну-единственную повторность (одна ценопопуляция на определенном временном отрезке – 2005-2009 гг.).

Выводы

1. Больше половины новых парциальных образований появляется в начале вегетационного сезона, причем, чем позже появляются парциальные образования, тем больше среди них частота имеющих низкую жизнениность. Доля парциальных образований с погибшей верхушечной почкой тем ниже, чем позже они появляются и чем выше их жизнениность. Частота гибели парциальных образований к концу вегетационного сезона выше у парциальных образований, появившихся в июне и имеющих балл жизнениности 1 (7,3%), чем у всех других парциальных образований (1,6%).

2. Гибель парциального образования первого года жизни не зависит от времени их появления в 2005 г. и состояния их верхушечной почки. Частота гибели парциальных образований, имеющих балл жизнениности 1, равна 14,9%, балл жизнениности 2 и 3 – 4,2% .

3. К 2009 г. из всех парциальных образований, замаркированных в 2005 г., погибло 37,1%. Средняя частота гибели парциальных образований с погибшей верхушечной почкой выше (12,9%), чем парциальных

образований с живой верхушечной почкой (6,8%). Гибель парциальных образований зависит от жизненности в предыдущем году: чем ниже жизненность, тем больше вероятность их гибели в последующем году. К 2009 г. происходит снижение жизненности парциальных образований всех онтогенетических состояний.

4. В 2009 г. в онтогенетическом спектре парциальных образований когорты 2005 г. около половины (53%) составляют молодые генеративные, меньше (25,3%) средневозрастных генеративных парциальных образований. В распределении парциальных образований по жизненности преобладает низкая жизненность – 65,5%, парциальных образований средней жизненности – 27,6%, высшей – 6,9%. Задержка развития парциальных образований (отсутствие прироста в данный год) влияет на их онтогенетическое состояние и жизненность в 2009 г.

5. Суммарный прирост парциальных образований за 5 лет жизни зависит от жизненности и не зависит от онтогенетического состояния в 2009 г. и года гибели верхушечной почки.

6. На становление морфологической структуры парциальных образований существенное влияние оказывают год гибели верхушечной почки, онтогенетическое состояние и жизненность в 2009 г. Чем раньше погибает верхушечная почка, тем быстрее формируется типичный парциальный куст брусники с множеством побегов разного порядка ветвления.

Библиографический список

1. Баландина, Т.П. Брусника обыкновенная / Т.П. Баландина, М.Г. Вахрамеева // Биологическая флора Московской области. – 1978. Вып. 4. – С. 167-178.
2. Биометрия / Н.В. Глотов [и др.]. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. – 263 с.
3. Брусника. Фитоценологическая приуроченность. Урожайность. Хранение и переработка. Химический состав ягод / В. Ф. Юдина [и др.]. – М.: Лесн. пром-сть, 1986. – 78 с.
4. Заугольнова, Л.Б. Опыт разработки и использования базы данных в лесной фитоценологии / Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина // Лесоведение. 1996. №1. – С. 76-83.
5. Ильинская, С.А. Изучение синузальной структуры лесных сообществ / С.А. Ильинская // Типы лесов Сибири. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. – С. 5-29.
6. Прокопьева, Л.В. Жизненность парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, М.А. Большунова // Популяции в пространстве и во времени: сб. матер. VIII Всерос. популяционного семинара. – Н. Новгород, 2005. – С. 335-338.

7. Прокопьева, Л.В. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов, Л.А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. Т. 2. – С. 39-46.

8. Прокопьева, Л.В. Формирование парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. на начальных этапах / Л.В. Прокопьева // Современные подходы к описанию структуры растения. – Киров: ООО «Лобань», 2008. – С. 115-120.

9. Савиных, Н.П. Структура полицентрических особей брусники / Н.П. Савиных, Л.В. Прокопьева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. матер. Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 275-277.

10. Тимошок, Е.Е. Семейство брусничные *Vacciniaceae* в Западной Сибири (Распространение, экология, популяционная биология, охрана): дис. ... д-ра биол. наук. – Томск, 1998. – 290 с.

11. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М., 1983. – 197 с.

12. Sokol, R.R. Biometry / R.R. Sokol, F.J. Rohlf. – N-Y.: Freeman, 1995. 887 p.

STRUCTURE AND ANNUAL GROWTH OF PARTIAL SHRUBS OF VACCINIUM VITIS-IDAEA IN «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

L. V. Ryzhova, N.V.Glotov

Keywords: *Vaccinium vitis-idaea*; partial formations; morphologic structure; ontogenetic condition; growth; mortality.

The results of development of *Vaccinium vitis-idaea* partial formation during the first five years of its life are offered. It was determined that more than a half of new partial formations was formed at the beginning of a growing season. At that, the later a new partial formation is developed, the more plants with low viability it includes. Mortality of a first-year partial formation depends on the time of its formation and the condition of an apical bud. Frequency of mortality of partial formations with 1 point of viability is 14.9 %, with 2 and 3 points of viability – 4.2 %. Medium frequency of mortality of partial formations with dead apical bud is higher (12.9 %) than medium frequency of mortality of partial formations with live apical bud (6.8 %). Mortality of partial formations depends on their vitality in the previous year: the better vitality, the less probability of their death next year is. Death of apical bud has a great impact on the establishment of morphologic structure of partial formations, their ontogenetic condition, and vitality: the earlier apical bud dies, the quicker typical partial shrub of *Vaccinium vitis-idaea* with many sprouts of different branching order is developed.

УДК 582.734.4:574.3

ПЛОТНОСТЬ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПОПУЛЯЦИИ МОРОШКИ В ЗАПОВЕДНИКЕ

Л. В. Рыжова

*Приведены данные исследования состояния популяции морошки *Rubus chamaemorus* L. в заповеднике «Большая Кокшага», которая является здесь редким видом, занесенным в Красную книгу Республики Марий Эл. Установлено, что с 2009 по 2012 годы произошло снижение плотности популяции этого вида и размера листьев, которое связано, вероятно, с особенностями погодных условий этих лет.*

Ключевые слова: заповедник «Большая Кокшага»; редкие виды растений; морошка; ценопопуляция; состояние; динамика.

Введение

Основными направлениями исследований по сохранению биоразнообразия растений являются инвентаризация редких видов, разработка единых методик работы с редкими и исчезающими видами, изучение биологических особенностей редких видов, организация мониторинга. В Республике Марий Эл инвентаризации редких видов уделяется достаточно большое внимание, однако изучение биологических особенностей редких видов часто неполно, существуют немногочисленные данные о популяциях некоторых видов. Данная работа посвящена изучению популяции морошки *Rubus chamaemorus* L.

В Республике Марий Эл морошка – редкий вид, занесенный в Красную книгу [1]. Известно единственное местонахождение – берега (сплавнины) озера Кошеер на левом берегу р. Большая Кокшага на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Популяция морошки представлена только мужскими особями, площадь популяции составляет 0,5 га. Исследование данной популяции морошки проводилось в 2000 г. [3] и в 2008-2009 гг. [2].

В данной работе приводятся данные о состоянии популяции морошки в 2012 г. на сплаvine озера Кошеер в пределах четырех местообитаний: местообитание 1 (ценопопуляция (ЦП 1) находится в клюквенно-сфагновой ассоциации; местообитание 2 (ЦП 2) находится в подбелово-сфагновой ассоциации, которая занимает середину олиготрофной части сплавины; местообитание 3 (ЦП 3) – пушицево-сфагновая ассоциация, которая располагается вдоль границы с мезотрофной частью; местообитание 4 (ЦП 4) – морошково-сфагновая ассоциация [2].

В пределах указанных пробных площадей было заложено по 6-7 постоянных учетных площадок размером 1 м², на которых изучались плотность побегов морошки, онтогенетическая структура, морфометрические признаки. Использовали следующие статистические методы: однофакторный дисперсионный анализ, критерий χ^2 для анализа таблиц сопряженности.

Плотность морошки в 2012 г. по сравнению с 2008-2009 гг. [2] в ЦП 1-3 снизилась более чем вдвое, в ЦП 4 плотность морошки осталась без изменений. Так, в 2009 г. плотность морошки в ЦП 1 составила 177 экз./м², в 2012 г. она снизилась до 82,9 экз./м²; в ЦП 2 плотность снизилась с 36,4 до 14,1 экз./м²; в ЦП 3 – с 116,0 до 64,9 экз./м². Такое резкое снижение численности морошки на учетных площадках можно объяснить тем, что морошка – это вегетативно-подвижный вид и, по видимому, произошло «смещение» побегов за пределы учетных площадок. В ЦП 4 плотность морошки составляет 145,2 экз./м².

Онтогенетические спектры морошки в 2012 г. в ЦП 1-3 одновершинные с максимумом на виргинильном онтогенетическом состоянии (частота 58-70%), доля иматурных побегов – 25-38%. В ЦП 4 максимум также приходится на виргинильное онтогенетическое состояние, однако частота таких побегов 48%, в то же время велика доля молодых генеративных побегов – 35%, доля иматурных побегов – 14%. По сравнению с 2009 г. во всех ЦП произошло снижение частоты иматурных побегов и увеличение частоты виргинильных побегов.

Для анализа длины листа и длины черешка применяли двухфакторный дисперсионный анализ (факторы – ЦП и онтогенетическое состояние). В качестве онтогенетических состояний рассматривали иматурные, виргинильные и молодые генеративные растения. В виргинильном и молодом генеративном онтогенетических состояниях может образоваться один или два листа, поэтому рассматривали эти растения отдельно (с одним листом и с двумя листьями).

Дисперсионный анализ длины листа показал, что оба фактора, а также их взаимодействие оказываются значимыми ($P < 0,008$). У иматурных, а также виргинильных и молодых генеративных растений с одним листом различий по длине листа между ЦП не наблюдается. Однако если в виргинильном и молодом генеративном онтогенетических состояниях формируется по два листа, выявляются различия между ЦП и положением листа. Так, верхний лист имеет меньшие размеры, чем нижний. Наибольшее варьирование признака наблюдается по длине верхнего листа у виргинильных (от 1,3 до 2,3 см) и молодых генеративных (от 1,4 до 2,5 см) побегов.

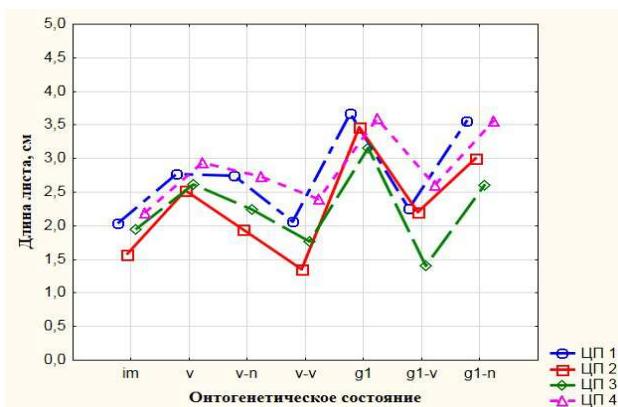


Рис. 1. Длина листовая пластинки растений морощки разных онтогенетических состояний в разных ЦП

Анализ длины черешка показал, что оба фактора, а также их взаимодействие оказываются значимыми ($P < 0,0005$). Наименьшей длиной черешка характеризуются верхние листья виргинильных и молодых генеративных растений. Различия между ЦП наблюдаются только у верхних листьев в молодом генеративном онтогенетическом состоянии. Так, длина черешка варьирует у таких растений от 0,7 см в ЦП 3 до 1,6 см в ЦП 4.

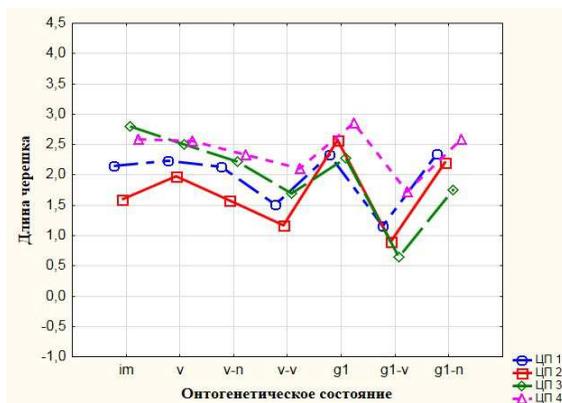


Рис. 2. Длина черешка листа растений морощки разных онтогенетических состояний в разных ЦП

Если сравнивать длину листа и длину черешка побегов морошки разных онтогенетических состояний, то заметно, что происходит значительное уменьшение этих признаков в 2012 г. по сравнению с 2009 г. [2].

Таким образом, в 2012 г. по сравнению с 2009 г. популяция морошки характеризуется меньшей плотностью побегов и меньшими размерами листа, что, возможно, связано с неблагоприятными метеорологическими условиями данного года.

Библиографический список

1. Красная книга Республики Марий Эл. Том «Растения. Грибы» / сост. Г.А. Богданов, Н.В. Абрамов, Г.П. Урбанавичюс, Л.Г. Богданова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – 324 с.
2. Прокопьева, Л.В. Популяция морошки в заповеднике «Большая Кокшага» / Л.В. Прокопьева, Л.Ю. Малинина // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2009. – С. 132-143.
3. Сушенцов, О.Е. Возрастная структура ценопопуляций морошки (*Rubus chamaemorus* L.) сплавины озера Кошеер / О.Е. Сушенцов, Е.В. Мюхкюря // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. – Йошкар-Ола: Марийский гос. техн. ун-т, 2008. – С. 100-109.

DENSITY AND MORPHOMETRIC FEATURES OF RUBUS CHAMAEMORUS IN «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

L. V. Ryzhova

Keywords: «Bolshaya Kokshaga» nature reserve; rare species of plants; *Rubus chamaemorus*; cenopopulation; condition; dynamics.

The data of study of *Rubus chamaemorus* population in «Bolshaya Kokshaga» nature reserve, which is a rare species in the reserve and is listed in Red Book of Mari El Republic, are given. Population density reduction of *Rubus chamaemorus* and lowering of the size of its leaves, which is probably connected with the peculiarities of weather pattern, were determined in the period from 2009 to 2012.

УДК 581.524 (470.343)

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕСОПАРКА «ДУБОВАЯ РОЩА»

М. В. Бекмансуров, Л. А. Заболотских

Приведены результаты исследования таксономического, дифференцирующего и структурного биоразнообразия травяных фитоценозов, находящихся на начальных этапах деградации в связи с прекращением их сельскохозяйственного использования. Отмечается довольно высокий уровень биоразнообразия лугов и внедрение в луговые фитоценозы видов сосудистых растений, характерных для лесных экосистем, что в конечном итоге может привести к их зарастанию, которое будет сопровождаться снижением как видового, так и экосистемного разнообразия на исследуемой территории.

Ключевые слова: луговые фитоценозы, биоразнообразие, сосудистые растения.

Введение

Луговые сообщества играют большую роль в сельскохозяйственной деятельности, используются под сенокос, выпас рогатого скота, сбор ягод, сбор растений в декоративных или лекарственных целях. При этом хозяйственное использование способствует сохранению лугов и предотвращает их зарастание древесными видами. В лесной зоне луговые фитоценозы занимают незначительную часть растительного покрова, но обладают высоким значением в сохранении флористического разнообразия сосудистых растений. Прекращение или ограничение их хозяйственного использования приводит к быстрой деградации и смене луговых экосистем лесными.

На территории лесопарка «Дубовая роща» луга представляют собой небольшие по площади фитоценозы среди массивов пойменных лесов. В прошлом они использовались для сенокоса и выпаса скота, сейчас их сельскохозяйственная эксплуатация или практически прекращена, или осуществляется нерегулярно. В то же время к территории лесопарка практически вплотную приблизились кварталы городской застройки, что в дальнейшем, несомненно, приведет к увеличению рекреационной нагрузки на экосистемы.

Цель работы – изучить флористический состав и оценить параметры биоразнообразия луговых сообществ долины р. Малая Кокшага в пределах лесопарка «Дубовая роща».

Материалы и методы исследования

Объект исследования – травяные фитоценозы долины реки М. Кокшага. На каждом из 6 обследованных лугов в июле 2016 г. было заложено по одной пробной площади размером 20×20 м. В пределах каждой пробной площади располагались 20 учетных площадок размером 1 м², на которых проводили учет флористического состава, проективного покрытия и обилия видов сосудистых растений. По результатам геоботанических описаний оценивали параметры инвентаризационного, дифференцирующего и структурного разнообразия сообществ.

Для оценки инвентаризационного разнообразия отдельных сообществ (альфа-разнообразия) использовали такие показатели, как видовое богатство (общее число видов в сообществе), видовая насыщенность (среднее число видов на 1 м²) и индекс Шеннона, который рассчитывается по формуле

$$H' = - \sum P_i \times \ln P_i,$$

где P_i – доля i -го вида в выборке [1].

Дифференцирующее разнообразие (β -разнообразие) оценивали с использованием качественного и количественного коэффициентов Сьеренсена. Качественный коэффициент, учитывающий только флористический состав, но не учитывающий обилие видов, рассчитывали по формуле

$$C_j = 2j / (a + b),$$

количественный – определяли по формуле

$$C_j = 2jN / (aN + bN), \text{ где}$$

a – число видов в первом сообществе, b – число видов во втором сообществе; j – число видов, общих для сравниваемых сообществ; $(aN + bN)$ – сумма наименьших из двух обилий видов, встречающихся в обоих сообществах

Структурное разнообразие фитоценозов оценивали по спектрам эколого-ценотических групп (ЭЦГ) и жизненных форм И.Г. Серебрякова [2, 3].

Экологические параметры местообитаний оценивали фитоиндикационным методом с использованием экологических шкал [4, 5]. Для обработки использовали программу Ecoscale_Win [6].

Результаты исследования

Расположение исследованных сообществ на территории лесопарка «Дубовая роща» показано на рис. 1.



Рис. 1. Район исследования (1-6 – обследованные луга)

Ниже приводятся краткое описание луговых фитоценозов, названия которых даны с использованием доминантного подхода.

Луг 1 – *Calamagrostis epigeios* – *Geranium pratense*. Доминант первого яруса травостоя – веийник наземный. Во втором ярусе преобладает герань луговая.

Луг 2 – *Dactylis glomerata* – *Fragaria viridis*. Доминантами данного сообщества являются ежа сборная и земляника зеленая.

Луг 3 – *Centaurea jacea* – *Lysimachia nummularia*. Этот фитоценоз характеризуется незначительным обилием злаков. В верхнем ярусе травостоя преобладает василек луговой, в нижнем – вербейник монетный.

Луг 4 – *Alopecurus pratensis* – *Fragaria viridis*. В данном сообществе доминируют лисохвост луговой и земляника зеленая. На этом участке изредка встречается подрост осины.

Луг 5 – *Dactylis glomerata* – *Alchemilla vulgaris*. В первом ярусе фитоценоза доминирует ежа сборная, во втором – манжетка обыкновенная. Лишь на данном лугу встречается таволга обыкновенная, характерная для суходолов и короткозаливаемых участков пойменных лугов.

Луг 6 – *Calamagrostis epigeios* – *Geranium pratense*. Так же, как и на первом лугу, здесь доминируют веийник наземный и герань луговая. Отмечается интенсивное зарастание данного луга шиповником майским.

Экологические параметры всех местообитаний сходны – они характеризуются сухо-влажно-лесолуговым слабо переменным увлажнением, довольно богатыми минеральными веществами, но бедными азотом слабокислыми почвами. По шкале пастбищной дигрессии все они характеризуются сенокосной стадией, по шкале аллювиальности – небольшим количеством наилка.

На исследованных лугах обнаружено 98 видов сосудистых растений, относящихся к 69 родам и 28 семействам (табл. 1). Наибольшим числом видов представлены семейства мятликовые (13), розовые (11), астровые (9), бобовые (8) лютиковые и норичниковые (по 6), осоковые (5). Преобладание этих семейств в луговых фитоценозах отмечается и другими исследователями [7, 8]. Наличие в спектре семейств всего лишь одного представителя семейства капустные свидетельствует о слабой нарушенности лугов.

Таблица 1

Флористический состав исследованных лугов

Русское название	Латинское название	Номер луга					
		1	2	3	4	5	6
Хвощевые Equisetaceae							
Хвощ лесной	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.						1
Хвощ луговой	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	r					
Хвощ полевой	<i>Equisetum arvense</i> L.	1					
Мятликовые Poaceae							
Вейник наземный	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	2					2
Ежа сборная	<i>Dactylis glomerata</i> L.	1	1	r	1	+	+
Душистый колосок обыкновенный	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.			+	1	+	
Лисохвост луговой	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	+	1	r	1		r
Луговик дернистый	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.		+	+	+	+	
Мятлик луговой	<i>Poa pratensis</i> L.	1	1	1	+	r	+
Мятлик обыкновенный	<i>Poa trivialis</i> L.			+			
Овсяница красная	<i>Festuca rubra</i> L.	+	+		+	+	r
Овсяница луговая	<i>Festuca pratensis</i> Huds.		+				r
Полевика тонкая	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.		+	1	1	r	r
Пырей ползучий	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski			+	r		
Тимофеевка луговая	<i>Phleum pratense</i> L.		r	+	+	r	r
Трясунка средняя	<i>Briza media</i> L.	r					
Осоковые Cyperaceae							
Осока бледноватая	<i>Carex pallescens</i> L.	+	+		1	1	+
Осока колючковатая	<i>Carex muricata</i> L.	+	1		+	r	r
Осока острая	<i>Carex acuta</i> L.	r					
Осока ранняя	<i>Carex praecox</i> Schreb.		+				
Осока соседняя	<i>Carex contigua</i> Hoppe		+				
Ситниковые Juncaceae							
Ожика бледноватая	<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Wilmott		+				
Ожика многоцветковая	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.					r	
Лилейные Liliaceae							
Ландыш майский	<i>Convallaria majalis</i> L.					1	1

Продолжение табл. 1

Русское название	Латинское название	Номер дуга					
		1	2	3	4	5	6
Луковые Alliaceae							
Лук угловатый	Allium angulosum L.			r		r	
Ивовые Salicaceae							
Тополь дрожащий	Populus tremula L.				+		
Гречишные Polygonaceae							
Горец змеинный	Bistorta carnea (K. Koch) Kom.	+					r
Щавель кислый	Rumex acetosa L.			1	+	+	
Щавель конский	Rumex confertus Willd.						r
Гвоздичные Caryophyllaceae							
Гвоздика травянка	Dianthus deltoides L.				r		
Звездчатка злаковая	Stellaria graminea L.	r	+	r	+	+	+
Ясколка дернистая	Cerastium holosteoides Fr.	r					
Лютиковые Ranunculaceae							
Василисник малый	Thalictrum minus L.	+					
Василисник простой	Thalictrum simplex L.		+	1		1	1
Купальница европейская	Trollius europaeus L.					+	
Лютик едкий	Ranunculus acris L.	r	+				
Лютик золотистый	Ranunculus auricomus L.	r	+		+	+	r
Лютик многоцветковый	Ranunculus polyanthemos L.	+	+		+		r
Маковые Papaveraceae							
Чистотел большой	Chelidonium majus L.	r					
Капустные Brassicaceae							
Сурепица обыкновенная	Barbarea vulgaris R. Br.	r					
Розовые Rosaceae							
Гравилат городской	Geum urbanum L.	+	2	1	1	1	1
Земляника зеленая	Fragaria viridis (Duchesne) Weston	1	3	1	2	3	+
Кровохлебка лекарственная	Sanguisorba officinalis L.	+					
Лапчатка Гольдбаха	Potentilla goldbachii Rupr.		+	+			
Лапчатка гусиная	Potentilla anserina L.			r			
Лапчатка семилисточковая	Potentilla heptaphylla L.	+	1	1	2	+	
Манжетка обыкновенная	Alchemilla vulgaris L.	+	2	+	2	3	r
Таволга вязолистная	Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	r	+	1		r	1
Таволга обыкновенная	Filipendula vulgaris Moench					1	
Шиповник майский	Rosa majalis Herrm.				r		2
Яблоня домашняя	Malus domestica Borkh.						r
Бобовые Fabaceae							
Горошек заборный	Vicia sepium L.						r
Горошек мышиный	Vicia cracca L.		r	+	r	r	r
Горошек четырехсемянный	Vicia tetrasperma (L.) Schreb.	r					
Клевер горный	Amoria montana (L.) Sojak					+	
Клевер луговой	Trifolium pratense L.		+	1			
Клевер средний	Trifolium medium L.	1	+	r	2	1	1
Клевер ползучий	Amoria repens (L.) C. Presl				+		
Чина луговая	Lathyrus pratensis L.		+	2	+	r	

Продолжение табл. 1

Русское название	Латинское название	Номер дуга					
		1	2	3	4	5	6
Гераниевые Geraniaceae							
Герань лесная	<i>Geranium sylvaticum</i> L.				+	+	
Герань луговая	<i>Geranium pratense</i> L.	1	1	2	1	1	1
Зверобойные Hypericaceae							
Зверобой пятнистый	<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	r		r	+	+	1
Фиалковые Violaceae							
Фиалка собачья	<i>Viola canina</i> L.	r	+		+	+	1
Фиалка опушенная	<i>Viola hirta</i> L.		+			1	+
Фиалка холмовая	<i>Viola collina</i> Besser	+					
Кипрейные Onagraceae							
Кипрей узколистный	<i>Chamerium angustifolium</i> (L.) Holub	r					
Сельдерейные Apiaceae							
Тмин обыкновенный	<i>Carum carvi</i> L.	r					
Бутень Прескотта	<i>Chaerophyllum prescottii</i> DC.		+				r
Купырь лесной	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.						r
Первоцветные Primulaceae							
Вербейник монетный	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	+	1	2	1	1	r
Вербейник обыкновенный	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.					+	
Первоцвет весенний	<i>Primula veris</i> L.		r			r	+
Бурчаниковые Boraginaceae							
Липучка пониклая	<i>Lappula patula</i> (Lehm.) Menyh.				r		
Незабудка ветвистая	<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel ex Schult.						r
Яснотковые Lamiaceae							
Будра плющевидная	<i>Glechoma hederacea</i> L.	+	1	1	+	+	+
Зюзник европейский	<i>Lycopus europaeus</i> L.	r					
Черноголовка обыкновенная	<i>Prunella vulgaris</i> L.	r	+		r	r	
Норичниковые Scrophulariaceae							
Вероника дубравная	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	+		+	r	r
Вероника длиннолистная	<i>Veronica longifolia</i> L.			1			+
Льянка обыкновенная	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.						+
Марьянник гребенчатый	<i>Melampyrum cristatum</i> L.						r
Норичник шишковатый	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	r					
Погремок узколистный	<i>Rhinanthus vernalis</i> (N.W. Zinger) Schischk. & Serg.				+		
Подорожниковые Plantaginaceae							
Подорожник ланцетолистный	<i>Plantago lanceolata</i> L.		+		r	+	
Подорожник средний	<i>Plantago media</i> L.		r				
Мареновые Rubiaceae							
Подмаренник мареновидный	<i>Galium rubioides</i> L.		+	2	+	2	1
Подмаренник мягкий	<i>Galium mollugo</i> L.	+	1	2	1	+	1

Окончание табл. 1

Русское название	Латинское название	Номер луга					
		1	2	3	4	5	6
Ворсянковые Dipsacaceae							
Короставник полевой	<i>Knautia arvensis</i> (L.) J.M. Coult.				+		
Колокольчиковые Campanulaceae							
Колокольчик сборный	<i>Campanula glomerata</i> L.	r	r	r		+	r
Астровые Asteraceae							
Бодяк полевой	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	+	1		1		
Василек луговой	<i>Centaurea jacea</i> L.	1	1	2	1	1	r
Кульбаба осенняя	<i>Leontodon autumnalis</i> L.		+	+	+		
Кульбаба шершаволистная	<i>Leontodon hispidus</i> L.	r			+		r
Нивяник обыкновенный	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.		+	2	+	1	r
Одуванчик лекарственный	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.		+				
Пижма обыкновенная	<i>Tanacetum vulgare</i> L.				+		
Тысячелистник обыкновенный	<i>Achillea millefolium</i> L.	+	1	1	1	1	
Ястребинка дернистая	<i>Hieracium caespitosum</i> Dumort.			+			r

Флористический состав всех лугов довольно специфичен, об этом свидетельствуют значения коэффициентов Сьеренсена (табл. 2). И при качественном, и при количественном сравнении наиболее сходным оказался видовой состав 2-го и 4-го лугов. Наибольшие различия при этом выявлены между 1-м и 3-м лугами.

Таблица 2

Матрица сходства видового состава исследованных фитоценозов

	Луг 1	Луг 2	Луг 3	Луг 4	Луг 5	Луг 6
Луг 1		0,57	0,43	0,58	0,52	0,52
Луг 2	0,39*		0,65	0,71	0,69	0,65
Луг 3	0,26	0,48		0,62	0,64	0,55
Луг 4	0,41	0,67	0,46		0,68	0,65
Луг 5	0,32	0,51	0,40	0,54		0,60
Луг 6	0,41	0,26	0,32	0,32	0,31	

Примечание: * - в верхней части матрицы представлены результаты качественного анализа, в нижней – количественного.

Результаты анализа видового разнообразия лугов представлены в табл. 3.

Флористическое богатство изученных фитоценозов колеблется от 37 до 50 видов. Максимальная видовая насыщенность составляет – 18,4 видов на 1 м², а минимальная – 10,95 на 1 м². Индекс Шенонна на исследованных лугах варьирует от 2,95 до 3,45.

Таблица 3

Параметры альфа-разнообразия

Показатели	Луг 1	Луг 2	Луг 3	Луг 4	Луг 5	Луг 6
Видовое богатство	46	49	37	50	46	47
Видовая насыщенность (на 1 м ²)	10,95	18,4	17,45	17,35	17,05	13,7
Индекс Шенонна	2,95	3,37	3,14	3,45	3,11	2,99

На исследованных лугах произрастают виды, относящиеся к 8 эколого-ценотическим группам сосудистых растений, среди которых преобладающими являются группы видов свежих и сухих лугов (табл. 4). Велика также доля опушечных видов, что обусловлено расположением данных лугов в окружении лесных фитоценозов. С этим же связано присутствие во всех сообществах неморальных видов, которые характерны для пойменных лесов.

Таблица 4

Спектр эколого-ценотических групп сосудистых растений

ЭЦГ	Луг 1	Луг 2	Луг 3	Луг 4	Луг 5	Луг 6
MFr*	17	22	18	19	19	15
MDr	11	14	9	20	14	12
ExEd	8	10	6	7	8	9
Nm	3	2	1	3	2	4
Nt	3	1	1	0	2	4
Pn	1	0	0	1	0	1
AlTr	2	0	1	0	1	1
Ad	0	0	0	0	0	1

Примечание: * ЭЦГ: MFr – свежелуговая; MDr – сухолуговая; ExEd – неморально опушечная; Nm – неморальная; Nt – нитрофильная; Pn – боровая; AlTr – аллювиально-песчаная; Ad – адвентивная.

Также для характеристики структурного разнообразия нами был проведен анализ жизненных форм сосудистых растений по классификации И.Г. Серебрякова (табл. 5). На исследованных лугах типичны многолетние травянистые растения, среди которых преобладают стержнекорневые и длиннокорневищные виды.

Преобладание в спектре жизненных форм стержнекорневых растений обусловлено хорошей дренированностью почв. Занимающие второе место по числу видов длиннокорневищные растения характерны для пойменных лугов, характеризующихся наличием слоя наилка, что способствует их вегетативному разрастанию [9].

Таблица 5

Спектр жизненных форм

Жизненная форма	Число видов					
	Луг 1	Луг 2	Луг 3	Луг 4	Луг 5	Луг 6
двулетнее	1					
дерево				1		1
длиннокорневищное	10	7	10	9	9	9
длиннокорневищное, короткокорневищное	1	1		1	1	
кистекорневое	3	4	2	3	5	4
корнеотпрысковое	2	1		1		1
короткокорневищное	3	1	1	2	2	1
короткокорневищно-кистекорневое	5	5	4	4	4	4
кустарник				1		1
луковичное			1		1	
многолетний монокарпик		1				1
надземностолоное			2	1		1
наземно-ползучее	2	2	1	2	2	2
однолетнее				1		
плотнокустовое	1	2	1	1	2	1
ползучее				1		
полупаразитное				1		1
рыхлокустовое	4	8	4	7	6	6
стержнекорневое	10	15	9	12	12	12
наземно-ползучее, стержнекорневое	1	1	1	1	1	1
наземностолонообразующее короткокорневищное	1	1	1	1	1	1
клубнеобразующее короткокорневищное	1				1	

Выводы

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о довольно высоком уровне флористического разнообразия лугов «Дубовой роши» и специфичности видового и структурного разнообразия каждого из них. Поскольку экологические параметры всех местообитаний весьма сходны, различия флористического состава лугов, по-видимому, обусловлены антропогенными факторами (давность сенокосения, давность и интенсивность пастбищной и рекреационной нагрузки).

Наличие на лугах видов древесных жизненных форм и видов лесных эколого-ценотических групп свидетельствует о начальных этапах их деградации, которая при отсутствии сельскохозяйственного использования будет в дальнейшем только усиливаться и приведет к смене луговых экосистем лесными, что в свою очередь будет сопровождаться снижением уровня биоразнообразия лесопарка.

Библиографический список

1. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение: пер. с англ. / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
2. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность.– М.: Наука, 2004. Ч.2 – С. 9-49.
3. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И.Г. Серебряков. – М.: Высш.шк., 1962. – 378 с.
4. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М., 1983. – 197 с.
5. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. – Йошкар-Ола, 2008. – 96 с.
6. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г.Раменский [и др.]. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
7. Работнов, Т.А. Луговедение / Т.А. Работнов. – М.: МГУ, 1984. – 320 с.
8. Мартыненко, В.А. Флористический состав пойменных лугов р.Печоры в подзоне северной тайги / В.А. Мартыненко // Эколого-ценотическое и флористическое изучение фитоценозов Европейского Севера СССР. – Сыктывкар, 1989. – С. 34-46.
9. Иванова, Т.В. Структура луговых сообществ заповедника / Т.В. Иванова, Г.А. Богданов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 135-149.

**MEADOW COMMUNITIES BIODIVERSITY IN
«DUBOVAYA ROSHCHA» URBAN FOREST**

M. V. Bekmansurov , L. A. Zabolotskikh

Keywords: meadow phytocoenoses, biodiversity, vascular plants.

Results of research of taxonomic, differentiative, and structural biodiversity of grass phytocoenoses in the opening phase of degradation which is caused by cessation of agricultural exploitation, are given. A relatively high biodiversity of meadows and introduction of the species of vascular plants, which are typical for forest ecosystems, in meadow phytocoenoses, is registered. All of this may eventually lead to colonization which is followed by decrease of both specific and ecosystemic diversity of the studied area.

УДК 581.5:502.1

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Г. А. Богданов

*Приведены результаты характера распределения флоры заповедника «Большая Кокшага», включающей 807 видов сосудистых растений из 98 семейств, по таксонам, степени натурализации, жизненным формам и типам ареала распространения. Показано, что аборигенная флора насчитывает 695 видов, относящихся к 91 семейству. Ее основу составляют покрытосеменные растения, насчитывающие 665 видов, среди которых преобладают двудольные (71 %). Ведущие 11 семейств составляют 58,6 % от природной флоры, а ведущие 10 родов – 25,2 %. Наибольшее число видов принадлежит роду *Carex* (41). Адвентивные растения представлены 87 видами, а культивируемые в населенных пунктах – 26 видами, что в сумме составляет 13,9 % от общего числа всех обнаруженных видов. Наибольшее количество растений в заповеднике представлено поликарпическими травами (509 видов), среди которых преобладают длиннокорневищные многолетники (138 видов). Монокарпические травы представлены 116 видами, среди которых преобладают однолетники. Многолетние монокарпники представлены 17 видами. Древесных и кустарниковых растений местной флоры насчитывается 70 видов. Во флоре заповедника произрастают 33 вида растений, занесенных в Красную книгу Республики Марий Эл, и пять видов, включенных в Красную книгу Российской Федерации.*

Ключевые слова: заповедник «Большая Кокшага»; флора; таксономическое и эколого-ценотическое разнообразие; анализ; флористические исследования.

Введение

Флористические исследования в пределах современной территории заповедника «Большая Кокшага» впервые проведены в 1926 году М.И. Замараевой [1] во время работы лесокультурной партии Марийской экспедиции Наркомзема РСФСР по обследованию лесного хозяйства Марийской автономной области. Из 600 отмеченных ею видов для МАО 219 видов указаны для бывшего Аргамачинского лесничества, на основной части которого сейчас располагается заповедник. Дальнейшие исследования были продолжены только 60 лет спустя. В ходе изучения конкретной флоры «Аргамач» было выявлено 285 новых для данной территории видов. Детальная инвентаризация флоры заповедника началась с 1994 года. Исследования проводили Н.В. Абрамов, Г.А. Богданов и А.В. Жиряков. В результате был составлен флористический список, содержащий около 670 видов высших сосудистых растений. В 1996 году на базе заповедника проводилась летняя полевая практика студентов кафедры высших растений МГУ под руководством чл.-корр. РАН В.Н. Тихомирова. С 2005 года в обследовании флоры заповедника участво-

вали во время летней полевой практики студенты биолого-химического факультета МарГУ под руководством Н.В. Абрамова и Г.А. Богданова.

Обсуждение результатов исследования

В результате инвентаризации флоры заповедника «Большая Кокшага» обнаружено произрастание 807 видов сосудистых растений из 98 семейств. Аборигенная (местная) флора насчитывает 695 видов, относящихся к 91 семейству, что составляет 86,1 %. Ее таксономическая структура в целом соответствует флорам умеренных широт Голарктического флористического царства. Основу ее составляют покрытосеменные растения, насчитывающие 665 видов (95,7 %). Среди них преобладают двудольные – 493 вида (70,9 %). Сосудистые споровые и голосеменные растения вместе составляют лишь 4,4 % от общего числа местной флоры (табл. 1).

Таблица 1

Основные параметры природной флоры заповедника «Большая Кокшага»

Высшие таксоны	Число видов	Доля от общего, числа, %	Число родов	Доля, %	Число семейств	Доля, %
ОТДЕЛ POLYPODIOPHYTA (РТЕРОРНУТА) ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ	13	1,9	8	2,7	5	5,5
ОТДЕЛ EQUIRETORPHYTA (SPHENOPHYTA) ХВОЩЕОБРАЗНЫЕ	6	0,9	1	0,3	1	1,1
ОТДЕЛ LICOPODIOPHYTA (LYCOPHYTA) ПЛАУНООБРАЗНЫЕ	5	0,7	4	1,3	1	1,1
ОТДЕЛ PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE) ГОЛОСЕМЕННЫЕ	6	0,9	4	1,3	2	2,2
ОТДЕЛ MAGNOLIOPHYTA (ANGIOSPERMAE) ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ	665	95,7	283	94,6	82	90,1
Класс Liliopsida (Monocotyledones) Однодольные	172	24,7	65	21,7	16	17,6
Класс Magnoliopsida (Dicotyledones) Двудольные	493	70,9	218	72,9	66	72,5
Всего	695	100,0	299	100,0	91	100,0

Ведущие 11 семейств флоры содержат 407 видов, что составляет 58,6 % от природной флоры, а ведущие семейства типичны для бореальных флор (табл. 2). Ранг семейства розовые и фиалковые во флоре

заповедника выше, чем во флоре Республики Марий Эл за счет хорошей изученности рода манжетка и представителей рода фиалка, которые образуют многочисленные гибриды, рассматриваемые в ранге вида. Ведущие 10 родов во флоре заповедника представлены 175 видами, что составляет 25,2 % от общего числа видов природной флоры (табл. 3). Наибольшее количество видов (41) принадлежит роду Carex, что характерно для локальных флор всей умеренной зоны. Ведущая роль родов Alchemilla, Hieracium, Viola, Hieracium обусловлена большим полиморфизмом этих родов и образованием большого количества межвидовых гибридов, рассматриваемых в ранге видов. В целом состав в спектре ведущих родов не отличается от флор бореальной зоны.

Таблица 2

Ведущие семейства во флоре заповедника «Большая Кокшага»

Ранг семейств	Семейства	Количество видов	Доля, %
I	Сложноцветные (Астровые)	89	12,8
II	Розовые	54	7,8
III-IV	Злаки (Мятликовые)	53	7,6
III-IV	Осоковые	53	7,6
V	Гвоздичные	29	4,2
VI-VII	Бобовые	26	3,7
VI-VII	Норичниковые	26	3,7
VIII	Лютиковые	20	2,9
IX-XI	Гречишные	19	2,7
IX-XI	Крестоцветные	19	2,7
IX-XI	Фиалковые	19	2,7
	Итого	407	58,6

Таблица 3

Ведущие роды во флоре заповедника «Большая Кокшага»

№ п/п	Название рода	Количество видов	Доля от общего числа видов, %
1	Carex Осока	41	5,9
2	Alchemilla Манжетка	23	3,3
3	Hieracium Ястребинка	22	3,2
4	Viola Фиалка	19	2,7
5	Salix Ива	15	2,2
6	Galium Подмаренник	12	1,7
7	Taraxacum Одуванчик	12	1,7
8	Potamogeton Рдест	11	1,6
9	Rumex Щавель	10	1,4
10	Veronica Вероника	10	1,4
	Всего	175	25,2

Часть видов местной флоры в заповеднике встречается в качестве заносных, хотя они произрастают в природе в более южных районах республики рогульник (водяной орех) плавающий *Trapa natans* L. s.l., осока Арнелля *Carex arnellii* Christ, о. гвоздичная. *C. caryophylla* Latourg., резуха стреловидная *Arabis sagittata* (Bertol.) DC., астрагал датский *Astragalus daticus* Retz., овсяница полесская *Festuca polesica* Zapal., о. шершаволистная *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina, о. валлиская *F. valesiaca* Gaudin и др.

Заносные (адвентивные) виды представлены 87 видами, и еще 26 видов культивируются в населенных пунктах и на кордонах. Вместе они составляют 13,9 % от общего числа обнаруженных видов. Большинство из последних иногда могут произрастать возле хозяйственных построек (лук репчатый *Allium cepa* L., чеснок *A. sativum* L., спаржа лекарственная *Asparagus officinalis* L., красоднев буро-желтый *Hemerocallis fulva* (L.) L., ирис садовый *Iris hybrida* hort., нарцисс *Narcissus x hybridus* hort. и др.), а некоторые в посадках и даже в лесных сообществах (лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb., смородина красная *Ribes rubrum* L., черноплодная рябина *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot, ирга канадская *Amelanchier canadensis* (L.) Medik., тополь бальзамический *Populus balsamifera* L., пузыреплодник калинолистный *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.).

По времени заноса среди адвентивных видов выделяют археофиты (древние заносы) и кенофиты (современные заносы (после 18 в.)). Кенофитов среди них в заповеднике обнаружено 49 видов (56,3 % от всей адвентивной флоры), археофитов – 38 (43,7 %). Типичными археофитами являются клоповник мусорный *Lepidium ruderales* L., редька дикая *Raphanus raphanistrum* L., гулявник Лезеля *Sisymbrium loesellii* L., г. лекарственный *S. officinale* (L) Scop., ярутка полевая *Thlaspi arvense* L., мальва приземистая *Malva pusilla* Smith и др. К кенофитам относятся клен ясенелистный *Acer negundo* L., люпин многолистный *Lupinus polyphyllus* Lindl., липучка растопыренная *Lappula squarrosa* (Retz.) Dum., лепидотека пахучая *Lepidotecca suaveolens* (Pursh) Nutt., татарник колючий *Onopordum acanthium* L., мелколепестник однолетний *Erigeron annus* (L.) Pers и др.

По способу заноса выделяются ксенофиты, виды, непреднамеренно занесенные с других территорий в ходе хозяйственной деятельности на территории до создания заповедника. Дичающие из культуры виды относятся к эргазиофитам. Ксенофитов на обследованной территории обнаружено 58 видов (66,6 % от всей адвентивной флоры). Эргазиофитов выделено 29 видов (33,4 %). К ксенофитам относятся полынь Сиверса

Artemisia siversiana Willd., василек синий *Centaurea cyanus* L., крапива жгучая *Urtica urens* L., житняк гребенчатый *Agropyron cristatum* (L.) P. Beauv., костер мягкий *Bromus mollis* (L.), элодея канадская *Elodea canadensis* Michx. и др. Из эргазиофитов в заповеднике произрастают сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* L., слива колючая *Prunus spinosa* L., клен ясенелистный *Acer negundo* L., и др.

По степени натурализации выделяются эфемерофиты, колонофиты, эпекофиты, агриофиты. Эфемерофиты – временные виды, пребывание на территории заповедника ограничено одним сезоном и единичными особями. Таких видов в заповеднике 12-13,8 % от всех заносных видов). Это клоповник густоцветковый *Lepidium densiflorum* Schrad., мак снотворный *Papaver somniferum* L., укроп душистый *Anethum graveolens* L., подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L. и др.

Колонофиты – виды, удерживающиеся в местах заноса продолжительное время, но не распространяющиеся за пределы места заноса (12 видов – 13,8 %). К ним относятся ситник тонкий *Juncus tenuis* Willd., красоднев буро-желтый *Hemerocallis fulva* (L.) L., вечерница густоволосистая *Hesperis rycnotricha* Bob et Deyen, яблоня домашняя *Malus domestica* Borkh., я. манчжурская *M. mandshurica* (Maxim.) Kom., пузыреплодник калинолистный *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.

Эпекофиты, виды распространяющиеся из места заноса и внедряющиеся в антропогенные сообщества (53 вида – 60,9 %). Типичными колонофитами в заповеднике являются ежовник обыкновенный *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., щетинник зеленый *Setaria viridis* (L.) Beauv., горец топотун *Polygonum calcatum* Lindm, щирица запрокинутая *Amaranthus retroflexus* L., торица посевная *Spergula arvensis* L. s. l., мелколестник однолетний *Erigeron annuus* (L.) Pers. и др.

Агриофиты (10 видов – 11,5 %) внедряются в естественные сообщества и полностью натурализовались в составе флоры заповедника. К ним в заповеднике можно отнести элодею канадскую *Elodea canadensis* Michx., горец птичий *Polygonum aviculare* L., хрен деревенский *Armoracia rusticana* Gaertn., В. Mey. et Scherb., мелколестник канадский *Erigeron canadensis* L. и др.

По биоморфе растения заповедника можно разделить на деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, поликарпические и монокарпические травы (табл. 4). Древесных и кустарниковых пород местной флоры в заповеднике насчитывается 70 видов. Из них деревьев 1-3 величины 26 видов, кустарников – 28 видов, кустарничков – 12 видов, полукустарников и полукустарничков – всего 3 вида. Наибольшее количество растений в заповеднике представлено поликар-

пическими травами – 509 видов. Из них преобладают длиннокорневищные многолетники – 138 видов. Стержнекорневые и короткорневищные многолетники представлены 95 и 94 видами соответственно. Высока роль рыхлокустовых, ползучих и кистеконовых многолетников, которые включают по 38, 33 и 30 видов соответственно. Остальные 8 биоморф вместе включают 81 вид. Монокарпические травы в природной флоре заповедника представлены 116 видами. Из них преобладают однолетники и двулетники – по 69 и 30 видов соответственно. Многолетние монокарпики представлены 17 видами.

Таблица 4
Распределение растений природной флоры заповедника по биоморфам

Биоморфа	Количество видов	Доля, %
Дерево I величины	13	1,9
Дерево II величины	7	1,0
Дерево III величины	6	0,9
Кустарник	28	4,0
Кустарничек	12	1,7
Полукустарник	1	0,1
Полукустарничек	3	0,4
Всего	70	10,1
Длиннокорневищный многолетник	138	19,9
Стержнекорневой многолетник	95	13,7
Короткорневищный многолетник	94	13,5
Рыхлокустовой многолетник	38	5,5
Ползучий многолетник	33	4,7
Кистеконовой многолетник	30	4,3
Наземностолонный многолетник	19	2,7
Плотнокустовой многолетник	18	2,6
Клубнеобразующий многолетник	15	2,2
Лиановидный многолетник	11	1,6
Корнеотпрысковый многолетник	7	1,0
Подземностолонный многолетник	5	0,7
Луковичный многолетник	3	0,4
Суккулентный многолетник	3	0,4
Поликарпические травы	509	73,2

Анализ местной флоры заповедника по жизненным формам (по Ранункьеру) показал, что фанерофиты представлены 57 видами (табл. 5), что составляет 8,2 % от всей природной флоры. Из них преобладают нанофанерофиты (30 видов) и мезофанерофиты (19 видов). Точки возобновления видов этой жизненной формы находятся высоко от земли и зачищены чешуйками или смолой. В спектре жизненных форм преобладают гемикриптофиты (382 вида или 55 % от местной флоры заповед-

ника). Такая их роль характерна для флор умеренно-холодного климата. У растений этой жизненной формы точки возобновления в период зимы находятся на поверхности земли и зачищены чешуями, опавшими листьями и снегом.

Таблица 5

Жизненные формы растений заповедника по Раункиеру

Жизненная форма	Количество видов	Доля, %
Фанерофиты всего, в том числе:	57	8,2
- нанофанерофит	30	4,3
- мезофанерофит	19	2,7
- микрофанерофит	8	1,2
Гемикриптофит	382	55,0
Геофит	92	13,2
Терофит	69	9,9
Хамефит	45	6,5
Гелофит	26	3,7
Гидрофит	24	3,5
Всего	638	91,8

Высока роль в аборигенной флоре заповедника геофитов (92 вида – 13,2 %), терофитов (69 видов – 9,9 %), хамефитов (45 видов – 6,5 %). У геофитов точки возобновления находятся под землей в корневищах, клубнях и луковицах. Терофиты в основном однолетники, и точки возобновления находятся в семенах и зачищены оборочкой. Хамефиты – это в основном кустарники и кустарнички, полустарники и некоторые травы, точки роста которых расположены невысоко над землей и зачищены снегом. Гелофиты и гидрофиты, точки роста которых находятся в толще мха, торфа и воды, представлены во флоре 26 и 24 видами соответственно. Их общая доля составляет 7,2 % от числа местной флоры заповедника.

Анализ географического распределения природной флоры заповедника показал, что здесь представлены 43 типа ареалов (табл. 6). Преобладают виды с евро-западноазиатским типом ареала (162 вида, или 23,3 % от всей флоры). Высока доля (14,1 %, или 98 видов) видов, имеющий голарктический ареал. Евро-азиатское и европейское распространение имеют 93 и 83 вида растений, что составляет 13,4 % и 11,9 % от всей местной флоры. Виды с циркумбореальным распространением составляют 5,3 % флоры. Евро-сибирские и евро-западно-сибирские типы ареалов у 31 и 29 видов растений заповедника. У растений остальных типов ареалов доля невысока – от 0,1 % до 2,9 %.

Таблица 6

**Распределение видов природной флоры заповедника
по типам ареала их распространения**

№ п/п	Тип ареала	Число видов	Доля, %
1.	Евро-западноазиатский	162	23,3
2.	Голарктический	98	14,1
3.	Евро-азиатский	93	13,4
4.	Европейский	83	11,9
5.	Циркумбореальный	37	5,3
6.	Евро-сибирский	31	4,5
7.	Евро-западносибирский	29	4,2
8.	Гемикосмополитный	20	2,9
9.	Восточноевропейский	18	2,6
10.	Евро-юго-западноазиатский	16	2,3
11.	Американско-евро-западноазиатский	12	1,7
12.	Восточноевропейско-западносибирский	9	1,3
13.	Восточноевропейско-азиатский	9	1,3
14.	Евро-сибирско-югозападноазиатский	8	1,2
15.	Евро-сибирско-западноазиатский	6	0,9
16.	Восточноевропейско-югозападноазиатский	6	0,9
17.	Восточноевропейско-азиатско-американский	6	0,9
18.	Евро-югозападноазиатский	4	0,6
19.	Американско-европейский	4	0,6
20.	Гренландско-евро-азиатский	3	0,4
21.	Евро-сибирско-восточноазиатский	3	0,4
22.	Евро-сибирско-центральноазиатский	3	0,4
23.	Евро-южносибирский	3	0,4
24.	Субциркумбореальный	3	0,4
25.	Американско-евро-западносибирский	3	0,4
26.	Восточноевропейско-сибирско-восточноазиатский	3	0,4
27.	Восточноевропейско-западноазиатский	3	0,4
28.	Американско-евро-югозападноазиатский	2	0,3
29.	Американско-евросибирийский	2	0,3
30.	Восточноевропейско-сибирский	2	0,3
31.	Северовосточноевропейско-сибирско-восточноазиатский	2	0,3
32.	Евро-азиатский-западносибирский	1	0,1
33.	Евро-азиатский-североамериканский	1	0,1
34.	Евро-американско-восточноазиатский	1	0,1
35.	Евро-североазиатский	1	0,1
36.	Американско-евро-южносибирский	1	0,1
37.	Американско-евроазиатский	1	0,1
38.	Американско-восточноевропейский	1	0,1
39.	Восточноевропейско-западноазиатский	1	0,1
40.	Североевропейско-азиатско-американский	1	0,1
41.	Северовосточноевропейско-сибирско-восточноазиатско-американский	1	0,1
42.	Восточноевропейско-сибирско-американский	1	0,1
43.	Северовосточноевропейско-западносибирский	1	0,1
	Всего видов	695	100,0

Во флоре заповедника обнаружено произрастание 33 видов растений, занесенных в Красную книгу Республики Марий Эл, что составляет примерно 22,8 % от всех охраняемых видов высших сосудистых растений Республики Марий Эл (табл. 7). Пять видов флоры заповедника включены в Красную книгу Российской Федерации. Это пять видов представителей семейства ятрышниковые – *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Epipogium aphyllum* (F.W.Schmidt) Sw., *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soo.

Таблица 7

Список редких, охраняемых видов растений заповедника «Большая Кокшага»

№	Латинское название вида	Русское название вида	Красная книга	
			РФ	РМЭ
1	<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	Гроздовник полулунный		+
2	<i>Botrychium matricariifolium</i> A.Br. ex Koch	Гроздовник ромашколистный		+
3	<i>Botrychium multifidum</i> (S. G. Gmel.) Rupr.	Гроздовник многораздельный		+
4	<i>Carex arnellii</i> Christ	Осока Арнеля		+
5	<i>Carex pauciflora</i> Lightf.	Осока малоцветковая		+
6	<i>Carex paupercula</i> Michx.	Осока заливная		+
7	<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	Ладьян трехнадрезный		+
8	<i>Corydalis intermedia</i> (L.) Merat	Хохлатка промежуточная		+
9	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	Башмачок настоящий (венерин)	+	+
10	<i>Dactylorhiza longifolia</i> (L. Neum.) Aver.	Пальчатокоренник длиннолистный	+	+
11	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i> (Saut.) Soo	Пальчатокоренник Траунштайнера	+	+
12	<i>Dianthus superbus</i> L.	Гвоздика пышная		+
13	<i>Drosera anglica</i> Huds.	Росянка длиннолистная, или английская		+
14	<i>Epipogium aphyllum</i> (F.W.Schmidt) Sw.	Надбородник безлистный	+	+
15	<i>Genista germanica</i> L.	Дрок германский		+
16	<i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Gorski	Манник литовский		+
17	<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	Бузульник сибирский		+
18	<i>Lycopodiella inundata</i> (L.) Holub	Плаунок заливаемый		+
19	<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	Плаун-баранец		+
20	<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	Мякотница однолистная		+
21	<i>Najas minor</i> All.	Наяда (каулиния) малая		+
22	<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter	Неоттианта клубочковая	+	+
23	<i>Nymphaea candida</i> J. Prest.	Кувшинка белоснежная		+
24	<i>Potamogeton praelongus</i> Wulf.	Рдест длиннейший		+

№	Латинское название вида	Русское название вида	Красная книга	
			РФ	РФ
25	<i>Platanthera chliorantha</i> (Cust.) Reichenb.	Любка зеленоцветковая		+
26	<i>Populus nigra</i> L.	Тополь черный, осокорь		+
27	<i>Rubus arcticus</i> L.	Костяника арктическая, куманика		+
28	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	Морошка приземистая		+
29	<i>Rubus nessensis</i> W.Hall	Куманика, ежевика неская		+
30	<i>Salix myrtilloides</i> L.	Ива черничная		+
31	<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	Ежеголовник узколистный		+
32	<i>Trapa natans</i> L.s.l.	Водяной орех, чилим плавающий		+
33	<i>Viola uliginosa</i> Bess.	Фиалка топяная		+
Всего 33 вида			5	33

В заповеднике обнаружено несколько местообитаний, где сконцентрированы редкие и охраняемые виды. На сплавине оз. Шундоер обнаружено произрастание *Carex paupercula* Michx., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soo. На моховой сплавине оз. Кошеер произрастают *Carex pauciflora* Lightf., *Drosera anglica* Huds., *Rubus chamaemorus* L. На сплавине оз. Изьер и прилегающих участках заболоченных черноольшаниках с елью произрастают *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soo., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Rubus arcticus* L., *Rubus nessensis* W.Hall. В воде оз. Шушер встречаются *Trapa natans* L.s.l., *Nymphaea candida* J. Prest., *Najas minor* All., *Potamogeton praelongus* Wulf. На искусственной насыпи из суглинка и гравия и увлажненного кювета, вдоль железной дороги у бывшей станции Шаптунга обнаружены *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *Carex arnellii* Christ, *Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver., *Lycopodiella inundata* (L.) Holub., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Platanthera chliorantha* (Cust.) Reichenb., *Rubus nessensis* W.Hall. В ельнике приручевом по долине ручья Ин-энер (кв. 87/88) произрастают *Cyrtopodium calceolis* L., *Epipogium aphyllum* (F.W.Schmidt) Sw., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. В травяных сосняках в юго-восточной части заповедника и охранной зоны обнаружены *Botrychium matricariifolium* A.Br. ex Koch, *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *Dianthus superbus* L., *Genista germanica* L., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Rubus nessensis* W.Hall.

Библиографический список

1. Замаараева, М.И. Список сосудистых растений Маробласти / М.И. Замаараева // Труды общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. – 1929. – Т. 51. Вып. 6. – 44 с.

«BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE FLORA ANALYSIS

G. A. Bogdanov

Keywords: «Bolshaya Kokshaga» nature reserve; flora; taxonomic and ecological-cenotic diversity; analysis.

Results of the nature of flora distribution in “Bolshaya Kokshaga” nature reserve by taxons, level of naturalization, life forms, and types of habitat are given. The flora of the nature reserve includes 807 vascular plant species of 98 families. It is demonstrated that native flora comprises 695 species of 91 families. Metasperms (665 species) form the basis of flora, of which Dicotyledonae predominate (71 %). Eleven leading families perform 58.6 % of the flora, 10 leading genera – 25.2 %. The biggest number of species are of *Carex* (41) genus. There are 87 species of adventitious plants, 26 species are cultivated in the populated places, which is 13.9 % from the total number of all the discovered species of the nature reserve. Polycarpic herbs (509 species) form the largest community of plants in the nature reserve, of which long-rhizogenous plurannuals (138 species) prevail. There are 116 species of monocarpic herbs of which annual plants prevail. There are 17 species of plurannual monocarps. There are 70 species of woody plants and brushwoods of the native flora. Thirty three species of plants growing in the territory of the reserve are listed in Red Book of the Republic of Mari El, 5 species of plants are listed in Red Book of the Russian Federation.

УДК 630*181 (470.343)

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ НА ПОСТОЯННЫХ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЯХ

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев

Отражены результаты многолетних (1981-2016 гг.) наблюдений за состоянием и производительностью древостоев на 20 постоянных пробных площадях, заложенных в сосняках различного возраста, происхождения и типов леса. Приведены математические уравнения, отражающие изменения всех параметров древостоев в градиенте их возраста и средней высоты. Показано, что полнота и производительность сосновых древостоев быстро восстанавливаются после различного рода нарушений за счет увеличения прироста деревьев, величина которого очень изменчива и трудно прогнозируема, так как во многом зависит от генотипической структуры ценопопуляций, состоящих из особей, по-разному реагирующих на изменение условий среды.

Ключевые слова: сосна обыкновенная; древостой; производительность; структура; динамика; постоянные пробные площади.

Введение

Необходимость познания процесса развития древостоев не нуждается в особых доказательствах, поскольку с ним связаны многие задачи теории и практики лесоводства, на что неоднократно указывали многие исследователи [33, 34, 36, 37, 44, 46-48]. Величины древесного прироста и отпада выступают в качестве важнейших показателей состояния лесных экосистем и степени развития патологических явлений, а также правильности проводимых мероприятий [1, 10, 11]. Вопрос, несмотря на внешнюю его простоту и большое число публикаций, далек от окончательного решения. По-прежнему ощущается острый недостаток экспериментальных данных, полученных путем длительных регулярных (лучше всего ежегодных) наблюдений на постоянных пробных площадях или специальных опытных объектах [2, 12, 22, 29, 30]. Очень мало исследований влияния на течение этого процесса различных мероприятий, в частности рубок ухода, крайне скудны сведения о связи его с динамикой параметров внешней среды и состоянием популяций насекомых-дендрофагов [4, 5, 7, 9, 14, 30]. В результате этого до сих пор не создано универсальных математических моделей, адекватно описывающих динамику роста и изреживания древостоев в различных режимах их выращивания. Одной из причин этого является отсутствие длительных наблюдений за индивидуальным развитием деревьев на постоянных пробных площадях. Своими исследованиями, часть из которых была

опубликована ранее [6-9, 12], мы попытались восполнить имеющийся пробел знаний.

Цель работы заключалась в выявлении закономерностей развития древостоев и процесса дифференциации деревьев в них путем проведения длительных наблюдений на постоянных опытных объектах при отсутствии неконтролируемого антропогенного воздействия.

Материал и методы исследования

Объектами исследования являлись сосняки различного возраста, типов леса и происхождения, в которых было заложено 20 постоянных пробных площадей (ППП), из них 12 находятся на территории смежного с заповедником Старожильского лесничества (табл. 1). Древостой на большинстве ППП естественного происхождения, в лесных культурах заложены лишь ППП 31, 35, 37 и 66-1-95.

Таблица 1

Общая характеристика постоянных пробных площадей

Номер п/п	Шифр ППП	Год закладки	Площадь, га	Число деревьев, шт.	Возраст, лет	ТЛУ, тип леса
1	29а	1981	0,075	207	60	А ₂ , С. брусничниковый
2	29б	1981	0,050	119	60	А ₂ , С. брусничниковый
3	29в	1981	0,050	93	60	А ₂ , С. брусничниковый
4	29г	1987	0,144	116	67	А ₂ , С. брусничниковый
5	29д	1987	0,166	132	67	А ₂ , С. брусничниковый
6	29е	1987	0,167	162	67	А ₂ , С. брусничниковый
7	29ж	1987	0,206	195	67	А ₂ , С. брусничниковый
8	30а	1981	0,250	252	80	А ₂ , С. брусничниковый
9	30б	1981	0,308	311	80	А ₂ , С. брусничниковый
10	31	1981	0,311	405	70	А ₂ , С. брусничниковый
11	35	1987	0,055	290	20	А ₂ , С. мшистый
12	37	1991	0,092	316	29	А ₂ , С. мшистый
13	66-01-95	1995	0,320	180	90	А ₂ , С. брусничниковый
14	66-02-95	1995	0,455	237	60	А _{1,2} , С. лиш.-мшистый
15	90-03-05	1995	0,300	389	62	А ₂ , С. лиш.-мшистый
16	90-04-05	1995	0,184	252	62	А ₂ , С. лиш.-мшистый
17	9Л	2005	0,219	223	72	А ₁ , С. лишайниковый
18	10Л	2005	0,222	263	72	А ₃ , С. черничниковый
19	16Л	2011	0,250	254	78	А ₂ , С. брусничниковый
20	17Л	2011	0,250	186	78+180	В ₂ , С. липово-кисличный

Примечание: число деревьев и их возраст указаны на момент закладки ППП.

На каждой ППП в момент ее закладки все деревья были пронумерованы и детально описаны. На четырех ППП (29г, 29д, 29е и 29ж) в 67-

летнем сосняке в 1987 году провели изреживание древостоя с интенсивностью по вариантам опыта от 23,2 до 46,5 % по числу стволов и от 13,1 до 30,6 % по площади их сечения. В дальнейшем на ППП регулярно проводили учет текущего состояния деревьев и измерение длины окружности их ствола. Для вычисления объема и фитомассы ствола деревьев использовали полученные нами математические модели [17, 18, 21]. Продолжительность наблюдений на объектах составила от 5 до 36 лет. Наблюдения за состоянием деревьев дополнены данными дендрохронологического анализа [16, 19]. Обработку собранного цифрового материала проводили на ПК по стандартным прикладным программам Excel и Statistica.

Результаты исследования

Анализ результатов исследования целесообразно проводить, на наш взгляд, от частного к общему, описывая на каждой ППП индивидуальные особенности протекания процесса развития древостоя, на основе обобщения которых уже выделять в последующем общие закономерности. Изложение же материала лучше всего начать с тех ППП, где продолжительность наблюдений наибольшая, которые могут служить своеобразным эталоном для сопоставления данных, полученных на остальных объектах исследования.

Постоянная пробная площадь 30а. Многолетние наблюдения на ППП-30а, находящейся в Старожильском лесничестве в правобережье р. Большая Кокшага, показали, что отпад деревьев за 35 лет составил 43,7 % от их числа в 1980 году. Полнота и производительность древостоя, несмотря на это, значительно возросли. Так, общий запас стволовой древесины увеличился с 380 до 565 м³/га, объем крупной и средней древесины – с 216 до 441 м³/га, а таксовая цена древостоя – с 46,92 до 87,67 тыс. руб./га (табл. 2). Существенно увеличилась и фитомасса древостоя, основную долю (66-68 %) из которой составляет стволовая древесина. Энергетический потенциал всей фитомассы возрос с 4709 до 6886 ГДж/га. Значительно изменились на ППП и размеры среднего дерева, диаметр которого увеличился на 10,3 см (с 20,8 до 31,1 см), а высота – на 5,9 м (с 23,2 до 29,1 м). Средний годичный прирост древесины, общей фитомассы и энергетического потенциала древостоя были наиболее высоки в возрасте 103 года, составляя 5,08 м³/га, 3,12 т/га и 62,0 ГДж/га соответственно, что эквивалентно 1,38 т нефти. При производстве этой фитомассы один гектар леса поглощал 5,71 т углекислоты и выделял 4,12 т кислорода в год. Средний же годичный прирост таксовой

цены древостоя за счет увеличения доли крупной и средней древесины наиболее высок в возрасте 116 лет, составляя 0,76 тыс. руб./га.

Таблица 2

Параметры состояния живой части древостоя на ППП-30а

Параметр древостоя	Значения параметров в различные годы			
	1981 г.	2003 г.	2012 г.	2016 г.
Возраст, лет	80	103	112	116
Густота, экз./га	1008	664	596	568
Средний диаметр стволов, см	20,8	28,2	30,1	31,1
Средняя высота деревьев, м	23,2	27,6	28,6	29,1
Площадь сечения стволов, м ² /га	34,25	41,47	42,41	43,15
Относительная полнота	0,82	0,92	0,93	0,94
Запас стволовой древесины, м ³ /га	380	523	549	565
Средний годичный прирост запаса, м ³ /га	4,75	5,08	4,90	4,87
Объем крупной древесины, м ³ /га	15,4	111,6	149,7	172,7
Объем средней древесины, м ³ /га	201,1	280,0	273,1	268,1
Объем мелкой древесины, м ³ /га	104,8	52,4	43,1	39,2
Объем дровяной древесины, м ³ /га	12,9	16,3	16,9	17,3
Объем неликвидной древесины, м ³ /га	45,6	62,8	65,8	67,8
Таксовая цена древесины, тыс. руб./га	46,92	77,03	83,68	87,67
Средний годичный прирост цены, тыс. руб./га	0,59	0,75	0,75	0,76
Масса стволовой древесины, т/га	158,7	219,4	230,3	237,3
Масса коры, т/га	11,2	13,8	14,2	14,5
Масса ветвей, т/га	17,0	21,6	22,3	22,8
Масса хвоя, т/га	5,38	5,95	5,98	6,02
Масса корней, т/га	44,4	60,5	63,5	65,4
Общая фитомасса, т/га	236,7	320,9	336,2	346,2
Энергетический потенциал, ГДж/га	4709	6383	6687	6886
Прирост энергетического потенциала, ГДж/га	58,9	62,0	59,7	59,4

Отпад деревьев на пробной площади носил хотя и вероятностный характер, но подчинялся в целом закону отмирания особей в популяции, отображаемому функцией Ципфа-Парето [10]. За 35 лет наблюдений полностью отпали деревья, входившие в 1981 году в ступени толщины 8 и 12 см, отпад же среди деревьев толще 30 см полностью отсутствовал (табл. 3). Величина прироста деревьев варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 1981 по 2016 год от 1,6 до 14,0 см по диаметру ствола на высоте 1,3 м и от 38,6 до 814,5 см² по площади его сечения (табл. 4, рис. 1). Особенно сильно прирост деревьев изменялся на ППП с 2003 по 2012 год, когда характер распределения его величины существенно отличался от нормального гауссовского. Расчеты показали, что величина прироста очень слабо связана с исходным диаметром деревьев (рис. 2), хотя в целом отмечается довольно четко выраженная

тенденция его изменения, аппроксимируемая полиномом второй степени, точка максимума которого пришлась на ступень толщины 28 см. По мере дальнейшего увеличения диаметра деревьев величина прироста их постепенно снижалась. Процессы отпада и роста деревьев в ценопопуляции хотя и привели к определенной перегруппировке их по ступеням толщины, но не изменили в целом его характера (рис. 3). По мере старения древостоя величины среднего диаметра деревьев и его среднеквадратического отклонения увеличиваются, а коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса возрастают (табл. 5).

Таблица 3

Отпад и прирост деревьев разных ступеней толщины на ППП-30а за 1981-2016 годы

Ступень толщины, см	Число деревьев, шт.		Отпад, %	Значения статистических показателей прироста, см					
	в 1981 г.	в 2016 г.		M _x	min	max	S _x	m _x	V, %
8	2	0	100,0	0,00	–	–	–	–	–
12	48	0	100,0	0,00	–	–	–	–	–
16	60	21	65,0	3,35	1,6	6,7	1,59	0,35	47,5
20	57	44	22,8	6,41	1,9	12,4	2,29	0,35	35,8
24	45	40	8,9	7,47	4,1	12,0	2,10	0,33	28,2
28	22	19	13,6	8,68	3,0	14,0	2,71	0,62	31,2
32	10	10	0,0	7,43	4,3	10,5	1,87	0,59	25,2
36	6	6	0,0	7,05	2,5	10,5	3,03	1,24	43,1
40	2	2	0,0	5,44	4,3	6,6	–	–	–

Примечание: ступени толщины деревьев взяты по учету 1981 года.

Таблица 4

Статистические показатели прироста деревьев на ППП-30а

Годы учета	Значения статистических показателей								
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
1981-2003	166	4,5	0,0	9,2	1,9	0,15	43,7	0,023	-0,486
1981-2012	149	5,9	0,8	12,3	2,5	0,20	41,6	0,074	-0,569
1981-2016	142	6,6	1,6	14,0	2,7	0,22	40,2	0,110	-0,501
2003-2012	149	1,2	0,0	8,4	1,0	0,08	80,2	2,962	20,83
2003-2016	142	1,8	0,0	4,8	1,0	0,09	58,7	0,159	-0,474
2012-2016	142	0,6	0,0	2,1	0,4	0,03	70,7	0,579	0,282
По площади сечения ствола, см ²									
1981-2003	166	188,6	0,0	500,8	109,0	8,46	57,8	0,489	-0,281
1981-2012	149	259,5	19,4	696,0	141,9	11,6	54,7	0,455	-0,292
1981-2016	142	296,3	38,6	814,5	157,4	13,2	53,1	0,509	-0,121
2003-2012	149	58,0	0,0	373,9	49,1	4,02	84,6	2,118	10,60
2003-2016	142	87,6	0,0	313,7	60,5	5,07	69,0	0,687	0,480
2012-2016	142	29,6	0,0	118,5	23,8	1,99	80,3	0,920	0,777

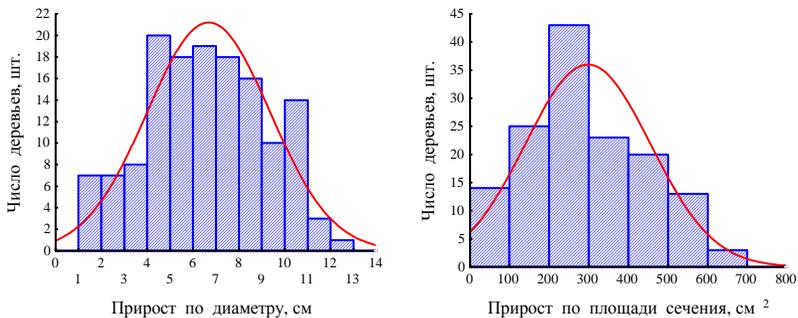


Рис. 1. Распределение числа деревьев на ППП-30а по их приросту за 1981-2016 годы

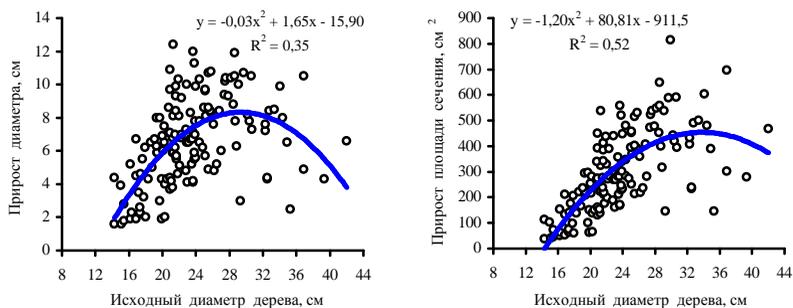


Рис. 2. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 35 лет на ППП-30а

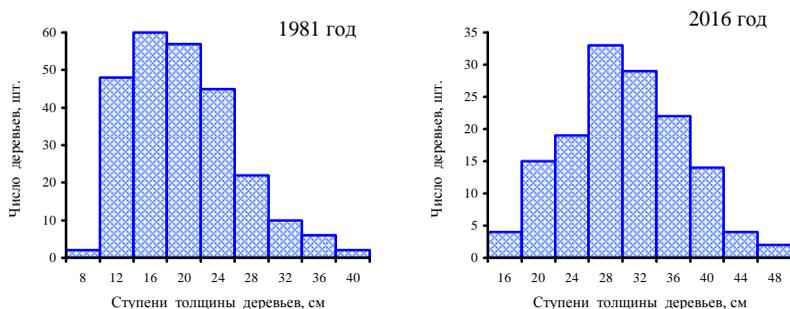


Рис. 3. Распределение числа деревьев по их диаметру на ППП-30а в 1981 и 2016 годах

Таблица 5

Динамика статистических показателей диаметра ствола деревьев на ППП-30а

Год учета	Значения статистических показателей								
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
1981	252	19,9	8,9	41,8	6,38	0,40	32,1	0,684	0,137
2003	166	27,4	13,8	46,5	6,80	0,53	24,9	0,291	-0,320
2012	149	29,3	15,8	48,0	6,95	0,57	23,7	0,175	-0,391
2016	142	30,3	15,9	48,5	6,93	0,58	22,9	0,173	-0,382

Примечание: N – число деревьев в выборке, шт.; M_x – среднее арифметическое значение диаметра ствола, см; min, max – минимальное и максимальное значения, см; S_x – среднеквадратическое (стандартное) значение параметра, см; m_x – ошибка среднего арифметического, см; V – коэффициент вариации, %; A – коэффициент асимметрии; E – коэффициент эксцесса.

Постоянная пробная площадь 30б. Отпад деревьев на этой пробной площади, примыкающей к ППП-30а и отличающейся от нее наличием хорошо развитого второго яруса ели высотой 6-8 м (рис. 4), был немного выше, составив за 35 лет 46,0 % от их числа в 1981 году.



Рис. 4. Общий вид ППП-30б в 2003 году

Остальные таксационные параметры древостоя здесь также изменились, но по величине весьма незначительно отличались от показателей на ППП-30а (табл. 6). Так, в 2016 году средний диаметр деревьев здесь был выше на 0,8 см, общий запас стволовой древесины – на 6 м³/га, объем крупной и средней древесины – на 8,2 м³/га, а таксовая цена древостоя – на 1,92 тыс. руб./га. Средний годичный прирост древесины,

общей фитомассы и энергетического потенциала древостоя были наиболее высоки также в возрасте 103 года, составляя 5,12 м³/га, 3,14 т/га и 62,5 ГДж/га соответственно. Средний годичный прирост таксовой цены древостоя был наиболее высок в возрасте 112 лет.

Таблица 6

Параметры состояния живой части древостоя на ППП-306

Параметр древостоя	Значения параметров в различные годы			
	1981 г.	2003 г.	2012 г.	2016 г.
Возраст, лет	80	103	112	116
Густота, экз./га	1010	646	571	545
Средний диаметр стволов, см	20,9	28,6	31,1	31,8
Средняя высота деревьев, м	23,2	27,9	29,1	29,4
Площадь сечения стволов, м ² /га	34,65	41,50	43,38	43,29
Относительная полнота	0,83	0,92	0,94	0,93
Запас стволовой древесины, м ³ /га	384	527	568	571
Средний годичный прирост запаса, м ³ /га	4,80	5,12	5,07	4,93
Объем крупной древесины, м ³ /га	16,2	118,9	173,6	187,8
Объем средней древесины, м ³ /га	204,4	278,5	269,6	261,2
Объем мелкой древесины, м ³ /га	104,6	50,2	39,5	36,4
Объем дровяной древесины, м ³ /га	13,1	16,4	17,4	17,5
Объем неликвидной древесины, м ³ /га	46,1	63,3	68,2	68,6
Таксовая цена древесины, тыс. руб./га	47,59	78,31	88,13	89,59
Средний годичный прирост цены, тыс. руб./га	0,59	0,76	0,79	0,77
Масса стволовой древесины, т/га	160,6	221,2	238,7	240,0
Масса коры, т/га	11,3	13,9	14,6	14,6
Масса ветвей, т/га	17,2	21,6	22,9	22,9
Масса хвон, т/га	5,43	5,93	6,06	6,01
Масса корней, т/га	45,0	60,8	65,8	66,2
Общая фитомасса, т/га	239,5	323,5	348,0	349,8
Энергетический потенциал, ГДж/га	4763	6434	6922	6957
Прирост энергетического потенциала, ГДж/га	59,5	62,5	61,8	60,0

Отпад деревьев на ППП-306 также носил вероятностный характер и подчинялся в целом тому же закону. За 35 лет наблюдений здесь полностью отпали деревья, входившие в 1981 году в ступень толщины 8 см (табл. 7). Отпад среди деревьев толщиной 12 см составил 96,2 %, а полностью отсутствовал лишь у деревьев толще 34 см. Величина прироста деревьев также варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 1981 по 2016 год от 1,6 до 13,7 см по диаметру ствола на высоте 1,3 м и от 47,1 до 970,4 см² по площади его сечения (табл. 8, рис. 5). Особенно сильно на ППП прирост деревьев изменялся с 2012 по 2016

год. Величина прироста деревьев здесь также очень слабо связана с их исходным диаметром (рис. 6), но тенденция его изменения иная, аппроксимируемая линейной функцией. Связь же между приростом деревьев за разные периоды времени более тесная и линейная (рис. 7). Процессы отпада и роста деревьев в ценопопуляции также привели к определенной перегруппировке их по ступеням толщины, не изменив в целом его характера (рис. 8, табл. 9).

Таблица 7

Отпад и прирост деревьев разных ступеней толщины на ППП-306 за 1981-2016 годы

Ступень толщины, см	Число деревьев, шт.		Отпад, %	Значения показателей прироста, см					
	в 1981 г.	в 2016 г.		M_x	min	max	S_x	m_x	V, %
8	2	0	100,0	0,00	–	–	–	–	–
12	52	2	96,2	3,00	2,5	3,5	–	–	–
16	75	11	85,3	4,06	1,6	6,7	1,64	0,50	40,5
20	67	52	22,4	6,07	3,2	9,5	1,67	0,23	27,6
24	63	54	14,3	7,64	2,8	13,7	1,97	0,27	25,7
28	34	32	5,9	8,28	3,2	13,7	2,54	0,45	30,6
32	12	11	8,3	8,94	3,3	12,2	2,48	0,75	27,7
36	4	4	0,0	7,08	4,9	9,4	2,04	1,02	28,7
40	1	1	0,0	13,5	–	–	–	–	–

Таблица 8

Статистические показатели прироста деревьев на ППП-306

Годы учета	Значения статистических показателей								
	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
1981-2003	199	4,6	0,5	9,5	1,9	0,14	41,5	-0,156	-0,368
1981-2012	176	6,5	0,8	12,7	2,4	0,18	36,9	0,007	-0,141
1981-2016	168	7,1	1,6	13,7	2,4	0,19	34,6	0,200	-0,033
2003-2012	176	1,5	0,0	3,7	0,8	0,06	56,6	0,158	-0,205
2003-2016	168	2,0	0,0	5,3	1,0	0,08	50,9	0,224	-0,028
2012-2016	168	0,5	0,0	2,0	0,4	0,03	77,5	1,006	1,905
По площади сечения ствола, см ²									
1981-2003	199	197,0	13,3	608,7	110,5	7,8	56,1	0,594	0,474
1981-2012	176	287,7	21,0	892,3	147,7	11,1	51,3	0,793	1,117
1981-2016	168	318,3	47,1	970,4	157,5	12,1	49,5	0,928	1,411
2003-2012	176	72,9	0,0	283,6	49,8	3,8	68,3	0,896	1,462
2003-2016	168	99,9	0,0	361,7	63,5	4,9	63,6	1,004	1,711
2012-2016	168	24,9	0,0	100,5	21,1	1,6	84,7	1,134	1,579

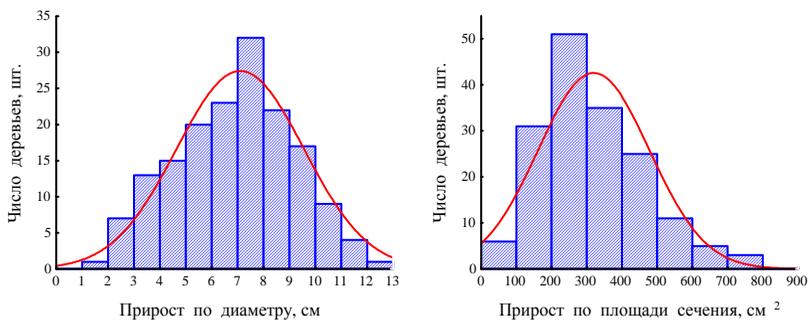


Рис. 5. Распределение числа деревьев на ППП-30б по их приросту за 1981-2016 годы

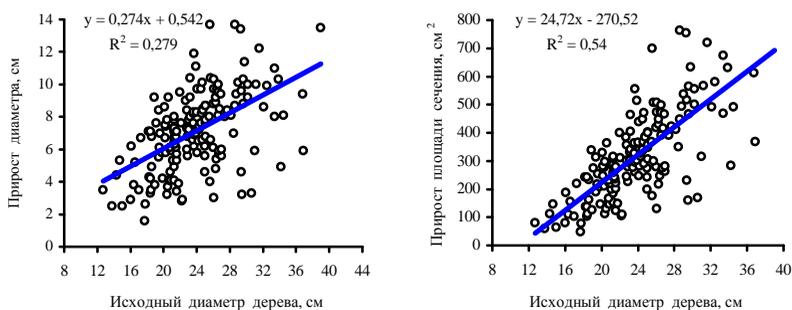


Рис. 6. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 35 лет на ППП-30б

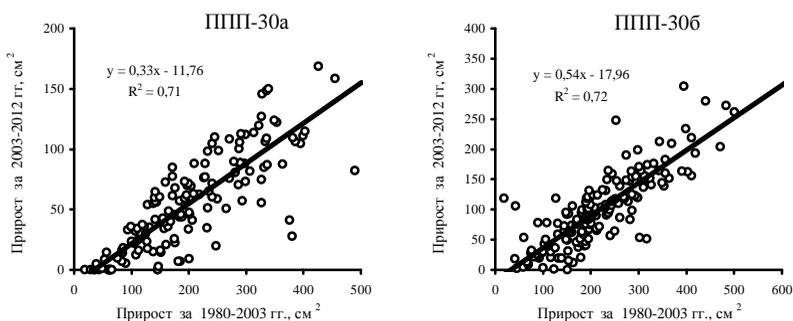


Рис. 7. Характер связи между приростом по площади сечения деревьев за 1981-2003 и 2003-2016 годы на ППП-30а и ППП-30б

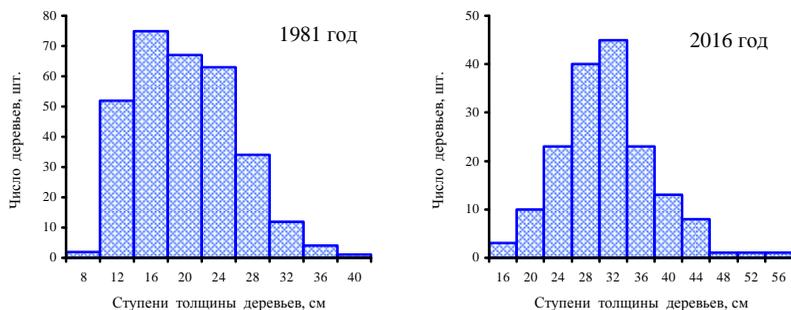


Рис. 8. Распределение числа деревьев по их диаметру на ППП-306 в 1981 и 2016 годах

Таблица 9

Динамика статистических показателей диаметра ствола деревьев на ППП-306

Год учета	Значения статистических показателей								
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
1981	311	20,0	9,1	41,9	6,01	0,34	30,0	0,454	-0,270
2003	199	27,8	15,7	56,2	6,65	0,47	23,9	0,525	1,042
2012	176	30,4	15,8	56,3	6,63	0,50	21,8	0,477	1,033
2016	168	31,1	16,2	57,0	6,61	0,51	21,3	0,543	1,183

Постоянная пробная площадь 31. Отпад деревьев на этой пробной площади, заложенной в лесных культурах 1911 года и находящейся в левобережной части р. Большая Кокшага, был еще выше, чем на ППП-306, составив за 35 лет 50,8 % от их числа в 1981 году. Остальные таксационные параметры древостоя здесь также изменились, увеличив свои значения (табл. 10). Так, средний диаметр деревьев увеличился на 8,2 см, общий запас стволовой древесины – на 99 м³/га, объем крупной и средней древесины – на 172,8 м³/га, таксовая цена древостоя – на 27,73 тыс. руб./га, а энергетический потенциал всей фитомассы – на 1125 ГДж/га. Средний годичный прирост древесины, общей фитомассы и энергетического потенциала древостоя были на этой ППП наиболее высоки в возрасте 70 лет, составляя 6,15 м³/га, 3,86 т/га и 76,8 ГДж/га соответственно. Средний годичный прирост таксовой цены древостоя здесь наиболее высок в возрасте 93 года, составляя 0,76 тыс. руб./га. Отличия этой ППП от предыдущих объясняются происхождением древостоя, более высокой его начальной густотой и равномерным размещением деревьев по площади участка.

Таблица 10

Параметры состояния живой части древостоя на ППП-31 в культурах 1911 года

Параметр древостоя	Значения параметров в различные годы		
	1981 г.	2003 г.	2016 г.
Возраст, лет	70	93	106
Густота, экз./га	1302	685	640
Средний диаметр стволов, см	20,9	27,3	29,1
Средняя высота деревьев, м	22,0	26,4	27,3
Площадь сечения стволов, м ² /га	40,50	40,10	42,57
Относительная полнота	0,99	0,91	0,95
Запас стволовой древесины, м ³ /га	430	487	529
Средний годичный прирост запаса, м ³ /га	6,15	5,23	4,99
Объем крупной древесины, м ³ /га	12,3	90,8	127,6
Объем средней древесины, м ³ /га	217,1	267,2	274,6
Объем мелкой древесины, м ³ /га	134,4	54,9	47,2
Объем дровяной древесины, м ³ /га	15,0	15,2	16,4
Объем неликвидной древесины, м ³ /га	51,6	58,4	63,5
Таксовая цена древесины, тыс. руб./га	51,62	70,51	79,35
Средний годичный прирост цены, тыс. руб./га	0,74	0,76	0,75
Масса стволовой древесины, т/га	179,5	203,9	221,9
Масса коры, т/га	13,1	13,3	14,1
Масса ветвей, т/га	19,7	20,5	22,0
Масса хвои, т/га	6,44	5,81	6,05
Масса корней, т/га	51,7	57,7	62,8
Общая фитомасса, т/га	270,4	301,1	326,9
Энергетический потенциал, ГДж/га	5378	5989	6503
Прирост энергетического потенциала, ГДж/га	76,8	64,4	61,3

Отпад деревьев на ППП-31 также носил вероятностный характер и подчинялся в целом тому же закону. За 35 лет наблюдений здесь полностью отпали только деревья, входившие в 1980 году в ступень толщины 8 см (табл. 11). Отпад среди деревьев толщиной 12 см составил 98,5 %, а полностью отсутствовал лишь у деревьев толще 34 см. Величина прироста оставшихся живых деревьев также варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 1981 по 2016 год от 1,0 до 10,8 см по диаметру ствола на высоте 1,3 м и от 30,6 до 613,8 см² по площади его сечения (рис. 9, табл. 12). Особенно сильно прирост деревьев изменялся на ППП с 2003 по 2016 год. Величина прироста деревьев здесь также очень слабо связана с их исходным диаметром (рис. 10), что полностью подтверждает выводы других исследователей [32, 38] и результаты проведенного нами дендрохронологического анализа [13, 16, 19]. Процессы отпада и роста деревьев в ценопопуляции также привели к определенной перегруппировке их по ступеням толщины, не изменив в целом его характера (табл. 13, рис. 11).

Таблица 11

Отпад и прирост деревьев разных ступеней толщины на ППП-31 за 1981-2016 годы

Ступень толщины, см	Число деревьев, шт.		Отпад, %	Значения статистических показателей прироста, см					
	в 1981 г.	в 2016 г.		M_x	min	max	S_x	m_x	$V, \%$
8	38	0	100,0	0,0	–	–	–	–	–
12	65	1	98,5	3,0	–	–	–	–	–
16	73	15	79,5	4,0	2,5	6,4	1,13	0,29	28,4
20	91	64	29,7	4,7	1,0	9,9	1,96	0,24	42,1
24	77	68	11,7	5,1	2,2	9,5	1,45	0,18	28,1
28	38	34	10,5	6,7	3,7	10,3	1,76	0,30	26,3
32	16	15	6,3	6,1	3,3	10,8	2,09	0,54	34,5
36	2	2	0,0	5,1	2,9	7,4	–	–	–

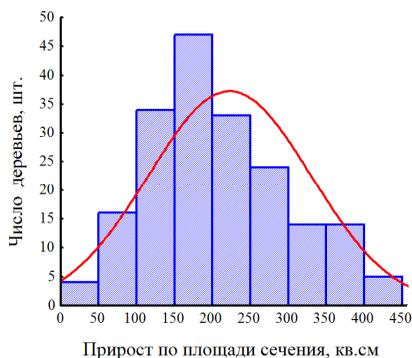
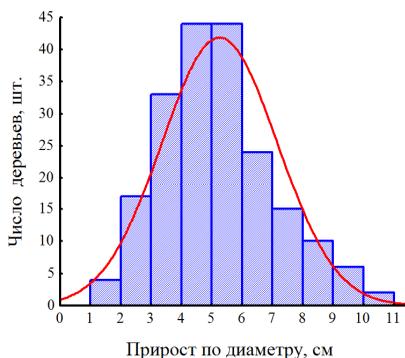


Рис. 9. Распределение числа деревьев на ППП-31 по их приросту за 1981-2016 годы

Таблица 12

Статистические показатели прироста деревьев на ППП-31

Годы учета	Значения статистических показателей								
	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
1981-2003	213	3,6	0,2	7,4	1,31	0,09	36,7	0,209	0,170
1981-2016	199	5,2	1,0	10,8	1,90	0,13	36,3	0,499	0,112
2003-2016	199	1,5	0,0	6,8	0,84	0,06	54,4	1,717	7,470
По площади сечения ствола, см ²									
1981-2003	213	146,2	5,7	403,6	70,91	4,86	48,5	0,718	0,538
1981-2016	199	221,5	30,6	613,8	106,58	7,56	48,1	0,827	0,571
2003-2016	199	70,2	0,0	286,3	44,16	3,13	62,9	1,389	3,147

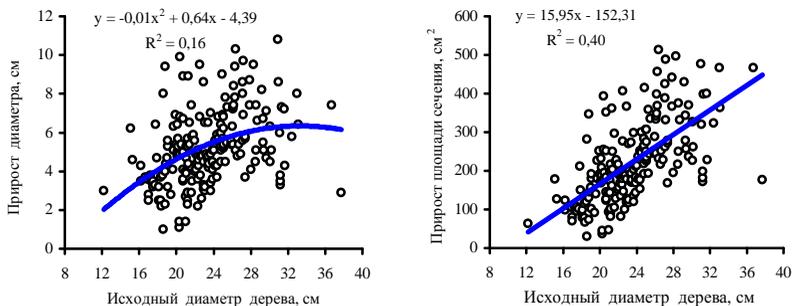


Рис. 10. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 35 лет на ППП-31

Таблица 13
Динамика статистических показателей диаметра ствола деревьев на ППП-31

Год учета	Значения статистических показателей								
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
1981	405	18,9	6,1	37,7	6,68	0,33	35,6	0,059	-0,574
2003	213	26,8	14,4	41,8	5,03	0,34	18,7	0,280	-0,102
2016	199	28,7	15,1	44,1	5,27	0,37	18,4	0,295	-0,270

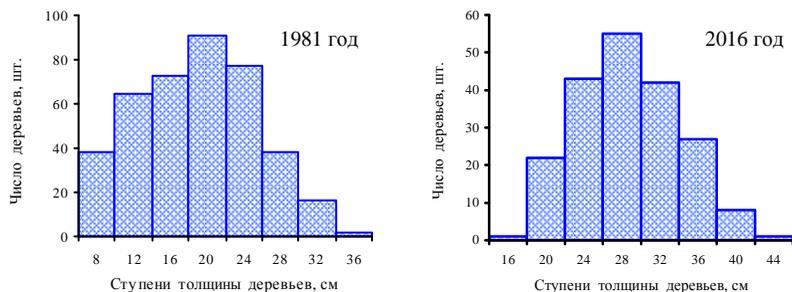


Рис. 11. Распределение числа деревьев по их диаметру на ППП-31 в 1981 и 2016 годах

Постоянные пробные площади 29а, 29б, 29в. Наблюдения на ППП-29а и 29б, заложенных, как и ППП-29в, на территории Старожильского лесничества рядом с ППП-30, были прекращены в 2003 году из-за нарушения людьми, построившими в непосредственной близости от них свои дачи, а на ППП-29в они продолжались вплоть до 2016 года. Изменения структуры и производительности древостоя на этих пробных площадях происходили по-разному в зависимости от его исходной гус-

тоты, варьирующей на момент их закладки от 2733 до 1860 экз./га (табл. 14). Так, на ПП-29а, где густота древостоя была наибольшей, отпад деревьев за 23 года составил 67,8 % по числу стволов, а на ПП-29в с наименьшей густотой – только 52,7 %. Общий запас стволовой древесины на первой из них увеличился за это же время всего на 20 м³/га, а на второй – аж на 98 м³/га. Объем крупной и средней древесины увеличился на 149 и 191 м³/га соответственно, а таксовая цена древостоя – на 13,93 и 24,82 тыс. руб./га. Средний годичный прирост древесины, общей фитомассы и энергетического потенциала древостоя на этой серии пробных площадей были наиболее высоки в возрасте 60 лет, а средний годичный прирост таксовой цены древостоя – в возрасте 83 года, что связано с более высокой, чем на ПП-30 и ПП-31, густотой древостоя.

Таблица 14

Параметры состояния живой части древостоя на ППП-29а, б, в

Параметр древостоя	Значения параметров на ППП в различные годы						
	ППП-29а		ППП-29б		ППП-29в		
	1981 г.	2003 г.	1981 г.	2003 г.	1981 г.	2003 г.	2016 г.
Возраст, лет	60	83	60	83	60	83	96
Густота, экз./га	2733	880	2380	900	1860	880	700
Средний диаметр, см	12,7	21,2	13,8	22,0	15,9	24,3	28,3
Средняя высота, м	16,6	21,6	17,3	22,1	18,6	23,2	25,1
Площадь сечения, м ² /га	34,62	31,06	35,60	34,21	36,93	40,81	44,03
Относительная полнота	0,95	0,76	0,96	0,83	0,97	0,97	1,02
Запас древесины, м ³ /га	304	324	321	362	349	447	511
Годичный прирост запаса, м ³ /га	5,07	3,90	5,35	4,36	5,81	5,39	5,33
Запас крупной древесины, м ³ /га	0,0	15,1	0,0	21,8	0,3	48,2	110,6
Запас средней древесины, м ³ /га	40,4	174,4	62,9	200,0	112,2	255,3	272,8
Запас мелкой древесины, м ³ /га	213,0	84,6	205,3	84,4	180,5	75,8	50,6
Запас дров, м ³ /га	14,3	10,9	14,1	12,0	13,8	14,4	15,9
Объем неликвида, м ³ /га	36,5	38,9	38,5	43,4	41,8	53,7	61,4
Таксовая цена, тыс. руб./га	26,54	40,47	29,81	46,22	35,90	60,72	75,54
Прирост цены, тыс. руб./га-год	0,44	0,49	0,50	0,56	0,60	0,73	0,79
Масса древесины, т/га	126,1	135,1	133,1	150,9	144,9	186,9	214,0
Масса коры, т/га	10,9	9,9	11,2	11,0	11,7	13,1	14,3
Масса ветвей, т/га	15,8	14,9	16,4	16,5	17,2	20,0	22,0
Масса хвоя, т/га	6,38	4,85	6,38	5,28	6,31	6,11	6,31
Масса корней, т/га	38,0	40,6	40,1	45,3	43,5	56,1	64,3
Общая фитомасса, т/га	197,3	205,2	207,1	229,2	223,3	282,1	320,6
Энергетич. потенциал, ГДж/га	3924	4081	4119	4559	4442	5610	6377
Прирост энергии, ГДж/га	65,4	49,2	68,7	54,9	74,0	67,6	66,4

Изменение величины отпада деревьев в различных ступенях толщины на этих пробных площадях также имело вероятностный характер и подчинялось в целом тому же закону, что и на всех предыдущих (табл. 15). За 23 года наблюдений здесь полностью отпали только деревья, входившие в 1981 году в ступени толщины 6 и 8 см, отпад же среди деревьев толщиной более 23 см полностью отсутствовал. Величина прироста оставшихся живых деревьев также варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 1981 по 2003 год от 0,2 до 8,5 см по диаметру ствола на высоте 1,3 м и от 5,9 до 416,6 см² по площади его сечения (рис. 12, табл. 16). Особенно сильно прирост деревьев изменялся на ППП-29б.

Таблица 15

Отпад и прирост деревьев на ППП-29а, б, в за 1981-2003 годы

Ступень толщины, см	Число деревьев, шт.		Отпад, %	Значения статистических показателей прироста, см					
	в 1981 г.	в 2016 г.		M _x	min	max	S _x	m _x	V, %
6	41	0	100,0	0,00	–	–	–	–	–
8	80	0	100,0	0,00	–	–	–	–	–
10	60	4	93,3	1,95	0,7	3,3	1,43	0,72	73,4
12	55	13	76,4	2,48	0,5	5,3	1,48	0,41	59,5
14	55	33	40,0	3,38	0,9	6,9	1,63	0,28	48,2
16	36	29	19,4	4,26	0,8	8,5	1,71	0,32	40,2
18	35	30	16,7	4,58	0,4	7,2	1,51	0,28	33,0
20	24	18	25,0	5,58	1,7	7,5	1,50	0,35	26,8
22	16	12	25,0	5,19	3,6	7,4	1,29	0,37	24,9
24	7	7	0,0	5,05	0,2	7,2	2,36	0,89	46,8
26	7	7	0,0	6,75	4,9	7,8	1,16	0,44	17,2
28	2	2	0,0	7,50	6,7	8,3	–	–	–

Примечание: ступени толщины деревьев взяты по учету 1981 года.

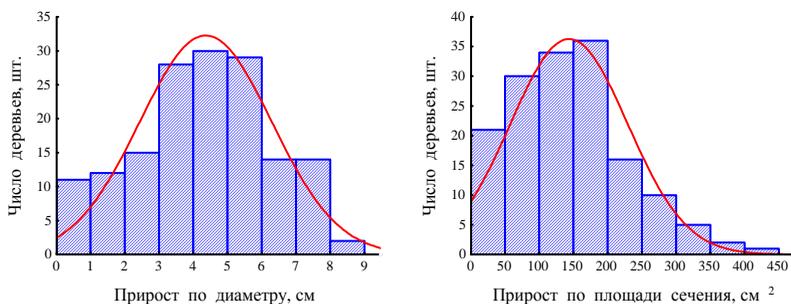


Рис. 12. Распределение числа деревьев на ППП-29 а, б, в по их приросту за 1981-2003 гг.

Таблица 16

Статистические показатели прироста деревьев на ППП-29а, б, в за 1981-2003 гг.

Номер ППП	Значения статистических показателей								
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
29а	66	4,3	0,6	8,5	1,88	0,23	43,8	-0,110	-0,345
29б	45	4,1	0,2	7,5	1,97	0,29	48,4	-0,105	-0,560
29в	44	4,7	0,9	7,8	1,90	0,29	40,8	-0,370	-0,835
По площади сечения ствола, см ²									
29а	66	133,4	11,2	416,6	81,9	10,1	61,4	0,977	1,508
29б	45	132,9	5,9	349,6	84,7	12,6	63,7	0,634	-0,059
29в	44	166,8	21,9	366,7	88,0	13,3	52,7	0,206	-0,342

Величина прироста деревьев на этой серии пробных площадей также очень слабо связана с их исходным диаметром (рис. 13), а процессы отпада и роста деревьев несколько изменили характер их распределения по ступеням толщины, что выражается в снижении его правосторонней асимметрии (рис. 14, табл. 17).

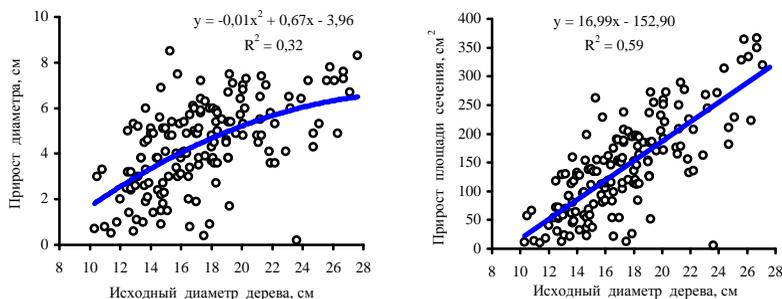


Рис. 13. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 23 года на ППП-29 а, б, в

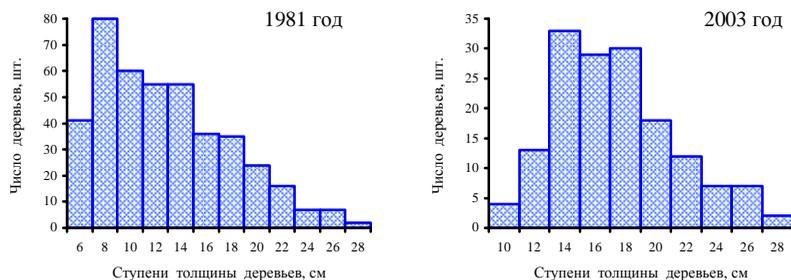


Рис. 14. Распределение числа деревьев по их диаметру на ППП-29 в 1981 и 2003 годах

Таблица 17

Динамика статистических показателей диаметра ствола деревьев на ППП-29а, б, в

Номер ППП	Год учета	Значения статистических показателей								
		N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
29а	1981	207	11,8	3,1	28,0	4,68	0,33	39,6	0,861	0,510
	2003	66	20,6	11,0	36,0	5,01	0,62	24,3	0,827	0,991
29б	1981	119	22,8	5,1	28,2	5,29	0,49	41,4	0,702	-0,290
	2003	45	21,4	11,8	34,1	5,18	0,77	24,2	0,482	0,143
29в	1981	93	15,1	7,1	26,9	5,10	0,53	33,8	0,260	-0,915
	2003	44	23,8	14,2	34,4	4,90	0,74	20,6	-0,069	-0,392
	2016	35	27,9	14,6	39,3	5,25	0,89	18,8	-0,304	0,842

Примечание: N – число деревьев в выборке, шт.; M_x – среднее арифметическое значение диаметра ствола, см; min, max – минимальное и максимальное значения, см; S_x – среднеквадратическое (стандартное) значение параметра, см; m_x – ошибка среднего арифметического, см; V – коэффициент вариации, %; A – коэффициент асимметрии; E – коэффициент эксцесса.

Постоянные пробные площади 29г, д, е, ж заложены в 65-летнем сосняке естественного происхождения, расположенном в непосредственной близости от пос. Старожильск. В 1987 году на них проведено изреживание древостоя, интенсивность которого изменялась по вариантам опыта от 23,2 до 46,5% по числу стволов и от 13,1 до 30,6% по площади их сечения (табл. 18). Учеты состояния древостоя проведены в 2003, 2008 и 2016 годах. На ППП-29е наблюдения за состоянием древостоя были прекращены в 2007 году из-за несанкционированного вмешательства людей. Продолжительность опыта на остальных пробных площадях составила 29 лет. Рубки ухода, являющиеся одним из самых трудоемких и, несмотря на длительную историю их изучения, проблематичных лесохозяйственных мероприятий, позволили существенно улучшить структуру древостоя за счет удаления ослабленных деревьев (табл. 19-21, рис. 15).

Таблица 18

Показатели состояния древостоя и его изреживания на ППП-29г, д, е, ж

Номер ППП	Число живых деревьев, шт./ га		Число сухих деревьев, %	Объем выборки, %		Средний диаметр живых деревьев, см	
	до рубки	после рубки		по числу деревьев	по сумме площади сечения	до рубки	после рубки
29г	1489	803	31,1	46,5	30,6	17,2	19,6
29д	1295	795	34,3	38,1	23,2	17,5	19,5
29е	1383	970	28,7	28,1	17,7	17,2	18,4
29ж	1257	947	27,7	23,2	13,1	18,3	19,5

Таблица 19

Ранговая структура древостоя на опытных объектах до и после проведения рубки

Класс Крафта	Число живых деревьев различных классов развития по секциям, %							
	до рубки				после рубки			
	29 Г	29 Д	29 Е	29 Ж	29 Г	29 Д	29 Е	29 Ж
I	7,1	6,9	2,7	7,8	12,2	10,7	3,7	9,6
II	17,3	23,0	15,6	21,8	29,6	33,6	21,3	26,4
III	26,1	37,3	36,4	35,5	35,6	40,4	41,5	38,1
IV	38,3	27,9	40,9	26,3	22,6	14,5	28,0	21,8
V	11,2	4,9	4,4	8,6	0,0	0,8	5,5	4,1

Таблица 20

Объем выборки на опытных объектах живых деревьев в различных классах Крафта

Номер ППП	Объем выборки деревьев в различных классах Крафта, %				
	I	II	III	IV	V
29г	0,0	0,0	19,6	65,3	100,0
29д	0,0	6,4	30,3	66,7	90,0
29е	0,0	0,0	17,1	50,0	10,0
29ж	0,0	1,9	12,8	32,8	61,9

Таблица 21

Объем выборки живых деревьев на ППП в различных ступенях их толщины

Номер ППП	Объем выборки деревьев (%) в различных ступенях их толщины, см								
	< 10	10	12	14	16	18	20	22	> 22
29г	100	100	83	66	19	26	6	12	0
29д	–	100	72	47	29	17	23	6	0
29е	–	67	68	38	14	17	8	0	0
29ж	–	70	67	29	13	12	6	0	0

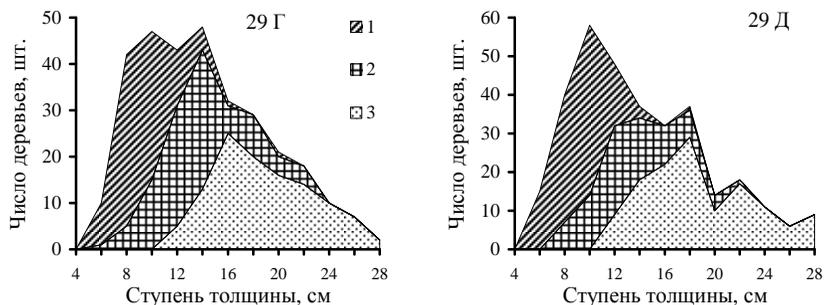


Рис. 15. Изменение размерной структуры древостоя в результате проведения рубок ухода: 1 – сухостой, 2 – вырубленные живые деревья, 3 – оставшиеся деревья

Многолетние наблюдения показали, что густота древостоя на всех ППП, несмотря на проведение рубок ухода, продолжала снижаться, достигнув в 2016 году практически одной и той же величины, составляющей 658-699 экз./га (рис. 16). Полнота же и производительность древостоя за это время, наоборот, значительно увеличились. Средний годичный прирост древесины был наиболее высок в возрасте 83-88 лет, составляя 5,09-5,84 м³/га, а средний годичный прирост таксовой цены древостоя – в возрасте 96 лет (719-832 руб./га).

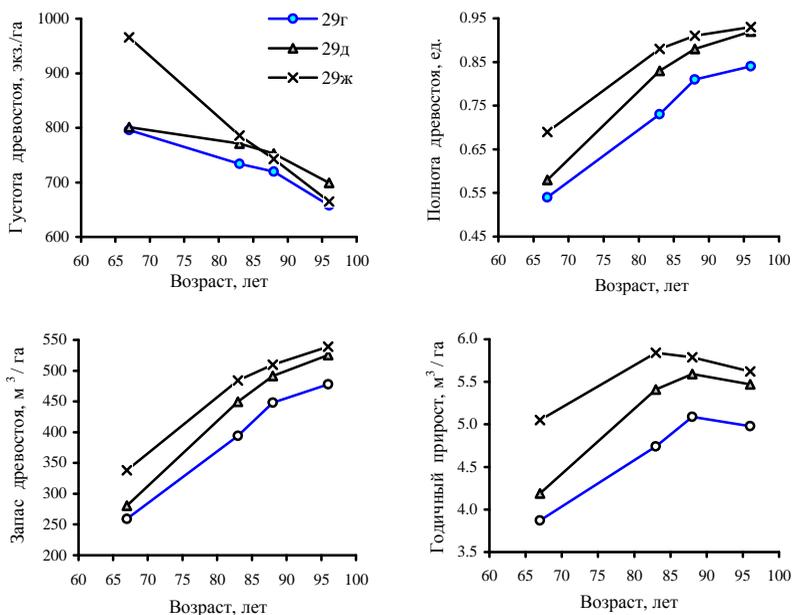


Рис. 16. Динамика таксационных показателей древостоя на объектах рубок ухода

Отпад деревьев на объектах исследования носил, как и на остальных ППП, вероятностный характер, подчиняясь в целом закону отмирания особей в популяции. Он происходил практически во всех ступенях толщины деревьев (табл. 23) за счет гибели особей, пораженных смоляным раком, не удаленных при проведении рубки. За 29 лет наблюдений полностью отпали только самые тонкие деревья. Величина прироста деревьев варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 1987 по 2016 год от 1,7 до 15,1 см по диаметру ствола и от 42,1 до 807,8 см² по площади его сечения (табл. 24, рис. 17 и 18). Особенно сильно прирост

деревьев изменялся на пробных площадях с 2003 по 2008 годы, когда характер распределения его величины существенно отличался от нормального (гауссовского), о чем свидетельствуют высокие значения коэффициентов асимметрии и эксцесса. В этот период времени некоторые деревья вообще не увеличивали диаметра ствола, а у оставших в росте особей перед их гибелью он в результате потери древесины даже снижался.

Таблица 23

Отпад и прирост деревьев в разных ступенях толщины на ППП-29г, д, ж

Ступень толщины, см	Число деревьев, шт.		Отпад, %	Значения статистических показателей прироста, см					
	в 1987 г.	в 2016 г.		M_x	min	max	S_x	m_x	V, %
10	3	0	100,0	–	–	–	–	–	–
12	21	11	47,6	4,78	2,0	8,0	2,19	0,66	45,9
14	66	44	33,3	5,59	1,7	10,9	2,08	0,31	37,3
16	81	56	30,9	6,54	2,5	12,1	2,22	0,30	33,9
18	80	61	23,8	7,37	2,3	11,3	2,04	0,26	27,6
20	56	50	10,7	7,73	2,8	12,5	2,25	0,32	29,0
22	49	42	14,3	7,91	3,7	13,9	2,27	0,35	28,7
24	35	32	8,6	8,53	4,0	12,3	2,31	0,41	27,1
26	25	23	8,0	8,87	5,8	15,1	2,27	0,47	25,6
28	20	19	5,0	9,40	5,6	12,9	1,88	0,43	20,0
30	9	8	11,1	9,28	4,4	12,5	2,59	0,91	27,9
32	2	2	0,0	10,6	9,9	11,3	–	–	–

Примечание: ступени толщины деревьев взяты по учету 1987 года.

Таблица 24

Статистические показатели прироста деревьев на ППП-29г, д, ж

Годы учета	Значения статистических показателей								
	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
1987-2008	381	5,84	0,3	8,9	1,96	0,10	33,5	-0,115	-0,325
1987-2016	347	7,43	1,7	15,1	2,46	0,13	33,1	0,046	-0,259
2003-2008	378	1,15	0,0	2,5	0,65	0,03	56,4	0,514	1,091
2003-2016	347	2,57	0,0	4,9	1,26	0,07	48,8	0,277	0,119
2008-2016	347	1,36	0,0	2,5	0,75	0,04	54,8	0,286	-0,014
По площади сечения ствола, см ²									
1987-2008	381	216,8	7,3	400,3	106,85	5,47	49,3	0,590	0,069
1987-2016	348	287,5	42,1	807,8	140,8	7,55	49,0	0,692	0,311
2003-2008	378	47,7	0,0	123,0	31,56	1,62	66,1	0,779	0,764
2003-2016	347	111,6	0,0	257,2	68,35	3,67	61,3	0,848	1,256
2008-2016	347	61,0	0,0	134,2	41,30	2,22	67,7	0,959	1,523

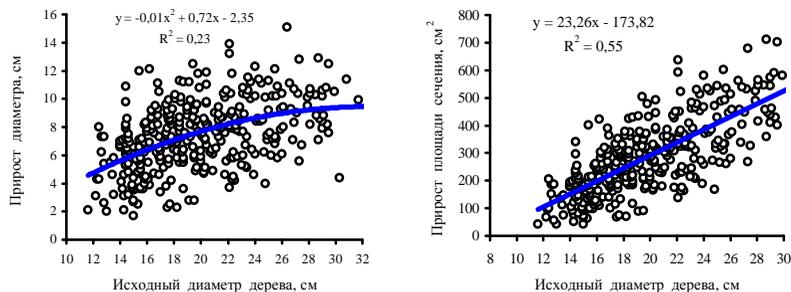


Рис. 17. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 29 лет на ППП-29 г, д, ж

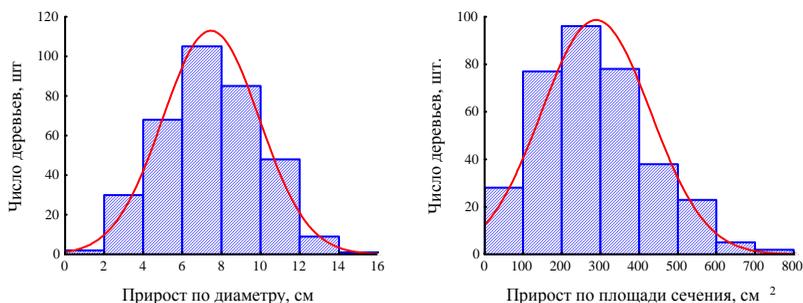


Рис. 18. Распределение числа деревьев на ППП-29 г, д, ж по их приросту за 1987-2016 гг.

Постоянные пробные площади 35 и 37 заложены на территории Старожильского лесничества в загущенных лесных культурах, созданных по сплошной обработке почвы в 1968 и 1962 гг. Наблюдения, продолжавшиеся в течение 22 лет, показали, что производительность древостоя на ППП-35, несмотря на очень интенсивное его изреживание, неуклонно возрастала (рис. 19). На ППП-37 изреживание древостоя до 40-летнего возраста происходило медленнее, а его запас даже немного снизился. Затем запас древостоя здесь, несмотря на усиление темпа его изреживания, стал резко возрастать.

Полнота древостоя на этих пробных площадях была все время предельно высокой, а средний годичный прирост изменялся от 5,21 до 7,72 м³/га (рис. 20). Максимум прироста отмечался в очень раннем возрасте, что связано с загущенностью насаждений. Таксовая цена древостоя и средний прирост ее величины в целом неуклонно возрастали (рис. 21), что связано с увеличением запаса крупной и средней древесины.

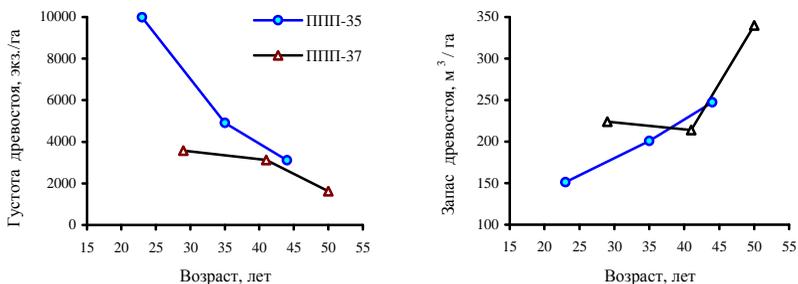


Рис. 19. Динамика густоты и запаса древостоя на ППП 35 и 37 в культурах сосны

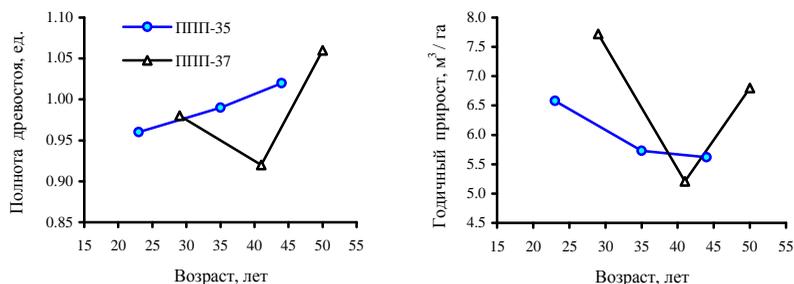


Рис. 20. Динамика полноты и среднего годовичного прироста древостоя на ППП 35 и 37

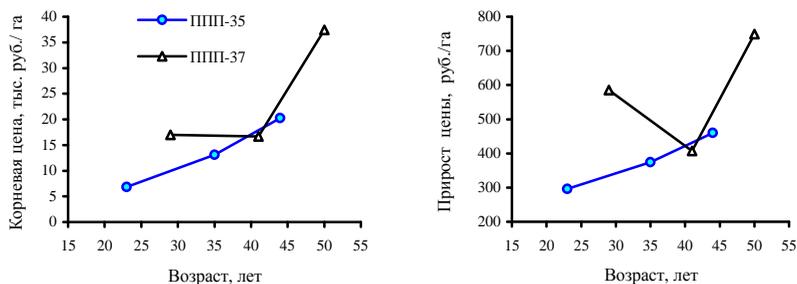


Рис. 21. Динамика таксовой цены древостоя и ее годовичного прироста на ППП 35 и 37

В процессе развития древостоя происходили также вполне определенные изменения его размерной структуры, выразившиеся в закономерном возрастании среднего диаметра деревьев и его среднеквадратического отклонения, а также снижении значений коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса (табл. 25).

Таблица 25

Динамика статистических показателей диаметра ствола деревьев на ППП 35 и 37

Номер ППП	Год учета	Значения статистических показателей								
		N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
35	1991	549	5,43	1,6	12,0	1,82	0,08	33,5	0,615	-0,014
	2003	151	8,50	4,2	16,2	2,55	0,21	30,1	0,699	0,002
	2012	96	11,3	6,0	19,7	3,19	0,33	28,2	0,401	-0,430
37	1991	327	10,1	2,6	20,0	3,39	0,19	33,6	0,543	-0,085
	2003	286	10,5	2,7	21,0	3,21	0,19	30,5	0,554	-0,054
	2012	149	16,9	8,6	31,2	4,76	0,39	28,2	0,319	-0,496

Постоянная пробная площадь 66-1-95 заложена в лесных культурах 1905 года и находится в кв. 66 заповедника «Большая Кокшага». Ранее древостой был сильно загущен, и в 1981 году началось его интенсивное изреживание, связанное с деятельностью сосновой вершинной смолевки *Pissodes piniphilus* Harbst [4, 5, 9, 14]. В момент закладки ППП доля сухостоя составляла 54,5 % по числу деревьев, закономерно снижаясь по мере увеличения диаметра их ствола. Максимальный диаметр отмерших деревьев на превышал 26 см. С востока к ней примыкает **постоянная пробная площадь 66-2-95**, заложённая в более молодом и менее густом сосняке естественного происхождения. Доля сухостоя на ней составляла в 1995 году только 18,3 % по числу деревьев, также закономерно снижаясь по мере увеличения диаметра их ствола. Густота древостоя за 20 лет снизилась на первой из этих пробных площадей на 1,8 %, а на второй, за счет гибели деревьев березы, – на 11,5 % (табл. 26). Значения же большинства таксационных параметров древостоя на обеих ППП за этот отрезок времени неуклонно возрастали. Так, средний диаметр деревьев на первой из них увеличился на 14,4 % (с 25,7 до 29,4 см), а на второй – аж на 24,9 % (с 24,1 до 30,1 см). Полнота древостоя возросла на 26 % (с 0,68 до 0,86) и на 35 % (с 0,56 до 0,76), а запас стволовой древесины – на 32,9 % (с 334 до 444 м³/га) и 39,8 % (с 266 до 372 м³/га) соответственно. Пропорционально изменилась и таксовая цена древостоя. Средний годичный прирост древесины, а также таксовой цены, общей фитомассы и энергетического потенциала древостоя на второй из этих пробных площадей были гораздо выше, достигнув максимальных отметок в возрасте 70 лет. На ППП 66-1-95 кульминация же значений этих таксационных параметров пришлась на возраст 100 лет. Величина прироста деревьев на этих ППП, так же как и на других, варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 2005 по 2016 год от 0 до 4,3 см по диаметру ствола и от 0 до 385,9 см²

по площади его сечения (табл. 27 и 28, рис. 22-25). Процессы отпада и роста деревьев несколько изменили характер их распределения по ступеням толщины (рис. 26 и 27, табл. 29).

Таблица 26
Параметры состояния живой части древостоя на ППП 66-1-95 и 66-2-95

Параметр древостоя	Значения параметров древостоя на пробных площадях					
	ППП 66-1-95			ППП 66-2-95		
	1995 г.	2005 г.	2016 г.	1995 г.	2005 г.	2016 г.
Возраст, лет	90	100	111	60	70	81
Густота, экз./га	563	559	553	521	492	461
Средний диаметр, см	25,7	28,1	29,4	24,1	27,7	30,1
Средняя высота, м	24,5	25,3	25,8	23,7	24,3	24,6
Площадь сечения, м ² /га	29,21	34,67	37,54	23,77	29,65	32,80
Относительная полнота	0,68	0,80	0,86	0,56	0,69	0,76
Запас древесины, м ³ /га	334	406	444	266	334	372
Годичный прирост запаса, м ³ /га	3,71	4,06	4,00	4,43	4,78	4,60
Запас крупной древесины, м ³ /га	47,6	85,3	111,3	27,4	66,4	101,6
Запас средней древесины, м ³ /га	189,1	217,8	227,8	151,5	181,7	185,3
Запас мелкой древесины, м ³ /га	46,7	41,2	38,1	46,3	35,8	29,3
Запас дров, м ³ /га	10,6	12,6	13,7	8,6	10,4	11,5
Объем неликвида, м ³ /га	40,1	48,7	53,3	31,9	40,1	44,7
Таксовая цена, тыс. руб./га	46,83	59,70	66,95	35,86	48,84	56,78
Прирост цены, тыс. руб./га-год	0,52	0,60	0,60	0,60	0,70	0,70
Масса древесины, т/га	139,8	169,8	186,0	111,0	139,9	155,7
Масса коры, т/га	9,5	11,3	12,3	7,7	9,6	10,6
Масса ветвей, т/га	14,5	17,4	18,9	11,7	14,6	16,2
Масса хвои, т/га	4,30	4,98	5,32	3,57	4,28	4,62
Масса корней, т/га	41,0	50,5	55,7	32,6	42,9	49,1
Общая фитомасса, т/га	209,2	254,0	278,2	166,6	211,2	236,2
Энергетич. потенциал, ГДж/га	4161	5052	5533	3313	4202	4698
Прирост энергии, ГДж/га	46,2	50,5	49,8	55,2	60,0	58,0

Таблица 27
Показатели прироста деревьев на ППП 66-1-95 и 66-2-95 за 2005-2016 гг.

Номер ППП	Значения статистических показателей								
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
66-1-95	177	1,28	0,0	3,4	0,71	0,05	55,8	0,172	-0,298
66-2-95	210	1,76	0,0	4,3	0,91	0,06	51,9	0,257	-0,280
По площади сечения ствола, см ²									
66-1-95	177	59,8	0,0	202,2	39,0	2,92	65,2	0,612	0,349
66-2-95	210	84,5	0,0	385,9	59,8	3,97	70,8	1,226	2,732

Таблица 28

Прирост деревьев разных ступеней толщины на ППП 66-1-95 и 66-2-95 за 2005-2016 гг.

Ступень толщины, см	Значения статистических показателей прироста, см						
	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %
ППП 66-1-95							
20	16	0,89	0,0	1,6	0,49	0,12	54,6
24	56	0,86	0,0	3,4	0,66	0,09	76,9
28	50	1,45	0,3	2,7	0,61	0,09	41,7
32	34	1,57	0,0	2,5	0,61	0,11	39,1
36	16	1,74	0,0	3,0	0,70	0,17	39,9
40	5	1,94	1,3	3,0	0,67	0,30	34,5
ППП 66-2-95							
8	1	0,89	–	–	–	–	–
12	10	0,37	0,0	1,0	0,32	0,10	87,7
16	14	0,72	0,0	1,6	0,47	0,13	64,9
20	35	1,51	0,0	3,0	0,68	0,12	45,3
24	36	1,59	0,0	2,7	0,68	0,11	43,0
28	40	1,88	0,6	3,3	0,71	0,11	38,0
32	33	2,17	0,4	3,8	0,95	0,16	43,6
36	24	2,22	1,2	4,0	0,71	0,14	31,9
40	12	2,52	0,5	4,3	1,04	0,30	41,3
> 44	5	2,84	1,8	4,1	0,96	0,43	33,7

Примечание: ступени толщины деревьев взяты по учету 2005 года.

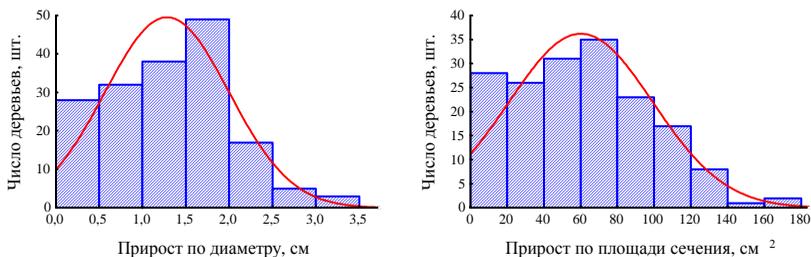


Рис. 22. Распределение числа деревьев на ППП 66-1-95 по их приросту за 2005-2016 годы

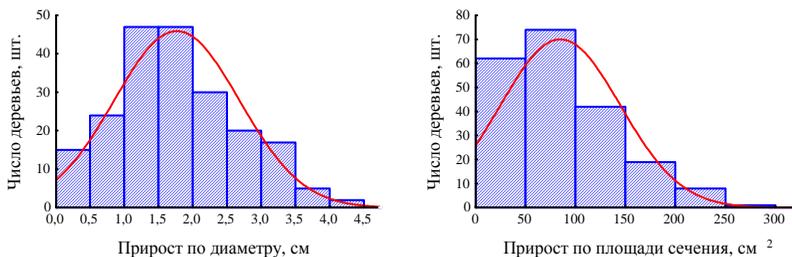


Рис. 23. Распределение числа деревьев на ППП 66-2-95 по их приросту за 2005-2016 годы

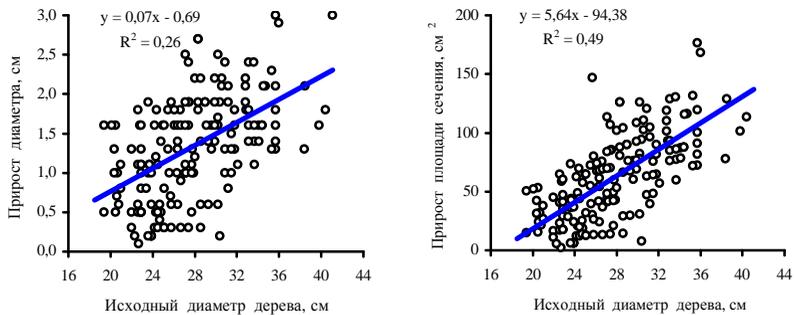


Рис. 24. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 11 лет на ППП 66-1-95

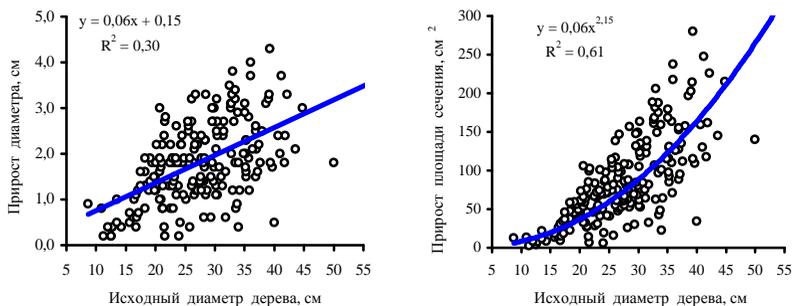


Рис. 25. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 11 лет на ППП 66-2-95

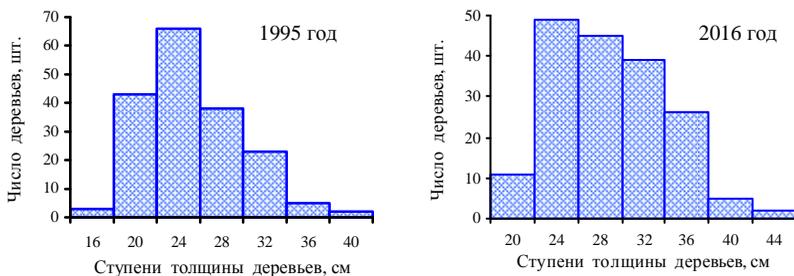


Рис. 26. Распределение числа деревьев по их диаметру на ППП 66-1-95 в 1995 и 2016 гг.

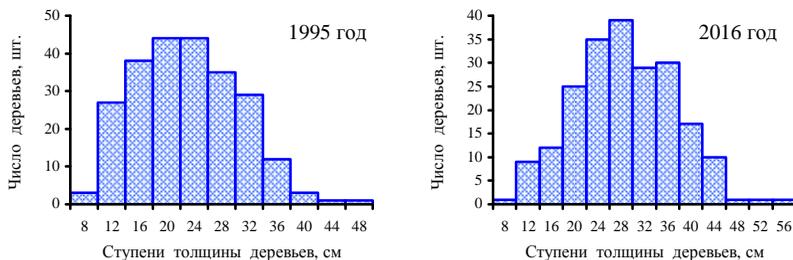


Рис. 27. Распределение числа деревьев по их диаметру на ППП 66-2-95 в 1995 и 2016 гг.

Таблица 29

Динамика показателей диаметра ствола деревьев на ППП 66-1-95 и 66-2-95

Номер ППП	Год учета	Значения статистических показателей								
		N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
66-1-95	1995	180	25,3	14,1	40,0	4,66	0,35	18,4	0,625	0,140
	2005	179	27,7	18,5	41,2	4,76	0,36	17,2	0,448	-0,330
	2016	177	29,0	19,1	44,1	5,12	0,38	17,7	0,438	-0,415
66-2-95	1995	237	23,0	6,1	49,2	7,49	0,49	32,6	0,270	-0,512
	2005	224	26,4	8,7	57,3	8,24	0,55	31,2	0,321	0,109
	2016	210	28,9	9,5	61,4	8,57	0,57	29,7	0,260	0,258

Постоянная пробная площадь 90-3-05 заложена в кв. 66 заповедника «Большая Кокшага» в разновозрастном сосняке, пройденном в 1932 году низовым пожаром, после которого сохранилась часть деревьев и возникло новое поколение древостоя, включающее небольшую примесь березы (рис. 28). Доля сухостоя на ней, в отличие от всех предыдущих ППП, составляла в момент закладки всего 5,6 % по числу деревьев (табл. 30). На расстоянии 40 м от нее к востоку находится **пробная площадь 90-4-05**, заложённая в одновозрастном сосняке, возникшем также на гари 1932 года. Доля сухостоя на ней составляла в 1995 году 23,6 % по числу деревьев, закономерно снижаясь по мере увеличения диаметра их ствола (табл. 31).

Густота древостоя за 20 лет снизилась на первой из этих пробных площадей на 18,2 %, а на второй – на 15,1 % (табл. 32). Значения же большинства таксационных параметров древостоя на обеих ППП за этот отрезок времени неуклонно возрастали. Так, средний диаметр деревьев увеличился на 12,8-12,9 %, запас стволовой древесины – на 6,2-9,7 %, а таксовая цена древостоя – на 15,1-18,7 %. Средний годичный прирост древесины, а также таксовой цены, общей фитомассы и энергетического потенциала древостоя на второй из этих пробных площадей были гораздо

выше, достигнув максимальных отметок в возрасте 62 лет, составляющих 5,67 м³/га, 0,63 тыс. руб./га и 71,0 Гдж/га соответственно. Величина прироста деревьев на этих ППП, так же как и на других, варьировала в довольно больших пределах, составив за период с 2005 по 2016 годы от 0 до 5,3 см по диаметру ствола и от 0 до 184,5 см² по площади его сечения (табл. 33 и 34, рис. 29-32). Прирост деревьев послепожарного поколения в пределах одной и той же ступени толщины был при этом в разновозрастном древостое ниже, чем в одновозрастном. У деревьев же старого поколения он был еще ниже. Процессы отпада и роста деревьев незначительно изменили характер их распределения по ступеням толщины, особенно на ППП 90-3-05 (табл. 35, рис. 33 и 34).



Рис. 28. Общий вид ППП 90-3-05 (слева) и 90-4-05 в 1995 году

Таблица 30

Структура разновозрастного древостоя на ППП 90-3-05 по данным учета 1995 года

Ступень толщины, см	Число деревьев по породам и состоянию, экз.						
	Сосна 1-е поколение		Сосна 2-е поколение		Береза	В целом	
	живые	сухие	живые	сухие	живые	живые	сухие
8			36	9	15	51	9
12			96	10	7	103	10
16			90		12	102	0
20			62		8	70	
24	1		20		1	22	
28	4	1	6			10	1
32	2					2	
36	5	1				6	1
40	1					1	
44	3	1				3	1
48	1					1	
52	1					1	
56	2					2	
Итого	20	3	310	19	43	373	22

Таблица 31

Структура одновозрастного древостоя на ППП 90-4-05 по данным учета 1995 года

Состояние деревьев	Число деревьев (шт.) в различных ступенях толщины, см						
	8	12	16	20	24	28	Сумма
Живые	14	60	70	60	34	11	249
Сухие	50	25	2	0	0	0	77
В целом	64	75	72	60	34	11	326
Доля сухих, %	78,1	33,3	2,8	0,0	0,0	0,0	23,6

Таблица 32

Параметры состояния живой части древостоя на ППП 90-3-05 и 90-4-05

Параметр древостоя	Значения параметров древостоя на ППП по годам учета					
	ППП 90-3-05			ППП 90-4-05		
	1995 г.	2005 г.	2016 г.	1995 г.	2005 г.	2016 г.
Возраст, лет	62	72	83	62	72	83
Густота, экз./га	1300	1173	1063	1370	1266	1163
Средний диаметр, см	17,9	18,2	20,2	17,8	18,2	20,1
Средняя высота, м	19,6	19,7	20,4	20,9	21,0	21,5
Площадь сечения, м ² /га	32,71	30,52	34,07	34,09	32,94	36,90
Относительная полнота	0,84	0,78	0,86	0,85	0,82	0,91
Запас древесины, м ³ /га	319	298	339	351	340	385
Прирост запаса, м ³ /га-год	5,14	4,14	4,08	5,67	4,73	4,64
Запас крупной древесины, м ³ /га	3,0	3,4	10,9	3,0	3,9	11,9
Запас средней древесины, м ³ /га	136,1	131,4	174,0	148,4	149,9	196,6
Запас мелкой древесины, м ³ /га	129,8	116,8	101,5	144,9	133,2	117,0
Запас дров, м ³ /га	11,7	10,9	11,7	13,0	12,4	13,3
Объем неликвида, м ³ /га	38,3	35,8	40,7	42,2	40,8	46,2
Таксовая цена, тыс. руб./га	35,66	33,73	41,04	39,15	38,48	46,49
Прирост цены, тыс. руб./га-год	0,58	0,47	0,49	0,63	0,53	0,56
Масса древесины, т/га	132,7	124,1	141,1	146,5	141,8	160,6
Масса коры, т/га	10,4	9,7	10,8	11,0	10,6	11,8
Масса ветвей, т/га	15,4	14,3	16,0	16,4	15,9	17,8
Масса хвои, т/га	5,38	4,99	5,39	5,62	5,39	5,85
Масса корней, т/га	40,2	37,7	43,7	41,8	40,7	47,3
Общая фитомасса, т/га	204,0	190,8	217,0	221,3	214,4	243,3
Энергопотенциал, ГДж/га	4057	3795	4316	4402	4264	4839
Прирост энергии, ГДж/га	65,4	52,7	52,0	71,0	59,2	58,3

Таблица 33

Показатели прироста деревьев на ППП 90-3-05 и 90-4-05 за 2005-2016 гг.

Номер ППП	Значения статистических показателей								
	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
По диаметру ствола, см									
90-3-05 (1)	20	1,10	0,0	2,7	0,75	0,17	67,7	0,301	-0,536
90-3-05 (2)	298	1,36	0,0	3,9	0,96	0,06	70,8	0,394	-0,783
90-4-05	214	1,35	0,0	5,3	0,84	0,06	62,6	0,694	1,797
По площади сечения ствола, см ²									
90-3-05 (1)	20	70,0	0,0	183,4	52,8	11,8	75,4	0,626	-0,163
90-3-05 (2)	298	40,9	0,0	167,4	35,7	2,07	87,4	0,955	0,438
90-4-05	214	44,2	0,0	184,5	34,1	2,54	77,2	1,051	1,457

Примечание: в скобках указаны старое (1) и молодое (2) поколения древостоя.

Таблица 34

Прирост деревьев разных ступеней толщины на ПП 90-3-05 и 90-4-05 за 2005-2016 гг.

Ступень толщины, см	Значения статистических показателей прироста, см							
	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %	
ППП 90-3-05, второе поколение								
8	22	0,15	0,0	0,4	0,11	0,02	75,1	
12	81	0,69	0,0	3,6	0,56	0,06	81,2	
16	105	1,43	0,0	3,4	0,78	0,08	54,6	
20	62	2,04	0,2	3,5	0,74	0,09	36,0	
24	19	2,57	1,1	3,9	0,71	0,16	27,6	
28	7	2,71	1,9	3,2	0,53	0,20	19,7	
ППП 90-4-05								
12	38	0,49	0,0	1,8	0,45	0,07	91,5	
16	74	1,06	0,0	2,2	0,58	0,07	55,0	
20	56	1,56	0,2	2,7	0,54	0,07	34,5	
24	36	2,11	0,7	3,3	0,55	0,09	26,3	
28	8	2,24	0,8	3,1	0,73	0,26	32,7	

Примечание: ступени толщины деревьев взяты по учету 2005 года.

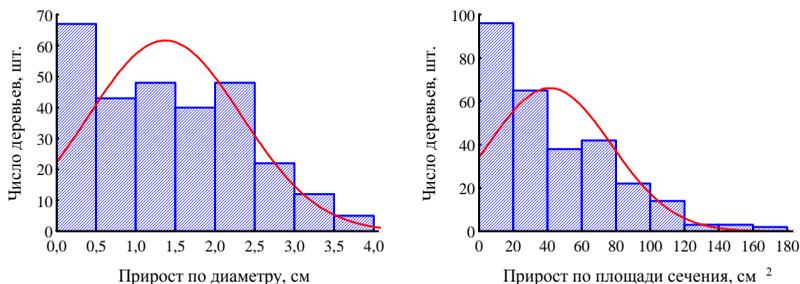


Рис. 29. Распределение деревьев на ППП 90-3-05 по их приросту за 2005-2016 годы

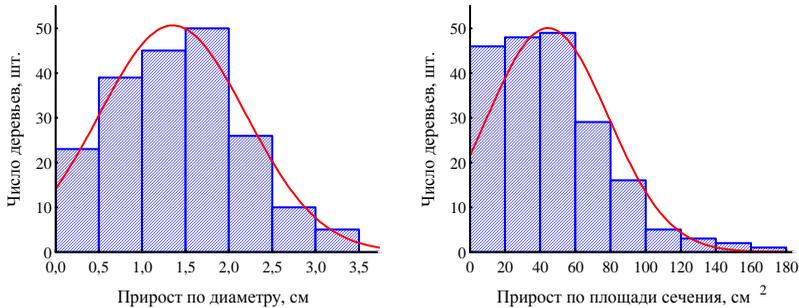


Рис. 30. Распределение деревьев на ППП 90-4-05 по их приросту за 2005-2016 годы

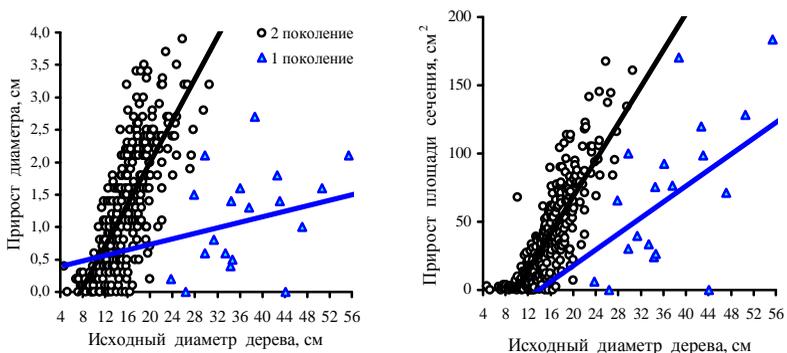


Рис. 31. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 11 лет на ППП 90-3-05

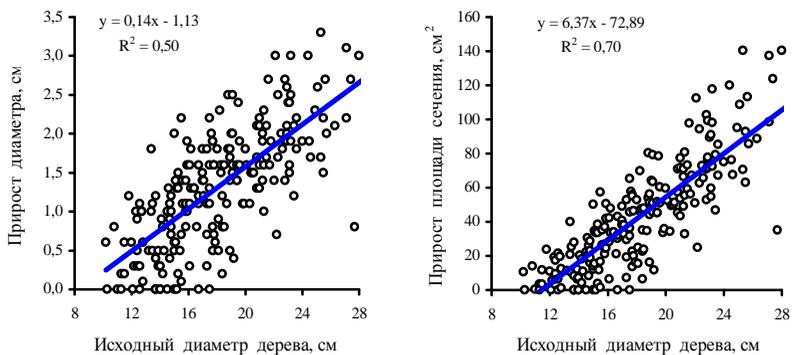


Рис. 32. Влияние исходного диаметра деревьев на их прирост за 11 лет на ППП 90-4-05

Таблица 35

Динамика показателей диаметра ствола деревьев на ППП 90-3-05 и 90-4-05

Номер ППП	Год учета	Значения статистических показателей								
		N	M_x	min	max	S_x	m_x	V	A	E
90-3-05	1995	389	16,4	4,6	56,8	7,37	0,37	45,0	2,201	7,396
	2005	352	16,8	4,7	57,9	7,14	0,38	42,6	2,319	8,403
	2016	319	18,7	5,1	58,6	7,62	0,43	40,8	1,910	6,169
90-4-05	1995	252	17,1	7,1	28,2	4,82	0,30	28,1	0,244	-0,686
	2005	233	17,6	8,0	28,6	4,44	0,29	25,2	0,287	-0,592
	2016	214	19,5	10,3	31,0	4,8	0,33	24,5	0,289	-0,705

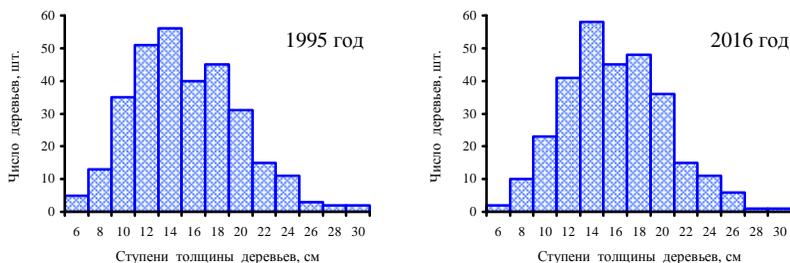


Рис. 33. Распределения деревьев по их диаметру на ППП 90-3-05 в 1995 и 2016 годах

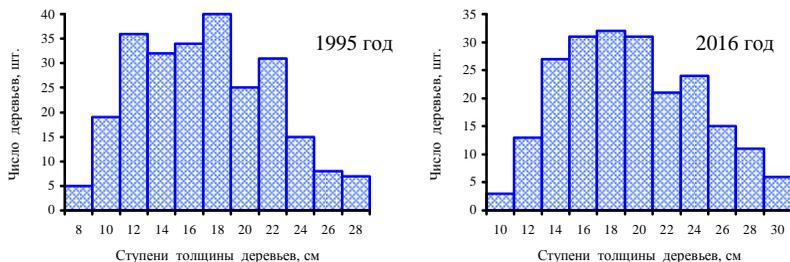


Рис. 34. Распределение деревьев по их диаметру на ППП 90-4-05 в 1995 и 2016 годах

Постоянная пробная площадь 9Л заложена в кв. 89 заповедника «Большая Кокшага» в одновозрастном сосняке лишайниковом, возникшем естественным путем на гари 1932 года. В момент закладки ППП доля сухостоя составляла всего 0,5 % по числу деревьев, что обусловлено низкой полнотой древостоя (табл. 36), характерной для сосняков лишайниковых. За 10 лет наблюдений (с 2005 по 2015 год) густота древостоя снизилась на 19,6 %, а полнота и запас повысились на 15 и 20 % соответственно. Значения среднего годовичного прироста древесины и

энергетического потенциала древостоя на этой пробной площади были гораздо ниже, чем на других ППП, достигнув максимальных отметок в возрасте 78 лет, составив 2,95 м³/га и 38,2 ГДж/га. Процессы отпада и роста деревьев на ППП незначительно изменили характер их распределения по ступеням толщины (табл. 37).

Постоянная пробная площадь 16Л заложена в кв. 90 заповедника «Большая Кокшага» в одновозрастном сосняке брусничниковом естественного происхождения. В момент закладки ППП доля сухостоя составляла 8,7 % по числу деревьев. За пять лет наблюдений (с 2011 по 2016 год) густота древостоя снизилась на 13,4 %, а полнота и запас – на 3,2 и 2,4 % соответственно. Значения среднего годовичного прироста древесины и энергетического потенциала древостоя на этой пробной площади были гораздо выше, чем на ППП 9Л, достигнув максимальных отметок в возрасте 82 года, составив 6,00 м³/га и 73,2 ГДж/га.

Таблица 36

Параметры состояния живой части древостоя на ППП 9Л и 16Л

Параметр древостоя	Значения параметров древостоя на ППП по годам учета				
	ППП 9Л			ППП 16Л	
	2005 г.	2011 г.	2015 г.	2011 г.	2016 г.
Возраст, лет	72	78	83	82	86
Густота, экз./га	1018	977	881	1016	880
Средний диаметр, см	16,8	18,1	19,5	22,7	24,0
Средняя высота, м	17,8	18,3	18,8	25,5	25,9
Площадь сечения, м ² /га	22,57	25,14	26,31	41,12	39,81
Относительная полнота	0,60	0,66	0,69	0,94	0,91
Запас древесины, м ³ /га	203	230	244	492	480
Прирост запаса, м ³ /га-год	2,83	2,95	2,94	6,00	5,58
Запас крупной древесины, м ³ /га	0,7	2,5	5,8	36,0	48,4
Запас средней древесины, м ³ /га	75,7	100,3	120,1	276,4	273,8
Запас мелкой древесины, м ³ /га	94,9	91,3	80,6	104,1	84,8
Запас дров, м ³ /га	7,8	8,4	8,6	16,2	15,5
Объем неликвида, м ³ /га	24,4	27,6	29,3	59,0	57,6
Таксовая цена, тыс. руб./га	21,78	25,92	28,94	64,07	64,68
Прирост цены, тыс. руб./га-год	0,30	0,33	0,35	0,78	0,75
Масса древесины, т/га	84,5	95,6	101,6	205,9	201,1
Масса коры, т/га	7,0	7,8	8,2	13,7	13,2
Масса ветвей, т/га	10,2	11,4	12,0	21,0	20,4
Масса хвои, т/га	3,79	4,12	4,21	6,29	5,99
Масса корней, т/га	27,1	31,0	33,3	55,1	54,5
Общая фитомасса, т/га	132,6	149,9	159,3	301,9	295,2
Энергопотенциал, ГДж/га	2637	2982	3169	6006	5871
Прирост энергии, ГДж/га	36,6	38,2	38,2	73,2	68,3

Таблица 37

Динамика статистических показателей диаметра ствола деревьев на ППП 9Л и 16Л

Номер ППП	Год учета	Значения статистических показателей								
		N	M _x	min	max	S _x	m _x	V	A	E
9Л	2005	223	15,8	5,7	35,3	5,88	0,39	37,2	0,744	0,521
	2011	214	17,0	5,9	36,4	6,25	0,43	36,7	0,563	0,019
	2015	193	18,4	6,0	37,4	6,31	0,45	34,3	0,497	-0,036
16Л	2011	220	22,7	11,8	37,6	5,45	0,37	24,0	0,418	-0,286
	2016	209	23,2	12,8	37,6	5,36	0,37	23,1	0,465	-0,273

Постоянная пробная площадь 10Л заложена в кв. 89 заповедника «Большая Кокшага» в смешанном сосново-березовом древостое со вторым ярусом ели, возникшем естественным путем на гари 1932 года. Тип леса – сосняк черничниковый. Густота древостоя за 10 лет наблюдений снизилась на 21,7 %, а запас стволовой древесины повысился на 14 % (табл. 38). Особенно сильно возрос запас крупной и средней древесины, что произошло в основном за счет прироста деревьев сосны (табл. 39), отпад среди которых составил 10,1 %. Величина прироста деревьев осины, как и их отпада, была значительно больше (3,22 см по диаметру ствола и 56,1 % соответственно). У деревьев березы и ели прирост был значительно меньше, составив за 10 лет в среднем 0,86-1,34 см по диаметру ствола и 29,3-30,9 см² по площади его сечения. Отпад же у них за это время составил 45,0 и 7,0 % соответственно.

Постоянная пробная площадь 17Л заложена в кв. 90 заповедника «Большая Кокшага» в разновозрастном смешанном древостое естественного происхождения, который классифицирован нами как сосняк липняковый. За пять лет наблюдений густота древостоя снизилась, как свидетельствуют приведенные данные, на 15,1 %, что произошло в основном за счет очень высокого отпада деревьев березы и осины, составившего 26,9 и 58,8 % соответственно. Отпад среди деревьев сосны составил всего 1,8 %, а у ели, липы и дуба он вообще отсутствовал. Полнота, запас, фитомасса и энергетический потенциал древостоя на пробной площади, в отличие от всех остальных ППП, снизились. Незначительно возросла только таксовая цена древостоя за счет увеличения запаса крупной древесины. Величина прироста была наиболее высокой у деревьев ели, а самой низкой – у деревьев осины (табл. 40). В результате роста и отпада деревьев на этих пробных площадях, как и на остальных, увеличилась величина их среднего диаметра (табл. 41), а также изменился состав древостоя: доля участия в нем сосны и ели возросла, а осины и березы снизилась (табл. 42). Особенно сильно снизилась на обеих ППП доля участия осины.

Таблица 38

Параметры состояния живой части древостоя на ППП 10Л и 17Л

Параметр древостоя	Значения параметров древостоя на ППП по годам учета				
	ППП 10Л			ППП 17Л	
	2005 г.	2011 г.	2015 г.	2011 г.	2016 г.
Густота, экз./га	1185	1019	928	740	628
Площадь сечения, м ² /га	39,11	41,96	40,93	37,4	34,2
Относительная полнота	1,05	1,06	1,02	0,92	0,81
Запас древесины, м ³ /га	422	483	481	434	404
Запас крупной древесины, м ³ /га	46	80	92	109	118
Запас средней древесины, м ³ /га	213	242	236	196	173
Запас мелкой древесины, м ³ /га	80	69	62	42	39
Запас дров, м ³ /га	32	35	32	35	25
Запас неликвида, м ³ /га	49	56	56	48	46
Таксовая цена, тыс. руб./га	46,90	57,24	59,17	51,19	53,20
Масса древесины, т/га	175,8	201,3	200,9	176,7	165,6
Масса коры, т/га	15,4	16,7	16,1	15,8	13,4
Масса ветвей, т/га	20,6	22,8	22,5	20,2	18,6
Масса хвои, т/га	6,34	6,83	6,69	6,11	6,03
Масса корней, т/га	48,4	54,0	53,5	50,9	47,0
Общая фитомасса, т/га	266,5	301,6	299,6	269,6	250,6
Энергопотенциал, ГДж/га	5301	5998	5959	5363	4984

Таблица 39

Статистические показатели прироста деревьев на ППП 10Л за 2005-2015 гг.

Порода	Значения статистических показателей							
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V, %	p, %
По диаметру ствола, см								
Сосна	89	2,38	0,0	13,7	1,96	0,21	82,5	8,7
Ель	68	1,34	0,0	3,7	0,84	0,10	63,1	7,7
Береза	45	0,86	0,0	5,4	0,95	0,14	110,2	16,4
Осина	4	3,22	2,5	4,0	0,78	0,39	24,3	12,2
По площади сечения ствола, см ²								
Сосна	89	106,0	0,0	467,9	83,6	8,86	78,9	8,4
Ель	68	29,3	0,0	110,3	24,7	3,00	84,3	10,2
Береза	45	30,9	0,0	166,4	34,7	5,17	112,3	16,7
Осина	4	176,8	131,1	223,5	47,3	23,7	26,8	13,4

Таблица 40

Статистические показатели прироста деревьев на ППП 17Л за 2011-2016 гг.

Порода	Значения статистических показателей							
	N	M _x	min	max	S _x	m _x	V, %	p, %
По диаметру ствола, см								
Сосна	55	0,52	0,0	3,2	0,66	0,09	128,4	17,3
Ель	50	1,09	0,0	3,2	0,82	0,12	75,6	10,7
Береза	19	0,66	0,0	3,0	0,92	0,21	138,8	31,9
Осина	14	0,17	0,0	1,1	0,32	0,09	189,6	50,7
Липа	14	0,67	0,0	1,0	0,28	0,08	42,7	11,4
Дуб	5	0,90	0,0	1,9	0,73	0,33	81,3	36,4
По площади сечения ствола, см ²								
Сосна	55	27,6	0,0	149,8	34,4	4,63	124,6	16,8
Ель	50	34,5	0,0	111,4	29,3	4,15	85,1	12,0
Береза	19	25,2	0,0	137,2	41,0	9,40	162,6	37,3
Осина	14	8,4	0,0	43,1	15,2	4,07	181,2	48,4
Липа	14	13,8	0,0	23,4	6,4	1,70	46,2	12,4
Дуб	5	15,1	0,0	29,6	10,9	4,87	72,3	32,3

Таблица 41

Динамика среднего диаметра ствола деревьев на ППП 10Л и 17Л

Номер ППП	Год учета	Значения среднего диаметра ствола деревьев разных пород, см					
		Сосна	Ель	Береза	Осина	Липа	Дуб
10Л	2005	26,0	12,5	17,5	27,6	–	–
	2011	28,4	13,9	20,4	32,0	–	–
	2015	29,2	14,1	21,7	36,5	–	–
17Л	2011	33,7	19,9	19,6	26,1	12,6	11,0
	2016	34,2	21,0	21,6	27,4	13,2	11,9

Таблица 42

Динамика состава древостоя на ППП 10Л и 17Л в сосняках заповедника

Порода деревьев	Доля участия разных пород в составе древостоя на ППП по годам учета*					
	ППП 10Л			ППП 17Л		
	2005 год	2011 год	2015 год	2011 год	2016 год	
Сосна	37,6 / 66,2	41,1 / 67,6	43,2 / 69,7	30,3 / 58,4	35,0 / 64,0	
Ель	27,8 / 7,0	31,4 / 7,8	33,0 / 7,9	27,0 / 13,8	31,8 / 16,9	
Береза	31,1 / 20,1	24,3 / 17,8	21,9 / 17,2	14,1 / 7,3	12,1 / 7,4	
Осина	3,5 / 6,8	3,1 / 6,7	1,9 / 5,3	18,4 / 18,6	8,9 / 9,3	
Липа	–	–	–	7,6 / 1,5	8,9 / 1,8	
Дуб	–	–	–	2,7 / 0,4	3,2 / 0,6	

Примечание: значения перед чертой – доля по числу деревьев; за чертой – по массе.

Анализ и обсуждение результатов исследования

Полученные данные позволили нам выявить основные закономерности развития сосновых древостоев в районе исследований, которые можно представить в виде математических моделей, отображающих причинно-следственные связи и адекватно описывающих происходящие изменения. Так, к примеру, динамику среднего, минимального и максимального диаметра деревьев (D , см), их средней высоты (H , м), а также густоты (N , тыс. экз./га), суммы площадей поперечного сечения стволов (ΣG , м²/га), запаса стволовой древесины (M , м³/га) и таксовой цены (C , тыс. руб./га) в древостоях с полнотой 1,0 лишайниково-мшистого и брусничникового типах леса по градиенту их возраста (t) от 20 до 120 лет отображают следующие уравнения регрессии:

$$D_{\text{ср.}} = 0,38 \cdot (t - 5)^{0,939}; R^2 = 0,955;$$

$$D_{\text{min}} = 62,56 \cdot 10^{-3} \cdot (t - 5)^{1,437}; R^2 = 0,825;$$

$$D_{\text{max}} = 1,15 \cdot (t - 5)^{0,805}; R^2 = 0,867;$$

$$H = t^{0,712}; R^2 = 0,952;$$

$$N = 25,0 \cdot \exp[-60,26 \cdot 10^{-2} \cdot (t - 20)^{0,441}] + 0,5; R^2 = 0,913;$$

$$\Sigma G = 12,50 \cdot (t - 5)^{0,279}; R^2 = 0,921;$$

$$M = 12,83 \cdot t^{0,812}; R^2 = 0,947;$$

$$C = 0,117 \cdot t^{1,412}; R^2 = 0,958.$$

Значения среднего диаметра и средней высоты древостоев в лишайниковом типе леса меньше на 14-19 %, а в черничниковом выше на 20-33 %, чем вычисленные по этим уравнениям. Запас стволовой древесины в сомкнутых сосняках лишайниковых ниже, чем в сосняках брусничниковых на 14-18 %, а в черничниковых он практически не отличается от значений, вычисленных на основе математических моделей.

Большое влияние на значения всех таксационных параметров оказывает густота древостоя в начальный период их развития. Так, к примеру, диаметр деревьев в редкостойном сосняке на ППП 66-2-95 в одном и том же возрасте был гораздо больше, чем на смежной с ней ППП 66-1-95, где густота древостоя была исходно выше (см. табл. 28 и 31). Запас стволовой древесины на первой из этих пробных площадей в возрасте 80 лет составлял 372 м³/га, а на второй в возрасте 90 лет только 334 м³/га. При низкой густоте древостоев и слабой внутривидовой конкуренции между деревьями за жизненное пространство происходит их более интенсивный прирост: средний диаметр деревьев на ППП 66-1-95 за 20 лет увеличился, как отмечалось выше, на 14,4 %, а на ППП 66-2-95 – на 24,9 %. Более детально влияние исходной густоты древостоев на их производительность и размеры деревьев оценено нами на специально заложенном опытном объекте [20], длительные наблюдения на котором

полностью подтвердили эти заключения. Положительное влияние на прирост деревьев оказывают рубки ухода, которые следует проводить не только в молодом, но и в зрелом возрасте древостоев (см. рис. 16), но для получения большего эффекта начинать их нужно как можно раньше. Исходный размер деревьев на объектах рубок ухода определял, как было установлено, 60...67% дисперсии величины их прироста по площади сечения ствола за последующие 15 лет. Наиболее значительно прирост деревьев увеличился в вариантах сильного изреживания, что отображают следующие уравнения регрессии:

$$\text{на ППП 29г и 29д: } Y = 1,913 \cdot d^{1,495}; R^2 = 0,598;$$

$$\text{на ППП 29е и 29ж: } Y = 0,638 \cdot d^{1,860}; R^2 = 0,667,$$

где Y – прирост по площади сечения ствола, см^2 ; d – исходный диаметр ствола, см .

Значения всех таксационных параметров древостоев как высокоорганизованных систем тесно связаны со средней высотой деревьев в них (H , m), что с высокой точностью описывают следующие уравнения:

$$D = 0,424 \cdot (H - 1,3)^{1,289}; R^2 = 0,958;$$

$$N = 19,9 \cdot \exp[-1,769 \cdot (H - 5)^{0,415}] + 0,5; R^2 = 0,980;$$

$$\Sigma G = 10,75 \cdot H^{0,432}; R^2 = 0,999;$$

$$M = 12,18 \cdot H^{1,157}; R^2 = 0,999;$$

$$C = 0,111 \cdot H^{2,003}; R^2 = 0,990.$$

Средняя высота древостоев, в свою очередь, функционально связана с их средним диаметром, который оценивать в лесу гораздо проще. Эту связь отображает, как показали расчеты, уравнение регрессии:

$$H = 2,15 \cdot D^{0,743} + 1,30; R^2 = 0,962.$$

Использование вышеприведенных уравнений, а также выявленных нами ранее зависимостей [17, 18, 21], позволяет оценивать таксовую цену и совокупность всех параметров производительности сосняков, включая фитомассу их стволов, ветвей, корней и хвои, на основе натуральных измерений всего лишь двух показателей: текущей густоты и среднего диаметра древостоев. Для расчетов целесообразно использовать программы Excel или MathCAD.

Возраст древостоев (t , лет), их относительная полнота (P), средняя высота (H , m) и средний диаметр (D , см) во многом определяют величину среднего годовичного прироста запаса стволовой древесины (ΔM , $\text{м}^3/\text{га}$) и его таксовой цены (ΔC , тыс. руб./га), что отображают следующие уравнения регрессии:

$$\Delta M = 3,47 \cdot P^{4,383} \cdot \exp(-28,98 \cdot 10^{-3} \cdot H) + 3,93; R^2 = 0,622;$$

$$\Delta C = 3,08 \cdot P^{4,619} \cdot \exp(-24,38 \cdot 10^{-3} \cdot D) + 3,95; R^2 = 0,632;$$

$$\begin{aligned} \Delta M &= 4,01 \cdot P^{2,514} \cdot \exp(-72,20 \cdot 10^{-4} \cdot t) + 3,38; R^2 = 0,704; \\ \Delta C &= 67,84 \cdot 10^{-3} \cdot P \cdot H^{0,755}; R^2 = 0,795; \\ \Delta C &= 13,03 \cdot 10^{-2} \cdot P \cdot D^{0,550}; R^2 = 0,801; \\ \Delta C &= 97,20 \cdot 10^{-3} \cdot P \cdot t^{0,453}; R^2 = 0,575; \\ \Delta C &= 83,43 \cdot 10^{-4} \cdot \Delta M \cdot A^{0,623}; R^2 = 0,840. \end{aligned}$$

В процессе развития древостоев изменяется также величина средне-квадратического отклонения (S_d , см) и коэффициента вариации (V , %) рядов распределения деревьев по их диаметру, что отображают следующие уравнения:

$$\begin{aligned} S_d &= 6,48 \cdot \{1 - \exp[-28,71 \cdot 10^{-3} \cdot (t - 5)]\}^{1,310}; R^2 = 0,675; \\ V &= 100 \cdot t / (42,42 \cdot 10^{-3} \cdot t^2 - 62,35 \cdot 10^{-2} \cdot t + 72,41); R^2 = 0,458. \end{aligned}$$

На возрастной тренд этих параметров накладываются, в свою очередь, сложные волновые колебания (рис. 35), которые связаны с процессами отпада и прироста деревьев в ценопопуляциях. Первая волна снижения их значений относительно тренда происходит в возрасте древостоев от 25 до 45 лет, а вторая – от 85 до 110 лет. Волна же подъема значений отмечается в возрасте от 50 до 80 лет.

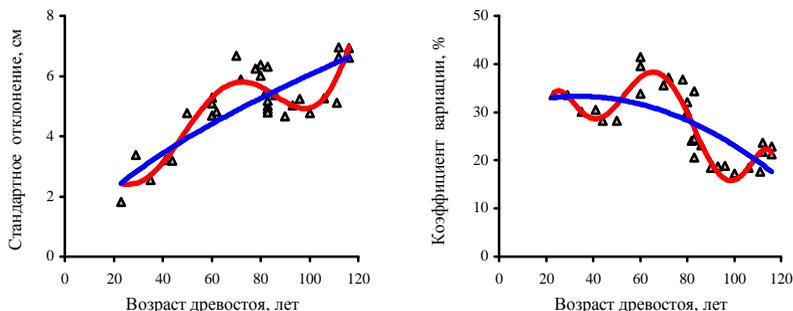


Рис. 35. Закономерности изменения параметров распределения деревьев по их диаметру на постоянных пробных площадях в сосняках лишайниково-мшистых и брусничниковых

Значения коэффициентов асимметрии (A) и эксцесса (E) рядов распределения деревьев, варьирующие соответственно от $-0,304$ до $0,861$ и от $-0,915$ до $1,183$, имеют очень слабо выраженные возрастные тренды, отображаемые линейными уравнениями:

$$A = 0,659 - 2,4 \cdot 10^{-3} \cdot t; R^2 = 0,112; E = 5,5 \cdot 10^{-3} \cdot t - 0,482; R^2 = 0,072.$$

Их изменение обусловлено, на наш взгляд, особенностями генотипической структуры ценопопуляций, которые изменяются стохастично и трудно прогнозируемы.

Результаты показали, что накопление сухостоя на объектах исследования, характеризующее собой одну из сторон процесса дифференциации деревьев и их конкурентной борьбы за жизненное пространство в лесу, происходило по ярко выраженному низовому типу, то есть за счет гибели наиболее угнетенных особей. Установлено, что относительное значение диаметра деревьев, выраженное либо в долях от среднего диаметра древостоя в целом, либо в долях от диаметра самого крупного дерева (что предпочтительнее), позволяет с высокой точностью оценить вероятность их выживания в ходе развития. Уравнения регрессии, вычисленные по сводным данным для сосняков III-IV классов возраста, имеют следующий вид:

$$W = 100 \cdot \{1 - \exp[-5,89 \cdot (d_i / D_{\text{ср.}} - 0,32)]\}^{12,31}; R^2 = 0,95; S_{yx} = 8,91;$$

$$W = 100 \cdot \{1 - \exp[-11,8 \cdot (d_i / D_{\text{max}} - 0,16)]\}^{13,98}; R^2 = 0,96; S_{yx} = 8,15,$$

где W – выживаемость деревьев за последующие 20 лет, %; d_i – ступень толщины деревьев, см; $D_{\text{ср.}}$ – средний диаметр деревьев, см; D_{max} – максимальный диаметр дерева в древостое, см; R^2 – коэффициент детерминации уравнения; S_{yx} – стандартная ошибка оценки, %.

При анализе динамики древостоев на пробных площадях нельзя обойти стороной вопрос об изменении их ранговой структуры, которая является одной из важнейших характеристик ценопопуляций, позволяющих не только оценивать их состояние, но и прогнозировать дальнейшее развитие. Шансы на дальнейшее существование у деревьев разного рангового положения далеко не одинаковы, однако анализ литературных источников свидетельствует о весьма большом разбросе величины вероятности их выживания, установленной различными исследователями, что связано со спецификой исходной структуры ценопопуляций и последующего их развития. Так, многолетние исследования А.Д. Дударева [22], проведенные на постоянных пробных площадях в сосняках возрастом от 50 до 100 лет, показали, что из числа деревьев II класса Крафта за 5-7 лет усохло 1,5 % особей, III – 3,5 %, IV – 16 %, а V – уже 70 %. Отпад среди деревьев I класса отсутствовал. Е.К. Барнишкис [2], обобщив материалы многолетних наблюдений Н.С. Нестерова, В.Г. Нестерова и П.С. Кондратьева на постоянных пробных площадях в лесной опытной даче ТСХА, показал, что в сосняке с возраста от 45 до 80 лет полностью отпали деревья IV-V классов. Из числа деревьев III класса Крафта отпало от 86,3 до 91,4 %, II – 56 %, а I – 35 %. По данным наших многолетних наблюдений [8, 11, 12], проведенных на постоянных пробных площадях в 60-80-летних загущенных сосняках лишайниковомшистых и зеленомошных, за 20 лет усохли практически все деревья V класса роста и значительное число деревьев IV класса (табл. 43). Из чис-

ла деревьев III класса погибло не более 9,5 %, а II – 2,3 %. Все деревья I класса остались живыми. Основная часть деревьев погибла в результате конкурентной борьбы за ресурсы среды. Доля деревьев, отмерших от болезней ствола и корней (смоляной рак, корневая губка, опенок), составила всего 0,68 %, а сломанных ветром или навалами снега – 0,63 % от общего числа усохших особей.

Таблица 43

Величина сохранности деревьев различных классов роста за период с 1981 по 2016 гг.

Возраст древостоя, лет	Число сохранившихся деревьев в разных классах роста, %				
	I	II	III	IV	V
60	100,0	97,7	92,3	29,3	2,2
80	100,0	98,8	90,5	47,5	7,9

Для практических целей лесоводства важно оценить не только вероятность выживаемости деревьев разных классов роста, но и вклад их в сложение структуры древостоев. Анализ материала, собранного на 125 постоянных и временных пробных площадях, заложенных в чистых сосновых древостоях разного возраста, происхождения, густоты и условий произрастания, показал, что дифференциация деревьев по их размерам начинается в ценопопуляциях очень рано и продолжается до глубокой старости. В большинстве древостоев преобладают деревья III класса Крафта (табл. 44). Доля господствующих и сверхгосподствующих деревьев, которые по своим параметрам значительно превосходят остальные (табл. 45), по числу стволов невелика, однако по площади их сечения и массе хвои, а значит и роли в функционировании биогеоценозов, составляет в среднем около 50 %, достигая в ряде случаев даже 80 %. Доля деревьев IV-V классов составляет в среднем по числу стволов 31,6 %, а по площади их сечения и массе хвои всего лишь 12,3-15,9 %.

Таблица 44

Доля деревьев сосны разных классов Крафта в сложении структуры ценопопуляций

Параметр структуры	Доля деревьев разных классов Крафта, % (n = 125)				
	I	II	III	IV	V
Число деревьев	8,4 ± 0,5	19,9 ± 0,6	40,2 ± 0,9	22,5 ± 0,7	9,1 ± 0,5
	0,5 – 33,9	5,7 – 39,6	21,2 – 77,3	1,1 – 42,0	0,0 – 24,1
Площадь сечения стволов	18,8 ± 0,9	30,7 ± 0,6	38,3 ± 1,0	10,7 ± 0,5	1,6 ± 0,1
	1,7 – 47,7	9,9 – 47,7	12,4 – 76,0	0,7 – 33,4	0,0 – 6,5
Масса хвои деревьев	16,1 ± 0,8	28,4 ± 0,6	39,6 ± 1,0	13,2 ± 0,6	2,7 ± 0,2
	1,4 – 43,9	9,1 – 44,2	14,2 – 77,6	0,7 – 35,1	0,0 – 8,2

Примечание: над чертой – среднее значение и его ошибка; под чертой – пределы изменчивости.

Таблица 45

Статистические показатели относительного диаметра деревьев разных классов роста

Класс Крафта	Значения статистических показателей ($n = 125$)						
	$M_x \pm m_x$	min	max	S_x	V	A	E
I	153,7 ± 1,3	115,9	202,6	14,6	9,5	0,509	1,345
II	125,9 ± 0,9	95,8	156,6	10,2	9,1	-0,070	0,897
III	97,5 ± 0,7	80,6	125,6	7,4	7,6	0,237	0,875
IV	66,7 ± 0,8	40,9	89,2	9,2	13,8	-0,263	-0,282
V	40,2 ± 1,2	19,1	67,1	12,9	32,2	0,434	-1,150

Долевое участие деревьев разных классов и их относительные размеры, как свидетельствуют приведенные данные, очень сильно варьируют в разрезе изученных ценопопуляций, что связано как с особенностями их генотипической структуры [39, 40, 42], так и с субъективными ошибками глазомерной оценки, избежать которых невозможно. Влияние возраста древостоев, изменяющегося в очень больших пределах, на величину показателей при этом практически не проявляется (табл. 46). С возрастом древостоев (t , лет) довольно четко изменяется только величина среднего диаметра деревьев разных классов (d_k , см), что с высокой точностью описывает функция Митчерлиха $d_k = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot 10^{-3} \cdot t)]^b$, параметры которой представлены в табл. 47. Средний диаметр деревьев каждого класса очень тесно связан также со средним диаметром всего древостоя (D , см), что аппроксимирует степенное уравнение $d_k = a \cdot D^b$, опираясь на которое, можно провести оценку ранговой структуры ценопопуляций не только по материалам фактического учета, но также по таблицам хода роста насаждений и данным таксационных описаний. Это позволяет объективно оценить возможный запас и стоимость древесины, получаемой при рубках ухода.

Таблица 46

Влияние возраста древостоя на величину долевого участия деревьев разных рангов

Возраст древостоя, лет	Число участков	Доля деревьев разных классов Крафта по фитомассе, %				
		I	II	III	IV	V
14-15	28	23,0	26,3	39,9)	8,5	2,3
16-18	49	11,1	30,3	41,9	14,3	2,4
21-23	11	23,7	26,8	31,8	14,9	2,8
28-31	5	17,0	20,1	34,0	23,4	5,5
45-55	15	14,0	26,4	42,9	14,2	2,5
70-100	8	13,4	37,0	33,1	13,2	3,4

Таблица 47

Значения параметров функций зависимости среднего диаметра деревьев разных рангов от возраста и среднего диаметра древостоя

Параметр функции	Значения параметров функций для деревьев разных классов Крафта				
	I	II	III	IV	V
$d_k = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot 10^{-3} \cdot t)]^b$					
K	44,6	38,7	31,6	23,2	13,7
a	21,47	18,74	16,01	13,28	10,55
b	1,350	1,292	1,234	1,176	1,118
R ²	0,973	0,960	0,956	0,967	0,976
$d_k = a \cdot D^b$					
a	1,736	1,421	1,005	0,539	0,232
b	0,937	0,940	0,987	1,115	1,301
R ²	0,975	0,984	0,986	0,984	0,957

Каковы же причины дифференциации деревьев в ценопопуляциях? В настоящее время среди ученых преобладает концепция, согласно которой полиморфизм древесных растений по их размерам обусловлен наследственными причинами, а конкуренция лишь усиливает их исходное неравенство [39, 40, 42]. Такое объяснение этого процесса не подкреплено, однако, материалами генетических исследований и не вскрывает сути происходящих изменений. М.Г. Романовский и Р.В. Щекалева [41] считают, что деревья, занимающие разное ранговое положение в одновозрастном однопородном древостое, отличаются друг от друга характером транспорта первичных продуктов фотосинтеза от ассимиляционного аппарата к корням и обратно. Быстро растущие особи основную часть аккумулированной солнечной энергии вкладывают в прирост древесной массы и не создают якобы долговременных запасов питательных веществ, а медленно растущие, наоборот, оставляют их в резерве. Их заключение также не подтверждено данными о наличии запасов питательных веществ в тех или иных органах растений и характере их транспортирования от кроны к корням. Деревья отличаются друг от друга, по мнению этих исследователей, по длине окружности ствола, приходящейся на единицу листовой массы дерева, величина которой возрастает по мере снижения их рангового положения в ценозе.

Наши исследования полностью подтвердили это положение (табл. 48), которое является, однако, следствием, а не причиной дифференциации деревьев. Изменение соотношения между массой хвои и размером кольца флюэмы, по которому идет отток ассимилянтов, происходит, как установлено исследователями [3, 24-27, 45], в результате сбалансированности системы водного транспорта деревьев, саморегулирующейся на основе отрицательной обратной связи. Недостаточная вла-

гообеспеченность кроны во время засухи вызывает снижение эффективности работы ассимиляционного аппарата и, как следствие, снижение прироста ствола, корней и хвои из-за недостатка продуктов фотосинтеза. Улучшение же влагообеспеченности кроны приводит к последующему увеличению прироста всех органов дерева. Площадь водопрводящей зоны восходящего потока воды, составляющая около 10 % площади сечения всей заболони, ежегодно изменяется по величине, возрастая в сухие периоды и снижаясь во влажные [3, 24]. Ткань ксилемы хвойных функционирует в благоприятных условиях роста деревьев всего 10-12 лет, а в экстремальных – от 36 до 76. Число годичных слоев заболони, способных проводить воду, соответствует при этом числу живых мутовок у дерева [25]. Отношение площади сечения заболони к площади сечения ствола на высоте 1,3 м у деревьев I-III классов Крафта изменяется в пределах от 44 до 67 %, а у IV-V классов – от 19 до 46 % [3].

Таблица 48

Средние параметры деревьев сосны разных классов Крафта в ценопопуляциях

Параметр деревьев	Значение параметров у деревьев разных классов ($n = 125$)				
	I	II	III	IV	V
Средний диаметр (D), см	$12,7 \pm 0,7$ 6,1 – 35,2	$10,4 \pm 0,6$ 4,6 – 30,8	$8,2 \pm 0,5$ 3,4 – 24,5	$6,0 \pm 0,4$ 2,1 – 22,1	$3,8 \pm 0,3$ 1,0 – 14,1
Средняя масса хвои (M), кг	$2,87 \pm 0,3$ 0,72 – 13,1	$2,06 \pm 0,2$ 0,5 – 10,4	$1,43 \pm 0,15$ 0,3 – 7,1	$0,91 \pm 0,11$ 0,2 – 5,9	$0,50 \pm 0,06$ 0,08 – 2,78
Отношение $\pi \cdot D / M$, дм/кг	$1,26 \pm 0,03$ 0,53 – 1,88	$2,65 \pm 0,06$ 1,05 – 4,23	$3,26 \pm 0,09$ 1,28 – 5,27	$4,56 \pm 0,14$ 1,25 – 8,06	$6,47 \pm 0,23$ 1,92 – 12,0

Примечание: над чертой – среднее значение и его ошибка; под чертой – пределы изменчивости показателя.

Одной из причин дифференциации особей в ценопопуляциях может являться разная скорость их старения, проявляющаяся не только в снижении с возрастом ширины годичного кольца и водопрводящей зоны заболони, но и в сокращении числа живых ветвей, активности очищения ствола от сучьев и ускорении ядрообразования. Скорость старения дерева можно отобразить математически [23]. Этот процесс, как показали расчеты, лучше всего описывает функция $d_k = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot 10^{-3} \cdot t)]$, аппроксимирующая изменение диаметра дерева (d_k , см) с его возрастом (t , лет). Параметр K этой функции характеризует предельный диаметр, которого может достичь дерево в процессе своего роста, а параметр a – скорость его старения. Функции роста каждого дерева в ценопопуляции, отражающие потенциальные возможности особей и их раскрытие при взаимоотношении с окружающей средой [10, 28], имеют и другие характерные параметры, которыми, применительно к объекту нашего ис-

следования, являются диаметры в возрасте 5 и 55 лет, а также их отношения между собой. Каждый из этих параметров изменяется в очень больших пределах (табл. 49), что свидетельствует о неоднородности оцененной ценопопуляции по скорости старения в ней деревьев. Сильнее всего варьирует в выборке ($V = 72,2\%$) отношение предельно возможного диаметра дерева, которого оно может достичь в процессе роста, к диаметру в возрасте 5 лет. Самый же низкий коэффициент вариации ($V = 16,0\%$) имеет отношение диаметра дерева в возрасте 55 лет к предельно возможному диаметру. Значения коэффициента вариации остальных параметров изменяются в пределах от 24,8 до 49,8%. Деревья каждого класса Крафта четко различаются между собой по средним значениям параметров функции старения (табл. 50), большинство из которых закономерно снижаются от высших рангов к низшим. Значения же параметров скорости старения дерева (a) и отношение диаметра дерева в возрасте 55 лет к предельно возможному диаметру (d_{55} / K) изменяются противоположным образом.

Таблица 49

Параметры функции скорости старения деревьев в 55-летних культурах сосны

Параметр функции	Значения статистических показателей ($n = 125$)						
	$M_x \pm m_x$	min	max	S_x	V	A	E
d_5	$4,1 \pm 0,1$	1,68	8,68	1,32	31,9	0,728	0,572
d_{55}	$20,0 \pm 0,4$	10,96	35,32	4,95	24,8	0,552	-0,288
K	$25,9 \pm 1,1$	12,40	77,6	12,90	49,8	3,139	16,55
d_{55} / K	$0,83 \pm 0,01$	0,24	0,99	0,13	16,0	-1,364	2,655
d_{55} / d_5	$5,23 \pm 0,16$	2,39	13,23	1,93	36,9	1,541	3,363
K / d_5	$7,00 \pm 0,43$	2,42	44,53	5,05	72,2	4,023	23,61
a	$40,88 \pm 1,54$	5,19	90,05	18,10	44,3	0,488	-0,436

Таблица 50

Параметры кривых роста деревьев разных классов в 55-летних культурах сосны

Параметр функции	Значения параметров у деревьев разных классов: среднее значение и лимиты				
	I ($n = 4$)	II ($n = 14$)	III ($n = 60$)	IV ($n = 49$)	V ($n = 11$)
d_5	4,38 (2,95-6,32)	5,08 (2,22-8,68)	4,25 (1,68-7,68)	3,89 (1,76-6,04)	3,27 (2,04-5,79)
d_{55}	32,3 (30,1-35,3)	27,6 (25,9-30,0)	22,0 (18,4-25,8)	16,0 (14,1-18,3)	13,1 (11,0-14,0)
K	51,4 (48,8-57,2)	41,0 (27,0-77,6)	28,3 (19,6-41,3)	17,6 (14,6-23,9)	14,2 (12,4-15,9)
d_{55} / K	0,63 (0,54-0,71)	0,72 (0,35-0,96)	0,79 (0,60-0,96)	0,91 (0,68-0,99)	0,92 (0,83-0,99)
d_{55} / d_5	7,99 (5,59-10,2)	6,42 (3,00-13,2)	5,63 (2,88-13,0)	4,39 (2,39-9,07)	4,30 (2,40-5,75)
K / d_5	13,1 (7,85-17,9)	9,89 (3,12-24,9)	7,44 (3,03-21,7)	4,94 (2,42-15,6)	4,69 (2,42-6,08)
a	19,6 (13,9-24,7)	28,4 (7,92-62,8)	32,1 (16,6-59,5)	53,8 (20,7-87,1)	57,2 (34,9-90,1)

Причинами изменения рангового положения деревьев могут быть их наследственные свойства, особенности реакции на погодные условия, взаимоотношения в надземной и подземной сферах с соседними особями, повреждения вредными насекомыми и грибами. Одной из них являются, вероятно, особенности архитектуры корневых систем, которые у особей низших рангов расположены ближе к поверхности почвы и менее разветвлены, чем у более крупных [35, 43]. Это особенно резко проявляется в сосняках сфагновых [15], а также в лесных культурах, где причиной гибели деревьев и их отставания в росте является деформация корней.

Математическая модель динамики диаметра деревьев позволяет без особых затруднений оценить величину исчерпания потенциальных возможностей их роста. Результаты проведенных нами расчетов (рис. 36) показали, что деревья IV-V классов Крафта практически полностью исчерпывают потенциал роста уже к 40-50 годам, почти не увеличивая диаметр ствола. Оставлять их в древостое, исходя из этого, не имеет смысла. Рубку деревьев остальных классов целесообразно проводить в 85-90 лет, так как они в этом возрасте также исчерпывают свои потенциальные возможности роста.

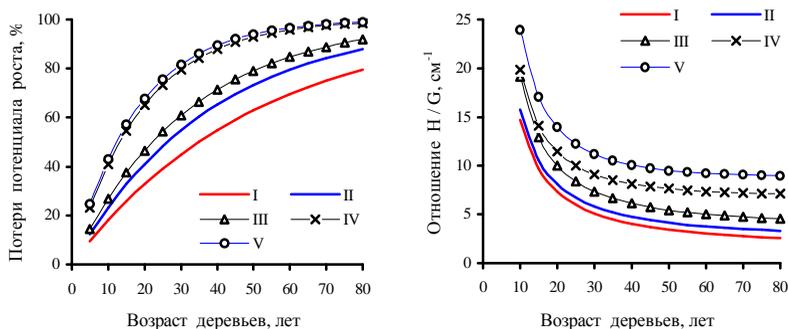


Рис. 36. Динамика потери потенциала роста деревьями сосны разных классов Крафта, а также величины пропорции между высотой и площадью сечения их ствола

Любое дерево, представляющее собой высокоорганизованную саморегулирующуюся систему, в процессе своего роста приспосабливается к условиям среды, изменяя размеры своих органов таким образом, чтобы они наилучшим образом выполняли в сложившейся экологической обстановке возложенные на них функции. Достигается это за счет перераспределения ассимилянтов, отражаясь на скорости роста ствола в вы-

соту и толщину. Величина пропорций между высотой дерева и диаметром или площадью сечения ствола, исходя из этой концепции, является хорошим диагностическим признаком состояния его жизнеспособности и рангового положения в ценопопуляции [10, 11, 31]. Чем больше величина отношения H/D и H/G , тем больше прирост в высоту преобладает над приростом в толщину и тем большая часть питательных веществ из имеющихся ресурсов направляется деревом на образование верхушечного побега. Деревья разных классов, как это видно на представленном графике, четко различаются между собой в любом возрасте по величине пропорции H/G , которая, однако, отражает не причину, а следствие процесса их дифференциации.

Величина отпада деревьев в ценопопуляциях изменяется в градиенте их возраста, как показали исследования, не монотонно, а весьма значительно флуктуирует во времени (рис. 37), что во многом связано с деятельностью насекомых-ксилофагов. Так, на ППП 30а и 30б за 10 лет с 1981 по 1991 годы, когда отмечалась вспышка массового размножения сосновой вершинной смолевки [4-7, 9, 14], отпало в общей сложности 184 дерева, а в последующие 25 лет – только 69. На ППП 31 и 66-1-95 различия были еще более значительными: на первой из них за время размножения смолевки образовалось 88 %, а на второй даже 99 % общего количества деревьев, отмерших за 35 лет развития древостоя.

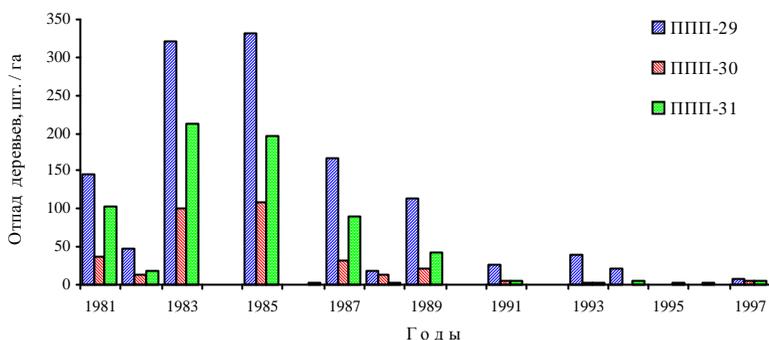


Рис. 37. Динамика отпада деревьев в сосняках брусничниковых

Чем больше отмирало деревьев в ценопопуляциях под действием смолевки, тем меньше была величина их отпада и выше прирост в последующий период. Вершинная смолевка, таким образом, явилась мощным регулятором развития ценопопуляций деревьев. Её роль можно сравнить с деятельностью лесоводов, проводящих в насаждениях рубки

ухода по низовому методу. Быстрое восстановление производительности древостоев после массового размножения смолевки свидетельствует о высокой сбалансированности и полезности их взаимоотношений. Еще более изменчивой и трудно прогнозируемой величиной является, как показывает анализ представленного выше материала, текущий прирост деревьев, который зависит в основном от генотипической структуры ценопопуляций, состоящей из особей, по-разному реагирующих на изменение условий среды.

Заключение

Исследования показали, что рост каждого дерева в ценопопуляции происходит сугубо специфично и подобен в определенной степени броуновскому движению частиц, поскольку зависит от многих факторов, на которые все особи реагируют по-разному. Развитие каждой ценопопуляции деревьев также сугубо специфично. Чем ниже ранг биологической системы, тем выше уровень неопределенности её развития.

Общие закономерности структурной организации и развития древостоев и лесных биогеоценозов в целом можно выявить только на основе изучения некоторой их совокупности, когда начинает действовать так называемый закон больших чисел. Для этой цели, как нами было установлено, лучше всего использовать материалы лесоустройства и массовой таксации насаждений. Значения всех таксационных параметров древостоев изменяются как с их возрастом, так и в градиенте средней высоты деревьев, что с очень высокой точностью описывают определенные уравнения регрессии. Полнота и производительность сосновых древостоев, которые являются саморегулирующимися системами, быстро восстанавливается после различного рода нарушений за счет увеличения прироста деревьев. Чем больше отмирает или удаляется деревьев в ценопопуляциях, тем меньше величина их отпада и выше прирост в последующий период.

Одной из причин отпада деревьев является деятельность насекомых-ксилофагов, наибольшую активность среди которых проявляет сосновая вершинная смолевка, способная к периодическим массовым размножениям. Она, как и все насекомые-ксилофаги, является мощным регулятором развития ценопопуляций деревьев, и ее роль можно сравнить с деятельностью лесоводов, проводящих в насаждениях рубки ухода по низовому методу. Быстрое восстановление производительности древостоев после массового размножения насекомых-ксилофагов свидетельствует о высокой сбалансированности и полезности их взаимоотношений.

Дифференциация деревьев по их размерам начинается в ценопопуляциях очень рано и продолжается до глубокой старости. В большинстве древостоев преобладают деревья III класса Крафта. Доля господствующих и лидирующих деревьев по числу стволов невелика, однако по площади сечения стволов составляет в среднем около 50 %, достигая в ряде случаев даже 80 %. Доля деревьев IV-V классов, не имеющих особых перспектив развития, составляет в среднем по числу стволов 31,6 %, а по площади сечения всего лишь 12,3-15,9 %. Влияние возраста и густоты древостоев на характер их ранговой структуры практически не проявляется. Только при крайне низкой их густоте резко увеличивается доля деревьев III класса, что указывает на снижение интенсивности процесса дифференциации особей.

Ранговое положение деревьев в ценопопуляциях не остается стабильным в течение их жизни, изменяясь по мере роста в ту или иную сторону, однако из числа деревьев IV-V классов в основной полог древостоя со временем переходит не более 20 % особей, а из высших классов в низшие – только 6 %. Особенно неустойчиво положение деревьев III класса, половина из которых понижают со временем свой ранг. Средний диаметр деревьев каждого класса Крафта очень тесно связан со средним диаметром всего древостоя, что аппроксимирует уравнение $d_k = a \cdot D^b$, опираясь на которое, можно провести оценку ранговой структуры ценопопуляций не только по материалам фактического учета, но также по данным таксационных описаний насаждений. Причины изменения рангового положения деревьев могут быть самыми разными и остаются пока до конца не выявленными. Одной из них является разная скорость старения особей, которую можно отобразить математически через скорость изменения с возрастом диаметра дерева. Старение дерева проявляется не только в снижении годичного прироста, скорости очищения ствола от сучьев и уменьшении водопроводящей зоны заболони, но и в сокращении числа живых ветвей и ускорении ядрообразования.

Деревья, которые также являются высокоорганизованными саморегулирующимися системами, в процессе своего роста приспособляются к условиям среды, изменяя размеры своих органов таким образом, чтобы они наилучшим образом выполняли в сложившейся экологической обстановке возложенные на них функции. Достигается это за счет сбалансированности системы их водного транспорта и перераспределения ассимилянтов, отражаясь на скорости роста ствола в высоту и толщину. Недостаточная влагообеспеченность кроны во время засухи вызывает снижение эффективности работы ассимиляционного аппарата и, как следствие, снижение прироста ствола, корней и хвои из-за недостат-

ка продуктов фотосинтеза. Улучшение же влагообеспеченности кроны приводит к последующему увеличению прироста всех органов дерева.

Библиографический список

1. Алексеев, И. А. Использование годичного отпада как метода оценки и прогноза санитарного состояния при лесопатологическом мониторинге / И.А. Алексеев // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: тез. докл. 1-й Всесоюзн. конф. – Петрозаводск: Карельский НИЦ АН СССР, 1991. – С. 3-4.
2. Барнишкис, Е. К. Выживание деревьев при естественном изреживании в сосновых насаждениях / Е.К. Барнишкис // Лесоведение. – 1972. – № 5. – С. 33-41.
3. Вомперский, С. Э. Связь площади поперечного сечения заболони с массой хвои сосны обыкновенной / С.Э. Вомперский, А.И. Иванов // Лесоведение. – 1984. – № 3. – С. 60-65.
4. Демаков, Ю. П. Сосновая вершинная смолевка в лесах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков // Лесное хозяйство. – 1996. – № 2. – С. 47-49.
5. Демаков, Ю. П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику отпада в сосновых насаждениях / Ю.П. Демаков // Лесоведение. – 1994. – № 4. – С. 54-60.
6. Демаков, Ю. П. Изреживание леса как циклический процесс / Ю.П. Демаков // Циклы природы и общества: материалы IV Международ. конф. – Ставрополь, 1996. Ч. 1. – С. 344-345.
7. Демаков, Ю. П. Природная ритмика древесного отпада и насекомые-ксилофаги в сосняках брусничниковых Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков // Лесное хозяйство Поволжья. Вып. 2. – Саратов: Саратовская государственная с.-х. академия, 1996. – С. 72-77.
8. Демаков, Ю. П. Структура древесного отпада в сосновых лесах Республики Марий Эл и прогнозирование его величины / Ю.П. Демаков // Экология и леса Поволжья. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. – С. 157-161.
9. Демаков, Ю. П. Влияние насекомых-ксилофагов на древесный отпад / Ю.П. Демаков // Лесное хозяйство. – 2000. – № 3. – С. 52-54.
10. Демаков, Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. – 415 с.
11. Демаков, Ю. П. Защита растений. Жизнеспособность и жизнестойкость древесных растений / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. – 74 с.
12. Демаков, Ю. П. Итоги многолетних наблюдений за дифференциацией деревьев на стационарных объектах ТатЛЮС в сосняках Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков, И.А. Козлова // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона. – Казань: ТатЛЮС, 2004. – С. 109-115.
13. Демаков, Ю. П. Особенности процесса дифференциации деревьев по диаметру в культуре сосны / Ю.П. Демаков, В.И. Пчелин, Е.И. Патрикеев // Со-

временные проблемы теории и практики лесного хозяйства. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – С. 108-112.

14. Демаков, Ю. П. Сосновая вершинная смолевка: биология, экология и роль в лесных экосистемах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. – С. 274-344.

15. Демаков, Ю. П. Сосняки сфагновые Марийского Полесья: структура, рост и продуктивность / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, С.М. Швецов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2012. – 276 с.

16. Демаков, Ю. П. Динамика радиального прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых заповедника «Большая Кокшага» / Ю.П. Демаков // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: ПГТУ, 2013. – С. 143-162.

17. Демаков, Ю. П. Эколого-ресурсный потенциал древостоев лесообразующих пород Среднего Поволжья / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.Л. Черных // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2014. – № 4 – С. 5-20.

18. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.Л. Черных, Л.В. Черных // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 2 – С. 19-36.

19. Демаков, Ю. П. Закономерности динамики прироста деревьев сосны в различных типах леса заповедника / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, М.Г. Сафин // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: ПГТУ, 2015. – С. 101-138.

20. Закономерности развития древостоя в культурах сосны обыкновенной разной исходной густоты / Ю.П. Демаков, Т.В. Нуреева, А.С. Пуряев, А.А. Рыжков // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2016. – № 4. – С. 19-33.

21. Демаков, Ю. П. Экономический подход к выбору целевой древесной породы для лесовыращивания в Предкамье Республики Татарстан / Ю.П. Демаков, А.С. Пуряев, Т. Ф. Мифтахов // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – 2016. – № 6. – С. 49-56.

22. Дударев, А. Д. Итоги 30-летних лесоводственно-таксационных наблюдений на постоянных пробных площадях в Брянском опытном лесничестве / А.Д. Дударев // Науч. тр. Воронежского лесотехнического ин-та. – Воронеж, 1956. Т. XV. – С. 121-128.

23. Зейде, Б. Б. О математической природе процесса старения деревьев / Б.Б. Зейде // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. – Каунас: АН Литовской ССР, 1972. – С. 169-174.

24. Иванов, А. И. Площадь сечения заболони и площадь зоны транзита влаги в ней у сосны обыкновенной / А.И. Иванов, А.И. Дубинин // Лесоведение. – 1992. – № 5. – С. 28-37.

25. Кайбияйнен, Л. К. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме / Л.К. Кайбияйнен, П. Хари // Лесоведение. – 1985. – № 5. – С. 23-28.
26. Кайбияйнен, Л. К. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои / Л.К. Кайбияйнен, П. Хари, Т.А. Сазонова, А. Мякеля // Лесоведение. – 1986. – № 1. – С. 31-37.
27. Кайбияйнен, Л. К. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. IV. Общие характеристики водного режима в разных экологических условиях / Л.К. Кайбияйнен // Лесоведение. – 1986. – № 4. – С. 70-75.
28. Карманова, И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений / И.В. Карманова. – М: Наука, 1976. – 223 с.
29. Катаев, О. А. Динамика естественного отпада в древостоях ели / О.А. Катаев // Лесоведение. – 1980. – № 6. – С. 33-40.
30. Катаев, О. А. Экологический мониторинг популяций стволовых насекомых как основа оценки их воздействия на лесные экосистемы / О.А. Катаев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоздат, 1982. Т. 5. – С. 49-64.
31. Ключюс, А. Метод выделения гомогенных групп деревьев для изучения и прогноза вероятности их отпада / А. Ключюс // Мониторинг лесных экосистем. – Каунас: ЛитСХА, 1986. – С. 325-327.
32. Комин, Г. Е. Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое / Г.Е. Комин // Труды ин-та экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. – Екатеринбург: УФ АН СССР, 1970. Вып. 67. – С. 252-262.
33. Кузьмичев, В. В. Закономерности роста древостоев / В.В. Кузьмичев. – Новосибирск: Наука, 1977. – 160 с.
34. Маслаков, Е. Л. Формирование сосновых молодняков / Е.Л. Маслаков. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 168 с.
35. Сосна степных и лесостепных боров Сибири / Л.И. Милютин, Т.Н. Новикова, В.В. Тараканов, И.В. Тихонова. – Новосибирск: Гео, 2013. – 128 с.
36. Морозов, Г. Ф. Учение о лесе. 5-е изд. / Г.Ф. Морозов. – М.-Л.: ГИЗ, 1930. – 440 с.
37. Основы лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачева, Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. – 574 с.
38. Полошкин, Ю. В. Изменчивость радиального прироста древостоев как источник информации для прогнозирования динамики экосистем / Ю.В. Полошкин // Проблемы прогностических исследований природных явлений. – Новосибирск: Наука, 1979. – С. 154-167.
39. Романовский, М. Г. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам / М.Г. Романовский. – М.: Наука, 1994. – 96 с.
40. Романовский, М. Г. Система вида у древесных растений / М.Г. Романовский, Р.В. Щекалева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 212 с.
41. Романовский, М. Г. Продукционный бюджет кроны дерева: гиганты и карлики в древостое / М.Г. Романовский, Р.В. Щекалева // Лесоведение. – 2016. – № 6. – С. 438-444.

42. Санников, С. Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 248 с.
43. Тихонова, И. В. Карликовые сосны Ширинской лесостепи / И.В. Тихонова / Лесоведение. – 2013. – № 2. – С. 22-30.
44. Ткаченко, М. Е. Общее лесоводство / М.Е. Ткаченко. – Л.: Гослестехиздат, 1939. – 746 с.
45. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема / П. Хари, Л.К. Кайбияйнен, Т.А. Сазонова, А. Мякеля // Лесоведение. – 1985. – № 5. – С. 74-76.
46. Хильми, Г. Ф. Теоретическая биогеофизика леса / Г.Ф. Хильми. – М.: АН СССР, 1957. – 206 с.
47. Четвериков, А. Н. Моделирование изреживания древостоев. 1. Плотность одновозрастных однородных древостоев как функция возраста, ее связь с индивидуальными размерами деревьев / А.Н. Четвериков. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988 (препринт). – 26 с.
48. Четвериков, А. Н. Моделирование изреживания древостоев. 2. Описание изреживания в моделях лесных ценозов / А.Н. Четвериков. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988 (препринт). – 24 с.

DYNAMICS OF PINE STANDS CONDITION AT PERMANENT SAMPLES

Yu. P. Demakov, A. V. Isaev

Keywords: *Pinus sylvestris*; stand; productivity; structure; dynamics; permanent samples.

Results of long-term observation (1981-2016 years) over condition and productivity of stands at 20 permanent samples, established in pine forest of different age, origin, and forest type, are offered. The mathematical equations, reflecting changes of all the parameters of stands in the gradient of their age and mean height are given. It is demonstrated that density and productivity of pine stands is quickly restored after various kind of trouble due to increase of increment. The volume of increment of trees is very changeable and it is hard to predict as it mainly depends on a genotypic structure of a cenopopulation consisting of the trees which show different reaction on the changes of environment conditions.

УДК 630*263:502.1

РАЗВИТИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ В ПОЙМЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ БОЛЬШАЯ КОКШАГА

А. В. Исаев, Ю. П. Демаков

Приведены результаты анализа многолетних (1995-2015 гг.) наблюдений за развитием пойменных фитоценозов. Установлено, что ценопопуляция липы укрепляет ведущую позицию в древостое за счет низкой величины отпада стволов и пополнения молодым поколением. Ценопопуляции дуба и ели сдают свои позиции в древостое, так как не обеспечены естественным возобновлением и имеют высокий отпад, особенно усилившийся у ели после засухи 2010 года. Отпад у деревьев дуба, ели и вяза идет по смешанному типу, а у липы – преимущественно за счет отставших в росте особей. Установлена тесная связь между высотой и диаметром у деревьев липы и ели. Показано, что доля текущего прироста деревьев в высоту обратно пропорциональна первоначальной площади сечения их ствола и первоначальной высоте, доля же текущего прироста в толщину от этих параметров существенно не зависит. Пойменные фитоценозы имеют хорошо развитый ярус из подросточных пород, наибольшее видовое разнообразие которого отмечено в ельнике с дубом черемухово-липовом. Наиболее высокую встречаемость имеют черемуха и калина. За 20 лет наблюдений число подросточных пород в биотопах несколько сократилось. Разнообразие живого напочвенного покрова за период с 1995 по 2013 гг. существенно не изменилось, однако произошла смена рангового положения некоторых видов.

Ключевые слова: пойменные леса; фитоценозы; динамика и тенденции роста; сукцессии.

Введение

Вопросам познания временной динамики растительности всегда уделялось большое внимание со стороны лесоводов и геоботаников, поскольку их понимание помогает решить проблему прогнозирования процессов и явлений, происходящих в древостоях, а следовательно, позволит своевременно принимать решения в управлении ведением лесного хозяйства, т.е. имеет практический интерес. Несмотря на значимость такого рода исследований, они нечасто используются в практике биогеоценологии, поскольку сопряжены с трудностями, одной из которых является значительный срок времени, необходимый для проведения наблюдений, включающий не одно десятилетие. Решением данной проблемы могут стать стационарные площади на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), где могут вестись наблюдения на всем протяжении существования ООПТ [6, 24].

Цель работы – выявление закономерностей естественной динамики состава и производительности фитоценозов в пойменных лесах, произрастающих в условиях заповедного режима.

Материал и методы исследования

В условиях центральной части поймы реки Большая Кокшага на территории заповедника «Большая Кокшага» в 1995 году сотрудниками заповедника Ю.П. Демаковым и А.В. Полевщиковым были заложены три постоянные пробные площади (ППП), согласно ОСТ 56-69-83 [29]. Каждому дереву присвоен индивидуальный номер, детально описаны их основные параметры, на основе которых дана таксационная характеристика древостоев (табл. 1). Каждые пять лет проводилось измерение длины окружности стволов с погрешностью $\pm 0,5$ мм, а также учет подраста, подлеска на 28 площадках размером по 10 м^2 и живого напочвенного покрова (ЖНП) на 20 площадках по 1 м^2 . В 2015 году на ППП дополнительно проведен замер высоты деревьев каждой породы у 5-30 экз., в зависимости от участия в сложении полога. Таксационная характеристика древостоя по состоянию на 2015 г. приведена в табл. 2.

ППП-1, площадью 0,34 га, заложена на гриве в ельнике с дубом черемухово-липовом. Рельеф ровный. Почва аллювиальная дерновая слоистая поверхностно-оглеенная на мелкослоистых песчаных отложениях. Средняя продолжительность затопления 16 дней.

ППП-2, площадью 0,32 га, заложена на выровненном участке в липняке с дубом крапивном. Рельеф ровный. Почва аллювиальная луговая поверхностно-оглеенная на слоистых глинисто-песчаных отложениях. Средняя продолжительность затопления 28 дней.

ППП-3, площадью 0,21 га, заложена на выровненном участке в липняке крапиво-страусниковом. Рельеф ровный. Почва аллювиальная луговая поверхностно-оглеенная. Средняя продолжительность затопления 26 дней.

Обработка полученных данных проведена с использованием прикладных программ Excel и Statistica, позволивших проанализировать динамику состава и производительности древостоев, а также оценить наличие связей между некоторыми таксационными показателями.

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев на ППП в момент их закладки

Элемент древостоя	Средний возраст, лет	Нср., м	Д ср., см	Густота, экз./га	Полнота		Запас, м ³ /га
					абсолют., м ² /га	относит., м ³ /га	
ППП-1, состав по числу деревьев - 50Е40Лп6Д3Вз1Б+Пх, по запасу - 63Е20Д12Лп4Б1Пх							
1 ярус: ель	93	23,1	28,9	297	19,44	0,54	211
1 ярус: дуб	120	26,5	46,6	32	5,52	0,16	68
1 ярус: береза	-	24,5	39,6	9	1,09	0,04	12
1 ярус: пихта	79	26,0	34,8	3	0,30	0,01	5
2 ярус: липа	50	15,8	16,8	235	5,19	0,17	40
3 ярус: вяз	38	10,9	39,6	15	0,17	0,01	1
В целом	-	23,0	-	591	31,71	0,93	337

Окончание табл. 1

Элемент древостоя	Средний возраст, лет	Нср., м	Д ср., см	Густота, экз./га	Полнота		Запас, м ³ /га
					абсолют., м ² /га	относит.	
ППП-2, состав по числу деревьев - 78Лп10Вз8Д3Е1Б, по запасу - 61Лп36Д2Е1В3Б							
1 ярус: дуб	140	28,0	53,2	50	11,10	0,31	138
1 ярус: липа	96	23,7	34,1	194	17,17	0,39	186
2 ярус: ель	75	19,0	23,7	22	0,96	0,03	9
3 ярус: липа	43	15,3	15,0	331	5,97	0,20	42
3 ярус: вяз	47	11,0	12,4	66	0,79	0,04	5
3 ярус: береза	-	12,7	13,9	9	0,14	0,01	1
В целом	-	23,9	-	672	36,13	0,98	381
ППП-3, состав по числу деревьев - 91Лп6Ос2Д1Вз, по запасу - 91Лп5Ос2Д2Вз							
1 ярус: осина	47	25,0	35,6	48	4,74	0,13	52
1 ярус: дуб	160	22,1	54,9	14	3,38	0,11	34
1 ярус: липа	46	20,3	21,3	781	27,39	0,73	253
2 ярус: вяз	-	10,7	9,5	14	0,10	0,01	1
В целом	-	21,2	-	857	35,61	0,98	340

Таблица 2

Таксационная характеристика древостоев в 2015 году

Элемент древостоя	Средний возраст, лет	Нср., м	Д ср., см	Густота, экз./га	Полнота		Запас, м ³ /га
					абсолют., м ² /га	относит.	
1	2	3	4	5	6	7	8
ППП-1, состав по числу деревьев – 50Лп41Е6Д3Вз, по запасу - 58Е22Лп19Д1В							
1 ярус: ель	113	27,6	39,5	109	13,32	0,33	170
1 ярус: дуб	140	29,0	51,3	24	4,86	0,13	63
1 ярус: липа	70	22,8	28,8	88	5,76	0,14	57
2 ярус: липа	-	17,4	13,5	209	1,96	0,05	12
2 ярус: ель	75	20,8	22,2	44	1,72	0,05	17
2 ярус: вяз	58	16,8	17,0	12	0,26	0,01	2
В целом	-	-	-	486	27,88	0,71	321
ППП-2, состав по числу деревьев - 82Лп11Вз4Д3Е, по запасу - 80Лп16Д2Е2Вз							
1 ярус: дуб	160	30,5	56,5	22	5,48	0,15	74
1 ярус: липа	116	26,8	38,0	200	22,64	0,47	274
1 ярус: ель	95	26,0	36,0	9	0,95	0,02	12
2 ярус: ель	-	11,7	14,2	9	0,15	0,01	1
2 ярус: липа	63	20,0	19,2	375	7,97	0,20	68
2 ярус: вяз	67	15,6	15,2	59	1,08	0,04	8
В целом	-	-	-	674	38,27	0,89	437
ППП-3, состав по числу деревьев - 91Лп6Ос2В1Д, по запасу - 77Лп19Ос4Д ед. В							
1 ярус: осина	67	30,5	47,1	43	7,47	0,18	97
1 ярус: дуб	180	26,5	66,8	5	1,67	0,05	20
1 ярус: липа	66	25,4	34,5	276	25,87	0,56	296
2 ярус: липа	-	18,4	17,0	386	8,04	0,22	66
2 ярус: вяз	-	13,8	12,5	14	0,35	0,01	1
В целом	-	-	-	724	43,40	1,02	480

Ранее нами уже была проделана работа по изучению динамики пойменных древостоев на этих же пробных площадях, но результаты ее приведены только по 2010 год, не проведен и замер высот древостоев, что не позволило составить современную таксационную характеристику. Настоящая работа дополняет полученные ранее данные по высоте, динамике отпада и накоплению фитомассы древостоями, а также естественному возобновлению.

Обсуждение результатов исследования

За 20 лет наблюдений в строении древостоев произошли довольно значимые изменения, выразившиеся в трансформации таксационных показателей. Липа как одна из основных лесообразующих пород в условиях поймы по числу стволов по-прежнему занимает лидирующее положение, за период наблюдений густота ее снизилась только на ППП-3, тогда как абсолютная полнота и запас на всех исследованных объектах выросли в основном за счет увеличения размеров живых деревьев (рис. 1). Количество деревьев ели на ППП-1, где она занимала лидирующее положение по составу и запасу, сократилась почти в три раза с 297 до 109 экз./га (рис. 2), что, как будет показано ниже, связано с сильной засухой 2010 года, после которой пошло массовое ее усыхание, продолжающееся и поныне. Столь значительное сокращение густоты, несмотря на естественный прирост оставшихся деревьев, повлекло за собой снижение абсолютной полноты и запаса. В результате этого доля участия ели на ППП 1 снизилась и на первое место по числу стволов вышла липа. Количество деревьев дуба (и без того достаточно низкое) сократилось на всех пробных площадях более чем в два раза и в настоящее время не превышает 24 экз./га (ППП-2).

За учетный период произошло и пополнение древостоя новым поколением. По числу деревьев, вошедших в древостой, на всех ППП лидирует липа, несколько уступает ей вяз (рис. 3). Новое поколение дуба отмечено только на ППП-2 в количестве 19 экз./га. Осина и ель за 20 лет не смогли сформировать нового поколения, которое присутствует только в подросте.

Оценка динамики прироста, проведенная по пятилетиям, показала, что у деревьев различных пород она протекает сугубо специфично. У липы в целом как по площади сечения стволов, так и по диаметру с 1995 по 2005 гг. происходило увеличение прироста, а с 2005 года он стал снижаться (табл. 3). Следует обратить внимание на очень высокие ко-

эффиценты вариации (84-111%), показывающие на специфичность данного процесса у различных деревьев, что говорит о различном потенциале их роста, обусловленном условиями окружающей среды. Размах между максимальными и минимальными значениями очень велик, деревья в течение пяти лет могут иметь либо высокие значения прироста – до 5,89 см в диаметре, либо он у них может полностью отсутствовать. Одним из факторов снижения прироста деревьев в толщину с возрастом может служить то, что основная масса питательных веществ ежегодно тратится на образование ассимиляционного аппарата, в котором они больше всего нуждаются в это время, а не на образование стволовой древесины [23].

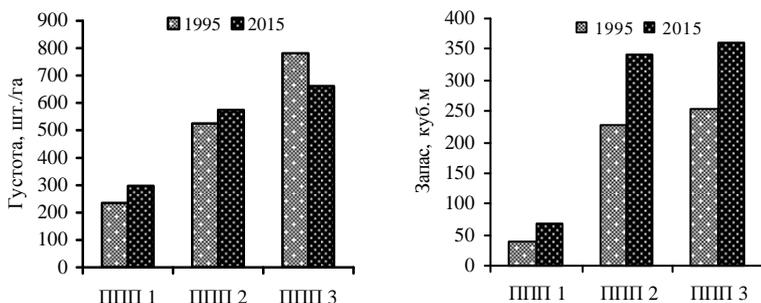


Рис. 1. Динамика густоты (слева) и запаса (справа) деревьев липы на ППП за 20 лет

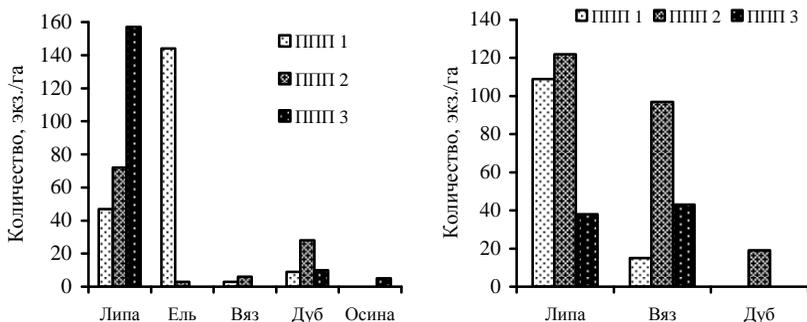


Рис. 2. Отпад деревьев на ППП

Рис. 3. Численность деревьев нового поколения

Таблица 3

Динамика прироста деревьев различных пород по сумме площадей сечения и по диаметру

Статистический показатель	Средние значения прироста по сумме площадей сечения за период, см ²				Средние значения прироста по диаметру за пятилетний период, см			
	1995-2000	2000-2005	2005-2010	2010-2015	1995-2000	2000-2005	2005-2010	2010-2015
Деревья липы, 336 экз.								
M _x	47,24	51,64	43,21	30,90	1,3	1,3	1,0	0,7
max	253,67	193,37	511,58	167,41	4,1	3,9	5,9	3,0
min	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,03	0,0	0,0
S _x	39,93	44,01	48,32	31,02	0,69	0,77	0,73	0,58
m _x	2,18	2,40	2,64	1,69	0,04	0,04	0,04	0,03
V	84,5	85,2	111,8	100,4	53,2	58,2	73,7	81,6
Деревья ели, 58 экз.								
M _x	64,68	79,94	89,95	68,15	1,4	1,6	1,7	1,2
max	179,85	323,80	317,10	286,48	3,18	4,14	4,46	3,82
min	6,27	6,05	5,39	2,17	0,19	0,32	0,16	0,06
S _x	42,24	61,52	71,39	56,57	0,62	0,81	0,89	0,73
m _x	5,55	8,08	9,37	7,43	0,08	0,11	0,12	0,10
V	65,3	77,0	79,4	83,0	44,8	50,9	53,2	60,5
Деревья дуба, 16 экз.								
M _x	98,13	95,61	141,75	127,27	1,3	1,2	1,7	1,5
max	167,41	188,12	312,98	265,79	1,75	1,9	3,2	3,2
min	37,27	23,60	0,00	39,87	0,73	0,4	0,0	0,8
S _x	38,65	44,20	90,98	67,11	0,33	0,46	0,92	0,67
m _x	9,66	11,05	22,74	16,78	0,08	0,11	0,23	0,17
V	39,4	46,2	64,2	52,7	25,9	38,1	54,2	44,3
Деревья вяза, 26 экз.								
M _x	18,5	13,5	24,0	20,6	1,0	0,7	1,0	0,8
max	54,4	43,8	129,2	99,6	1,7	2,1	4,5	2,9
min	4,5	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
S _x	11,69	12,36	27,03	26,55	0,40	0,52	0,87	0,75
m _x	2,29	2,42	5,30	5,21	0,08	0,10	0,17	0,15
V	63,1	91,8	112,7	128,7	39,3	77,7	83,8	95,9
Деревья осины, 8 экз.								
M _x	243,20	224,00	248,38	204,74	4,2	3,5	3,5	2,7
max	454,07	394,57	481,28	436,72	5,7	4,7	5,1	4,5
min	100,92	126,46	125,33	98,54	2,48	2,5	2,2	1,6
S _x	127,94	105,16	129,28	124,38	1,30	0,84	0,96	0,97
m _x	40,46	33,25	40,88	39,33	0,41	0,28	0,32	0,31
V	52,6	46,9	52,0	60,7	31,0	24,0	27,5	36,4

Примечание: здесь и далее M_x – среднее, max, min – максимальное и минимальное значения признака, S_x – стандартное отклонение, m_x – ошибка среднего, V – коэффициент вариации.

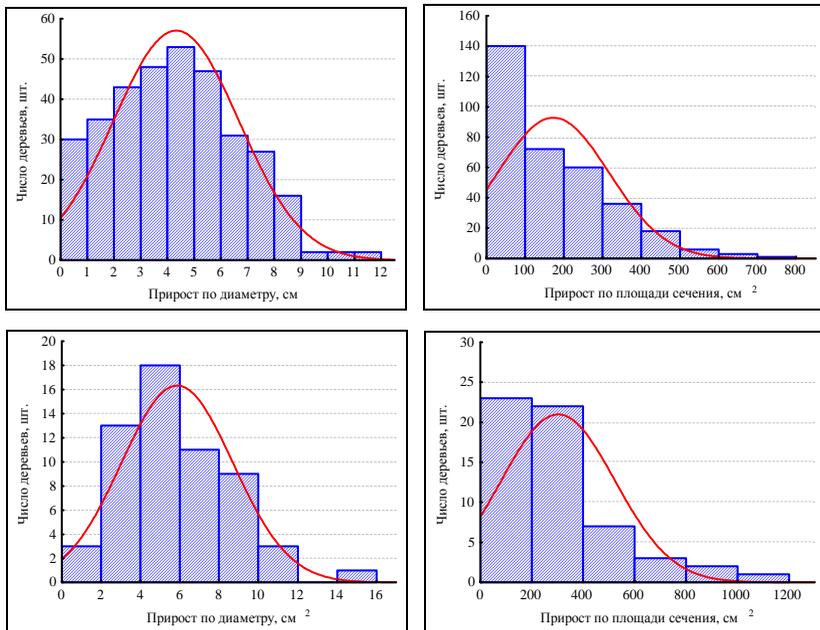


Рис. 4. Характер распределения числа деревьев липы (вверху) и ели на ППП по их приросту за 1995-2015 гг.

У деревьев ели до 2010 года наблюдается четкая тенденция к наращиванию прироста по сумме площадей сечения и соответственно по диаметру ствола. В этот период максимальные значения прироста по диаметру достигали 4,46 см, что несколько меньше, чем у липы. Несмотря на общую тенденцию увеличения размеров, у некоторых деревьев наращивание происходило достаточно медленно, минимальные размеры достигали лишь 0,16 см. После 2010 года прирост достаточно резко снизился и составил в среднем 1,2 см по диаметру, что мы связываем с сильной засухой и последующим заселением их насекомыми-ксилофагами, такими как короед типограф, хвойный древесинник, большой хвойный черный усач. В результате, как было отмечено выше, почти 50% деревьев ели ушло в отпад. Однако некоторые деревья смогли перенести жесткие условия 2010 года, а также выстояли против ксилофагов и продолжили свой рост, который по диаметру составил до 3,82 см. По нашим данным [9] установлено, что популяции ели неоднородны по характеру роста: имеются особи с различной реакцией на изменения факторов среды, это позволяет ценозу не только поддерживать высокую

стабильность в широком диапазоне климатических условий, но и снизить напряженность конкурентных отношений. Дальнейшие наблюдения позволят установить судьбу деревьев ели в фитоценозе и выявить формы, устойчивые к засухе.

У деревьев дуба не наблюдается какой-либо отчетливой тенденции в динамике прироста, но в целом он постепенно возрастает. Дуб, по сравнению с деревьями липы, ели и осины, отличается медленным ростом, поэтому максимальные и средние значения прироста по диаметру уступают этим породам и составляют не более 3,2 и 1,7 см соответственно. Следует отметить и почти полное отсутствие деревьев с нулевым приростом, что может свидетельствовать о достаточно благоприятных условиях роста и способности переносить неблагоприятные факторы среды. Высокие коэффициенты вариации свидетельствуют о существенном различии между собой деревьев по характеру динамики прироста, что было установлено нами ранее [12], у некоторых деревьев возрастной тренд отсутствует, у других с возрастом либо убывает, либо возрастает.

Деревья вяза, занимая подчиненное положение в древостое, т.е. находясь под его пологом, также не имеют четкой тенденции ни к увеличению, ни к снижению прироста и отличаются самыми низкими средними его значениями. Многие деревья вообще могут не увеличивать своих размеров на протяжении 15 лет. Вызвано это повсеместным поражением деревьев вяза бактериальной водянойкой. Тем не менее, при благоприятных условиях, связанных со снижением конкуренции за свет и питательные вещества, вяз может показать существенное увеличение прироста до 4,5 см, что свидетельствует о скрытом потенциале данной породы.

Осина как одна из самых быстрорастущих пород в лесной зоне отличается высокими значениями максимального и минимального прироста. Однако средние его величины имеют тенденцию к постепенному снижению, что можно объяснить физиологическим старением деревьев (67 лет) и пораженностью их фитопатогенами (осиновым ложным трутовиком).

Прирост в высоту у деревьев липы, дуба и ели за 20 лет изменяется в большом диапазоне, о чем свидетельствуют высокие значения коэффициентов вариации, только у осины он составляет не более 16%, поскольку эти деревья относятся к одному ярусу (табл. 4). Максимальная величина прироста отмечена у ели (10,5 м) и липы (9,1 м), наибольший средний прирост – у осины (5,8 м). Дуб в высоту растет очень медленно, что вполне объяснимо, учитывая его возраст. Нами на основе анализа обширного материала таксационных описаний установлено, что в условиях влажной сурамени средняя высота деревьев дуба вплотную при-

ближается к своему биологическому пределу, ограниченному условиями среды, уже в возрасте 140 лет и после чего практически не увеличивается [14].

Таблица 4
Изменчивость величины прироста деревьев различных пород в высоту

Древесная порода	Объем выборки	Значения показателя изменчивости прироста в высоту, м					
		M_x	max	min	S_x	m_x	V
Липа	62	4,0	9,1	0,8	1,87	0,24	47,1
Ель	23	3,6	10,5	0	2,42	0,51	67,4
Дуб	15	1,7	4,5	0	1,37	0,35	83,1
Осина	9	5,8	7,0	4,3	0,92	0,31	15,8

Чем же может быть обусловлена величина прироста по диаметру и высоте? Исследованиями установлено, что текущий прирост в толщину наиболее тесно связан с первоначальной площадью сечения ствола дерева, нежели с его диаметром (табл. 5). Данная зависимость хорошо аппроксимируется уравнением вида $Y = a \cdot D^b$, в котором значения его параметров сугубо специфичны для каждой древесной породы. Площадь сечения ствола дерева, а также его диаметр не оказывают влияния на долю текущего прироста (рис. 5).

На долю текущего прироста в высоту оказывает значительное влияние первоначальная высота дерева, с увеличением которой происходит достаточно сильное снижение прироста, что обусловлено снижением энергии роста, а также и тем, что со временем высота дерева достигает своего биологического предела (рис. 6). Установлено, что у липы и дуба в лесах Марийского Предволжья он наступает в возрасте 80-90 и 100 лет соответственно [14, 15]. Площадь сечения дерева на данную величину влияния не оказывает (рис. 7).

Таблица 5
Параметры уравнения, аппроксимирующего связь прироста деревьев разных пород с исходным диаметром их ствола

Параметры уравнения	Значения параметров уравнения $Y = a \cdot D^b$ для разных пород деревьев на ППП				
	Липа (n=336)	Осина (n=9)	Ель (n=58)	Дуб (n=16)	Вяз (n=26)
Прирост по диаметру ствола, см					
a	0,434	2,946	0,520	1,334	0,744
b	0,720	0,426	0,714	0,363	0,598
R ²	0,207	0,258	0,293	0,075	0,106
Прирост по площади сечения ствола, см ²					
a	1,087	9,833	1,264	3,075	1,904
b	0,834	0,655	0,838	0,661	0,767
R ²	0,544	0,701	0,655	0,491	0,383

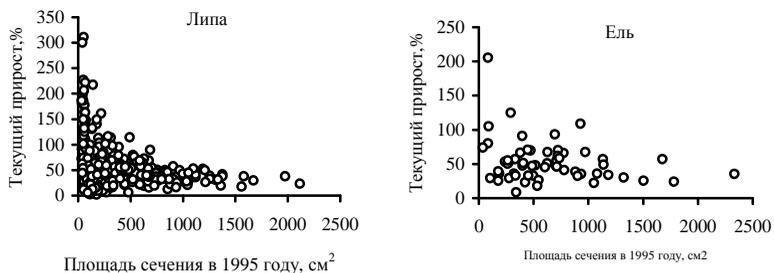


Рис. 5. Влияние площади сечения ствола дерева на долю текущего прироста по диаметру

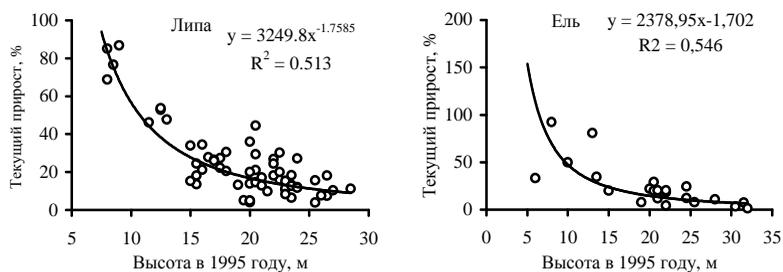


Рис. 6. Влияние высоты дерева на долю текущего прироста по высоте

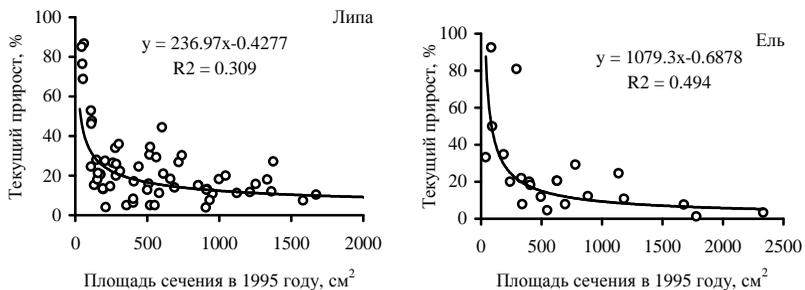


Рис. 7. Влияние площади сечения дерева на долю текущего прироста по высоте

Установлено, что доля текущего прироста по диаметру достаточно тесно связана с долей текущего прироста в высоту, причем у деревьев ели данная связь более тесная, чем у липы (табл. 6). Аппроксимируется она уравнением вида $Y = aX + b$. С возникновением благоприятных условий роста прирост в высоту деревьев резко увеличивается, что влечет за собой более активный прирост по диаметру.

Таблица 6

Параметры уравнения, аппроксимирующего связь доли текущего прироста по высоте разных пород с долей прироста по диаметру

Параметры уравнения	Значения параметров уравнения $Y = aX + b$ для разных пород деревьев на ППП			
	Липа (n=62)		Ель (n=22)	
	прирост по диаметру ствола, %	прирост по площади сечения ствола, %	прирост по диаметру ствола, %	прирост по площади сечения ствола, %
a	0,818	0,303	1,306	0,476
b	2,704	5,494	9,024	4,165
R ²	0,399	0,422	0,729	0,744

Приведенные выше данные по приросту деревьев свидетельствуют о разном потенциале их развития, который обусловлен действием различных факторов окружающей среды. Одним из таких важнейших факторов, стимулирующих прирост деревьев, является достаточное количество физиологически активной радиации (ФАР). В пойменных многоярусных высокосомкнутых фитоценозах недостаток ФАР является лимитирующим для роста и развития светолюбивых древесных пород [7]. Недостаток жизненного пространства биотопов, как установлено нами ранее, не оказывает влияния на прирост, поскольку оно освоено деревьями в основном довольно слабо [11]. Почвенные условия пробных площадей благоприятны для развития древостоев: они богаты гумусом, подвижными элементами питания и др. [21]. Установлено, что для самоподдержания популяции дуба необходимо наличие окон в пологе древостоя площадью от 1500 до 2500 м² [7]. Окна меньшего размера, хотя и не обеспечивают успешность естественного возобновления, тем не менее способствуют увеличению прироста деревьев. Поэтому мозаичность фитоценоза объясняет существенные различия в изменении диаметра и высоты у деревьев с одинаковыми таксационными показателями.

За 20 лет наблюдений доля отпада деревьев вяза и липы составила 10,3 и 17,5% соответственно, тогда как ели и дуба – почти половину от первоначального количества деревьев (табл. 7). Причем у деревьев ели отпад за период с 2011 по 2015 гг. составил 56% от суммарного, что связано с засухой 2010 года. Распределение отмерших деревьев липы по пятилетиям не имеет четкой тенденции ни к увеличению, ни к уменьшению. Стоит отметить, что на ППП 1 в результате вывала усохших деревьев ели увеличился и отпад деревьев липы. Известно, что липа обладает повышенной устойчивостью как в чистых, так и в смешанных фитоценозах, ее отпад в 96% случаев остается на уровне естественного изреживания леса [19].

Таблица 7

Динамика отпад деревьев по пятилетиям на ППП

Древесная порода	Отпад деревьев за период лет, экз./ППП				Всего, экз./%
	1995-2000	2001-2005	2006-2010	2011-2015	
Липа	16	22	17	19	72/17,5
Ель	6	10	6	28	50/46,3
Дуб	7	4	1	2	14/46,7
Вяз	0	1	0	2	3/10,3

Примечание: объем выборки для деревьев липы 412, ели – 108, дуба – 30, вяза – 29.

У деревьев липы отпад идет по смешанному типу, но преимущественно за счет деревьев низких ступеней толщины, что отмечено исследователями [8, 21 и др.]. У деревьев ели отпад до 2010 года происходил за счет экземпляров сильно угнетенных, отставших в росте (рис. 8). Однако после засухи 2010 года из-за ослабления и последующего массового заселения стволов энтомофитовредителями в отпад пошла дубья также и крупных ступеней толщины. У деревьев дуба и вяза отпад тоже идет по смешанному типу, а динамика его накопления не имеет четких тенденций с возрастом.

Древесные породы на пробных площадях характеризуются разнообразными вариантами распределения стволов по ступеням толщины, отражающими процессы их развития во времени. Для деревьев липы оно имеет вид гиперболы: количество деревьев от низших ступеней толщины к высшим постепенно снижается (см. рис. 8). Такая структура отражает три важнейшие условия существования древостоя: 1) непрерывность естественного возобновления; 2) постепенность смены поколений липы; 3) примерно одинаковый путь развития всех наличных и прошлых поколений. В основном такая ситуация характерна для ценопопуляций, находящихся в состоянии динамического равновесия [5]. По данным Т.Ю. Браславской [2, 3], в темнохвойных и широколиственных лесах заповедника только популяции липы и вяза способны к стабильному самоподдержанию, популяции других видов нестабильны из-за низкой численности и нарушений в демографической структуре. Основной причиной этого, по мнению автора, является предшествующее природопользование.

Ель, хотя она и относится к весьма теневыносливым породам, имеет крайне низкую активность семенного возобновления на ППП. Пополнение древостоя молодым поколением отсутствует, а распределение по ступеням толщины у деревьев ели приближается к нормальному. В результате этого ценопопуляция ели на данный момент времени постепенно теряет ведущую позицию как в древостое на ППП-1, так и в целом в пойме [21].

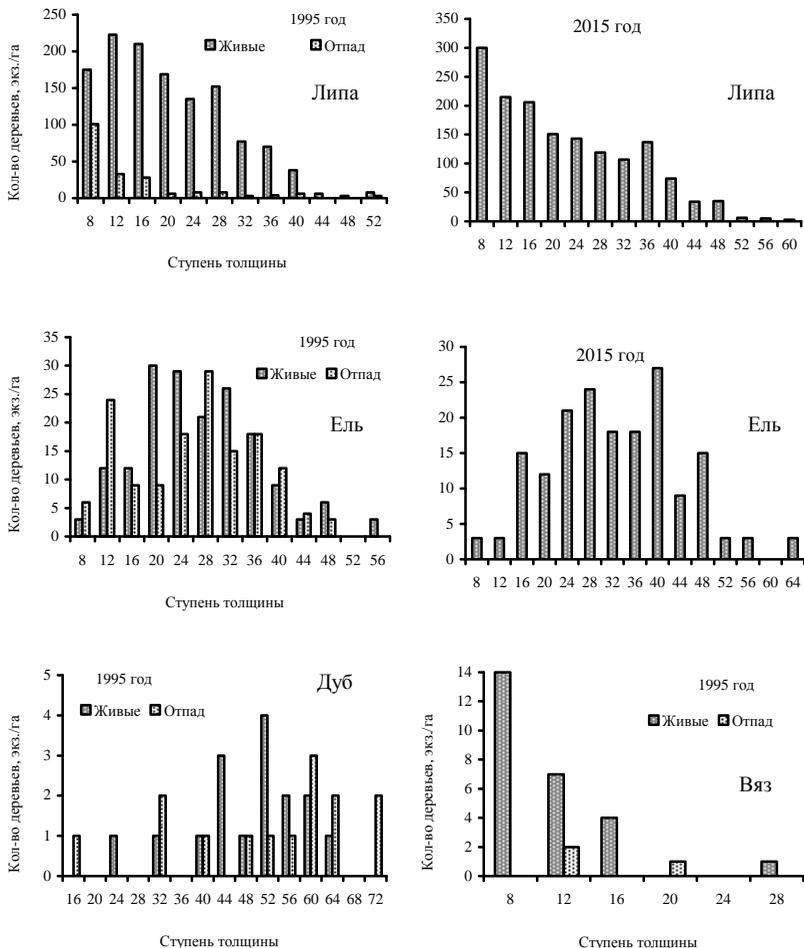


Рис. 8. Распределение деревьев липы, ели дуба и вяза, а также их отпада по ступеням толщины

Распределение деревьев дуба по ступеням толщины имеет четко выраженную правую асимметрию с доминированием крупномерных экземпляров, отсутствуют деревья определенных диаметров – структура насаждения нарушена. Подобная ситуация свойственна и для пойменных дубрав Прихоперья [20]. Процесс пополнения древостоя молодым поколением идет крайне медленно (см. рис. 2), в результате чего цено-

популяция дуба, так же как и ели, постепенно теряет ведущую позицию в древостое. В настоящее время многими учеными состояние пойменных дубрав оценивается как неудовлетворительное, отмечаются их усыхание и тенденция смены дубрав мягколиственными древостоями [20, 27, 28, 32, 35 и др.]. Нашими исследованиями на примере развития древостоев с участием дуба в лесах Марийского Предволжья установлено, что доля участия дуба наиболее сильно зависит от присутствия в них липы, которая постепенно вытесняет его, подавляя также развитие березы и осины [14]. Результаты многолетних опытов на стационарных объектах в Московской области показывают, что спутники липы – дуб, клен, береза – не выдерживают конкуренцию с ней и выпадают из древостоев [34], в неморальных ельниках с участием широколиственных пород происходит постепенное выпадение дуба, а позиции липы и ели являются прочными [25]. Однако, по мнению некоторых авторов дубравы р. Большая Кокшага представляют собой устойчивое климаксовое сообщество [18].

Суммируя данные по формированию прироста и накоплению отпада, можно в целом оценить направленность процессов развития древостоев. Для деревьев липы доля прироста за год значительно опережает долю отпада, а отношение общего отпада к приросту не превышает 31% (ППП-2). Это говорит о постепенном увеличении абсолютной полноты и укреплении ее позиций в фитоценозе (табл. 8). Однако, несмотря на положительную тенденцию увеличения площади сечения деревьев на всех ППП, доля прироста постепенно снижается, что согласуется с данными табл. 3. Это свидетельствует о приближении периода стагнации развития древостоя, вызванного его старением и напряженностью конкурентных отношений.

Для деревьев ели на протяжении до 2010 года доля прироста, так же как и у липы, значительно опережала отпад, то есть шел процесс увеличения абсолютной полноты (табл. 9). После 2010 года произошел резкий спад прироста, значительно сократилась и площадь сечения живых стволов, существенно увеличилась доля отпада деревьев. Ель, как известно, не относится к поймостойким породам [16] и произрастает на возвышенных ее сегментах (ППП-1), где способна формировать высокопродуктивные древостои. Однако периодически повторяющиеся засухи серьезно препятствуют ее экспансии. Тем не менее, высказывать опасение за судьбу древостоя, принимая во внимание только один размер отмирания деревьев, по мнению некоторых авторов, нельзя [22]. Вопрос о судьбе ели как на данном участке, так и в условиях поймы остается открытым и требует дальнейших стационарных наблюдений.

Таблица 8

Динамика развития деревьев липы на разных ППП

Показатель	Год учета					Всего	Общая доля отпада, %
	1995	2000	2005	2010	2015		
Липа ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый							
Площадь сечения живых стволов, см ²	17841,6	20099,7	22556	23844	24476,8	-	-
Отпад, см ²	-	183,3	176,4	925,2	1044,5	2329,4	26,0
Прирост, см ²	-	2441,5	2632,7	2213,2	1677,3	8964,7	
Доля отпада за год, %	-	1,0	0,9	4,1	4,4		
Доля прироста за год, %	-	13,7	13,1	9,8	7,0		
Липа ППП-2 липняк с дубом крапивный							
Площадь сечения живых стволов, см ²	73971,0	78808,7	85219,0	92034,8	95979,2	-	-
Отпад, см ²	-	3745,6	2788,0	1453,5	1893,2	9880,3	31,0
Прирост, см ²	-	8583,3	9198,3	8269,3	5837,5	31888,4	
Доля отпада за год, %	-	5,1	3,5	1,7	2,1		
Доля прироста за год, %	-	11,6	11,7	9,7	6,3		
Липа ППП-3 липняк крапиво-страусниковый							
Площадь сечения живых стволов, см ²	56577,3	61161,6	65914,8	68250,4	70862,7	-	-
Отпад, см ²	-	1639,3	1422,8	2097,9	517,5	5677,5	28,4
Прирост, см ²	-	6223,5	6176,0	4433,5	3129,8	19962,8	
Доля отпада за год, %	-	2,9	2,3	3,2	0,8		
Доля прироста за год, %	-	11,0	10,1	6,7	4,6		

Таблица 9

Динамика развития деревьев ели на разных ППП

Показатель	Период					Всего	Общая доля отпада, %
	1995	2000	2005	2010	2015		
Ель ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый							
Площадь сечения живых стволов, см ²	65229,9	69446	71484,9	75988,8	51121,3	-	-
Отпад, см ²	-	1526,2	4305,3	2530,4	28488,7	36850,6	162,0
Прирост, см ²	-	5742,3	6344,2	7034,4	3621,1	22742,0	
Доля отпада за год, %	-	2,3	6,2	3,5	37,5		
Доля прироста за год, %	-	8,8	9,1	9,8	4,8		
Ель ППП-2 липняк с дубом крапивный							
Площадь сечения живых стволов, см ²	3089,4	3472,0	3998,2	4599,6	3534,0	-	-
Отпад, см ²	-	0,0	0,0	0,0	1397,1	1397,1	75,9
Прирост, см ²	-	382,6	526,2	601,4	331,4	1841,7	
Доля отпада за год, %	-	0,0	0,0	0,0	30,4		
Доля прироста за год, %	-	12,4	15,2	15,0	7,2		

У деревьев дуба на протяжении всего периода наблюдения идет постепенное увеличение доли прироста живых деревьев (табл. 10). Несмотря на это, в результате их усыхания, особенно сильно проявившегося в период с 1995 по 2005 гг., площадь сечения живых стволов существенно сократилась, а общая величина отпада за 20 лет наблюдений значительно превышает общую величину прироста. Так, на ППП 1 за 20 лет прирост составил 0,306 м²/ППП, тогда как выбыло 0,526 м²/ППП, а на ППП 2 – 0,438 и 2,185 м²/ППП соответственно. На ППП 3 в 1995 году было всего три дерева дуба, два из которых ушли в отпад в течение первых пяти лет учета. Таким образом, вопрос о судьбе дуба на ППП остается открытым: сможет он удержать позиции и сформировать новое поколение, способное к существованию в таких условиях, или нет?

Таблица 10

Динамика развития деревьев дуба на разных ППП

Показатель	Период					Всего	Общая доля отпада, %
	1995	2000	2005	2010	2015		
Дуб ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый							
Площадь сечения живых стволов, см ²	18738,1	19415,6	16156,0	16893,6	16531,8	-	-
Отпад, см ²	-	0,0	4000,0	0,0	1263,4	5263,4	172,2
Прирост, см ²	-	677,5	740,5	737,5	901,6	3057,1	
Доля отпада за год, %	-	0,0	20,6	0,0	7,5		
Доля прироста за год, %	-	3,6	3,8	4,6	5,3		
Дуб ППП-2 липняк с дубом крапивный							
Площадь сечения живых стволов, см ²	34999,1	26110,1	21767,7	19202,7	17528,5	-	-
Отпад, см ²	-	9940,2	5227,2	3957,3	2723,5	21848,3	499,1
Прирост, см ²	-	1051,3	884,8	1392,3	1049,4	4377,8	
Доля отпада за год, %	-	28,4	20,0	18,2	14,2		
Доля прироста за год, %	-	3,0	3,4	6,4	5,5		

Вяз отличается высокой степенью жизнеспособности, так как имеет весьма низкие показатели отпада деревьев, а доля прироста стволов по площади сечения наибольшая среди рассматриваемых пород (табл. 11). Динамика прироста и отпада, как было отмечено выше, не имеет какой-либо выраженной тенденции за период учета. Его развитие в условиях поймы зависит в основном от изменения экологических условий, особенно освещенности. При благоприятном световом режиме прирост деревьев увеличивается, однако достичь размеров деревьев первого яруса вяз в большинстве случаев не способен.

Накопленные массовые данные по высоте и диаметру деревьев, произрастающих в условиях центральной части поймы, позволили оценить

степень сопряженности этих параметров, связь между которыми аппроксимирует функция вида $Y=K \cdot (1 - \exp(-a \cdot 10^{-3} \cdot X))^b + 1,3$, где K – предельная высота древостоя, м, а и b – параметры уравнения (табл. 12, рис. 9). Наиболее тесная связь между высотой и диаметром характерна для деревьев липы ($R^2 = 0,801-0,813$) и ели ($R^2 = 0,895$). Таким образом, зная диаметр дерева можно с высокой точностью определить его высоту, что упрощает работу при использовании массового материала.

Таблица 11

Динамика развития деревьев вяза на разных ППП

Показатель	Период					Всего	Общая доля отпада, %
	1995	2000	2005	2010	2015		
ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый							
Площадь сечения живых стволов, см ²	603,3	710,8	803,3	901,9	912,8	-	-
Отпад, см ²	-	0,0	0,0	0,0	147,1	147,1	32,2
Прирост, см ²	-	107,5	92,5	98,7	158,0	456,7	
Доля отпада за год, %	-	0,0	0,0	0,0	16,3		
Доля прироста за год, %	-	17,8	13,0	12,3	17,5		
ППП-2 липняк с дубом крапивный							
Площадь сечения живых стволов, см ²	2388,9	2742,8	2748,3	3232,6	3449,0	-	-
Отпад, см ²	-	0,0	264,0	0,0	140,4	404,4	27,8
Прирост, см ²	-	344,0	269,4	484,4	356,8	1454,6	
Доля отпада за год, %	-	0,0	9,6	0,0	4,3		
Доля прироста за год, %	-	14,4	9,8	17,6	11,0		
ППП-3 липняк крапиво-страусниковый							
Площадь сечения живых стволов, см ²	228,5	285,9	304,5	345,1	366,7	-	-
Отпад, см ²	-	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Прирост, см ²	-	57,47	18,58	40,58	21,53	138,2	
Доля отпада за год, %	-	0,0	0,0	0,0	0,0		
Доля прироста за год, %	-	25,1	6,5	13,3	6,2		

Таблица 12

Параметры уравнения, аппроксимирующего связь диаметра дерева с высотой

Параметры уравнения	Значения параметров уравнения для разных пород деревьев на ППП					
	Липа			Ель (54)	Дуб (29)	Осина (18)
	ППП 1 (33)	ППП 2 (68)	ППП 3 (58)			
K	28,611	28,831	29,284	33,898	40,00	35,370
a	-54,956	-79,241	-54,416	-58,079	-12,165	-24,818
b	1,118	1,653	1,019	1,804	0,477	0,520
R^2	0,801	0,813	0,805	0,895	0,713	0,631

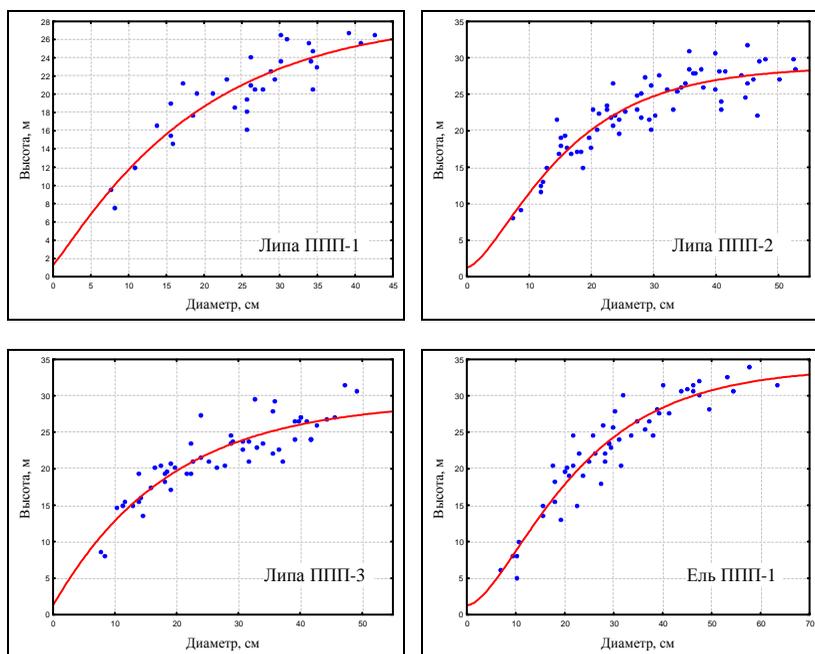


Рис. 9. Характер связи высоты деревьев различных древесных пород с их диаметром

Многолетние данные позволили оценить степень накопления и потери фитомассы древостоями, расчет которой выполнен на основе математических моделей, приведенных в работе [13]. Наибольшие потери фитомассы произошли на ППП-1 в ельнике черемухово-липовом (97,5 т/га) и ППП-2 в липняке с дубом крапивным (99,8 т/га). На ППП-3 в липняке за 20 лет потеря фитомассы была в два раза меньше (табл. 13). В большей степени она связана с отпадом деревьев ели и дуба на ППП, поскольку именно эти породы имеют наибольший отпад по числу стволов, а также наибольшие таксационные показатели, определяющие количество фитомассы. Структура отпада указывает на значительную потерю в первую очередь стволовой ее части, достигающей на разных ППП 60-64%, и подземной (корней) – 8,7-16% от общего ее количества. На ППП-2 значительную долю составляет потеря фитомассы ветвей (17%), преимущественно дуба.

Таблица 13

Структура фитомассы отпада деревьев на объектах исследования

Древесная порода	Значения на различных ППП, кг/га						
	общая	надземная	стволовая	коры	ветвей	листвы	корней
ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый							
Липа	3994,3	2944,8	2041,3	395,9	424,3	83,4	1049,5
Ель	77605,7	63994,1	50151,4	3673,4	6159,2	4010,2	13611,6
Дуб	15703,8	14802,7	10276,3	1238,0	3066,0	222,3	901,1
Вяз	176,9	152,4	91,4	18,3	34,7	8,0	24,5
В целом	97480,6	81894,0	62560,5	5325,5	9684,2	4323,8	15586,6
ППП-2 липняк с дубом крапивный							
Липа	22792,8	18784,5	13283,3	2770,9	2487,3	243,0	4008,3
Ель	3168,3	2576,4	2018,7	147,6	247,5	162,6	591,9
Дуб	72914,5	68885,1	48115,1	5644,6	14175,4	950,0	4029,4
Вяз	909,1	837,8	552,8	81,3	181,4	22,4	71,3
В целом	99784,7	91083,8	63970,0	8644,3	17091,5	1378,0	8700,9
ППП-3 липняк крапиво-страусниковый							
Липа	16638,8	12641,6	8813,4	1741,6	1784,4	302,3	3997,2
Осина	9181,5	7120,2	5520,3	415,0	696,4	488,6	2061,2
Дуб	20358,6	19096,7	13203,8	1625,0	3981,1	286,7	1262,0
В целом	46178,8	38858,5	27537,5	3781,6	6461,9	1077,6	7320,4

Оценка баланса фитомассы за 20 лет наблюдений показала отрицательные его значения для деревьев дуба на всех объектах, а также для деревьев ели на ППП-1 (табл. 14). Убыль фитомассы этих древесных пород значительно превысила ее накопление растущими деревьями. Отрицательный баланс фитомассы корней и ассимиляционного аппарата на ППП-1, возможно, позволит снизить конкуренцию за свет и питательные элементы, чем могут воспользоваться оставшиеся деревья, тем самым увеличив свой прирост. На ППП-2 и 3 корневая конкуренция, наоборот, возросла, что может привести в дальнейшем к процессам дифференциации в древостое. Это можно будет проверить при дальнейших наблюдениях. В целом же по древостоям наблюдается положительная динамика накопления фитомассы, особенно отчетливо проявившаяся на ППП-3 за счет увеличения фитомассы деревьев липы.

Анализ естественного возобновления на учетных площадках выявил в большинстве случаев доминирование подроста липы (табл. 15). Только на ППП-2 в дубраве липовой в 2015 году количество подроста дуба в два раза превышает таковой у липы. Размещение подроста дуба и вяза неравномерное, коэффициент встречаемости не выше 50 и 54% соответственно. Количественная характеристика подроста дуба достаточно сильно флуктуирует по годам: отмечаются максимумы в 1995 и 2005 годах, после этих периодов его количество постепенно снижается. Свя-

зано это с урожайностью желудя на ППП. Нами выявлено наличие ряда урожайных лет: 1995, 1998, 2006, 2008, 2010, когда общее количество желудей в среднем доходило до 140-540 экз. на 4 м² [10].

Таблица 14

Динамика фитомассы древостоя на ППП за 20 лет наблюдений

Древесная порода	Значения на различных ППП, кг/га						
	общая	надземная	стволовая	коры	ветвей	листвы	корней
ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый							
Липа	20182,4	18099,6	12961,9	2828,8	2243,7	65,2	2082,8
Ель	-16889,0	-14176,9	-9601,0	-1119,0	-1903,3	-1553,6	-2712,2
Дуб	-2702,1	-2374,3	-1397,8	-302,6	-577,2	-96,7	-327,8
Вяз	1045,5	964,5	669,5	80,8	201,3	13,0	49,0
В целом	1636,8	2512,9	2632,6	1488,0	-35,5	-1572,1	-908,2
ППП-2 липняк с дубом крапивный							
Липа	67555,1	60229,5	43050,4	9501,8	7364,3	313,1	7325,6
Ель	1950,3	1627,1	1380,0	73,0	120,4	53,7	323,2
Дуб	-55593,2	-52308,6	-36187,8	-4430,7	-10888,1	-801,9	-3284,6
Вяз	3264,7	3109,9	2155,2	261,7	650,3	42,9	154,7
В целом	17176,9	12658,0	10397,7	5405,7	-2753,2	-392,2	4518,8
ППП-3 липняк крапиво-страусниковый							
Липа	60950,0	55532,7	39868,0	8878,4	6724,3	62,1	5417,3
Осина	27654,5	22890,4	18824,3	1137,1	1891,1	1037,9	4764,1
Дуб	-12427,2	-11475,3	-7685,7	-1079,2	-2472,2	-238,1	-951,9
Вяз	597,5	575,1	385,1	53,7	123,5	12,9	42,1
В целом	76774,8	67523,0	51391,6	8989,9	6266,7	874,8	9271,6

Таблица 15

Динамика количества подроста на ППП за 20 лет наблюдений

Древесная порода	Количество экземпляров подроста, шт./га				
	1995	1999	2005	2011	2015
ППП-1 ельник с дубом черемухово-липовый					
Дуб	1100	70	410	1200	460
Липа	4350	нет данных	21150	7180	2790
Ель	950	нет данных	160	0*	0*
Вяз	250	нет данных	210	40	140
ППП-2 липняк с дубом крапивный					
Дуб	6050	750	5290	3680	1280
Липа	1800	нет данных	8040	5360	560
Вяз	1300	нет данных	1710	680	220
ППП-3 липняк крапиво-страусниковый					
Дуб	650	110	470	210	390
Липа	1300	нет данных	7190	4710	390
Вяз	2150	нет данных	2870	1070	570

Примечание: * - подрост ели отсутствовал, имелись лишь всходы возле сухостойных деревьев ели, которые в расчет не включались.

Подроста нормальной жизненной состояния, которое оценивалось по [17], и высотой более 1,5 м, весьма мало, и он не превышает для липы 18%, дуба – 8,6% и вяза – 28,6% от общего его количества (рис. 9).

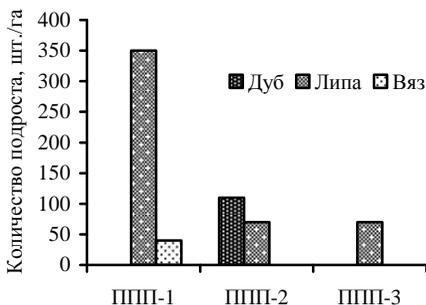


Рис. 9. Количество подроста нормальной жизненности высотой более 1,5 м на ППП по данным учета 2015 года

Жизнеспособный подрост липы высотой более 1,5 м отмечен на всех ППП, тогда как дуба – только на ППП-2, а вяза – на ППП-1. О неудовлетворительном естественном возобновлении как пойменных, так и степных дубрав свидетельствует ряд публикаций. Так, А.И. Золотухин и А.А. Овчаренко [20] при изучении пойменных дубрав Прихоперья установили, что наблюдается тенденция к увеличению численности видов-спутников дуба с вегетативным способом размножения, в частности липы. В дубравах центральной лесостепи на территории заповедников «Центрально-Черноземного» и «Лес на Ворскле» отсутствует перспективное возобновление дуба на фоне циклического самовоспроизводства его широколиственных спутников, в особенности различных видов клена [33]. В пойменных и нагорных дубравах Хоперского заповедника возобновление дуба протекает по-разному: успешнее возобновляются пойменные дубравы, но и здесь оно оценивается как удовлетворительное или слабое [4]. Одну из основных причин плохого роста подроста дуба под пологом материнского древостоя многие исследователи связывают с недостатком освещения. А.В. Полевщиков [30] установил зависимость густоты всходов дуба от полноты древостоя дуба.

Низкое количество возобновления дуба связано с уничтожением желудей животными: мышевидными грызунами, медведем и кабаном, а в обильные урожаи также птицами – утками, сойками и глухарями [31]. Так, в 2010 году после обильного урожая желудей количество медведей

в пойме только заповедника «Большая Кокшага» насчитывало до 40 особей, тогда как среднее их число на всей территории заповедника составляет в среднем 15-19 особей [1]. Особенно сильно наносят урон желядям мышевидные грызуны, которые даже зимой питаются ими, а в нагорных дубравах Чувашии могут уничтожить почти полностью весь урожай даже в урожайные годы [26].

Пойменные фитоценозы имеют хорошо развитый ярус из подлесочных пород. Наиболее представительным по видовому разнообразию подлеска на момент закладки ППП оказался ельник с дубом черемухо-липовый – 6 видов, в липняке с дубом крапивном и липняке крапиво-страусниковом – 4 вида. По встречаемости на первом месте стоят черемуха и калина, присутствующие во всех изученных биотопах. В 2005 году наблюдается резкий скачок численности некоторых видов растений, причем для каждой пробной площади свой набор: на ППП-1 рябина и калина, ППП-2 и 3 – черемуха и калина. Следует отметить, что постепенно количество подлесочных пород на ППП сокращается: с 6 до 5 на ППП-1, с 4 до 2 – на ППП-2 и 3. Это может быть вызвано невозможностью произрастания таких светолюбивых видов, как смородина и шиповник под пологом сомкнутых древостоев. Возобновление клена, хотя и не отмечено на учетных площадках, тем не менее, отдельные экземпляры его встречаются рядом с пробной площадью.

Таблица 16

Динамика количества подлеска на ППП

Вид	Количество экземпляров подлеска на ППП в разные годы учета, шт./га								
	ППП-1			ППП-2			ППП-3		
	1995	2005	2015	1995	2005	2015	1995	2005	2015
Черемуха	2100	2010	1320	200	2980	1390	1500	4750	1930
Рябина	2000	18520	3820	100	100	0	0	0	0
Крушина	1250	2420	250	0	0	0	0	0	0
Калина	1400	9920	1500	1000	14940	440	150	460	360
Шиповник	200	210	0	550	440	0	50	60	0
Смородина	50	0	0	0	0	0	0	0	0
Клен	0	0	0	0	0	0	50	180	0
Всего	7000	33080	6890	1850	18460	1830	1750	5450	2290

Живой напочвенный покров за 18 лет не претерпел существенных изменений. Общее количество видов травянистых растений на ППП-1 и 2 сократилось незначительно, а на ППП-3 увеличилось (табл. 17). Тогда как суммарное проективное покрытие, наоборот: на ППП-1 и 2 увеличилось, а на ППП-3 снизилось. Наибольшие значения коэффициента сходства Жаккара, рассчитанного по встречаемости видов растений ЖНП в 1995 и 2013 годах, выявлены на ППП-3, а наименьшие – на

ППП-1. За 20 лет произошла смена доминирующих видов ЖНП, обусловленная изменениями в структуре и строении древостоев (табл. 18).

Таблица 17

Видовое богатство, проективное покрытие и сходстве ЖНП на ППП

ППП	Видовое богатство, шт.		Суммарное проективное покрытие, %		Kg*
	1995	2013	1995	2013	
1	27	26	8,7	13,9	0,48
2	24	20	30,9	38,9	0,58
3	18	23	31,5	10,0	0,63

Примечание: * - коэффициент сходства Жаккара ЖНП на ППП по данным учета 1995 и 2013 гг.

Таблица 18

Динамика проективного покрытия преобладающих видов ЖНП на ППП, %

ППП	Год учета	Ландыш майский	Костяника	Крапива двудомная	Подмаренник болотный	Голокучник Линнея	Майник двулиственный	Щитовник мужской	Верейник обыкновенный	Щитовник Картузиуса	Будра плосколистная	Двулепестник парижский	Таволга вязолистная	Страусник обыкновенный	Недотрога	Хвощ полевой
1	1995	2,2	2,2	1,0	0,2	0,6	0,6	0,7	0,3	0,1	-	-	-	-	-	-
	2013	2,5	0,9	2,2	2,0	-	1,1	-	0,7	1,4	-	0,1	-	-	-	-
2	1995	4,5	0,3	11,0	0,3	-	-	4,0	0,2	2,8	2,2	0,8	2,4	-	-	-
	2013	1,8	0,7	5,1	0,3	-	0,1	-	0,1	3,3	25,0	0,3	0,5	-	0,1	-
3	1995	2,0	-	1,3	0,1	-	-	-	0,1	1,0	7,2	2,1	-	12,2	1,6	0,7
	2013	1,2	-	0,1	0,1	-	-	-	0,1	0,3	2,0	0,8	0,4	0,6	0,1	2,1

На ППП-1 в ельнике с дубом черемухово-липовом ландыш майский остался одним из доминантов ЖНП, а костяника уступила второе место крапиве двудомной. На ППП-2 в липняке с дубом крапивном по проективному покрытию доминирует будра плосколистная, значительно опередившая другие виды, на втором месте идет крапива двудомная, которая ранее являлась лидером в ЖНП. На ППП-3 в липняке крапиво-страусниковом страусник обыкновенный значительно снизил проективное покрытие, уступив лидерство хвощу полевому и будре плосколистной. В целом крапива является пионером и предпочитает освещенные участки в связи с этим она наряду с ландышем доминирует в разреженном древостое на ППП-1, а на ППП-2 уступает место теневыносливой будре.

Выводы

1. Исследования на постоянных пробных площадях представляют весьма высокую ценность и позволяют проследить временную динамику развития древостоев, оценить направленность сукцессионных процессов в них, поэтому особенно актуальны на заповедных территориях.

2. Ценопопуляция липы укрепляет ведущую позицию в пойменных фитоценозах, что обусловлено активным пополнением древостоя молодым поколением, низкой долей отпада деревьев 17,5%. Ценопопуляция дуба, напротив, постепенно сдает свою позицию в древостое: за 20 лет почти 50% деревьев дуба ушло в отпад, он в должной мере в большинстве случаев не обеспечен естественным возобновлением. Ценопопуляция ели уступает господство липе на ППП-1, так как почти 50% ее деревьев за 20 лет ушло в отпад, причем большая часть после засухи 2010 года. Ель не обеспечена естественным возобновлением в достаточном количестве. Тем не менее, некоторые деревья перенесли жесткие условия 2010 года и продолжили свой рост, который по диаметру составил до 3,82 см.

3. Отпад у деревьев липы, дуба, ели и вяза идет по смешанному типу: у деревьев липы преимущественно за счет отставших в росте экземпляров. У деревьев ели отпад до 2010 года происходил за счет угнетенных деревьев, однако после 2010 года в отпад пошли также деревья и крупных ступеней толщины.

4. Наибольшие потери фитомассы произошли на ППП-1 в ельнике с дубом черемухово-липовом (97,5 т/га) и ППП-2 в липняке с дубом крапивном (99,8 т/га). На ППП-3 в липняке крапиво-страусниковом за 20 лет потеря фитомассы была в два раза меньше. В большей степени убыль связана с отпадом деревьев ели и дуба. Структура отпада фитомассы указывает на значительную потерю в первую очередь стволовой ее части, достигающей на разных ППП 60-64%, и подземной (корней) 8,7-16% от общего ее количества. На ППП-2 значительную долю составляет потеря фитомассы ветвей 17%, преимущественно дуба.

5. Оценка баланса фитомассы за 20 лет наблюдений показала отрицательные его значения для деревьев дуба на всех объектах, а также для деревьев ели на ППП-1. Убыль фитомассы этих древесных пород значительно превысила ее накопление растущими деревьями. В целом по древостоям наблюдается положительная динамика накопления фитомассы, особенно отчетливо проявившаяся на ППП-3 за счет увеличения фитомассы деревьев липы.

6. Прирост у деревьев липы по площади сечения стволов и по диаметру с 1995 по 2005 гг. увеличивался, с 2005 года он стал снижаться. Значения прироста имеют очень высокие коэффициенты вариации (84-111%), указывающие на специфичность данного процесса у различных деревьев. Деревья в течение пяти лет могут иметь либо высокие его значения – до 5,89 см в диаметре, либо он у них отсутствует. Несмотря на положительную тенденцию увеличения площади сечения деревьев липы на всех ППП, доля прироста постепенно снижается, что свидетельствует о приближении периода стагнации развития древостоя, вызванного его старением и возросшей напряженностью конкурентных отношений.

7. У деревьев ели до 2010 года шло наращивание прироста по сумме площадей сечения и по диаметру ствола, в последующем прирост резко снизился. Однако некоторые деревья смогли перенести жесткие условия 2010 года и продолжили свой рост, который по диаметру составил до 3,82 см. У деревьев дуба не наблюдается какой-либо отчетливой тенденции в динамике прироста по диаметру ствола, но в целом он постепенно возрастает. Максимальные и средние значения прироста по диаметру составляют не более 3,2 и 1,7 см соответственно. Деревья с нулевым приростом отсутствуют. Деревья вяза также не имеют четкой тенденции ни к увеличению, ни к снижению прироста, и отличаются самыми низкими средними его значениями. Многие деревья вообще не увеличивают свои размеры на протяжении 15 лет. Тем не менее, вяз может показать существенное увеличение прироста до 4,5 см. Осина отличается высокими значениями максимального и минимального прироста. Однако средние его величины имеют тенденцию к постепенному снижению.

8. Значения текущего прироста в толщину тесно связаны с первоначальной площадью сечения ствола дерева. Данная зависимость аппроксимируется уравнением вида $Y = a \cdot D^b$. Площадь сечения ствола дерева, а также его диаметр не оказывают влияния на долю текущего прироста. Первоначальная высота дерева оказывает значительное влияние на долю текущего прироста в высоту, с увеличением которой происходит достаточно сильное снижение прироста. Площадь сечения дерева на данную величину влияния не оказывает. Доля текущего прироста по диаметру достаточно тесно связана с долей текущего прироста в высоту, причем у деревьев ели данная связь более тесная, чем у липы. Аппроксимируется она уравнением вида $Y = aX + b$. Установлена тесная связь между высотой и диаметром у деревьев липы ($R^2 = 0,801-0,813$) и ели ($R^2 = 0,895$), которая описывается функцией $Y = K \cdot (1 - \exp(-a \cdot 10^{-3} \cdot X))^b + 1,3$.

9. Пойменные фитоценозы имеют хорошо развитый ярус из подлесочных пород. Наиболее представительным по видовому разнообразию подлеска на момент закладки ППП оказался ельник с дубом черемухово-липовый – 6 видов, в липняке с дубом крапивном и липняке крапиво-страусниковом – 4 вида. По встречаемости на первом месте стоят черемуха и калина, присутствующие во всех изученных биотопах. За 20 лет наблюдений количество подлесочных пород на ППП сокращается: с 6 до 5 на ППП-1, с 4 до 2 – на ППП-2 и 3.

10. Живой напочвенный покров за период с 1995 по 2013 год не претерпел существенных изменений. Общее количество видов травянистых растений на ППП-1 и 2 сократилось незначительно, а на ППП-3 увеличилось. Суммарное же проективное покрытие, наоборот: на ППП-1 и 2 увеличилось, а на ППП-3 снизилось. За 18 лет наблюдений произошла некоторая смена рангового положения видов: в ельнике с дубом черемухово-липовом ландыш майский остался одним из доминантов, а костяника уступила второе место крапиве двудомной. В липняке с дубом крапивном по проективному покрытию доминирует будра плющевидная, значительно опередившая другие виды, на второе место перешла крапива двудомная, которая ранее являлась лидером в ЖНП. В липняке крапиво-страусниковом страусник обыкновенный значительно снизил проективное покрытие, уступив лидерство хвощу полевому и будре плющевидной.

Библиографический список

1. Афанасьев, К. Е. Бурый медведь в заповеднике / К.Е. Афанасьев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – С. 312-320.
2. Браславская, Т. Ю. Изучение демографической и пространственной структуры популяций древесных видов в пойме реки Большая Кокшага / Т.Ю. Браславская // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2008. – С. 38-67.
3. Браславская, Т. Ю. Материалы к характеристике онтогенеза и популяционной динамики лесообразующих видов в пойменных лесах заповедника / Т.Ю. Браславская и др. // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – С. 109-126.
4. Буховец, Г. М. Современное состояние и естественное возобновление дубрав Хоперского заповедника / Г.М. Буховец, В.Б. Лукьянец // Дубравы Хоперского заповедника. Ч. II. Современное состояние пойменных насаждений. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976. – 104 с.

5. Василенко, Н. А. Динамика строения древостоев смешанных лесов юга Дальнего Востока / Н.А. Василенко // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН, 2009. Вып. 3. – С.78-86.
6. Власенко, В. И. Стационарные исследования лесных экосистем на заповедных территориях Алтае-Саянской горной страны / В.И. Власенко // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: матер. совещания. – Тула: Гриф и К°, 2001. – С. 35-37.
7. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность: в 2-х кн. / отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 478 с.; кн. 2. – 575 с.
8. Демаков, Ю. П. Состояние пойменных насаждений Марий Эл и биологическая устойчивость слагающих их пород / Ю.П. Демаков, А.Ф. Агафонов, Е.К. Кудрявцев, А.В. Иванов // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: сб. науч. тр.– М.: ВНИИЛМ, 1992. – С. 58-72.
9. Демаков, Ю. П. Закономерности роста деревьев ели в пойме рек Большой и Малой Кокшаги / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2009. – С. 68-123.
10. Демаков, Ю. П. Динамика урожайности желудей дуба / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – С. 144-158.
11. Демаков, Ю. П. Характер освоения деревьями жизненного пространства в пойменных биогеоценозах / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, И.Н. Нехаев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 163-184.
12. Демаков, Ю. П. Закономерности динамики радиального прироста деревьев дуба в пойменных лесах заповедника / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: ПГТУ, 2015. – С. 139-156.
13. Демаков, Ю. П. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики / Ю.П. Демаков, А.С. Пуряев, В.Л. Черных, Л.В. Черных // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 2 (26). – С. 19-36.
14. Демаков, Ю. П. Структура и закономерности развития древостоев с участием дуба в лесах Марийского Предволжья / Ю.П. Демаков, В.Г. Краснов, А.В. Исаев // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. – 2015. – Т. 25, вып. 4. – С. 53-61.
15. Демаков, Ю. П. Структура и закономерности развития древостоев с участием липы в лесах Марийского Предволжья / Ю.П. Демаков, В.Г. Краснов, А.В. Исаев // Известия ТСХА. – 2016. – Вып. 6. – С. 5-21.
16. Денисов, А. К. Пойменные дубравы лесной зоны / А.К. Денисов. – М.: Гослесбумиздат, 1954. – 84 с.
17. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Ч. 1.: метод. разработки для студ. биолог. спец. / А.А. Чистякова,

Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина и др.; под ред. О.В. Смирновой. – М.: МГПИ им. Ленина, 1989. – 102 с.

18. Евстигнеев, О. И. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага / О.И. Евстигнеев, М.В. Почитаева, С.Е. Желонкин // Бюлл. МОИП. – 1993. – Т. 98, вып. 5. – С. 80-87.

19. Журавлева, Г. А. Липняки Среднего Поволжья / Г.А. Журавлева, И.А. Алексеев. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2003. – 171 с.

20. Золотухин, А. И. Пойменные леса Прихоперья: состояние, эколого-ценоотическая структура, биоразнообразие: монография / А.И. Золотухин. А.А. Овчаренко. – Балашов : Николаев, 2007. – 152 с.

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

22. Катаев, О. А. Динамика естественного отпада в древостоях ели / О.А. Катаев // Лесоведение. – 1990. – № 6. – С. 33-40.

23. Крамер, П. Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 464 с.

24. Лихацкий, Ю. П. Лесные стационарные исследования в заповедниках Центрального черноземья: обслуживание объектов и сохранение информации / Ю.П. Лихацкий, Е.А. Стародубцева, О.В. Рыжков // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: матер. совещания. – Тула: Гриф и К°, 2001. – С. 142-145.

25. Маслов, А. А. Динамика лесных сообществ на постоянных пробных площадях в заповедных участках Московской области / А.А. Маслов, Ю.В. Петерсон, Л.И. Савельева // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: матер. совещания. – Тула: Гриф и К°, 2001. – С. 59-61.

26. Михайлов, А. А. О естественном семенном возобновлении дуба под пологом леса в Приволжских нагорных дубравах Чувашской АССР / А.А. Михайлов // Лесной журнал – 1965. – № 4. – С. 24-28.

27. Невидомов, А. М. Состояние пойменных дубрав Волжского бассейна / А.М. Невидомов // Лесоведение. – 1996. – № 5. – С. 4-15.

28. Новосельцев, В. Д. Дубравы / В.Д. Новосельцев, В.А. Бугаев. – М.: Агропромиздат, 1985. – 214 с.

29. ОСТ 56-69-83 Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки.

30. Полевщиков, А. В. Некоторые аспекты естественного возобновления дуба черешчатого в пойме реки Б. Кокшага / А.В. Полевщиков // Экология и леса Поволжья: сб. науч. статей. – Йошкар-Ола, 1999. – С. 129-132.

31. Полевщиков, А. В. Урожайность и сохранность желудей дуба черешчатого в пойме реки Б. Кокшага / А.В. Полевщиков // Летопись природы, 2002. – С. 125-131. Фонды заповедника «Большая Кокшага».

32. Полянская, А. В. О причинах деградации дубрав / А.В. Полянская // Лесоведение. – 1991. – № 5. – С. 60-66.

33. Рыжков, О. В. Состояние и развитие дубрав Центральной лесостепи (на примере заповедников Центрально-Черноземного и «Лес на Ворскле») / О.В. Рыжков. – Тула, 2001. – 182 с.

34. Савельева, Л. И. Особенности лесоустройства объектов стационарных наблюдений на примере Серебряноборского опытного лесничества / Л.И. Савельева, А.В. Ишков // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: матер. совещания. – Тула: Гриф и К°, 2001. – С. 160-162.

35. Яковлев, А. С. Дубравы Среднего Поволжья / А.С. Яковлев, И.А. Яковлев. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. – 352 с.

PHYTOCOENOSIS DEVELOPMENT IN THE FLOOD PLAIN OF THE MIDDLE COURSE OF THE BOLSHAYA KOKSHAGA

A. V. Isaev, Yu. P. Demakov

Keywords: floodplain forests; phytocoenoses; succession; dynamics and trend of growth.

Results of long-term observations (1995-2015 years) over the development of inundable plant communities are given. It was determined that *tilia* coenopopulation strengthened the leading position in the stand through low loss of standing trees and growth of young trees. Oak and spruce coenopopulations lose their positions in the stand due to lack of natural regeneration and high mortality of trees (it particularly concerns spruce as mortality of the species increased after drought-2010). Loss of growing oak, spruce and elm is of a mixed type, loss of growing *tilia* is explained by the stunted trees mainly. A close connection between height and diameter of *tilia* and spruce was determined. It was demonstrated that the share of current increment of trees in height was inversely proportional to the initial basal area of their stem and initial height, the share of current increment in diameter growth did not considerably depend on these parameters. Inundable plant communities are rich in the underbrush species. Spruce forest together with oak grove were found to have the richest species composition. Cherry tree and snowball tree are the most widely spread species. Number of underbrush species has decreased in the biotopes for a 20-year period. Diversity of live ground cover has seriously changed from 1995 till 2013. Change of rank position of some species took place.

УДК 595:631.445.25 (470.343)

НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ СОСНЯКОВ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

И. Г. Воробьева, Г. А. Богданов, С. П. Сбоева

На основе материала, собранного в 2015 году на пяти пробных площадях в различных типах сосняков заповедника, проанализированы население почвенной мезофауны, групповой состав и сезонная динамика герпетобионтов. Показано, что активность и разнообразие животных зависят от развитости напочвенного покрова, влажности и температуры почвы. Активность животных выше в начале вегетационного сезона (май – июнь), а затем постепенно снижается. Состав доминирующих таксонов, которые составляли пауки (Aranei), жуки стафилиниды (Staphylinidae) и жужелицы (Carabidae), оставался на пробных площадях неизменным. В отдельные сроки к ним добавлялись сенокосцы (Opiliones), долгоносики (Curculionidae) и пластинчатоусые (Scarabaeidae). В чистых сосняках лишайниковых разнообразие почвенных беспозвоночных значительно ниже, а колебания динамической плотности в течение сезона выражены значительно сильнее.

Ключевые слова: сосняки; почвенная мезофауна; герпетобионты; уловистость; доминирующие группы; сезонная динамика.

Введение

Изучение почвенных беспозвоночных экосистем, находящихся на заповедных территориях, представляет большой как научный, так и практический интерес и до настоящего времени не теряет актуальности.

Главная задача заповедника «Большая Кокшага» заключается в сохранении биологического разнообразия, а также поддержании в естественном состоянии природных комплексов и объектов. В связи с этим возникает необходимость в различных научных исследованиях, которые позволяют оценить состояние систематических групп, способы их биоценотического взаимодействия. Население почвенных беспозвоночных играет огромную роль в поддержании природного гомеостаза. Почвенные животные являются хорошими индикаторами условий окружающей среды, и изучение состояния населения почвенной мезофауны позволяет оценить состояние биогеоценозов той или иной территории.

На территории заповедника «Большая Кокшага», а также прилегающих территорий уже проводились отдельные исследования почвенной мезофауны. Была изучена фауна и экология стафилинид [1], выявлены массовые виды жужелиц в пойме реки Б. Кокшага [2], дана характеристика пространственного распределения мезофауны в долине реки

Большая Кокшага [3], проведен анализ почвенной биоты некоторых сухих местообитаний Республики Марий Эл [4, 5].

Целью данной работы является изучение особенностей группового состава и сезонной динамики почвенного населения сосняков ГПЗ «Большая Кокшага».

Материал и методика исследования

В заповеднике, согласно плану лесонасаждений, ведущее место принадлежит сосновым лесам. На возвышенных участках (дюнах) произрастают сосняки лишайниковые, по пологим склонам дюн и на большинстве участков с ровным рельефом располагаются сосняки мшистые. На пониженных участках с близким залеганием грунтовых вод распространены сосняки черничные и долгомошные. Междюнные избыточно увлажненные западины заняты сосняками сфагновыми различных подтипов [6]. Поэтому для исследования разнообразия почвенного населения было выделено пять пробных площадей в сосняках различного состава.

Пробная площадь № 1 – сосняк лишайниково-мшистый (одновозрастной). Участок расположен в квартале 90, выдел 27, сформированный на гари 1930 года. Площадь участка составляет 0,184 га. Рельеф участка ровный со слабым уклоном в южном направлении.

Почва песчаная слабо-гумусовая. Древостой представлен сосной, подлесок и подрост отсутствуют. Основу напочвенного покрова составляют лишайники (кладония лесная и оленья) и зеленые мхи (плеурозий Шребера и дикранум волнистый), покрывающие до 90% поверхности почвы; травяной покров очень редкий (покрытие менее 5%), представленный марьянником луговым, ястребинкой зонтичной, ландышем.

Пробная площадь № 2 – сосняк лишайниково-мшистый (разновозрастный). Участок также расположен в квартале 90, выдел 27, сформированный на гари 1930 года. Площадь участка составляет 0,30 га. Рельеф участка слабо дюнно-бугристый. Почва песчаная слабогумусовая. Древостой сосново-березовый, состоящий из двух возрастных поколений. Подлесок очень редкий и представлен рябиной, можжевельником, ракитником русским. Подрост практически отсутствует. Основу напочвенного покрова составляют лишайники (кладонии лесная и оленья) и зеленые мхи (плеурозий Шребера и дикранум волнистый), покрывающие до 90% поверхности почвы; встречается также плаун сплюснутый; травяной покров крайне редкий (покрытие менее 5%) и состоит из марьянника лугового, ястребинки зонтичной, толокнянки, брусники, ландыша.

На обоих участках следы деятельности человека практически не выражены.

Пробная площадь №3 – сосняк липняковый. Участок расположен в квартале 90, выдел 27 на первой надпойменной террасе, с общим уклоном около 5° к пойме. Площадь участка составляет 0,25 га. В 10 м на север проходит старая сеновозная дорога, с северной и южной сторон пробная площадь окружена аналогичным по составу древостоем (на южной стороне в 15 м располагается опушка от верхнего склада), с востока на расстоянии около 10 м резким уклоном начинается пойма реки Б. Кокшага. Почва дерново-подзолистая, иллювиально-железисто-гумусовая на древнеаллювиальных песках. Древостой представлен сосной, елью, березой, липой, осиной и дубом. Подрост состоит из осины, ели и березы. Проективное покрытие напочвенного покрова составляет 25%. Основными видами травостоя являются вейник, костяника, земляника и золотарник.

Пробная площадь №4 – сосняк лишайниковый. Участок расположен на дюнном всхолмлении второй террасы реки Б. Кокшага, квартал 89, выдел 15. Рельеф ровный. Площадь участка составляет 0,22 га. Почва дерново-подзолистая, иллювиально-железистая. Следов человеческой деятельности не обнаружено.

Древостой первого яруса представлен сосной, а второго яруса сосной с небольшим количеством березы. Подрост составляют сосна и дуб. Проективное покрытие напочвенного покрова составляет 74% и состоит в основном из лишайников (кладония оленья и кладония лесная). В низинах встречаются брусника, толокнянка, вейник.

Пробная площадь №5 – сосняк черничный. Участок расположен на склоне южной экспозиции первой надпойменной террасы в 89 квартале, выдел 5. Площадь участка составляет 0,22 га. Рельеф ровный. Почва торфянисто-глебовая. Следов человеческой деятельности не обнаружено.

Древостой первого яруса представлен сосной, березой и осиной. Древостой второго яруса состоит из ели, березы, сосны и осины. Подрост состоит из ели, осины, сосны и пихты. Живой напочвенный покров весьма разнообразен, проективное покрытие его составляет 110%. Это связано с достаточным увлажнением и богатством почв. Преобладающими видами являются черника, брусника, плеурозий Шребера, дикранум волнистый. В низинах встречается сфагнум, по которому можно судить о начале заболачивания. На возвышениях наблюдаются кладонии, которые предпочитают более сухие почвы.

Сбор материала производился методом стандартных почвенных ловушек, как наиболее оптимальным и целесообразным для данного ис-

следования. [7]. В качестве ловушек использовались пластиковые стаканы объемом 500 мл с 2-4% раствором формалина. На каждой пробной площади устанавливалось по пять ловушек, которые экспонировались с 6 мая по 6 сентября 2015 года. Выемка животных производилась каждые 10-20 дней. Содержимое каждой ловушки фиксировалось и разбиралось по систематическим группам отдельно. Пересчет беспозвоночных производился на 100 ловушко-суток (экз./100 лов.-сут.).

Обсуждение результатов исследования

За период исследования наибольшее обилие и разнообразие систематических групп почвенных беспозвоночных характерно для мая и июня, после чего уловистость беспозвоночных постепенно сокращалась (рис. 1).

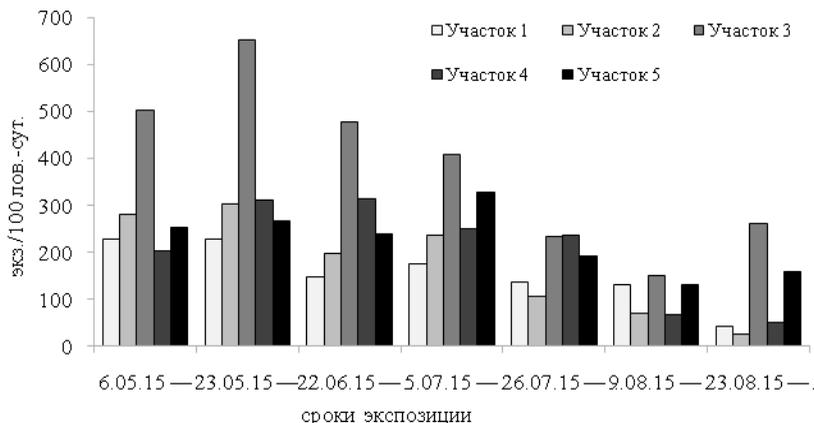


Рис. 1. Сезонные изменения динамической плотности (экз./100 лов.-сут.) почвенного населения сосняков

Дисперсионный анализ не выявил значимых отличий в динамической плотности почвенных животных в разные сроки экспозиции. Однако с помощью критерия Фишера установлено, что уловистость герпетобиянтов в конце вегетационного сезона отличается от показателей начала сезона (рис. 2).

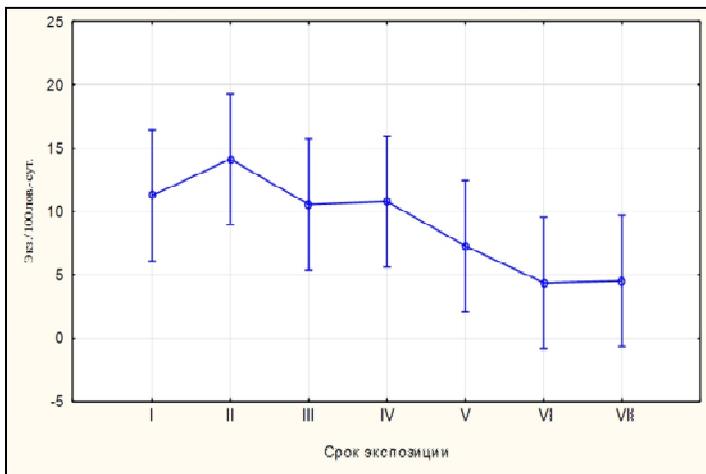


Рис. 2. Влияние сроков экспозиции на величину уловистости беспозвоночных

Уловистость беспозвоночных в течение сезона изменялась от 202,5 до 654,5 экз./100 лов.-сут. в начале вегетационного сезона и от 25,7 до 267,8 экз./100 лов.-сут. в конце сезона (см. рис. 1). Некоторое повышение обилия в середине сезона связано, как правило, с увеличением плотности отдельных групп беспозвоночных, таких как сенокосцы или пластинчатоусые жуки. Довольно влажный сезон 2015 года способствовал раннему размножению и выходу молоди сенокосцев, и в конце июля обилие этих животных на участках № 3 и № 4 составляло более 70 экз./100 лов.-сут. В конце сезона уловистость герпетобионтов и педобионтов значительно снижается, что обусловлено завершением цикла развития многих групп почвенных животных, а также понижением температуры в подстилке и верхних горизонтах почвы.

Наиболее благоприятные условия для почвенных животных были выявлены в сосняке липняковом, расположенном на первой надпойменной террасе (участок № 3), где динамическая плотность почвенных животных имела наибольшие значения (645 экз./100 лов.-сут.), что является довольно высоким показателем обилия для сосняков, и достоверно отличалась от результатов остальных сосняков в течение всего сезона, что подтвердил и проведенный дисперсионный анализ (рис. 3).

На этом участке выше и групповое разнообразие почвенных животных (табл. 1). Более высокое увлажнение, развитость верхних почвенных горизонтов, а также хорошо выраженный напочвенный ярус и толщина листового опада способствовали более высокой активности сено-

косцев, клопов и многоножек. Численность многоножек (диплоподы и литобииды) изменялась от 2,9 до 14,3 экз./100 лов.-сут., а уловистость сенокосцев в конце августа – сентябре достигала 144,43 экз./100 лов.-сут. Наиболее активны пауки (323,4 экз./100 лов.-сут.) и жуужелицы (246,3 экз./100 лов.-сут.), именно эти две группы герпетобионтов определяли динамическую плотность в течение мая, что продемонстрировал проведенный двухфакторный анализ (рис. 4).

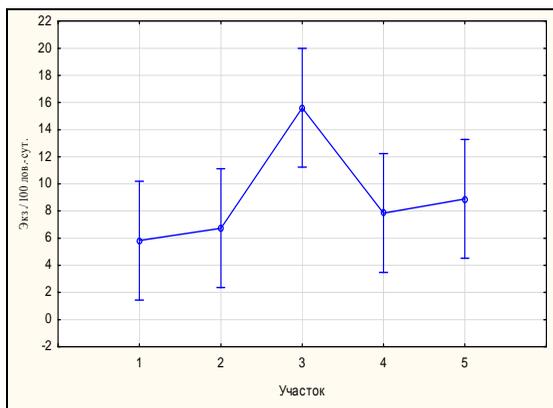


Рис. 3. Результат сравнения участков с помощью дисперсионного анализа

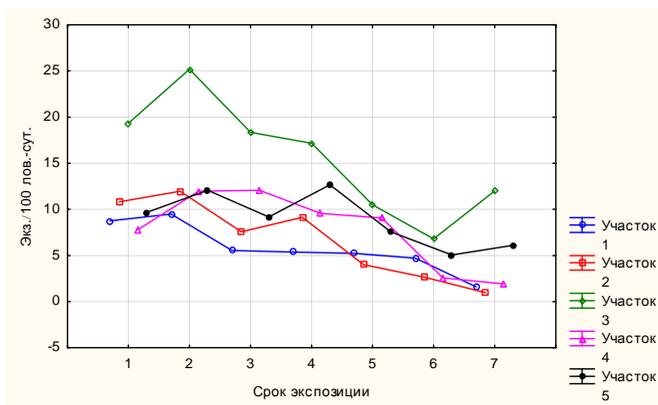


Рис. 4. Двухфакторный дисперсионный анализ жуужелиц (участок – срок экспозиции)

В сосняке липняковом отмечено относительно высокое обилие жуков мертвоедов и их личинок, а также пластинчатоусых жуков (навозников), а кроме того отмечена достаточно высокая численность дождевых червей. Начиная с июля, они регулярно встречались в ловушках, хотя их уловистость составляла 11,4 экз./100 лов.-сут. (табл. 1).

Таблица 1
Групповой состав и динамическая плотность (экз./100 лов.-сут.) герпетобionтов в сосняке липняковом (участок № 3)

Систематические группы	Сроки экспозиции						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Lumbricidae	5,0	0,0	0,0	11,4	2,9	1,4	4,3
Arthropoda, Crustace: Isopoda	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Arachnida: Aranei	152,5	323,1	87,7	62,9	29,0	28,0	11,0
Opiliones	27,5	3,1	0,0	0,0	50,0	31,0	101,0
Acari	0,0	0,0	0,0	31,4	2,9	2,9	8,0
Myriapoda, Diplopoda	5,0	4,6	0,0	14,3	0,0	5,7	8,6
Lithobiiomorpha	10,0	9,2	0,0	8,6	4,3	2,9	2,9
Insecta-Ectognatha, Hemiptera	5,0	0,0	0,0	54,3	15,7	4,3	5,7
Coleoptera, Staphylinidae im.	37,5	55,4	0,0	20,0	32,9	1,4	8,6
Carabidae im+lar.	246,3	221,5	244,6	168,6	58,6	55,0	87,0
Elateridae im.	0,0	1,5	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0
Curculionidae im.	10,0	0,0	4,6	5,7	0,0	1,4	1,4
Silphidae im.	0,0	30,8	7,7	0,0	2,9	0,0	0,0
Silphidae lar.	0,0	0,0	0,0	5,7	1,4	0,0	0,0
Scarabaeidae im.	1,3	0,0	73,3	20,0	7,1	4,3	7,1
Coleoptera im.+lar. (прочие)	1,3	0,0	35,3	2,9	14,0	5,7	4,3
Hymenoptera im.	0,0	0,0	4,6	0,0	1,4	1,4	0,0
Formicidae	104,0	40,0	19,0	13,0	30,0	18,6	12,6
Diptera im.	0,0	4,6	10,8	0,0	8,6	1,4	10,0
Insecta (прочие)	0,0	0,0	9,2	2,9	0,0	4,3	0,0
Всего без Formicidae	502,7	653,8	477,8	408,7	233,1	151,1	259,9

В сосняках лишайниковых на горях (участок № 1 и № 2) общие значения динамической плотности статистически не различались и не превышали 300 экз./100 лов.-сут. в период наибольшей активности животных. К сентябрю уловистость напочвенных животных снизилась в сосняке лишайниково-мшистом одновозрастном до 41,4 и сосняке лишайниково-мшистом разновозрастном до 25,8 экз./100 лов.-сут. Сходные результаты наблюдались и в сосняке лишайниковом на дюнном всхолмлении второй надпойменной террасы (участок № 4) (рис. 5).

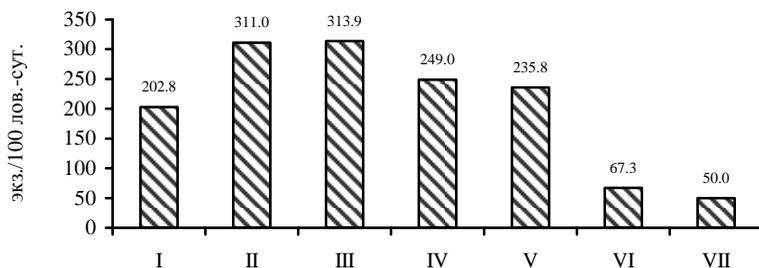


Рис. 5. Сезонные изменения динамической плотности (экз./100 лов.-сут.) почвенных беспозвоночных сосняка лишайникового (участок №4)

Примечание: I–VII сроки выемки материала (I – 6.05–22.05; II – 22.05–05.06; III – 22.06.–05.07; IV – 05.07–12.07; V – 26.07.–09.08; VI – 09.08–23.08; VII – 23.08–06.09)

В I и II срок экспозиции ловушек динамическая плотность герпетобионтов составляла 202,5 и 311,08 экз./100 лов.-сут. Далее происходило увеличение обилия до 314,16 экз./100 лов.-сут., а в последующем до конца сезона шло постепенное снижение численности герпетобионтов до 50,05 экз./100 лов.-сут. Достоверные значимые различия уловистости герпетобионтов, в сравнении с участками № 1 и № 2 наблюдались лишь в середине сезона. Это связано с высоким обилием пауков и сенокосцев. Так, динамическая плотность пауков с 22.06 по 05.07 достигала 260,0 экз./100 лов.-сут. Это самые высокие показатели численности данной группы в период исследования. Уловистость сенокосцев (05.07–12.07) также имела высокие значения и составляла – 88,6 экз./100 лов.-сут. Это связано прежде всего с более высокой влажностью участка и развитостью почвенных горизонтов и соответственно лучшей кормовой базой. Нужно отметить, что и многоножки костянки (*Lithobiomorpha*) в этом биогеоценозе имели более высокие и стабильные показатели уловистости, по сравнению с данными сосняков на горях. Динамическая плотность в отдельные сроки достигала 5,72 экз./100 лов.-сут.

В сосняке черничном (участок № 5) растительный напочвенный покров более разнообразен по сравнению с другими участками. Это связано с достаточным увлажнением и богатством почв. В низинах встречается сфагнум, наличие которого может свидетельствовать о начале заболачивания. Для этого участка характерны более равномерные значения динамической плотности герпетобионтов и таксономического разнообразия (рис. 6). Динамическая плотность почвенной мезофауны в начале сезона составляла 251,25 экз./100 лов.-сут. В конце мая уловистость возрастала, достигая 314,16 экз./100 лов.-сут, после чего проис-

ходило некоторое снижение численности до 238,7 экз./100 лов.-сут., поскольку снижалась численность пауков. В июле численность беспозвоночных вновь возрастала до 328,9 экз./100 лов.-сут. за счет увеличения обилия пластинчатоусых. К концу июля и до сентября происходило постепенное снижение динамической плотности до 158,73 экз./100 лов.-сут. Относительно низкие значения численности беспозвоночных в сосняке черничном обусловлены низкой численностью доминантов: так, численность пауков только во II срок достигала 221,76 экз./100 лов.-сут., а в остальные сроки не превышала 100 экз./100 лов.-сут. Ниже была уловистость и жукелиц, максимальная численность которых в начале сезона составляла 125 экз./100 лов.-сут., а в среднем доля этих жуков от общих показателей обилия всего 18%.

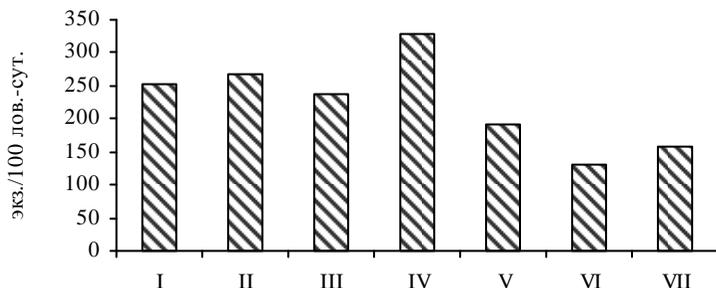


Рис. 6. Сезонные изменения динамической плотности (экз./100 лов.-сут.) почвенных беспозвоночных сосняка черничного (участок № 5)

К сентябрю в сосняках липняковом и черничном (участки № 3 и № 5), по сравнению с другими сосняками, динамическая плотность почвенных животных еще сохранялась на относительно высоком уровне и составляла 160-300 экз./100 лов.-сут. (см. рис. 1).

Анализ группового состава почвенной мезофауны и доминирующих групп показал, что всех выявленных животных можно отнести к трем типам: кольчатые черви (*Annelida*), моллюски (*Mollusca*), членистоногие (*Arthropoda*). Основными доминирующими группами в этих биоценозах являлись пауки, жуки жужелицы, стафилиниды и долгоносики, доля которых составляла до 96% от общего обилия герпетобионтов (табл. 1).

Пауки (*Aranei*) имели стабильно высокое обилие на всех участках и практически во все сроки исследования. Их уловистость достигала 152,3 экз./100 лов.-сут. в сосняке одновозрастном (участок № 1) и 200 экз./100 лов.-сут. в сосняке разновозрастном (участок № 2). Доля *Aranei*

в сосняках лишайниково-мшистых, а также в сосняке лишайниковом на дюнном всхолмлении (участок № 4) в среднем составляла от $44 \pm 1,6$ до $63 \pm 2,3$ % (рис. 7-9).

В сосняке липняковом на первой надпойменной террасе (участок № 3) и сосняке черничном (участок №5) доля пауков несколько ниже и составляла $25 \pm 1,5\%$ и $35 \pm 1,7$ % соответственно (рис. 10, 11). В этих биоценозах доминантами были также жуки жужелицы и стафилиниды. Колебания уловистости *Carabidae* в течение сезона были больше, и поэтому их доля от общей численности изменялась от $6 \pm 0,2\%$ в сосняке лишайниковом на дюнном всхолмлении (участок № 4) и до $38 \pm 1,2\%$ в сосняке липняковом (участок № 3).

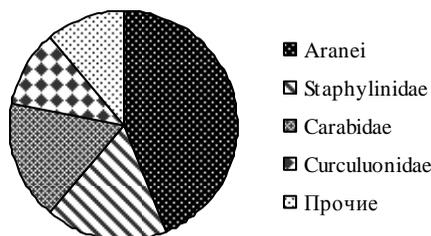


Рис. 7. Соотношение основных таксономических групп герпетобионтов (участок № 1)

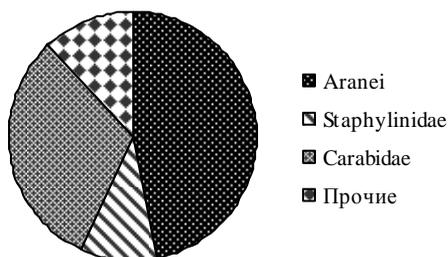


Рис. 8. Соотношение основных таксономических групп герпетобионтов (участок № 2)

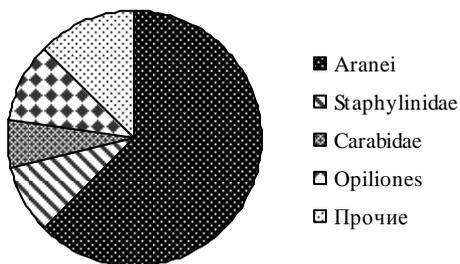


Рис. 9. Соотношение основных таксономических групп герпетобионтов (участок № 4)

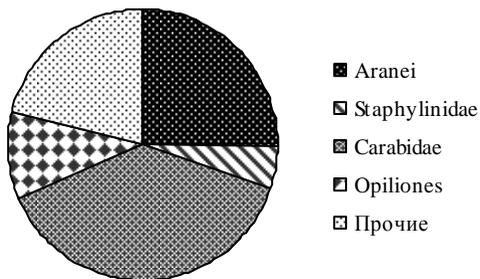


Рис. 10. Соотношение основных таксономических групп герпетобионтов (участок № 3)

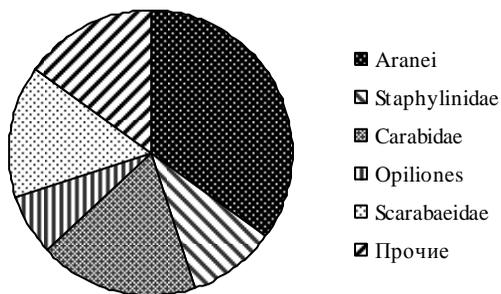


Рис. 11. Соотношение основных таксономических групп герпетобионтов (участок № 5)

Общая уловистость жужелиц в разновозрастном сосняке (участок № 2) в 2-2,5 раза выше, чем в сосняке одновозрастном (участок № 1), и эти различия сохранялись во все сроки экспозиции ловушек, а максимальные значения обилия за сезон составили 118,8 экз./100 лов.-сут. (рис. 11-15). В основном это крупные виды рода *Carabus*. На обоих участках доминировал *Carabus granulatus* L. Еще один вид – *Carabus nemoralis* O. Mull. выявлен в сосняке лишайниковом разновозрастном. В сосняке одновозрастном встречается также единично другой вид – *Carabus glabratus* Payk. Среди крупных видов рода *Pterostichus* в этих биогеоценозах наблюдалась высокая уловистость *Pterostichus niger* Schal. В сосняке черничном (участок №5) среди жужелиц высока доля мелких форм, а *Carabus granulatus* L. является практически единственным представителем данного рода. Примечательно, что только в сосняке липняковом (участок № 3) были выявлены все пять видов рода *Carabus*: *C. granulatus* L., *C. nemoralis* O. Mull., *C. glabratus* Payk., *C. schenherri* F. von W. и *C. hortensis* L. Первые два вида являлись доминантами, а следующие три встречались лишь единично.

Динамическая плотность стафилинид также выше в начале сезона и достигала 73,8 экз./100 лов.-сут. (участок № 1). Двупарноногие многоножки (*Diplopoda*) и губоногие (*Lithobiiomorpha*) как влаголюбивые группы почвенных животных в исследуемых биоценозах встречались нерегулярно и с низкой численностью.

Пластинчатоусые жуки (*Scarabaeidae*) отмечены во всех сосняках, но только в сосняке черничном (участок № 5) доля этих жуков от общей численности почвенных животных достигала 15%. Массовый выход жуков рода *Geotrupes* увеличил значения уловистости герпетобионтов на этом участке в середине сезона (рис. 15).

В отдельные сроки высокое обилие наблюдалось среди жуков долгоносиков (*Curculionidae*), особенно это характерно для сосняков лишайниковых (участки №№ 1, 2 и 4). Долгоносики в ловушках представлены практически одним видом – большим сосновым долгоносиком (*Hylobius abietis* L.). Хотя взрослые жуки больше связаны с древесной растительностью, тем не менее, уловистость имаго достигала 24,6 экз./100 лов.-сут. на первом участке, 23,8 экз./100 лов.-сут. – на четвертом и 12,3 экз./100 лов.-сут. – на втором. Вклад данного вида в общее биоразнообразие выше в сосняке лишайниково-мшистом одновозрастном (участок № 1), где его доля достигала 11 % (рис. 11).

В сосняках выявлена высокая плотность рыжих лесных муравьев (*Formicidae*). Были отмечены гнезда с внешним куполом, а также подземные гнезда без внешнего купола. Высокая плотность *Formicidae* мо-

жет оказывать влияние на общее биоразнообразие хищных групп герпетобионтов, и это отмечалось в ряде работ [8-10]. Остальные группы почвенных животных встречались в ловушках нерегулярно и имели невысокую численность.

Заключение

Изучение герпетобионтного населения сосновых лесов показало, что активность и разнообразие животных зависит от развитости напочвенного покрова, выраженности и сформированности почвенных горизонтов, режима влажности и температуры участка. Состав доминантных таксонов на всех исследованных пробных площадях остается неизменным. К ним относятся пауки, жуки жужелицы, стафилиниды. В чистых сосняках лишайниковых разнообразие герпетобионтов значительно ниже, колебания динамической плотности в течение сезона выражены больше. Развитый живой напочвенный ярус повышает встречаемость растительноядных групп (полужесткокрылые) и сапротрофных организмов, таких как дождевые черви, двупарноногие многоножки. На всех участках выявлена высокая активность рыжих лесных муравьев, которые могут составлять конкуренцию жужелицам и стафилинидам.

Библиографический список

1. Фауна и экология стафилинид (*Coleoptera, Staphylinidae*) заповедника / В.А. Матвеев, Л.Б. Рыбалов, И.Г. Воробьева, Е.В. Бекмансурова // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып.3. – Йошкар-Ола: Марийский гос. техн. ун-т, 2008. – С. 251–273
2. Массовые виды жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в пойме р. Б.Кокшага / А.И. Бастраков, И.Г. Воробьева, Д.В. Абросимова, Т.В. Данилова // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы конференции по итогам НИР БХФ за 2011 г. Вып.3. – Йошкар-Ола: Мар.гос.ун-т, 2012. – С.65–70.
3. Бастраков, А. И. Пространственное распределение населения почвенной мезофауны по поперечному профилю речной долины реки Большая Кокшага / А.И. Бастраков, И.Г. Воробьева // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы конференции по итогам НИР БХФ за 2010 г. Вып.2. – Йошкар-Ола: Мар. гос.ун-т, 2011. – С.27–29.
4. Воробьева, И. Г. Характеристика почвенной мезофауны некоторых сухих местообитаний Республики Марий Эл / И.Г. Воробьева // Проблемы почвенной зоологии: материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – Москва: Т-во научных изданий КМК, 2008. – С.25–27.
5. Староверов, И. С. Численность и разнообразие населения микроартропод в отдельных биогеоценозах Республики Марий Эл / И.С. Староверов, И.Г. Воробьева // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского

популяционного семинара памяти Н.В.Глотова. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017 – С. 215–216.

6. Демаков, Ю. П. Структура земель и лесов заповедника / Ю.П. Демаков // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: Мар. гос. тех. ун-т, 2007. – С. 9–49.

7. Гиляров, М. С. Методы почвенно-зоологических исследований / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1975. – 274 с.

8. Суворов, А. А. Влияние рыжих лесных муравьев на структуру населения подстилочных беспозвоночных ельников Подмоскovie / А.А.Суворов // Особенности животного населения почв Московской области – М.: Наука, 1994 – С. 74–99.

9. Рыбалов, Л. Б. Муравьи, медведи, жукелицы: некоторые аспекты взаимоотношений в Енисейской тайге / Л.Б. Рыбалов, Г.Л. Рыбалов, И.Г. Воробьева // Муравьи и защита леса. – Пермь, 2001. – С.49–51.

10. Резникова, Ж. И. Влияние рыжих лесных муравьев на поведение жукелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне / Ж.И. Резникова, Е.А. Дорошева // Доклады академии наук. – 2000. – Т. 375, № 4.– С. 571–573.

POPULATION OF SOIL-DWELLING MESOFAUNA IN PINE FORESTS OF «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

I. G. Vorobyeva, G. A. Bogdanov, S. P. Sboeva

Keywords: pine forests; soil-dwelling mesofauna; herpetobions; catching efficiency; predominant groups; seasonal dynamics.

Population of soil-dwelling mesofauna, group composition, and seasonal dynamics of herpetobions were analyzed based on the information collected at five sampling areas in different types of pine forest of «Bolshaya Kokshaga» nature reserve in 2015. It is demonstrated that activity and biodiversity of animals depends on development of soil cover, humidity, and temperature of soil. Animals' activity is higher at the beginning of growing season (May – June), than it slowly decreases. Composition of predominant taxons, which includes Aranei, Staphylinidae, and Carabidae was unchangeable at the sampling areas. Opiliones, Curculionidae, and Scarabaeidae joined the group of predominant taxons sometimes. Diversity of soil-dwelling Invertebrata is significantly lower in pure lichenous pine forests and variation of dynamic density is more severe during the season.

УДК 598.2:502.1

РЕДКИЕ И МАЛОЧИСЛЕННЫЕ ВИДЫ ПТИЦ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

В. И. Дробот

Представлены материалы многолетних наблюдений за авифауной на современной территории заповедника «Большая Кокшага». Дана оценка статуса, характера пребывания, достоверности гнездования и тенденций численности 41 вида птиц.

Ключевые слова: заповедник «Большая Кокшага»; редкие виды; птицы; тенденция численности; гнездование; характер пребывания.

Введение

В настоящей работе обобщены результаты орнитологических наблюдений в период с 1978 по 2017 гг., полученные на наблюдательных пунктах, входящих в состав современной территории заповедника. Преимущественно приведены данные, собранные на территории и в окрестностях н.п. Шушер. Это объясняется тем, что начиная с 1978 года здесь стали регулярно проводиться учебные полевые практики по зоологии со студентами биолого-химического факультета Марийского государственного университета. Практики проводились с конца апреля до середины июля ежегодно. Суммарная продолжительность практик в отдельные годы достигала 60 дней. Подобный полевой график позволял длительное время проводить зоологические наблюдения. Кроме того, дополнительно орнитологические наблюдения регулярно осуществлялись за рамками практик в июле-октябре. В ряде случаев приводится информация по другим пунктам наблюдений: н.п. Шаптунга, оз. Шушьер, р. Большая Кокшага.

Объекты и методика исследования

Учеты проводились в соответствии с требованиями методик учета птиц в лесных и околородных биотопах [1, 2, 4]. Статус и характер пребывания, достоверность гнездования оценивались применительно к территории заповедника в соответствии с критериями, рекомендованными Комитетом Европейского орнитологического атласа [5]. Таксономия птиц приведена по Л.С. Степанян [3].

Результаты исследований и их интерпретация

Отряд Аистообразные *Ciconiiformes*

Семейство Аистовые *Ciconiidae*

Аист черный *Ciconia nigra* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер первая встреча была зарегистрирована 2 мая 1985 г. В последующие 5 лет черного аиста удавалось наблюдать еще дважды: 12 мая 1988 г. и 10 мая 1990 г. Во всех случаях регистрировался транзитный пролет одиночных особей в северном направлении над поймой р. Большая Кокшага. Кроме того, в первой декаде мая 1988 г. над полями сельхоз угодий в окрестностях н.п. Шаптунга дважды наблюдали одиночно пролетающих птиц. Статус и характер пребывания: *неясен (X)*, *вероятно мигрирующий (M)*. F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Гусеобразные *Anseriformes*

Семейство Утиные *Anatidae*

Крохаль большой *Mergus merganser* Linnaeus, 1758

Отмечался на оз. Шушьер во время регулярных наблюдений в 1988 – 1992 годах. В период весенних миграций регистрировались небольшие стайки численностью до 10 особей. Птицы отдыхали в дневное время в укрытых от ветра прибрежных зарослях ивы. 3 мая 1988 г. одна птица была найдена мертвой в обрывках старых рыбацких сетей. Случаев гнездования птиц на озере не установлено. Статус и характер пребывания: *неясен (X)*, *вероятно мигрирующий (M)*, R – дневной отдых, F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Соколообразные *Falconiformes*

Семейство Скопиные *Pandionidae*

Скопа *Pandion haliaetus* Linnaeus, 1758

С момента начала постоянных наблюдений в 1985 г. ежегодно регистрировалась одна пара. Первая встреча – 9 мая 1985 г. Последняя встреча – 15 мая 2016 г. Все встречи происходили на протяжении гнездового и послегнездового периодов с мая по август. Охотящиеся взрослые птицы одиночно или в паре встречались на оз. Шушьер, старицах и русловой части р. Большая Кокшага в окрестностях н.п. Шушер. Молодых птиц наблюдать не удавалось. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, гнездование *вероятно*: (3) на постоянной территории наблюдалась пара птиц в гнездовой период в подходящем для гнездования биотопе. Численность стабильная – с 1985 года постоянно регистрируется одна пара.

Семейство Ястребиные Accipitridae

Лунь полевой *Circus cyaneus* Linnaeus, 1766

С 1988 года одна пара птиц регулярно встречалась в окрестностях н.п. Шаптунга. В начале гнездового периода на протяжении дня птицы одиночно или в паре периодически наблюдались в процессе охоты над территорией полей сельхозугодий. В конце мая и июне неоднократно регистрировали охотящегося самца, который часть добычи уносил, по всей видимости, насиживавшей яйца самке. В послегнездовой период наряду со взрослыми в разные годы отмечалось от 1 до 2 молодых птиц. В окрестностях н.п. Шушер в гнездовой период луни спорадически появлялись на кормежке. Как правило, птицы охотились на протяжении 0,5-1 часа, после чего улетали по направлению н.п. Шаптунга. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, достоверность гнездования *доказана*: (14) в гнездовой период в подходящем для гнездования биотопе наблюдались птицы, несущие корм птенцам. Численность стабильная – с 1988 года постоянно регистрируется одна пара.

Подорлик большой *Aquila clanga* Pallas, 1811

За весь период наблюдений была зафиксирована единственная встреча: 6 сентября 2009 года на въезде в заповедник, на пересечении южной границы и лесной дороги, ведущей от 45 км Козьмодемьянского тракта. Одиночная птица сидела на ветке сосны на высоте 3 м и подпустила автомобиль на расстояние 10 м. По всем признакам это была мигрирующая особь. Статус и характер пребывания: *мигрирующий (M)*, R – дневной отдых, F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности: не установлены.

Змеяй *Circaetus gallicus* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер змеяйды стали регистрироваться только с 2009 года. Первая встреча была отмечена 10 августа 2009 г. Две птицы на протяжении трех часов успешно охотились на змей. В последующие 4 года птицы в населенный пункт навевывались не более двух раз. В 2014-2016 гг. появление птиц приняло более регулярный характер. В теплые дни второй половины августа – начала сентября на кормежку прилетала одна пара птиц. Как правило, в каждый сезон это происходило не чаще двух раз. Самая поздняя встреча – 4 сентября 2016 г. Спорадическое появление птиц в пункте наблюдений только в послегнездовой период позволяет предположить, что все это время приходилось наблюдать мигрирующих особей. Статус *неясен (X)*, T – на кормежке, F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности не установлены.

Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* Linnaeus, 1758

Первая встреча орланов на современной территории заповедника была зарегистрирована на оз. Шушьер во второй половине июня 1983 г. Одинокая птица, судя по характеру окраски в возрасте не более 5-ти лет, охотилась над акваторией озера. Впоследствии длительное время птицы здесь не встречались. Позднее птиц с характерной для взрослых особей окраской хвоста наблюдали на озере в июне-июле 2002, 2006 и 2009 годов. В окрестностях н.п. Шушер взрослых орланов впервые наблюдали 25 июня 2000 г. В последующие годы одна пара взрослых птиц ежегодно от 1 до 4 раз за гнездовой период регистрировалась на кормежке над акваторией реки и пойменных водоемов в окрестностях населенного пункта, а молодые особи в гнездовой и послегнездовой периоды здесь не встречались. Тем не менее, в 2006 г. на оз. Шушьер в послегнездовой период в компании со взрослой птицей удалось наблюдать особь без характерных особенностей окраски хвоста. Самая поздняя встреча орланов датируется 23 сентября 2006 года. Пара птиц около одного часа отдыхала на высохшей сосне возле берега оз. Шушьер. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, гнездование *вероятно*: (3) наблюдалась пара птиц в гнездовой период в подходящем для гнездования биотопе. Численность стабильная – с 2000 года постоянно регистрируется одна пара.

Семейство Соколиные Falconidae

Сапсан *Falco peregrinus* Tunstall, 1771

В окрестностях н.п. Шушер первая встреча зарегистрирована 26 июня 2008 года. До 2010 года включительно отмечались неоднократные залеты как пары, так и одиночных птиц. В гнездовой и послегнездовой периоды сапсаны охотились в населенном пункте, а также над окрестными пойменными лугами. Все эти годы молодых птиц наблюдать не удавалось. С 2011 года птицы не встречались. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*. Гнездование *вероятно*: (3) наблюдалась пара птиц в гнездовой период в подходящем для гнездования биотопе. Существующие тенденции численности не установлены.

Кобчик *Falco vespertinus* Linnaeus, 1766

В окрестностях н.п. Шушер первая встреча – 15 мая 2006 года, последняя встреча – 10 июля 2012 г. Все годы вид отмечался нерегулярно. Как правило, одиночные птицы пролетали через территорию населенного пункта. Охотящихся или отдыхающих птиц не наблюдали. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, F – транзитный пролет. Достоверность гнездования *предположительна*: (1) наблюдались оди-

ночные птицы в гнездовой период в предполагаемом гнездовом биотопе. Существующие тенденции численности не установлены.

Чеглок *Falco subbuteo* Linnaeus, 1758

Впервые в окрестностях н.п. Шушер чеглок отмечен 18 мая 1990 года. Последняя встреча зарегистрирована 15 июля 2014 г. Все годы в течение гнездового периода спорадически отмечались транзитные пролеты одиночных особей через территорию населенного пункта. Реже наблюдались единичные пролеты над пойменными лугами в окрестностях населенного пункта. Охотящихся или отдыхающих птиц не зарегистрировано. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, F – транзитный пролет. Достоверность гнездования *предположительна*: (1) наблюдались одиночные птицы в гнездовой период в предполагаемом гнездовом биотопе. Существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Galliformes Курообразные

Семейство Phasianidae Фазановые

Перепел обыкновенный *Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер спорадически отмечается с 2009 года. Не был зарегистрирован в 2011 и 2013 годах. Во всех случаях фиксировалось характерное токование только одного самца. Звуковая активность проявлялась достаточно поздно, как правило, в конце июня-начале июля, и по продолжительности в разные годы составляла от 2 до 7 суток. После чего никаких признаков гнездовой активности не наблюдалось. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, гнездование *предположительно*: (2) токующий самец отмечен в гнездовой период. Существующие тенденции численности не установлены.

Куропатка серая *Perdix perdix* Linnaeus, 1758

За весь длительный срок наблюдений на территории заповедника этот вид отмечен только один раз. 17 апреля 2010 года на территории н.п. Шушер были обнаружены две вытаявшие из-под снега мертвые птицы. По всем признакам появление этого типичного кампофила вдали от характерных мест обитания следует считать случайным явлением. Статус и характер пребывания: *залетный* (E). Существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Журавлеобразные Gruiformes

Семейство Журавлиные Gruidae

Журавль серый *Grus grus* Linnaeus, 1758

Наблюдения за журавлями на территории, включающей современные границы заповедника, проводятся с 1978 года. До конца 90-х годов одна пара в гнездовой период постоянно встречалась в окрестностях оз. Шушьер. На протяжении всех лет одну пару наблюдали в окрестностях

н.п. Шушер. В начале гнездового периода регулярно фиксировались голоса птиц. С начала 2000-х годов во время половодья журавли стали часть времени проводить на окраине населенного пункта, позднее перемещались на высыхающие пойменные луга. В апреле-мае одну пару птиц или следы их лап периодически наблюдали на полях в окрестностях н.п. Шаптунга. В гнездовой и послегнездовой периоды следы лап журавлей фиксировались на песчаных косах в русле р. Большая Кокшага в районе урочищ Старая Кокшага, Красный Яр, возле н.п. Шушер. По всей видимости, журавли используют русло реки в качестве ориентира во время весенних и осенних кочевок. В окрестностях н.п. Шушер в отдельные дни мая удавалось наблюдать пролет 5-ти стай. Над населенным пунктом за сутки пролетало до 500 птиц с максимальным количеством в одной стае 166 особей (7 мая 2010 года). На осеннем пролете в течение дня пролетало до 3-х стай с суммарным количеством до 400 птиц. Максимально в осенних стаях насчитывали 163 особи (29 сентября 2013 года). Пролетные стаи всегда летели транзитом на большой высоте. Остановок на отдых в пределах заповедника наблюдать не приходилось. Характер пребывания: *гнездящийся, гнездование вероятно*: (3) в гнездовой период наблюдалась пара в подходящем для гнездования биотопе, (4) длительное время характерное поведение птиц отмечалось на постоянной территории. Численность стабильна: одна пара гнездится на оз. Шушьер, одна пара в окрестностях н.п. Шушер и одна пара в урочище Старая Кокшага.

Семейство Пастушковые Rallidae

Погоньш *Porzana porzana* Linnaeus, 1766

В окрестностях н.п. Шушер встречался sporadически с 1983 года. По мере сокращения сенокосов, выпаса крупного и мелкого рогатого скота с 1995 года стал регистрироваться регулярно. Птицы отмечались в гнездовой период в подходящем для гнездования биотопе. Кладки яиц или птенцы обнаружены не были. Звуковая активность поющих самцов относительно длительная, в среднем около 30 дней, начиная с первых чисел мая. Как правило, отмечалось пение одного самца, в редкие годы одновременно удавалось слышать пение двух самцов. Возможно, что рост количества гнездящихся пар ограничивают кошки и собаки, живущие в хозяйских подворьях на вольном выгуле. Однако сейчас их количество значительно ниже, чем в годы до образования заповедника. Тем не менее роста численности погоньша не происходит. Более того, гнездовой биотоп располагается в непосредственной близости от жилых построек на удалении 50-150 м. Все годы наблюдений птицы отмечались исключительно в пределах небольшого участка заросших сырых лугов площадью около 5 га. По всей видимости, в настоящее время, ос-

новым лимитирующим фактором, сдерживающим численность птиц, следует считать ограниченность гнездовых угодий. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*. Гнездование *вероятно*: (4) постоянная территория зарегистрирована на основе поведения птиц дважды с интервалом не менее одной недели. Численность стабильная – с 1995 года постоянно регистрируется одна пара.

Коростель *Crex crex* (Linnaeus, 1758)

В окрестностях н.п. Шушер регистрируется с 1978 года. Птицы отмечались в гнездовой период в подходящем для гнездования биотопе. В разные годы находили полные кладки, сидящих на гнездах птиц, а также вышедших из гнезда птенцов. До 1991 года обитало не более 3 пар. После сокращения в населенном пункте площади приусадебных хозяйств, сенокосов и снижения интенсивности выпаса скота численность коростеля постепенно увеличивалась. С 2006 года численность стабилизировалась. В разные годы отмечалось гнездование 8-11 пар. Во время учетов, проведенных 23 июня 2017 года, на территории н.п. Шушер и прилегающих пойменных участках до устья р. Шамка было зарегистрировано 15 поющих самцов. Наибольшая плотность птиц отмечена на окружающих жилые постройки пойменных лугах (9 пар). Звуковая активность поющих самцов продолжительная – с первой декады мая по начало июля. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*. Достоверность гнездования *доказана*: (11) обнаружены недавно выведенные птенцы, (15) найдено гнездо с яйцами. Численность увеличивается.

Отряд Ржанкообразные Charadriiformes

Семейство Ржанковые Charadriidae

Зуек малый *Charadrius dubius* Scopoli, 1786

За весь период наблюдений была зафиксирована единственная встреча: 28 июня 2006 года. Одиночная птица находилась на лужайке между жилых построек в н.п. Шушер. В последующие дни птица более не обнаруживалась ни на территории населенного пункта, ни на расположенных в его окрестностях пойменных лугах. Поскольку в прежние и последующие годы признаков гнездования малого зуйка в здесь не было зафиксировано, то данный факт следует рассматривать как результат случайного залета. Статус и характер пребывания: *залетный (E)*, R – дневной отдых, F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности не установлены.

Семейство Бекасовые Scolopacidae

Улит большой *Tringa nebularia* Gunnerus, 1767

Со времени организации наблюдений в 1978 году и до момента создания заповедника улиты были распространены относительно широко. Они гнездились на пойменных лугах, используемых для выпаса и сено-

коса в окрестностях н.п. Шушер, урочищ Долгая Старица, Коноплянник, Аргамачинская Пристань, а также по многочисленным сенокосам в пойме р. Большая Кокшага. Взрослые и молодые птицы встречались на протяжении всего гнездового периода. Численность улитов составляла 10-15 пар. По мере прекращения сенокосения улиты в большинстве указанных мест гнездится перестали. В 2010-2016 годах на пойменные луга в окрестностях н.п. Шушер ежегодно прилетало до трех пар. В 2017 году зарегистрирована только одна пара. В гнездовой период отмечались как взрослые птицы, так и птенцы. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*. Достоверность гнездования *доказана*: (11) в гнезде обнаружены птенцы. Численность сокращается.

Травник *Tringa tetanus* Linnaeus, 1758

В границах современной территории заповедника впервые был обнаружен в 2008 году на пойменных лугах в окрестностях н.п. Шушер. В мае наблюдали одну пару птиц, проявлявших беспокойство при приближении наблюдателя к постоянной территории их пребывания, что указывало на наличие гнезда. В начале июля кроме взрослых наблюдали двух молодых птиц, что подтвердило успех гнездования. Впоследствии травники в окрестностях н.п. Шушер появлялись спорадически в 2011 и 2014 годах. Во второй половине мая регистрировались одиночные особи, которые задерживались на отдых и кормежку на 5-7 дней, после чего улетали. Вероятно, что травники используют территорию заповедника в качестве транзитной, а наблюдавшееся гнездование является случайным. С другой стороны, появление одиночных особей может быть свидетельством гибели птиц на зимовке или во время перелетов. Поэтому, несмотря на наличие благоприятных для гнездования биотопов, птицы продолжали мигрировать за пределы заповедника в поисках партнеров. Статус и характер пребывания: *гнездящийся (спорадически), вероятно мигрирующий (М)*, R – дневной отдых, F – транзитный пролет. Достоверность гнездования *доказана*: (11) обнаружены недавно выведенные птенцы. Тенденции численности не установлены.

Мородунка *Xenus cinereus* Gldenstdt, 1775

В окрестностях н.п. Шушер в гнездовой период птицы регулярно регистрировались по характерным песням на протяжении 1978-1995 годов. На окрестных пойменных лугах, как правило, отмечали одного токующего самца, в отдельные годы одновременно токовало по две птицы. В последующие годы и в настоящее время мородунки появляются не каждую весну. Последняя встреча датируется 2017 годом. Все это время удавалось регистрировать брачное поведение только одного самца. Гнезда либо птенцы ни разу не были обнаружены. Статус и характер

пребывания: *гнездящийся*, *гнездование предположительно*: (2) слышен характерный для гнездового периода голос самца. Численность нестабильна.

Кроншнеп большой *Numenius arquata* Linnaeus, 1758

За все время наблюдений был встречен лишь однажды 30 апреля 2015 года. Стайка из 18 особей на высоте около 30 м транзитом пролетела над пойменными лугами в окрестностях н.п. Шушер. Статус и характер пребывания: *мигрирующий (M)*, F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности не установлены.

Дупель *Gallina gomeidia* Latham, 1787

Впервые в окрестностях н.п. Шушер токующие самцы были услышаны 8 мая 1999 года. В прежние годы гнездование птиц, по всей видимости, лимитировалось выпасом скота и сенокосами. По крайней мере, по мере снижения фактора беспокойства численность дупеля постепенно росла. Первоначально место тока располагалось в 100-150 м от здания биостанции МарГУ. В начале 2000-х годов здесь насчитывалось до 6 токующих самцов. Впоследствии ток переместился на 400 м южнее в пойму р. Большая Кокшага. В 2010-2011 годах после схода половодья на гнездовании учитывали до 9 пар. В 2017 году зарегистрировано 4 токующих самца. В отдельные годы в середине мая находили полные кладки. Успех гнездования не установлен. В настоящее время на численность популяции дупеля, вероятней всего, отрицательно сказывается пресс ворон. В окрестностях населенного пункта они активно разоряют кладки не только наземно гнездящихся, но и древесно-кустарниковых птиц, о чем свидетельствуют многочисленные находки скорлупы и расклеванных яиц, в том числе и куликов. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, достоверность гнездования *доказана*: (15) найдены гнезда с яйцами. Численность нестабильна.

Поручейник *Tringa stagnatilis* Bechstein, 1803

За весь период наблюдений в окрестностях н.п. Шушер поручейники были отмечены дважды: в 2008 и 2017 годах. В 2008 году стайка из 16 птиц на протяжении двух суток 7-8 мая держалась на освободившихся от разлива пойменных лугах. В 2017 году с 14 по 17 мая на тех же местах было учтено 36 кормящихся птиц. Считается, что в условиях Поволжья этот вид не гнездится севернее Казани. В то же время есть предположения о расширении ареала этого вида на север. Возможно, что долина реки Большая Кокшага периодически используется птицами в качестве миграционных путей. Статус и характер пребывания: *мигрирующий (M)*, R – дневной отдых, F – транзитный пролет. Существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Кукушкообразные Cuculiformes

Семейство Кукушковые Cuculidae

Кукушка глухая *Cuculus saturatus* Blyth, 1843

В окрестностях н.п. Шушер встречается с 1978 года. Следует отметить, что голоса птиц удавалось слышать не каждый сезон, в некоторых случаях перерывы составляли 2 года. Например, в окрестностях населенного пункта глухих кукушек не было слышно в гнездовые сезоны 1984, 1985, 1999 и 2000 годов. В остальное время в гнездовой период регистрировался голос только одного самца. Следует отметить, что в течение сезона звуковая активность была нерегулярной, с длительными (до 10 дней) перерывами, что не позволяет оценить достоверность гнездования на более высоком уровне. Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, гнездование *предположительное*: (2) характерный голос самца слышен в гнездовой период. Численность нестабильна.

Отряд Собообразные Strigiformes

Семейство Совиные Strigidae

Филин *Bubo bubo* Linnaeus, 1758

В современных границах заповедника регистрируется с 1978 года. Впервые голоса птиц были услышаны 15 мая в окрестностях оз. Шушер. Впоследствии звуковая активность филинов отмечалась в районе северо-восточного берега озера до прекращения регулярных наблюдений в 1995 году. В окрестностях н.п. Шушер впервые голос филина зарегистрирован в первой декаде мая 1988 года. С тех пор ежегодно в гнездовой период птицы регулярно фиксируются по характерным звукам в дубраве к северо-востоку от населенного пункта. Ни взрослых птиц, ни птенцов обнаруживать не удавалось. Статус и характер пребывания: *оседлый*, гнездование *вероятное*: (4) постоянная территория зарегистрирована на основании поведения птиц дважды с интервалом не менее одной недели. Численность стабильна – в окрестностях н.п. Шушер с 1988 года регистрируется одна пара.

Сова болотная *Asio flammeus* Pontoppidan, 1763

В окрестностях н.п. Шушер этот вид отмечался единожды. В июле 2008 г. был найден один погибший птенец. Впоследствии никаких встреч не зарегистрировано. Статус и характер пребывания *неясен (X)*, существующие тенденции численности не установлены.

Неясыть длиннохвостая *Strix uralensis* Pallas, 1771

В окрестностях н.п. Шушер отмечается с 1980 года. В гнездовой период регулярно фиксируются характерные крики сов. Кроме того, на окраине населенного пункта и над пойменными лугами периодически наблюдали охотящихся птиц. Гнезда и птенцы не встречались. Статус и

характер пребывания: *оседлый*, гнездование *вероятное*: (4) постоянная территория зарегистрирована на основании поведения птиц дважды с интервалом не менее одной недели. Численность стабильна – с 1980 года обитает одна пара.

Неясыть бородатая *Strix nebulosa* J.R. Forster, 1772

В окрестностях н.п. Шушер впервые обнаружена в 1998 году. 3 августа в дубраве, примыкающей с севера к населенного пункта, был обнаружен погибший птенец. Примечательно, что звуковой активности взрослых птиц в гнездовой период этого года не фиксировалось. Повторная встреча состоялась в 2003 году. Во второй половине августа удалось наблюдать взрослую птицу. В последующие годы ни в визуальных контактах, ни по звуковой активности птицы не обнаруживались. Статус пребывания *неясен* (X), существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Ракшеобразные *Coraciiformes*

Семейство Зимородковые *Alcedinidae*

Зимородок обыкновенный *Alcedo atthis* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер отмечается с 1980 года. До 1995 года ежегодно регистрировалось гнездование двух пар зимородков. Территория одной пары находилась рядом с урочищем Красный Яр, территория второй пары – непосредственно рядом с н.п. Шушер. В течение гнездового сезона охотившихся на рыбу птиц по одиночке и в паре регулярно видели в пределах их гнездовых участков. С 1996 года перестали встречаться птицы, гнездившиеся возле населенного пункта, а с 2013 года в окрестностях урочища Красный Яр, где на протяжении 33 лет отмечалось гнездование зимородков, не было зафиксировано ни одной встречи. Статус и характер пребывания: *гнездящийся* (до 2012 года), достоверность *доказана*: (13) наблюдались взрослые птицы, подлетающие к гнезду и отлетающие от него. Численность снижается: в период с 1980 по 1995 год отмечалось две пары, а в 1995-2012 – одна пара. С 2013 года птицы не встречались.

Семейство Щурковые *Meropidae*

Щурка золотистая *Merops piaster* Linnaeus, 1758

На гнездовании в заповеднике не встречалась. В н.п. Шушер периодически встречается на пролете во время кочевков. За все время наблюдений было зарегистрировано два случая посещения птицами населенного пункта весной: 18 мая 2007 года – 10 особей и 21 мая 2008 года – 14 особей. Каждый раз птицы отдыхали на деревьях, задерживаясь на территории населенного пункта в течение 1,5-2,0 часов. Один раз стайка щурок из 10 птиц залетела в населенный пункт летом (1 июля 2012 го-

да). На территории заповедника подходящих гнездовых биотопов для щурок нет, поэтому можно предположить, что птицы используют эту территорию в качестве транзитной. Появление птиц в гнездовой период также может указывать на возможность нахождения гнездовых участков вблизи заповедника. Не исключено, что это могло быть примером кочевки летующих особей. Статус и характер пребывания: *мигрирующий (M)*, *возможно летующий (S)*, R – дневной отдых. Существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Удодообразные *Upuriformes*

Семейство Удодовые *Upuridae*

Удод *Upura epops* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер известен с 1990 года. До 2012 года ежегодно в гнездовой период регистрировалась звуковая активность 1-2 самцов. Гнездовые участки все годы были строго локализованы. Одна пара гнездилась на северной окраине населенного пункта в районе старой пасеки. Во второй половине июня 2008 года гнездо этой пары было обнаружено на земле под старым перевернутым вверх дном жестяным ведром, в котором находился один мертвый птенец. Других погибших птиц найдено не было. Гнездо было разорено, вероятно, кошками. Другая пара обосновалась в дубраве на южной окраине населенного пункта, загнездившись в дупле дуба. Кормящиеся птицы регулярно здесь отмечались, не проявляя при этом беспокойства в присутствии человека, и подпускали на расстояние до 10 м. С 2013 года птицы стали регистрироваться спорадически, а в 2015 и 2016 годах не было зафиксировано ни одной встречи. В 2017 году в середине мая на протяжении недели отмечались брачные крики одного самца. Сокращение численности, а впоследствии и исчезновение удодов в населенном пункте связано, возможно, с интенсивным использованием на некоторых подворьях ядохимикатов против медведок (удодов, собирающих насекомых на картофельных участках, до этого неоднократно наблюдали). Статус и характер пребывания: *гнездящийся*, достоверность гнездования *доказана*: (16) найдено гнездо с птенцами. Численность снижается.

Отряд Дятлообразные *Piciformes*

Семейство Дятловые *Picidae*

Дятел трехпалый *Picoides tridactylus* Linnaeus, 1758

В современных границах заповедника встречается крайне редко. В 80-90-х годах XX века спорадически отмечался на зимних и весенних учетах в районе оз. Шушьер, урочищ Расширение, Колонская Делянка и по лесным дорогам. В последнее время в гнездовой период 2005, 2008 и 2011 годов регистрировались одиночные особи и пары птиц вдоль лесных дорог, идущих в западном и южном направлениях от н.п. Шушер.

Статус и характер пребывания: *оседлый, гнездование вероятно*: (3) в гнездовой период наблюдалась пара птиц в подходящем для гнездования биотопе. Существующие тенденции численности не установлены.

Дятел зеленый *Picus viridis* Linnaeus, 1758

За период наших наблюдений зеленый дятел был встречен лишь один раз. 20 сентября 2015 года одиночную птицу наблюдали недалеко от южной границы заповедника на лесной дороге, идущей к 45 км авто-трассы. Ранее отмеченная встреча зеленого дятла на старой железнодорожной насыпи в мае 2007 года при детальном изучении фотоматериалов оказалась ошибочной. Характер пребывания этого вида на территории заповедника по единичным встречам оценить невозможно. Статус пребывания *неясен (X)*, а существующие тенденции численности не установлены.

Отряд Воробьинообразные *Passeriformes*

Семейство Ласточковые *Hirundinidae*

Ласточка береговая *Riparia riparia* Linnaeus, 1758

Ранее места гнездования береговых ласточек отмечались только в охранной зоне заповедника. В н.п. Шушер с начала 2000-х годов периодически стали появляться единичные птицы или небольшие стайки до 10 особей. Чаще всего это происходило в первой половине мая. Тем не менее в ближайших окрестностях гнездящихся птиц не находили. Впервые гнездование береговых ласточек в центральной части заповедника было отмечено в 2016 году. Ласточки организовали колонию на небольшом глинистом участке левого берега р. Большая Кокшага в 600 м южнее н.п. Шушер. По данным учетов на начало гнездования в колонии было насчитано 14 пар. В послегнездовой период в районе колонии фиксировали до 40 летающих птиц. В 2017 году 27 мая в н.п. Шушер было зарегистрировано 42 птицы, которые держались в таком количестве до 3 июня. К концу июня было учтено только 10 пар, часть птиц, вероятно, переместилась на другие территории. На время учетов 24 июня в колонии насчитывалось 13 нор. Все норы были новыми, поскольку во время весеннего паводка 2017 года часть берега со старыми норами обрушилась. Статус пребывания: *гнездящийся*, достоверность гнездования *доказана*: (13) наблюдались взрослые птицы, подлетающие к гнезду и отлетающие от него. Тенденции численности не установлены.

Семейство Сорокопутовые *Laniidae*

Сорокопут серый *Lanius excubitor* Linnaeus, 1758

В заповеднике серые сорокопуть встречаются редко. В н.п. Шушер они стали появляться с 2009 года. Первая встреча датируется 5 мая 2009 года. В последующие годы птицы появлялись спорадически в 2011, 2014 и 2015 годах. Во всех случаях по 1-2 особи регистрировали только

в начале гнездового периода с 19 апреля по 10 мая. Птицы гнездовой активности либо брачного поведения не проявляли. В населенном пункте задерживались на 1-3 дня. В более поздние сроки птиц обнаружить не удавалось. Возможно, что сорокопуть посетили эту территорию и в другие годы, но в силу своей малочисленности и кратковременного пребывания попросту не успевали быть зафиксированы наблюдателем. По всей видимости, территория заповедника используется этим видом в качестве транзитной. Статус пребывания *неясен (X)*, *вероятно мигрирующий (M)*, на отдыхе – *R*. Тенденции численности не установлены.

Семейство Врановые Corvidae

Кедровка *Nucifraga caryocatactes* Linnaeus, 1758

В заповеднике кедровки в гнездовой и послегнездовой периоды не наблюдались. Все отмеченные нами встречи происходили в сентябре-октябре. Наиболее многочисленны они были в годы массовых миграций (1984, 1994 годы). В отдельные дни отмечались стайки до 10 особей. Птиц наблюдали вдоль лесных дорог на участках от южной границы заповедника до н.п. Шушер и далее до западной границы и оз. Шушьер. Последняя встреча зарегистрирована 21 сентября 2008 года. Одиночная птица сидела на ели возле железнодорожной насыпи. Вероятно, кедровки появляются на территории заповедника спорадически лишь в годы активных кормовых миграций. Статус и характер пребывания: *мигрирующий (M)*, тенденции численности не установлены.

Семейство Мухоловковые Muscicapidae

Мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis* Temminck, 1815

В окрестностях н.п. Шушер на гнездовании впервые встречена в 2016 году. Гнездо было устроено в дупле сухого дуба на восточной окраине населенного пункта. В течение мая отмечалось регулярное посещение гнезда парой птиц. В мае 2017 года на этой же территории было учтено две пары птиц. Успех гнездования в обоих случаях установить не удалось. Статус и характер пребывания *гнездящийся*, достоверность гнездования *доказана*: (13) наблюдались взрослые птицы, подлетающие к гнезду и отлетающие от него. Тенденции численности не установлены.

Варакушка *Luscinia svecica* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер регулярно встречается с 1990 года. До 2016 года в населенном пункте гнездилась одна пара, а в 2017 году еще одна гнездящаяся пара была отмечена на опушке дубравы южнее его. Все годы отмечались только «краснозвездные» формы. Поющие самцы и кормящиеся пары птиц регулярно наблюдались с конца апреля до 20-х чисел мая. Гнезда и выводки не обнаружены. Статус пребывания – *гнездящийся*, достоверность *вероятна*: (3) наблюдалась пара птиц в гнездо-

вой период в подходящем для гнездования биотопе. Существующая численность стабильна.

Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* S. G. Gmelin, 1774

На территории заповедника впервые встречена в 2006 году. До сих пор пока отмечена только в н.п. Шушер, где 1 пара гнездится ежегодно с момента появления. В гнездовой период птицы активно проявляли гнездовое поведение. Самец, обозначая свою территорию, предпочитал петь, сидя на вершине лиственницы. Регулярно отмечались слетки (до 4 птенцов), которых кормили взрослые птицы.

Статус пребывания – *гнездящийся*, достоверность гнездования *доказана*: (11) обнаружены недавно выведенные птенцы. Существующая численность стабильна – в окрестностях н.п. Шушер обитает одна пара.

Чекан черноголовый *Saxicola torquata* Linnaeus, 1766

Этот вид был отмечен на территории н.п. Шушер в 2006 и 2007 годах. В обоих случаях это был одиночный самец, который не проявлял гнездовой активности. Птицы кормились на территории населенного пункта в середине мая на протяжении 3-4 дней, после чего улетали. Характер поведения и спорадичность появления говорят о случайном появлении птиц. Статус пребывания – *залетный* (E), на кормежке – Т. Тенденции численности не установлены.

Семейство Славковые *Sylviidae*

Бормотушка северная *Hippolais caligata* Lichtenstein, 1823

В окрестностях н.п. Шушер этот вид стал появляться с 2007 года. На учетах ежегодно фиксировали по одному поющему самцу. Гнездовая активность самцов проявлялась, как правило, во второй половине мая и была непродолжительной, максимально до двух недель. После чего птиц обнаруживать не удавалось. Гнезд и птенцов не находили. Статус пребывания – *гнездящийся*, достоверность гнездования *предположительна*: (2) поющий самец отмечен в гнездовой период. Численность стабильна.

Семейство Жаворонковые *Alaudidae*

Жаворонок лесной *Lullula arborea* Linnaeus, 1758

В окрестностях н.п. Шушер периодически отмечался с 1978 по 1995 год. Характерные песни самца регистрировали вдоль лесной дороги, подходящей к населенному пункту с южной стороны. Впоследствии достоверных подтверждений присутствия птиц не поступало. Статус и характер пребывания на настоящий момент *неясен* (X). Существующие тенденции численности не установлены.

Библиографический список

1. Микитюк, А. ИВА программа. Методические рекомендации по организации учета птиц / А. Микитюк. Изд. 2. – Киев: УООП, 1997. – 31 с.
2. Равкин, Ю.С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах / Ю.С. Равкин // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск: Наука, 1967. – С. 66 - 75.
3. Степанян, Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) / Л.С. Степанян. – М.: Академкнига, 2003. – 808 с.
4. Simon Delany. Guidance on waterbird monitoring methodology: Field protocol for waterbirdcounting . – Wetlands International Black Sea programme, 2011. – 64 p.
5. The EBCC Atlas of European Breeding Birds – their distribution and abundance. Academic Press, 1997. – 903p.

**RARE AND FEW IN NUMBERS SPECIES OF BIRDS
IN «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE**

V. I. Drobot

Keywords: «Bolshaya Kokshaga» nature reserve; rare species; birds; trend of number; nesting; distribution.

Results of long-term observations over avifauna at the modern territory of «Bolshaya Kokshaga» nature reserve are offered. An assessment of the status, distribution, veracity of nesting, and trend of number of 41 bird species is given.

УДК 598.2:502.1

МОНИТОРИНГ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ НА МОДЕЛЬНЫХ МАРШРУТАХ ЗАПОВЕДНИКА

В. И. Дробот

Представлены результаты трехлетнего мониторинга орнитоценоза смешанного леса в весенний период. Дана оценка динамики видового разнообразия, плотности населения птиц, α -разнообразия сообщества. Проведен анализ экологической структуры сообщества. Выявлены тенденции снижения обилия видов, формирующих основу трофической и гнездовой структуры орнитоценоза. На фоне снижения плотности населения доминирующих видов прослеживается устойчивый тренд снижения общего обилия орнитоценоза. Показано, что сложившееся сообщество в настоящее время характеризуется высоким уровнем биологического разнообразия и является устойчивым.

Ключевые слова: *птицы, орнитоценозы, биологическое разнообразие, плотность населения, структура сообщества.*

Введение

На протяжении ряда лет учебная полевая практика по зоологии позвоночных животных у студентов Марийского государственного университета проходит на биологической станции, находящейся на территории н.п. Шушер, расположенного в центральной части Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». За годы проведения практик наметились постоянные маршруты как в границах населенного пункта, так и на территории заповедника. Проведение регулярных учетов позволило собрать достаточно богатый материал о фауне и населении различных групп позвоночных животных.

Объекты и методика исследования

В настоящей работе представлены материалы многолетнего мониторинга авифауны в экосистеме смешанного леса за период 2014–2016 гг. В качестве модельного был заложен маршрут, представляющий типичные местообитания птиц в лесных биотопах заповедника. Маршрут начинался от околицы н.п. Шушер и проходил вдоль лесной дороги по направлению к западной границе заповедника до урочища Расширение (рис. 1). Протяженность маршрута составляла 3,5 км. Материал собирался методом маршрутных учетов без ограничения ширины полосы учета, с использованием малого числа радиальных интервалов обнаружения: 0 – 50 м, 50 – 100 м, 100 – 300 м и 300 – 1000 м [6]. Учитывались все птицы, которых удавалось зарегистрировать как по голосам, так и

визуально независимо от расстояния до них. Для снижения ошибок, связанных с вероятностью недоучета, каждый сезон проводился многократный учет: в 2014 г. – 14, 17, 20 мая; в 2015 г. – 30 апреля, 3, 4, 6, 7, 8 мая; в 2016 г. – 14, 17, 19, 20, 23, 24 мая. Суммарная протяженность пройденных маршрутов составила 52,5 км. Для последующего анализа в качестве итоговых показателей обилия использовались максимальные значения из каждой серии.

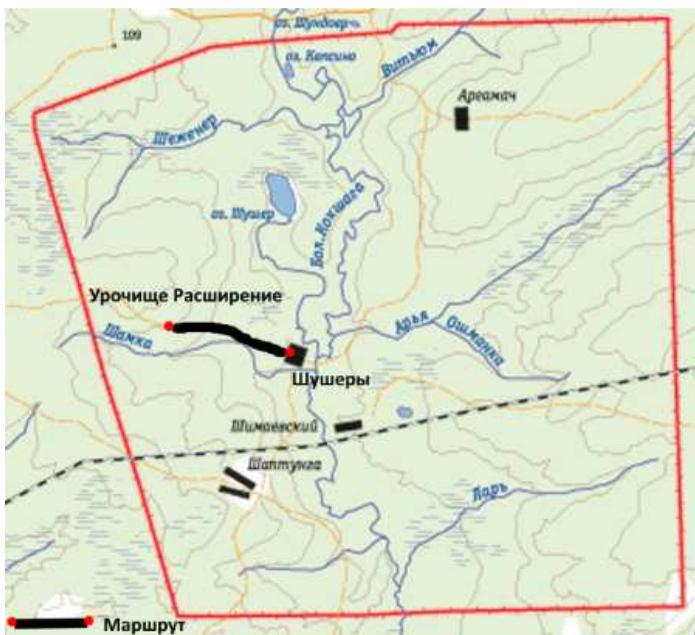


Рис. 1 Схема расположения учетного маршрута

Таксономия птиц приведена по Л.С. Степанян [7]. Биологическое разнообразие сообщества оценивалось с помощью индексов, основанных на относительном обилии видов. Для оценки α -разнообразия применялись индексы: видового разнообразия Шеннона, доминирования Симпсона, выравненности Пиелу. Эта группа индексов учитывает одновременно и выравненность, и видовое богатство сообщества, поэтому углубляет оценки биоразнообразия по сравнению с индексами видового богатства, которые опираются лишь на один параметр [2]. Экологическое структурирование приведено по В.П. Белик [1].

Результаты исследований и их интерпретация

Некоторые виды птиц в период проведения учетов не проявляли активности, но были встречены в другое время. Так, вне основных учетов было встречено 14 видов: глухарь *Tetrao urogallus* Linnaeus, кукушка глухая *Cuculus saturatus* Blyth, неясыть длиннохвостая *Strix uralensis* Pallas, тетеревиный, *Accipiter gentilis* (Linnaeus), перепелятник *Accipiter nisus* (Linnaeus), козодой обыкновенный *Caprimulgus europaeus* Linnaeus, синица хохлатая *Parus cristatus* Linnaeus, московка *Parus ater* Linnaeus, завирушка лесная *Prunella modularis* (Linnaeus), королек желтоголовый *Regulus regulus* (Linnaeus), пищуха обыкновенная *Certhia familiaris* Linnaeus, горихвостка обыкновенная *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus), чиж *Spinus spinus* (Linnaeus), чечетка обыкновенная *Acanthis flammea* (Linnaeus). Упомянутые выше виды отмечались во время дополнительных экскурсий, проводимых с целью уточнения видового состава. Наблюдались, как правило, лишь одиночные особи. Кроме того, были отмечены нетипичные для лесных биотопов представители гусеобразных *Anseriformes*, такие как кряква *Anas platyrhynchos* Linnaeus, чирок-трескун *Anas querquedula* Linnaeus. Отдельные особи этих видов без признаков гнездовой активности спорадически встречались в затопленных тальми водами понижениях рельефа вдоль линии маршрута. Во время стандартных учетов было встречено 36 видов, списочный состав которых представлен в табл. 1. Таким образом, в разные сроки в пределах маршрута в общей сложности было зарегистрировано 52 вида птиц из 10 отрядов, 23 семейств. В последующем анализе были использованы данные только по видам, зарегистрированным во время стандартных учетов.

Основу видового разнообразия орнитоценоза составляли Воробьинообразные *Passeriformes*, представленные 25 видами (69,4 %) из 11 семейств. Наибольшее количество видов отмечено в семействах Славковые *Sylviidae* (5 видов), Вьюрковые *Fringillidae* (4 вида), Мухоловковые *Muscicapidae* (4 вида). Из представителей Дятлообразных *Piciformes* зарегистрировано 4 вида. Прочие отряды были представлены единичными видами. В целом следует отметить относительную стабильность видового состава орнитоценоза. На протяжении трех лет регулярно регистрировалось 25-28 видов. Факты отсутствия отдельных видов на момент проведения учетов объясняются, вероятней всего, погодными условиями. В то же время в 2015-2016 годах не удалось зарегистрировать ни одной особи черныша *Tringa ochropus* Linnaeus, хотя в прежние годы этот вид регулярно отмечался не только на модельном, но и на других маршрутах.

Таблица 1

Плотность населения и доля участия птиц на модельном маршруте заповедника (особей/км², в скобках %)

№	Таксоны	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Отряд Falconiformes Соколообразные, Семейство Accipitridae Ястребиные				
1.	Канюк обыкновенный <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	2,9 (0,4)	0	0
2.	Коршун черный <i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	0	4,9 (1,0)	4,9 (1,3)
Отряд Galliformes Курообразные, Семейство Tetraonidae Тетеревиные				
3.	Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus, 1758)	28,4 (4,5)	12,1 (2,4)	5,7 (1,5)
Отряд Charadriiformes Ржанкообразные, Семейство Scolopacidae Бекасовые				
4.	Черныш <i>Tringa ochropus</i> Linnaeus, 1758	11,4 (1,8)	0	0
5.	Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	11,4 (1,8)	6,1 (1,1)	0
Отряд Columbiformes Голубеобразные, Семейство Columbidae Голубиные				
6.	Вяхирь <i>Columba palumbus</i> Linnaeus, 1758	2,9 (0,4)	6,1 (1,1)	5,7 (1,1)
Отряд Cuculiformes Кукушкообразные				
7.	Кукушка обыкновенная <i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	8,5 (1,3)	5,3 (1,0)	7,6 (2,0)
Отряд Piciformes Дятлообразные, Семейство Picidae Дятловые				
8.	Дятел пестрый <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	22,9 (3,6)	0	7,6 (2,0)
9.	Дятел седой <i>Picus canus</i> Gmelin, 1788	5,7 (0,9)	2,9 (0,5)	0
10.	Желна <i>Dryocopus martius</i> (Linnaeus, 1758)	0,6 (0,1)	0,3 (0,1)	0,3 (0,1)
11.	Вертишейка <i>Jynx torquilla</i> (Linnaeus, 1758)	0	18,1 (3,5)	0
Отряд Passeriformes Воробьинообразные				
Семейство Motacillidae Трясогузковые				
12.	Конек лесной <i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	57,1 (9,0)	44,4 (8,7)	5,7 (1,5)
13.	Трясогузка белая <i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	0	12,1 (2,3)	0
Семейство Oriolidae Иволговые				
14.	Иволга обыкновенная <i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	11,4 (1,8)	0	11,4 (3,0)
Семейство Aegithalidae Длиннохвостые синицы				
15.	Синица длиннохвостая <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	11,4 (1,8)	28,2 (5,5)	22,9 (6,0)
Семейство Corvidae Врановые				
16.	Ворон <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	5,8 (0,9)	2,9 (0,5)	2,9 (0,7)
17.	Сойка <i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	0	6,1 (1,1)	0
18.	Сорока <i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	2,9 (0,7)
Семейство Sturnidae Скворцовые				
19.	Скворец обыкновенный <i>Sturnus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	0	12,1 (2,3)	5,7 (1,5)
Семейство Sylviidae Славковые				
20.	Пеночка-трещотка <i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechstein, 1793)	17,1 (2,7)	0	11,4 (3,0)
21.	Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	37,1 (5,8)	26,2 (5,1)	13,3 (3,5)
22.	Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	40,0 (6,3)	32,3 (6,3)	41,1 (11,4)
23.	Пеночка зеленая <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall, 1837)	0	0	11,4 (3,0)
24.	Славка черноголовая <i>Sylvia atricapilla</i> (Linnaeus, 1758)	17,1 (2,7)	11,4 (2,2)	11,4 (3,0)
Семейство Muscicapidae Мухоловковые				
25.	Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)	39,9 (6,3)	24,2 (4,7)	36,2 (9,6)
26.	Зарянка <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	11,4 (1,8)	17,1 (3,3)	11,4 (3,0)
27.	Дрозд певчий <i>Turdus philomelos</i> C. L. Brehm, 1831	5,7 (0,9)	30,3 (5,9)	9,8 (2,6)
28.	Белобровик <i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	22,9 (3,6)	0	1,9 (0,5)
Семейство Sittidae Поползневые				
29.	Поползень обыкновенный <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	22,9 (3,6)	0	3,7 (0,9)

Окончание табл. 1

№	Таксоны	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Семейство Paridae Синицевые				
30.	Гаичка буроголовая <i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827	11,4 (1,8)	24,2 (4,7)	11,4 (3,0)
31.	Синица большая <i>Parus major</i> Linnaeus, 1758	11,4 (1,8)	5,7 (1,1)	5,7 (1,5)
Семейство Fringillidae Вьюрковые				
32.	Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	154,3 (24,5)	171,6 (33,6)	118,1 (31,4)
33.	Зеленушка обыкновенная <i>Chloris chloris</i> (Linnaeus, 1758)	0	2,9 (0,5)	0
34.	Чечевица обыкновенная <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas, 1770)	22,9 (3,6)	0	0
35.	Снегирь обыкновенный <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	5,7 (0,9)	2,9 (0,5)	5,7 (1,5)
Семейство Emberizidae Овсянковые				
36.	Овсянка обыкновенная <i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	28,8 (4,5)	0	0
Суммарное количество видов		28	25	26
Суммарное обилие		629,0	510,4	375,8

По обилию в орнитоценозе преобладали представители отряда Воробьинообразные *Passeriformes*. Их доля в сообществе постоянно была высокой. Кроме того, следует отметить, что на протяжении периода исследований она из года в год возрастала: от 84,2 % – в 2014 г. до 89,3 % – в 2015 г. и 92,0 % – в 2016 г. Долевое участие представителей прочих отрядов незначительно (рис. 2). По долевого участию видов можно выделить 4 группы: доминантные (10,0-49,9 %), субдоминантные (1,0-9,9 %), второстепенные (0,1-0,9 %); третьестепенные – менее 0,1 %. Группу доминантов на протяжении всех сезонов представлял только один вид – зяблик *Fringilla coelebs* Linnaeus с долей участия от 24,5 до 33,6 % (табл. 1, рис. 3). В 2016 в эту группу входил еще один вид – пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita* Vieillot (11,4 %). К группе субдоминантов относилось подавляющее большинство видов. Среди них в первую очередь следует отметить мухоловку-пеструшку *Ficedula hypoleuca* Pallas, в 2014-2015 годах: конька лесного *Anthus trivialis* Linnaeus, пеночку-теньковку *Phylloscopu scollybita* Vieillot, пеночку-весничку *Phylloscopus trochilus* Linnaeus. В отдельные годы в группу субдоминантов входили рябчик *Tetrastes bonasia* Linnaeus, дятел пестрый *Dendrocopos major* Linnaeus, синица длиннохвостая *Aegithalos caudatus* Linnaeus, гаичка буроголовая *Parus montanus* Baldenstein. В группу второстепенных все годы входил ворон *Corvus corax* Linnaeus, в отдельные годы – снегирь обыкновенный *Pyrrhula pyrrhula* Linnaeus, канюк обыкновенный *Buteo buteo* Linnaeus, вяхирь *Columba palumbus* Linnaeus, дятел седой *Picus canus* Gmelin, белобровик *Turdus iliacus* Linnaeus, поползень обыкновенный *Sitta europaea* Linnaeus. Группу третьестепенных все годы стабильно представлял только один вид –

желна *Dryocopus martius* Linnaeus (рис. 3). Несмотря на межгодовые колебания значений обилия, большинство видов стабильно сохраняли свои позиции в структуре сообщества на протяжении всех лет наблюдений.

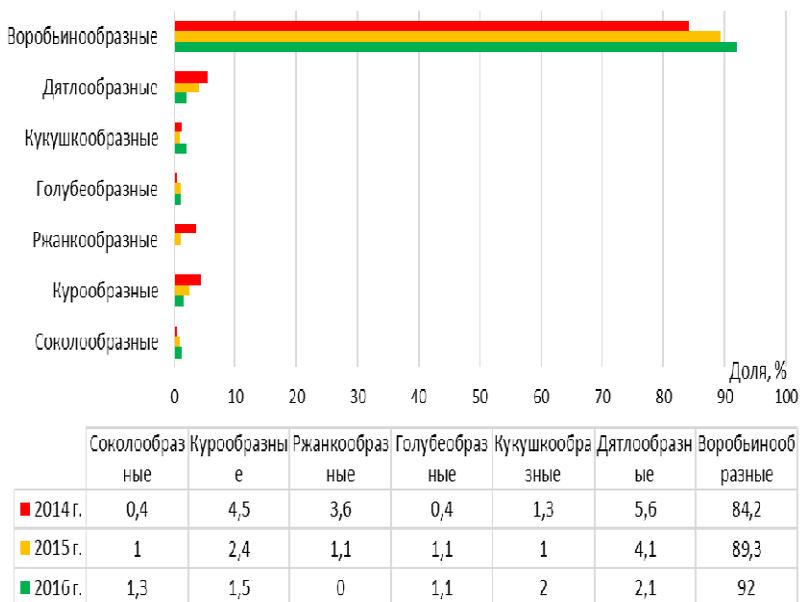


Рис. 2. Доля участия отдельных отрядов в структуре орнитоценоза

За три года наблюдений максимальные значения плотности населения орнитоценоза были отмечены в 2014 году (629,0 особей/км²), минимальные в 2016 г. (375,8 особей/км²). Обилие доминирующего вида зяблика в течение этих лет колебалось от 118,1 особей/км² до 171,6 особей/км², с максимальными значениями в 2015 году и минимальными в 2016. К видам с высокой плотностью населения можно отнести конька лесного (57,1 особей/км² в 2014 году и 44,4 особей/км² в 2015); пеночку-весничку (37,1 особей/км² в 2014 году и 26,2 особей/км² в 2015); пеночку-теньковку (40,0 особей/км² в 2014 году, 32,3 особей/км² в 2015 и 41,1 особей/км² в 2016); мухоловку-пеструшку (39,9 особей/км² в 2014 году, 24,2 особей/км² в 2015 и 36,2 особей/км² в 2016). В отдельные годы высокая плотность отмечалась у рябчика, дятла пестрого, синицы длиннохвостой, гаички буроголовой и поползня обыкновенного.

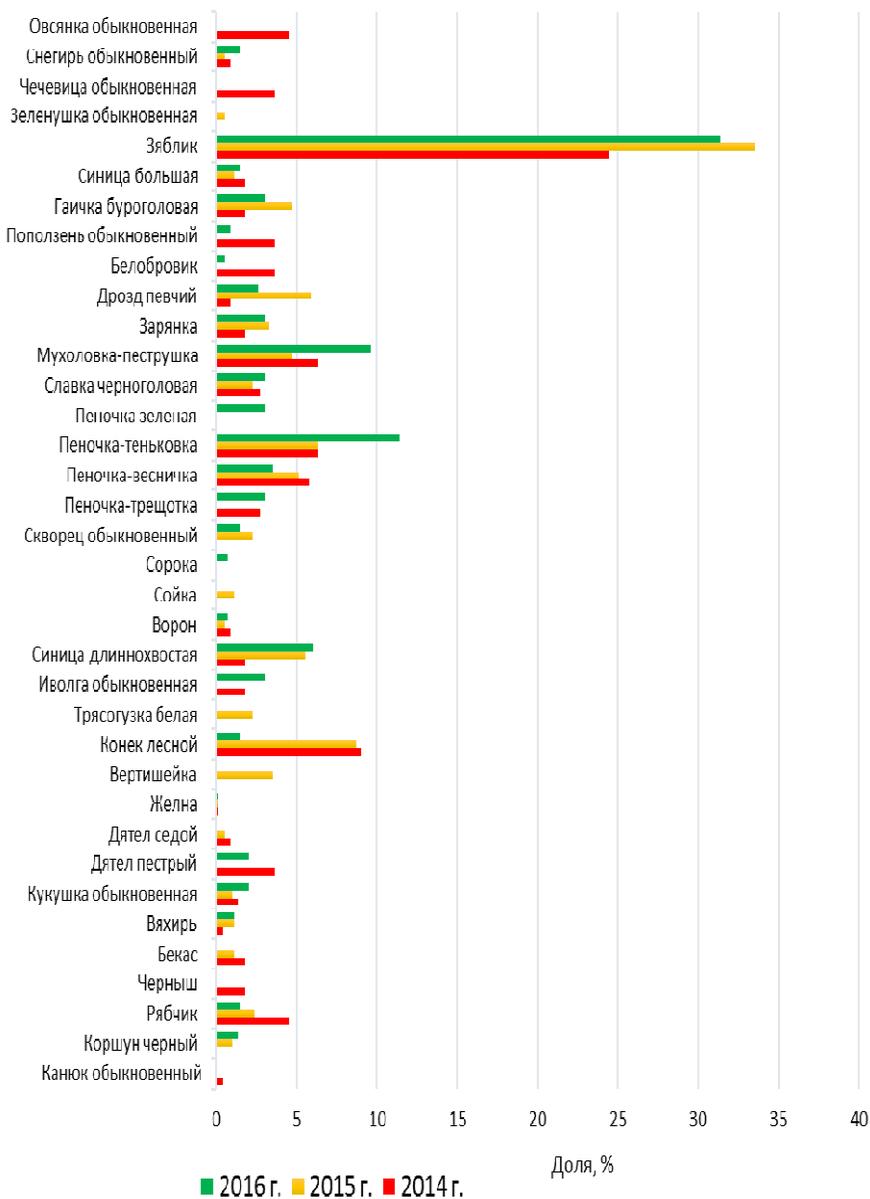


Рис. 3. Доля участия отдельных видов в структуре орнитоценоза

По сравнению с результатами орнитологических исследований других территорий Республики Марий Эл плотность населения птиц в заповеднике более высокая. Например, в экосистемах смешанного леса зоны влияния Чебоксарского водохранилища плотность населения птиц составляла 206,2 особей/км² [3], в лесах зеленой зоны г. Йошкар-Олы – 432,4 особей/км² [4], а в экосистемах смешанного леса заказника «Марийское Присурье» – 566,2 особей/км² [5]. В отношении зяблика следует отметить, что в орнитоценозах указанных выше территорий он также занимал лидирующее положение. Однако по сравнению с заповедником плотность населения вида там была ниже в 1,7 – 7,0 раз. Например, в зоне влияния Чебоксарского водохранилища она составляла 17,0 особей/км², в заказнике «Марийское Присурье» – 69,0 особей/км².

В целом плотность населения как отдельных видов, так и всего орнитоценоза обследованной части заповедника не отличается высокой стабильностью в хронологическом аспекте. Проявляется тенденция к снижению значений суммарной плотности населения птиц. За три года общее обилие сократилось в 1,7 раза. В основном развитие этого процесса было обусловлено значительным снижением плотности населения доминирующего вида – зяблика. Показатели обилия этого вида к 2016 г. по сравнению с 2014 г. сократились в 1,3 раза. Также определенную роль сыграли негативные изменения количественных показателей отдельных видов из группы субдоминантов. Так, значения плотности населения пеночки-веснички за этот период снизились в 2,8 раза, а конька лесного – в 10 раз. Кроме того, происходило снижение обилия многих других видов, преимущественно неворобьиных птиц. В то же время следует отметить, что негативные изменения коснулись не всех видов. Например, плотность населения ряда видов субдоминантов, таких как мухоловка-пеструшка, пеночка-теньковка, игравших немаловажную роль в формировании сообщества, оставалась относительно стабильной.

Данные по информационным индексам, оценивающим биологическое разнообразие, представлены в табл. 2. Значения индексов за весь период исследований были высокими. Это свидетельствует о большой стабильности и устойчивости сообщества. Как отмечалось выше, по показателям обилия явно выражено доминирование одного вида (зяблика), а в ряду многолетних наблюдений прослеживалась тенденция к снижению суммарного обилия орнитоценоза. Тем не менее, индекс доминирования Симпсона, оценивающий вклад в структуру сообщества фоновых видов, и индекс выравненности Пиелу показывают, что структура орнитоценоза выравненная, сбалансированная. В целом следует констатировать, что сложившийся в настоящее время орнитоценоз является устойчивым. Он характеризуется высоким уровнем биологического разнообразия и находится на оптимальном уровне функционирования.

Таблица 2

Оценка биологического разнообразия орнитоценоза по обилию

Индексы	Значения индексов в разные годы		
	2014 г.	2015 г.	2016 г.
Шеннона	4,09	3,65	3,75
Симпсона	0,91	0,86	0,87
Пиелу	1,46	1,35	1,46

Структура орнитоценоза по характеру гнездования весьма разнообразна. Гнездовую структуру орнитоценоза по долевого участию видов все годы преимущественно формировали наземногнездящиеся: пеночки, зарянка, конек лесной, кулики и др. (26,9-32,1 %), дуплогнездящиеся: дятлы, синицы, поползень (25,0-28,0 %) и кронники: вяхирь, иволга, синица длиннохвостая, зяблик, врановые (21,4-26,9 %). В несколько меньшей степени выражена доля кустарниковых видов: славка черноголовая, дрозды, чечевица обыкновенная, снегирь обыкновенный (15,4-17,9 %). В группу «неопределенные» в связи с гнездовым паразитизмом был включен один вид – кукушка обыкновенная *Cuculus canorus* Linnaeus. В отдельные годы соотношение некоторых групп выравнивалось. Например, в 2015 г. дуплогнездящиеся и наземногнездящиеся составляли по 28,0 %, а в 2016 г. доли дуплогнездящихся и кронников были равными – по 26,9 %. В хронологическом ряду прослеживается рост доли участия кроногнездящихся видов и снижение таковой у кустарниковых и наземногнездящихся видов (рис. 4).

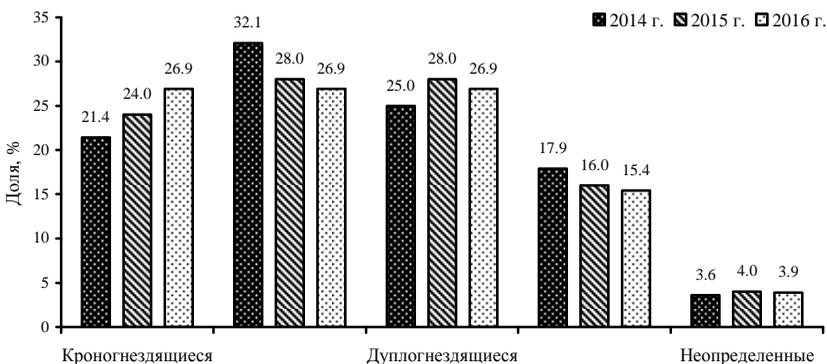


Рис. 4. Гнездовая структура орнитоценоза

По обилию в гнездовой структуре орнитоценоза все годы лидирующее положение занимали кроногнездящиеся (168,8-222,7 особей/км²; 30,0-44,9 %) и наземногнездящиеся (100,0-242,7 особей/км²; 26,6-38,6 %) виды. В хронологическом ряду заметен рост доли участия кроногнездящихся с 30,0 % в 2014 г. до 44,9 % в 2016 г. и снижение таковой у наземногнездящихся видов с 38,6 % в 2014 г. до 26,6 % в 2016 г. (рис. 5). Это в значительной степени соотносится с аналогичными процессами в динамике видового обилия.

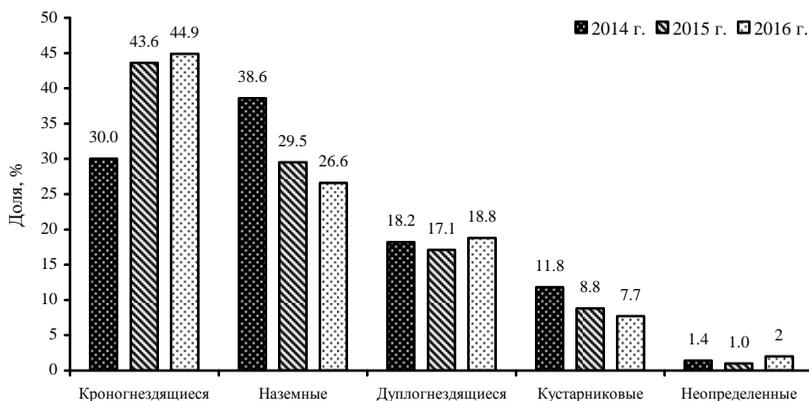


Рис. 5. Гнездовая структура орнитоценоза (обилие, %)

В динамике абсолютных значений плотности населения различных по характеру гнездования птиц закономерности иного характера. Отмечается устойчивый тренд к снижению плотности населения в группах кустарниковых с 74,3 до 28,8 особей/км², дуплогнездящихся со 114,8 до 70,6 особей/км² и особенно наземногнездящихся птиц с 242,7 до 100,0 особей/км² (рис. 6). Очевидно, что описанный ранее процесс ежегодного снижения суммарного обилия орнитоценоза происходит за счет этих групп. Снижение значений обилия дуплогнездящихся, вероятно, связано с утратой благоприятных для гнездования убежищ как в результате естественной элиминации дуплистых деревьев, так и вследствие ветровалов. В свою очередь захламленность упавшими деревьями негативно повлияла, скорее всего, на обилие наземногнездящихся видов. Резюмируя вышесказанное, можно предположить проявление признаков перестройки гнездовой структуры орнитоценоза.

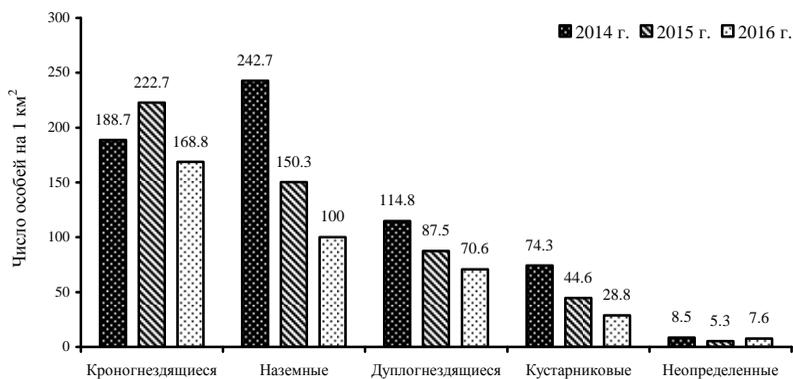


Рис. 6. Гнездовая структура орнитоценоза

Трофическая структура орнитоценоза сформирована преимущественно насекомоядными и растительноядными птицами. Значение прочих групп невелико. Все годы насекомоядные птицы лидировали как по числу видов (от 16 до 18), так и по обилию. В хронологическом аспекте прослеживается незначительный рост их доли от 56,4% в 2014 г. до 60,2 % в 2016 г. (рис. 7).

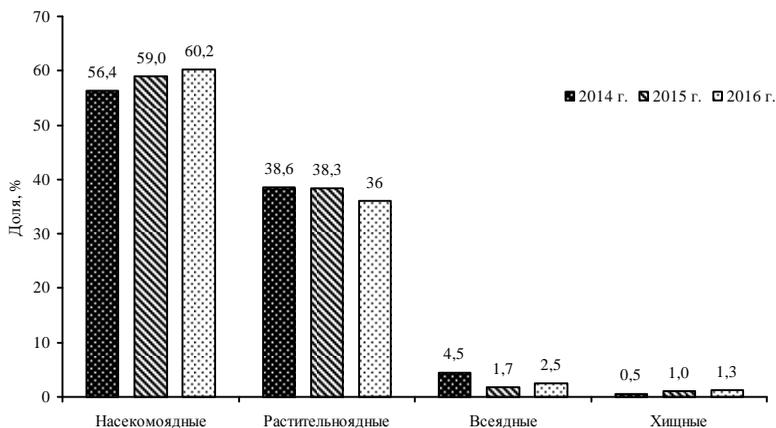


Рис. 7. Трофическая структура орнитоценоза

За три года наблюдений плотность населения насекомоядных видов в целом снизилась с 354,4 до 226,2 особей/км² (рис. 8). Снижение обилия отмечено также и у растительноядных видов. Тем не менее, их доля в трофической структуре сообщества оставалась относительно стабильной (36,0-38,6 %). Стабильным был и видовой состав растительноядных птиц, однако по сравнению с насекомоядными их список включал значительно меньшее число видов. Постоянно отмечались рябчик, вяхирь, зяблик, снегирь, в отдельные годы – зеленушка обыкновенная, чечевича обыкновенная, овсянка обыкновенная. Показатели обилия хищных и всеядных видов были низкими. Из всеядных регулярно отмечался ворон, из хищных наиболее часто – коршун черный.

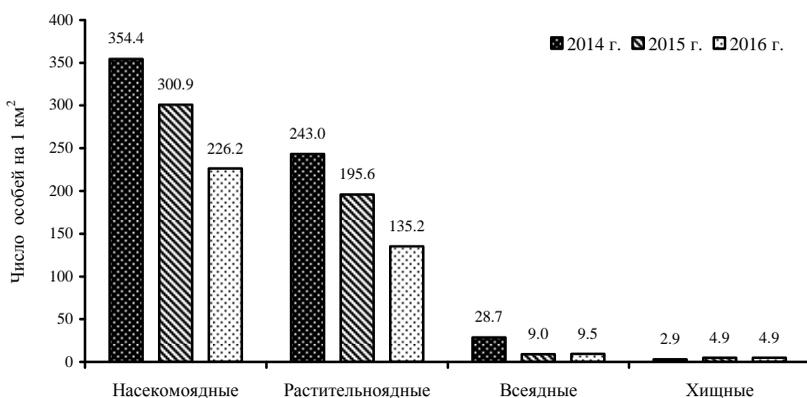


Рис. 8. Трофическая структура орнитоценоза (обилие, особей/км²)

По характеру пребывания в орнитоценозе выделены три группы: зимующие, представленные одним видом – снегирь обыкновенный, оседлые – 11 видов, гнездящиеся – 24 вида. Гнездящиеся птицы имели преимущество не только по долевному участию (рис. 9), но и по обилию (рис. 10). В населении сообщества они составляли 79,9-83,3 % (307,0-502,8 особей/км²). Доля оседлых птиц невысокая и колебалась от 16,1 до 19,2 % (63,1-120,5 особей/км²). Группа зимующих, в силу ограниченности числа видов, существенной роли в сообществе не играла. Их доля в населении птиц в разные годы составляла от 0,6 до 1,5 % (2,9-5,7 особей/км²). В хронологическом аспекте прослеживается тенденция к снижению плотности населения всех групп птиц, однако в динамике долевого участия ни у одной из них определенных закономерностей не проявляется.

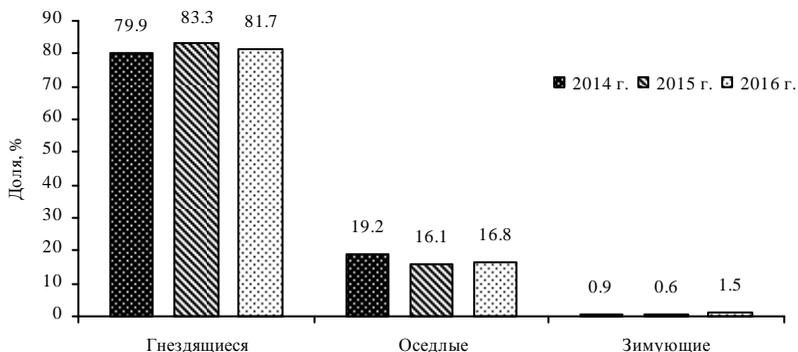


Рис. 9. Структура орнитоценоза по характеру пребывания

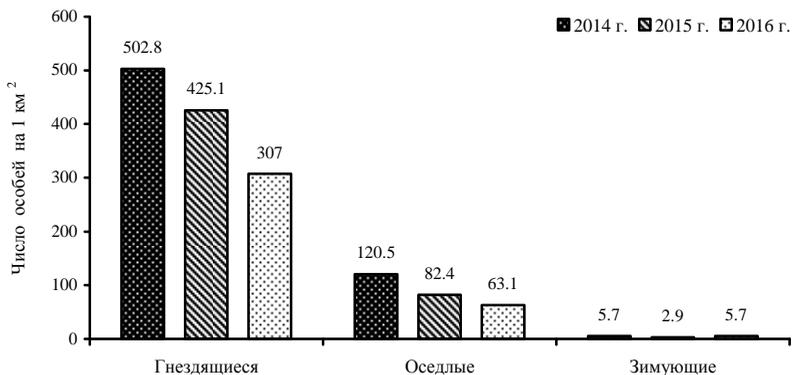


Рис. 10. Структура орнитоценоза по характеру пребывания

Выводы

1. За трехлетний период наблюдений на фоне ощутимого снижения плотности населения доминантных и субдоминантных видов, в первую очередь таких как зяблик, мухоловка-пеструшка, пеночка-теньковка, пеночка-весничка, конек лесной, наметилась тенденция снижения общего обилия орнитоценоза.

2. Устойчивый тренд роста доли кронагнездящихся видов при одновременном снижении обилия и доли участия представителей прочих

групп, вероятней всего, является проявлением признаков перестройки гнездовой структуры орнитоценоза.

3. Несмотря на наметившиеся тенденции, в том числе и негативного характера, сложившийся в настоящее время орнитоценоз характеризуется высоким уровнем биологического разнообразия, является устойчивым и демонстрирует потенциально высокие способности поддерживать свою стабильность.

Библиографический список

1. Белик, В. П. Биотопическое распределение и экологическая классификация животных / В.П. Белик // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского. – Смоленск: Издательство СГПУ, 1992. – С. 13-16.

2. География и мониторинг биоразнообразия / колл. авторов. – М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. – 432 с.

3. Дробот, В. И. Фауна позвоночных животных зоны влияния Чебоксарского водохранилища: современное состояние, прогнозы и перспективы / В.И. Дробот // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы конференции по итогам НИР БХФ за 2011 г. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2012. Вып. 3. – С.22-24.

4. Дробот, В. И. Орнитоценоз пойменных участков лесопарка «Сосновая роща» / В.И. Дробот, Д.Н. Куликова // Современные проблемы медицины и естественных наук: сборник статей Международной научной конференции. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2016. Вып. 5. – С. 66-69.

5. Проведение мероприятий по организации Особо охраняемых природных территорий (заказник республиканского значения «Присурские Дубравы»): отчет по НИР (заключительный). Руководитель канд. биол. наук, доцент М.В. Бекмансуров. – Йошкар-Ола, 2009. – 95 с.

6. Равкин, Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах / Ю.С. Равкин // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск: Наука, 1967. – С. 66 - 75.

7. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) / Л.С. Степанян. – М.: Академкнига, 2003. – 808 с.

BIRDS POPULATION MONITORING IN THE SIMULATIVE ROUTES OF THE NATURE RESERVE

V. I. Drobot

Keywords: birds, ornithocenosis, biodiversity, population density, structure of society.

Results of a three-year monitoring of ornithocenosis in mixed forest in spring time are offered. An assessment of dynamics of species diversity, density of population of birds, α -diversity of society is given. An analysis of ecological structure of the society is carried out. Trends for lowering of abundance of species, forming the basis of trophic and nesting structure of ornithocenosis, are revealed. A sustainable trend for lowering of abundance of species is observed against the background of reduction of population density of predominant species. It is demonstrated that the formed society is characterized with high biodiversity, it is sustainable today.

УДК 598.2:502.172

ОРНИТОФАУНА ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА» В ПЕРИОД ПРЕДЗИМЬЯ

В. Ю. Дубровский, В. В. Беляков, Е. А. Зубкова, В. И. Хашеватская

Проанализированы результаты позднеосенних учетов птиц в заповеднике «Большая Кокшага» с 1998 по 2016 годы, в ходе которых зарегистрировано 57 видов, из них ежегодно встречался только 21 вид. Выявлено 11 видов перелетных птиц, 7 – совершающих регулярные кочевки, 6 – ночных (совообразные), 5 – редких для региона, 7 – стенобионтных или нелесных видов. Межгодовые изменения плотности населения рассмотрены у десяти многочисленных видов. Показано, что у всех видов в 2000 году отмечено резкое снижение численности. В остальном спады и подъемы плотности населения у каждого вида происходят самостоятельно, заметных синхронных изменений не обнаружено.

Ключевые слова: заповедник «Большая Кокшага»; предзимье; орнитофауна; эколого-ценотическая структура; динамика.

Введение

Ежегодно, в течение 19 лет (с 1998 по 2016 гг.), в заповеднике «Большая Кокшага» в первой декаде ноября мы выполняли орнитологические наблюдения. Отмечали видовой состав авифауны и плотность населения видов в основных биотопах заповедника. В настоящей статье представлены результаты анализа многолетних данных за этот период.

Объекты и методика исследования

Для составления списка видов и характеристики биотопических предпочтений использованы все имеющиеся данные. Для расчета плотности населения отдельных видов в основных биотопах выполняли учеты, которые проводили на произвольных маршрутах в период с рассвета и до 12.00. Отдельно отмечали птиц, встреченных в полете. Редкими считали виды, встреченные один раз, только в полёте или вне учета. Для них расчет плотности населения не проводили. Обычные виды – средняя плотность населения которых не превышает 10 особей/км², многочисленные – более 10 особей/км² [1].

Учеты выполнены в различных местообитаниях, но ежегодно в трех биотопах, а именно: 1) разнотипные сосняки, в основном зеленомошники; 2) пойменные сообщества реки Большая Кокшага (дубравы с примесью ольхи, липы, клена); 3) приручьевые сообщества (черноольшаники и ельники в пойме и по бровке коренных берегов ручьев Шастолинь-Энер, Интунг, Арья и Шамка). Кроме этого в разные годы обследовали:

мелколиственные леса, разновозрастные вырубки и открытые пространства (залежи, поля, заливные луга). Эти биотопы в заповеднике фрагментарны, поэтому для них расчет плотности населения птиц не проводили.

Результаты

Всего было зарегистрировано 57 видов птиц, которые по В.К. Рябицеву [2] расположены в следующем порядке: кряква (*Anas platyrhynchos*), гусь sp. (*Anser*), гоголь (*Vicephala clangula*), полевой лунь (*Circus cyaneus*), ястреб тетеревятник (*Accipiter gentilis*), ястреб перепелятник (*A. nisus*), канюк обыкновенный (*Buteo buteo*), зимняк (*B. lagopus*), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*), рябчик (*Bonasia bonasia*), тетерев (*Lyrurus tetrix*), глухарь (*Tetrao urogallus*), коростель (*Crex crex*), вальдшнеп (*Scolopax rusticola*), болотная сова (*Asio flammeus*), мохноногий сыч (*Acgolius funereus*), воробьиный сычик (*Glaucidium passerinum*), серая неясыть (*Strix aluco*), длиннохвостая (уральская) неясыть (*S. uralensis*), бородачатая неясыть (*S. nebulosa*), желна (*Dryocopus martius*), седой дятел (*Picus canus*), зеленый дятел (*P. viridis*), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*), белоспинный дятел (*D. leucotos*), малый пестрый дятел (*D. minor*), трехпалый дятел (*Picoides tridactylus*), сойка (*Garrulus glandarius*), сорока (*Pica pica*), кедровка (*Nucifraga caryocatactes*), серая ворона (*Corvus cornix*), ворон (*C. corax*), свиристель (*Bombycilla garrulus*), крапивник (*Troglodytes troglodytes*), желтоголовый королек (*Regulus regulus*), зарянка (*Erithacus rubecula*), дрозд рябинник (*Turdus pilaris*), длиннохвостая синица (ополовник) (*Aegithalos caudatus*), буроголовая гаичка (пухляк) (*Parus montanus*), черноголовая гаичка (*P. palustris*), хохлатая синица (гренадерка) (*P. cristatus*), московка (*P. ater*), лазоревка (*P. caeruleus*), большая синица (*P. major*), поползень (*Sitta europaea*), обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*), зяблик (*Fringilla coelebs*), чиж (*Carduelis spinus*), черноголовый щегол (*C. carduelis*), чечетка (*Acanthis flammea*), шур (*Pinicola enucleator*), клест еловик (*Loxia curvirostra*), обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*), обыкновенная овсянка (*Emberiza citronella*), пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Среди этих видов ежегодно или почти ежегодно встречаются рябчик, глухарь, желна, большой пестрый дятел, малый пестрый дятел, сойка, ворон, свиристель, королек, длиннохвостая синица, буроголовая гаичка, хохлатая синица, московка, лазоревка, большая синица, поползень, пищуха, снегирь, чиж и чечетка (табл. 1). Возможно, в эту группу следовало бы включить и черноголовую гаичку, но определение этого вида при учетах связано с заметными трудностями, так что вопрос остается открытым.

Таблица 1

Виды птиц, зарегистрированные в различные годы в заповеднике «Большая Кокшага»

Вид	Год учета																		
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Кряква	+		+		+		+	+	+	+	+	+	+	+					
Гусь sr											+								
Гоголь									+		+								
Лушь полевой				+			+		+										
Тетеревятник			+		+	+	+		+		+	+	+	+					
Перепелятник													+						
Канюк обыкновенный						+	+		+	+	+	+	+		+				
Канюк мохноногий									+										
Орлан-белохвост							+		+	+	+	+			+				
Рябчик		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Тетерев		+		+	+		+	+	+		+	+		+			+	+	
Глухарь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+
Коростель							+		+										
Вальдшнеп						+													
Болотная сова									+										
Мохноногий сыч													+						
Воробьиный сычик												+	+						
Серая неясыть					+				+				+						
Уральская неясыть							+		+										

Продолжение табл. 1

Вид	Год учета																		
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Бородатая неясыть													+						
Желна		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Седой дятел	+						+	+	+	+	+	+	+				+	+	
Зеленый Дятел		+				+			+									+	
Большой пестрый дятел	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Белоспинный дятел		+		+	+		+	+	+	+	+	+							+
Малый пестрый дятел			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Трехпалый дятел					+	+	+		+	+		+			+		+		
Серый сорокопут													+						
Сойка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Сорока		+				+	+	+	+	+		+	+		+		+		
Кедровка					+		+								+				
Серая ворона		+						+	+	+			+				+		
Ворон	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
свиристель			+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
крапивник		+			+				+	+		+							
Королек	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Зярянка								+	+			+	+						+
Рябинник	+								+	+		+	+						+

Вид	Год учета																		
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Ополовник	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Буроголовая гаичка	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Черноголовая гаичка		+	+	+					+								+		
Гренадерка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Московка	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Лазоревка	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Большая синица	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Поползень	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Пищуха	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Зяблик																			+
Чиж	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Щегол						+	+	+	+				+	+	+				
Чечетка		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Щур													+						
Клест еловик									+	+	+		+	+	+		+		+
Снегирь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Дубонос												+				+			
Обыкновенная овсянка						+													
Пуночка																			+

Виды, отмеченные на пролете или не успевшие улететь по причине теплой осени: крякva, гуси, гоголь, коростель, вальдшнеп, крапивник, зарянка, дрозд рябинник, дубонос, зяблик и обыкновенная овсянка. Инвазийные или кочующие виды также отмечены не ежегодно: зимняк, серый сорокопут, кедровка, щегол, шур, пуночка и клест еловик. Редко регистрировали виды, ведущие ночной образ жизни, – все совообразные. Виды, которым свойственна строгая биотопическая приуроченность: тетерев, дятлы седой, зеленый, белоспинный и трехпалый, сорока, серая ворона. Редко встречены лунь полевой, тетереvятник, перепелятник, канюк обыкновенный, орлан-белохвост.

Динамика плотности населения прослежена у 10 видов птиц (табл. 2). Уровни численности и биотопические предпочтения всех десяти видов отличаются друг от друга, но в 2000 году для всех заметно резкое снижение численности. Гренадерка, лазоревка и пищуха были крайне малочисленны и в 1999 году.

Таблица 2

Изменения плотности населения массовых видов птиц по биотопам в разные годы

год	сосняк	дубрава	Прочные сообщества	год	сосняк	дубрава	Прочные сообщества
1	2	3	4	5	6	7	8
Пухляк				Гренадерка			
1998	22,2	82,2	-	1998	5,1	0,0	0,0
1999	85,0	81,0	85,0	1999	1,0	0,0	0,0
2000	2,7	0,5	1,2	2000	0,2	0,0	0,1
2001	20,0	7,5	0,3	2001	12,0	0,0	0,0
2002	77,3	0,0	38,7	2002	25,0	0,0	0,0
2003	53,5	5,0	40,0	2003	17,1	0,0	13,3
2004	81,3	76,3	167,8	2004	13,5	0,0	3,5
2005	72,1	66,6	169,7	2005	6,6	17,8	0,0
2006	74,7	74,0	157,0	2006	9,5	0,0	0,0
2007	76,5	19,5	67,0	2007	13,8	0,0	3,6
2008	26,8	36,6	127,1	2008	6,4	0,0	0,0
2009	47,4	60,9	109,4	2009	8,9	0,0	0,0
2010	13,0	72,3	142,0	2010	3,0	0,0	1,1
2011	68,5	46,8	84,2	2011	12,3	0,0	0,0
2012	36,9	12,7	76,4	2012	4,2	0,0	6,0
2013	50,3	61,2	110,3	2013	9,8	0,0	0,0
2014	36,9	12,7	142,3	2014	8,7	0,0	0,0
2015	95,6	125,2	16,7	2015	6,0	0,0	0,0
2016	97,1	79,9	-	2016	11,8	0,0	0,0
среднее	54,6	48,5	90,3	среднее	9,2	0,9	1,6

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Лазоревка				Московка			
1998	0,5	5,2	-	1998	0,0	0,0	-
1999	0,0	0,0	0,0	1999	2,0	13,0	11,0
2000	0,0	0,3	0,1	2000	0,0	0,0	0,0
2001	0,0	6,5	0,0	2001	1,5	4,0	0,3
2002	0,0	20,2	6,7	2002	17,2	10,7	7,4
2003	0,0	26,6	13,3	2003	0,0	0,0	0,0
2004	0,0	36,1	1,7	2004	0,0	0,0	1,7
2005	0,0	8,9	0,0	2005	0,0	3,5	0,0
2006	0,0	26,6	11,4	2006	0,0	0,0	0,0
2007	3,5	15,9	3,6	2007	1,7	0,0	12,5
2008	0,0	6,1	1,9	2008	0,0	0,0	3,7
2009	0,0	13,0	5,7	2009	0,0	0,0	0,0
2010	0,0	20,0	0,0	2010	0,0	0,0	2,3
2011	1,1	11,4	2,8	2011	0,0	0,0	8,5
2012	1,4	26,1	5,8	2012	3,3	0,0	5,8
2013	0,0	16,3	4,8	2013	0,0	0,0	0,0
2014	2,2	34,5	11,3	2014	0,0	0,0	0,0
2015	0,0	37,2	0,0	2015	0,0	0,0	0,0
2016	0,0	12,3	-	2016	2,9	0,0	-
среднее	0,5	17,0	4,1	среднее	1,5	1,6	3,1
Большая синица				Ополовник			
1998	9,9	8,7	-	1998	0,0	49,8	-
1999	0,0	3,0	0,0	1999	22,0	5,0	157,0
2000	1,1	0,8	0,6	2000	0,6	0,3	1,3
2001	0,4	0,0	0,0	2001	42,0	18,5	2,8
2002	0,0	4,8	1,5	2002	2,5	46,4	29,7
2003	24,4	15,0	53,3	2003	91,4	48,3	0,0
2004	11,8	2,7	10,0	2004	0,0	63,8	66,1
2005	5,7	7,1	0,0	2005	76,6	145,8	168,6
2006	0,0	0,0	0,0	2006	53,0	26,6	77,1
2007	6,1	3,5	8,9	2007	60,0	34,5	27,7
2008	2,5	6,1	0,0	2008	94,3	16,8	151,4
2009	6,9	24,3	7,5	2009	15,8	26,1	90,6
2010	0,0	0,0	0,0	2010	0,0	18,4	41,1
2011	6,7	4,5	15,7	2011	10,1	52,5	50,0
2012	11,8	0,0	0,0	2012	68,9	56,5	62,8
2013	5,1	23,5	4,2	2013	18,7	23,8	86,6
2014	13,9	26,8	1,4	2014	46,3	62,0	129,6
2015	10,9	34,2	92,9	2015	83,6	86,8	87,7
2016	3,1	4,1	-	2016	42,6	36,7	-
среднее	6,3	8,9	11,5	среднее	38,3	43,1	72,4

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Королек				Большой пестрый дятел			
1998	27,1	1,8	-	1998	2,5	6,9	-
1999	165,0	69,0	110,0	1999	13,0	6,0	10,0
2000	2,0	0,2	1,7	2000	0,1	0,0	0,0
2001	8,2	3,0	2,1	2001	6,0	0,5	0,3
2002	62,5	0,0	26,7	2002	4,2	3,6	2,9
2003	100,0	3,3	26,6	2003	15,5	5,0	20,0
2004	63,1	4,1	75,0	2004	3,3	4,1	0,0
2005	12,7	5,3	48,1	2005	1,7	3,5	17,7
2006	8,4	0,0	1,7	2006	3,2	6,0	11,4
2007	27,0	0,0	21,4	2007	6,1	2,7	6,3
2008	421,0	0,0	16,8	2008	0,0	0,0	0,0
2009	145,2	13,0	96,2	2009	7,9	1,7	3,8
2010	5,3	0,0	78,0	2010	5,3	1,4	47,0
2011	34,8	0,0	51,4	2011	11,2	19,4	18,5
2012	24,7	0,0	92,8	2012	4,2	1,3	7,7
2013	145,8	17,4	32,9	2013	8,8	2,3	4,9
2014	35,6	2,8	0,0	2014	13,3	19,6	20,1
2015	61,2	0,0	0,0	2015	7,3	16,6	11,6
2016	25,4	0,0	-	2016	10,7	17,3	-
среднее	72,4	6,3	40,1	среднее	6,5	6,2	10,7
Поползень				Пищуха			
1998	1,0	15,7		1998	1,0	1,8	-
1999	32,0	16,0	7,0	1999	0,0	0,0	0,0
2000	0,6	0,5	0,3	2000	0,1	0,1	0,0
2001	5,0	14,0	0,6	2001	2,0	5,5	0,0
2002	5,0	26,2	8,9	2002	3,4	9,5	6,7
2003	2,2	10,0	0,0	2003	6,6	1,6	6,6
2004	18,6	34,7	17,8	2004	11,8	25,0	5,3
2005	7,7	29,7	23,1	2005	1,9	4,0	0,0
2006	15,0	32,0	215,7	2006	2,1	9,4	20,0
2007	7,0	8,9	132,4	2007	10,4	3,5	21,4
2008	12,7	30,5	30,0	2008	7,6	4,6	28,0
2009	18,8	17,4	13,2	2009	19,8	10,4	28,3
2010	3,0	50,0	21,0	2010	1,0	9,0	14,0
2011	10,1	14,8	11,4	2011	2,2	3,4	7,1
2012	13,4	26,1	14,5	2012	9,0	0,0	1,4
2013	19,8	17,3	16,4	2013	20,0	11,2	31,0
2014	5,4	23,2	6,1	2014	2,9	13,4	6,3
2015	22,9	30,3	10,3	2015	2,2	0,6	0,0
2016	26,1	8,2	-	2016	18,9	4,1	-
среднее	11,9	21,3	12,9	среднее	6,5	6,2	10,4

Видовые особенности выглядят следующим образом.

Пухляк – один из самых многочисленных видов. Показатели плотности населения во все годы высокие. Даже в 2000 г., хоть в небольших количествах (0,5-2,7 особей на 1 км²), но присутствовал во всех биотопах. В приручьевых сообществах средние значения за все годы почти в 2 раза выше, нежели в сосняках и дубраве, где численность велика, но сходна.

Гренадерку ежегодно отмечали только в сосняках. Средняя за все годы плотность населения здесь невелика (9,2 особей на 1 км²). В других биотопах нерегулярные и обычно единичные встречи.

Лазоревка демонстрирует высокое постоянство присутствия только в пойменной дубраве. Значительно реже вид отмечен в приручьевых сообществах, в сосняках – единичные, эпизодические встречи. Средняя плотность населения в дубраве в несколько раз выше, нежели в других угодьях, но сравнительно невысока (17,0 особей на 1 км²).

Московка – малочисленный вид. Часто (8 раз в разные годы) отсутствует в учетах. Относительно высокую плотность населения вида по всем трем биотопам отметили в 2002 г. Средняя плотность населения очень мала (1,5-3,1 особей на 1 км²).

Большая синица в заповеднике поздней осенью малочисленна. В 2001 году численность крайне низкая, а в 2006 и 2010 вид полностью отсутствовал в учетах. Средняя плотность населения во всех биотопах невысока (6,3-11,5 особей на 1 км²).

Ополовник ежегодно отмечен в учетах. Средняя плотность населения в приручьевых сообществах почти в 2 раза выше, чем в других биотопах (72,4). В сосняке и дубраве 38,3 и 43,1 особей на 1 км² соответственно.

Желтоголовый королек явно предпочитает сосняки (72,4), крайне редко встречается в дубраве (6,3) и обычен в приручьевых местообитаниях (40,1 особей на 1 км²). Заметное снижение плотности населения во всех биотопах отмечено только в 2000 г.

Большой пестрый дятел. Средняя плотность населения во всех биотопах невысока и весьма сходна (6,2-10,7 особей на 1 км²). Заметное снижение численности во всех местообитаниях происходило через каждые четыре года (2000, 2004, 2008 и 2012 гг.), что связано, возможно, с урожаем шишек.

Поползень – обычный вид, ежегодно отмеченный в учетах. Средняя плотность населения в сосняках и приручьевых местообитаниях невысока (11,9-12,9), в пойменной дубраве выше (21,3 особей на 1 км²).

Пищуха обычна во всех обследованных биотопах. Вид регистрировали ежегодно (кроме 1999 г.). Средняя плотность населения невысока (6,2-10,4 особей на 1 км²).

Таким образом, плотность населения большинства видов во всех обследованных местообитаниях в разные годы значительно изменяется. Средние значения этого показателя за все время наблюдений у разных видов также имеют большие различия во всех тех биотопах. Относительно сходны они у большого пестрого дятла, московки, большой синицы и пищухи.

Биотопические различия заметнее у видов, имеющих высокие уровни численности. Средняя плотность населения короляка почти в 2 раза выше в сосняках, нежели в приручевых сообществах, и многократно больше, нежели в дубраве. Ополовник и пухляк, напротив, в биотопах приручевого комплекса среднем в 2 раза многочисленнее, чем в дубраве и сосняке. Здесь плотность их населения весьма сходна и высока. Биотопические предпочтения остальных видов выглядят следующим образом. Гренадерка предпочитает сосняки, лазоревка и поползень – дубраву.

Суммарный показатель средней плотности населения птиц наиболее велик в приручевых сообществах (257,7), меньше в сосняке (207,7) и самый низкий в дубраве (160,0 особей на 1 км²).

Заключение

Таким образом, за 19 лет осенних наблюдений в заповеднике зарегистрировано 57 видов птиц. Но ежегодно присутствует только 21 вид. Перелетных птиц, задержавшихся с отлетом, 11 видов; совершающих регулярные кочевки – 7, ночных – 6, редких для региона – 5 и 7 стенобионтных или нелесных видов. К первым можно отнести дятлов – седого, зеленого и белоспинного обитателей лиственных лесов и пойм, трехпалого дятла, напротив, наиболее бореального из всех дятлов. Ко вторым тетерева – обитателя опушек и перелесков и вырубков, сороку, отмеченную только у деревень, и серую ворону. Последняя держится обычно у птицефабрики, расположенной близ юго-западной окраины охранной зоны заповедника, и попадает в учеты обычно летящей.

Анализ динамики плотности населения десяти многочисленных видов показал, что у всех видов отмечено резкое снижение численности в 2000 г. В остальном спады и подъемы плотности населения у каждого вида происходят самостоятельно, заметных синхронных изменений не обнаружено.

Наиболее плотно населены приручьевые сообщества, меньше – сосняки, и самая низкая плотность населения – в дубравах. Выявленные биотопические предпочтения отдельных видов достаточно тривиальны: королюки и гренадерки предпочитают сосняки, ополовники и пухляки – приручьевые сообщества, лазоревки и поползни – дубраву. Остальные виды распределены по биотопам достаточно равномерно.

Авторы благодарны администрации заповедника «Большая Кокшага» за предоставленную возможность работы на своей территории, всемерную помощь в работе и быту. А также выражают признательность КЮБЗовцам нескольких поколений, на протяжении 19 лет принимавших участие в учетах птиц в заповеднике «Большая Кокшага»: П.Д. Богатовой, С.А. Бондаренко, Е.А. Ильюта, Е.А. Корбут, Н.А. Красных, Л.А. Немченко, М.В. Рощину, Г.Г. Рудаковой, А.В. Садовской, М.А. Суховой, Ф.Д. Ткаченко, Е.М. Федотовой, А.И. Честиной, М.А. Шальной, Л.А. Шахунянц.

Библиографический список

1. Кузякин, А. П. Ландшафтная зоогеография / А.П. Кузякин // Биогеография: уч. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской. – М. 1962. – Т. 59. Вып. 1.– С. 3-182.
2. Рябицев, В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири / В.К. Рябицев. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 2001. – 608 с.

ORNITHOFAUNA IN THE SOUTHERN PART OF «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE IN PRE-WINTER PERIOD

V. Yu. Dubrovskiy, V. V. Belyakov, E. A. Zubkova, V. I. Khashchevatskaya

Keywords: «Bolshaya Kokshaga» nature reserve; pre-winter period; ornithofauna; ecological and cenotic structure; dynamics.

Results of late autumn bird census in «Bolshaya Kokshaga» nature reserve for a period from 1998 till 2016 (57 birds species were registered, of them 21 birds species were faced with every year) are analyzed. Eleven species of migrators, 7 birds species to accomplish regular nomadic migration, 6 – night (Strigiformes) birds species, 5 – rare bird species for Mari El Republic, 7 – stenecious or non-forest birds species were revealed in the reserve. Interannual variation of population density were considered in 10 birds species which were numerous. It is demonstrated that all the species showed sharp decrease of population in 2000. As for the rest, decrease and growth of population of all the species take place independently, no visible synchronous variation was discovered.

УДК 502.172:599.3

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ И НАСЕКОМОЯДНЫХ ЗАПОВЕДНИКА В ПЕРИОД ПРЕДЗИМЬЯ

В. Ю. Дубровский

Проанализированы результаты учетов грызунов и насекомоядных, выполненных на территории заповедника «Большая Кокшага» в первой декаде ноября в течение 9 лет (с 2007 по 2015 гг.). Оценено видовое богатство, уровни численности многочисленных и обычных видов в основных местообитаниях заповедника: плакорных сосняках, пойменной дубраве, приручьевых ельниках и черноольшаниках. Проведено сравнение результатов аналогичных учетов, выполненных ранее (с 1998 по 2006 годы).

Ключевые слова: заповедник «Большая Кокшага»; предзимье; грызуны; насекомоядные зверьки; структура; динамика.

Введение

Видовой состав и характер структуры населения грызунов и насекомоядных заповедника «Большая Кокшага» изучены достаточно полно [6, 2, 7]. Определена сезонная динамика возрастной структуры населения отдельных видов [1], характер биотопического распределения мелких млекопитающих в монотонных ландшафтах задровой равнины Марийской низменности [5, 3]. Показано, что видовой состав богаче, а численность зверьков выше и стабильнее в интразональных местообитаниях долин рек и ручьев благодаря широкому разнообразию условий существования (мозаике биотопов долинного комплекса). В этих же статьях прослежены изменения позднеосенней численности фоновых видов грызунов и насекомоядных с 1998 по 2006 гг. Данные собирали по методике ловушко-суток с применением ловушек Соколова (стульчик). С 2007 г. численность и биотопическое распределение мелких млекопитающих оценивали по оригинальной модификации учета зверьков цилиндрами, расположенными под естественными направляющими [4]. Этот способ дает более подробную информацию о видовом составе и численности землероек идущих неохотно в обычные давилки. В настоящей статье мы проанализировали изменения численности грызунов и насекомоядных в плакорных и интразональных местообитаниях с 2007 по 2015 гг. в период предзимья (первая декада ноября).

Объекты и методика исследования

В работе использовали цилиндры – двухлитровые пластиковые бутылки, обрезанные в месте сужения, которые закапывали вровень с лес-

ной подстилкой под нависающие над землей крупные стволы упавших деревьев, где хорошо заметны тропинки зверьков, усеянные их пометом. В каждом биотопе располагали по 5 цилиндров в линию, на расстоянии 10-15 м друг от друга.

Учеты выполнены в сосняке кустарничково-зеленомошном с редким подседом, в пойменном чернольшанике рек Интунг и Арья с густыми зарослями черемухи, в травянистом ярусе преобладают крапива двудомная и таволга вязолистная. В приручевых ельниках этих же рек с мозаичным травяно-кустарничковым ярусом (кустарничково-зеленомошный, папоротниково-разнотравный, кисличник). В пойменной дубрава р. Б. Кокшага с густым подлеском и толстым слоем опада.

Всего отработано 1615 цилиндро-суток, поймано 505 зверьков 13 видов. Это лесные полевки – рыжая (*Clethrionomys glareolus*) и красная (*Cl. rutilus*). Мыши – желтогорлая (*Apodemus flavicollis*), малая лесная (*Ap. uralensis*), полевая (*Ap. agrarius*), мышь малютка (*Micromys minutus*). Бурозубки – обыкновенная (*Sorex araneus*), средняя (*S. caecutiens*), малая (*S. minutus*), а также водяная кутора (*Neomys Fodiens*) и европейский крот (*Talpa turpea*). Вне учета зарегистрированы еще 4 вида – домовая мышь (*Mus musculus*). Серые полевки – экономка (*Microtus oeconomus*), обыкновенная (*M. arvalis*) и пашенная (*M. agrestis*); крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus*). Всего, по нашим данным, население мелких млекопитающих заповедника насчитывает не менее 16 видов. Мы анализировали уровни численности и особенности распределения по биотопам только тех видов, которых отмечали в учетах достаточно регулярно: это рыжая и красная лесные полевки; желтогорлая и малая лесная мыши; бурозубки – обыкновенная, средняя и малая. Для видов, за время нашей работы зарегистрированных единично или очень редко, мы можем только указать местообитания, где они были отмечены. В заливных лугах – полевая мышь, мышь малютка, серые полевки: экономка, обыкновенная и пашенная. В надворных постройках кордона «Конопляник» – домовая мышь, бурозубка крошка в сосняке, водяная кутора в приручевых чернольшаниках.

Обсуждение результатов исследования

Одним из наиболее многочисленных видов заповедника является рыжая полевка, которая встречается во всех обследованных местообитаниях, но характер пребывания неодинаков (табл. 1). Зверек явно избегает сосняков, весьма регулярно отмечен в приручевых сообществах (ельник и чернольшаник) и в широколиственных лесах поймы реки Б. Кокшага. В ельнике численность невысока, в черноольшанике несколь-

ко выше, но в обоих местообитаниях межгодовые флюктуации невелики. В пойменной дубраве кратность различий численности вида многократно выше. В 2008 году отмечался явный всплеск численности – вид присутствовал во всех биотопах, в дубраве был чрезвычайно многочислен. В 2009 году вид отсутствовал во всех обследованных биотопах, в 2010 отмечен только в ельнике, в 2011 – в обоих приручевых местообитаниях и в 2012 – только в черноольшанике. Стабильное постоянство присутствия вида и достаточно ровные значения показателей численности характерны для биотопов приручевого комплекса, что может свидетельствовать о приуроченности стадий переживания рыжей полевки к этим местообитаниям.

Таблица 1

Численность рыжей полевки в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	0,0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Ельник	1,3	3,3	0,0	2,0	5,6	0,0	2,0	2,0	1,0	1,9±0,58
Черноольшаник	11,4	6,7	0,0	0,0	8,4	7,5	16,0	11,0	1,0	6,8±1,87
Дубрава	0,8	53,3	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	18,0	8,0	9,2±5,86

Красная полевка в учетах встречается крайне нерегулярно, но явно предпочитает биотопы приручевого комплекса. В за 9 лет учетов отмечена в пяти годах, из них 4 года исключительно в приручевых биотопах. В 2013 году вид регистрировали в сосняке, дубраве и ельнике, причем в последнем численность была наиболее высока. Средние значения численности в приручевом ельнике несколько ниже, нежели в черноольшанике (табл. 2).

Таблица 2

Численность красной полевки в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	-
Ельник	0,7	0,0	0,0	0,0	3,5	0,0	5,0	0,0	0,0	1,4±0,88
Черноольшаник	5,7	0,0	0,0	0,0	8,0	2,5	0,0	1,0	0,0	2,2±1,03
Дубрава	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	-

Малая лесная мышь за 9 лет учетов относительно часто отмечена только в приручевых биотопах – в ельнике и в черноольшанике. Численность здесь невысока, средние показатели за 9 лет несколько выше в

черноольшанике, нежели в ельнике. Полностью отсутствует в сосняке, в пойменной дубраве зарегистрирована единожды в 2014 г. (табл. 3).

Таблица 3

Численность малой лесной мыши в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Ельник	0,0	3,3	0,0	2,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,8±0,39
Черноольшаник	0,0	3,3	0,0	0,0	8,0	2,5	0,0	1,0	0,0	1,6±0,90
Дубрава	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	-

Желтогорлая мышь относительно регулярно отмечена в пойменной дубраве: три года в ельнике и два года в черноольшанике. Численность была везде низкой. С 2008 по 2010 гг. мышь полностью отсутствовала в отловах (табл. 4).

Таблица 4

Численность желтогорлой мыши в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Ельник	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	2,2	0,5±0,26
Черноольшаник	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	2,2	-
Дубрава	0,4	0,0	0,0	0,0	2,8	2,5	2,0	5,0	0,0	1,4±0,59

Обыкновенная бурозубка – обычный и весьма эврибионтный для заповедника вид, но в 2007 году полностью отсутствовал в учетах. По личным сообщениям коллег, работавших в это время в других регионах лесной зоны Русской равнины, такая ситуация наблюдалась повсеместно. В другие годы обыкновенную бурозубку регулярно отмечали в черноольшанике, пойменной дубраве и приручевом ельнике, в сосняке только в 2008 и 2009 г.г. Средние показатели численности наиболее высоки в черноольшанике, несколько ниже в пойменной дубраве, и еще ниже в ельнике (табл. 5).

Таблица 5

Численность обыкновенной бурозубки в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	0,0	3,3	8,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Ельник	0,0	6,7	4,4	0,0	0,0	0,0	1,0	2,0	2,0	1,8±0,79
Черноольшаник	0,0	26,7	0,0	6,3	5,6	5,0	0,0	2,0	1,0	5,2±2,82
Дубрава	0,0	6,7	5,0	2,2	0,0	0,0	4,0	2,0	1,0	2,3±0,81

Средняя бурозубка относительно регулярно отмечалась в сосняке и приручевом ельнике. Средняя численность в обоих местообитаниях сходна и относительно высока, что вполне объяснимо для вида, предпочитающего мшистые местообитания. В черноольшанике и пойменной дубраве встречена только 2007 и 2008 годах в период предпика и пика численности вида (табл. 6).

Таблица 6

Численность средней бурозубки в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	4,3	28,3	20,0	8,0	0,0	5,0	0,0	0,0	0,0	7,2±3,40
Ельник	1,0	30,0	8,8	8,3	0,0	0,0	3,0	2,0	1,0	6,0±3,20
Черноольшаник	8,6	56,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Дубрава	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-

Малая бурозубка немногочисленна, отмечена во всех обследованных биотопах. Реже всего встречается в пойменной дубраве и в сосняке. В приручевых биотопах отмечена также не регулярно, но во время пика численности, отмечавшегося в 2007 году, была в черноольшанике достаточно многочисленна (табл. 7).

Таблица 7

Численность малой бурозубки в основных биотопах

Биотоп	Уловистость по годам учета, особей на 100 цилиндро-суток									Среднее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Сосняк	0,0	1,7	2,2	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,5±0,29
Ельник	2,0	0,0	2,2	0,0	3,5	2,5	1,0	0,0	0,0	1,2±0,45
Черноольшаник	14,2	10,0	2,2	0,0	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3±1,75
Дубрава	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-

Степень участия различных местообитаний в формировании структуры населения грызунов и насекомоядных неодинакова. Самый бедный видовой состав отмечен в сосняках: 4 вида встречаются крайне нерегулярно и один вид (красная полевка) за 9 лет отмечен единичной особью (табл. 8). В ельнике и дубраве отмечено семь, в черноольшанике – восемь видов.

Таблица 8

**Богатство видового состава и средние значения общей численности
мелких млекопитающих в обследованных биотопах**

Биотоп	Число видов	Средние значения общей численности	Min и max значения среднего значения общей численности
Сосняк	4 (5)	$9,7 \pm 4,653$	0 – 36,6
Ельник	7	$13,2 \pm 4,0374$	5 – 43,3
Черноольшаник	8	$26,5 \pm 10,751$	4,4 – 106,7
Дубрава	7	$14,7 \pm 7,4810$	1,6 – 70,0

Средние многолетние значения общей численности зверьков заметно различаются по биотопам. В сосняке этот показатель самый низкий ($9,7 \pm 4,653$), а наибольшее значение характерно для черноольшаника ($26,5 \pm 10,751$). В пойменной дубраве и в приручевом ельнике значения примерно одинаковые, но в 1,8 раз меньше, чем в черноольшанике. В каждом местообитании разброс межгодовых значений общей численности зверьков (минимальных и максимальных) очень велик.

Итак, по сравнению с периодом с 1998 по 2006 гг. ситуация за последние 9 лет заметно не изменилась. В учетах зафиксирован еще один вид – мышь малютка. Поимка вполне прогнозируемая. Так же, как и в предыдущем цикле учетов, многочисленные и обычные виды наибольшую численность и постоянство присутствия в местообитании демонстрируют в биотопах приручевого комплекса: в ельнике и черноольшанике. Это красная полевка, малая лесная мышь, обыкновенная и малая бурозубки. Для водяной куторы приручевые сообщества – одно из немногих пригодных для жизни местообитаний. Рыжая полевка – неморальный вид, который в черноольшаниках демонстрирует высокое постоянство присутствия вида, а в пойменной дубраве – наиболее высокие уровни численности. Желтогорлая мышь – обитатель широколиственных лесов и в дубравах достаточно обычна. В плакорных зеленомошных сосняках часто и с относительно высокой численностью встречается только средняя бурозубка – обитатель зеленомошных местообитаний.

Автор благодарит за помощь в работе администрацию заповедника «Большая Кокшага», а также членов кружка юных биологов зоопарка (КЮБЗ) М.С. Бизина, С.А. Мир-Касимову, К.В. Князева, Е.В. Пономареву, Н.Б. Коростелева, И.Л. Гершензона, Е.А. Корбут, Д.М. Ширяева, М.М. Соболева, Д.В. Защепенкова, М.А. Шальнову и А.А. Якунину, принимавших в разные годы участие в проведении учетов и обработке собранного материала.

Библиографический список

1. Ахмерова, М. В. Сезонная динамика возрастной структуры популяции ружей полевки в заповеднике «Большая Кокшага» в 2005 году / М.В. Ахмерова // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных районов. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 18-20.
2. Ахмерова, М. В. Мелкие млекопитающие заповедника «Большая Кокшага» / М.В. Ахмерова, В.Ю. Дубровский // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 62-64.
3. Дубровский, В. Ю. Влияние интразональных местообитаний на формирование структуры населения лесных грызунов и насекомоядных заповедника / В.Ю. Дубровский // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2007. – С. 303-310.
4. Дубровский, В. Ю. Сравнительный анализ двух модификаций учета численности мелких млекопитающих цилиндрами / В.Ю. Дубровский, Л.В. Симакин // Зоологический журнал – 2012. – Т. 91, № 5. – С. 635-638.
5. Дубровский, В. Ю. Структура населения и динамика численности мелких млекопитающих заповедника «Большая Кокшага» в период предзимья / В.Ю. Дубровский, С.А. Черепушкин, Д.В. Фарб // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных районов. Йошкар-Ола, 2006.– С. 56-58.
6. Корнеев, В. А. Ценозы мелких лесных млекопитающих / В.А. Корнеев // Очерки о животных Марийской АССР. – Йошкар-Ола. 1983. – С. 115-137.
7. Никифоров, Л. П. Видовой состав и численность мелких млекопитающих на территории заповедника «Большая Кокшага» / Л.П. Никифоров, Л.А. Гибет, В.А. Корнеев // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных районов. – Йошкар-Ола, 2006. С. 110-113.

STRUCTURE OF RODENTS AND INSECT-EATERS POPULATION IN «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE IN PRE-WINTER PERIOD

V. Yu. Dubrovskiy

Keywords: «Bolshaya Kokshaga» nature reserve; pre-winter period; rodents; insect-eaters; structure; dynamics.

Results of inventory of rodents and insect-eaters, carried out in the territory of «Bolshaya Kokshaga» nature reserve in the first fortnight of November for 9 years (from 2007 till 2015), were analyzed. Species wealth, population level of numerous and common species in the main ecotopes of the nature reserve (upland pine forests, inundable oak groves, close to brooks spruce forests, and sticky alder forests) were assessed. Comparison of results of similar inventories, carried out in the previous years (from 1998 till 2006), was made.

УДК 502.211:592/599

ЛЕСНАЯ КУНИЦА И ГОРНОСТАЙ В ЗАПОВЕДНИКЕ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

В. А. Корнеев, М. Н. Князев, О. М. Полушина

Приведены сведения о динамике численности и характере биотопического распределения в заповеднике «Большая Кокшага» лесной куницы (*Martes martes* L., 1758) и горностая (*Mustela erminea* L., 1758). Показано, что площадь основных стаций куницы – еловых лесов – крайне мала, поэтому она держится в основном в смешанных и пойменных насаждениях, а также, в отличие от других регионов, в сосняках мишстных, покрывающих почти половину площади заповедника, где обитают привлекающие его белки и глухари. Численность куницы за 23 года наблюдений изменялась от 0,2 до 1,6 особей на 1000 га (средняя 0,78), а расчетное поголовье в заповеднике – от 5 до 34 особей (в среднем 16). За этот период было отмечено четыре подъема численности, которые происходили в среднем через 4,3 года. Размах колебаний достигал 8-кратной величины. Динамика численности куницы взаимосвязана с изменениями плотности популяций мышевидных грызунов, птиц и глубиной снежного покрова. Заметного влияния изменения численности белки, как и влияния метеорологических факторов, не отмечено. Горностаей, как и в других частях его ареала, тяготеет к околородным стациям, которые в заповеднике имеют наибольшую численность мышевидных грызунов и заселены водяной полевкой – основными компонентами его питания. Плотность населения горностая относительно невысока: от 0,01 до 0,95 особей на 1000 га (в среднем 0,21), а расчетное количество – от 1 до 21 особи (в среднем 4). Размах колебаний численности составил 95-кратную величину. За 23 года зафиксировано 5 пиков численности, межпиковый период составил в среднем 3,5 года. Прямого влияния изменений численности мышевидных грызунов, водяной полевки, погодных условий и снегового покрова на горностая не прослеживается. Заметно отрицательное воздействие высоких паводков и благоприятное низких. Динамика численности куницы и горностая асинхронна в силу различий их экологии.

Ключевые слова: заповедник «Большая Кокшага»; куница; горностаей; ста-
ции; динамика численности; экологические факторы.

Состояние вопроса

Лесная куница (*Martes martes* L., 1758) тяготеет в зоне хвойных лесов к темнохвойным формациям, чаще к старовозрастным многоярусным насаждениям. В Архангельской области по материалам тропления суточных следов было установлено, что 81,5 % их общей протяженности сосредоточено в ельниках, 11,4 % – в сосняках, 7,1 % – в прочих лесах. В зоне же смешанных лесов она предпочитает елово-широколиственные и елово-синовые леса, а также дубравы и липняки [6]. В Ленинградской области наблюдается примерно такое же соотношение предпочтительности куницей угодий. В ельниках следы ее деятельности отмечаются в 30,5 % случаев, в смешанных лесах – 22,6 %, на зарас-

тающих вырубках – 15,7 %, в зарослях кустарников – 5,9 %, в луговых биотопах – 2,9 %, в сосняках – 2,9 %, на побережьях озер – 1,9 %. Доля посещаемости моховых болот составила 17,6 %. Такое довольно значительное тяготение к последнему типу угодий объясняется охотой куницы на тетеревиных птиц, прилетающих сюда кормиться ягодами [12]. В Мордовском заповеднике куница также предпочитает еловые и смешанные с елью приспевающие и перестойные леса, которые расположены обычно вдоль лесных речек. Из них куница часто заходит в пойменные дубравы и ольшаники. На долю пойменных лесов приходится от 62,5 до 79 % всех встреч [3]. На юге ареала предпочтение отдается широколиственным лесам [5].

Лесная куница ведет одиночный образ жизни, и каждая взрослая особь имеет свой индивидуальный участок. В средней полосе европейской России средняя площадь такого участка около 4,5 км² и изменяется в пределах 3-6 км², иногда больше, в зависимости от кормности, наличия укрытий и других экологических факторов [7, 15]. Изменения численности в различных частях ареала бывают неодинаковы. В Окском заповеднике за 8 лет наблюдений отмечено 3 пика повышенной численности куницы, следовавших через 1-2 года [8]. П.Б. Юргенсон [20] говорит о 9-11-летней цикличности, А.А. Насимович [10] в Лапландии наблюдал подъемы численности куницы через 3-4 года. В Мордовском заповеднике в период с 2002 по 2011 г. цикличности в динамике численности куницы не наблюдали [3], как и в Ленинградской области [12]. Плотность популяций во времени изменяется сравнительно мало, что объясняется многоядностью вида [6]. Так, в Печоро-Илычском заповеднике численность изменялась в 1,6 раза, в Центрально-лесном – в 3,2, в Архангельской области – в 4,1 [16, 20].

Основными факторами, влияющими на динамику численности куницы, считают обеспеченность кормами, погодные условия: температура, снеговой покров и др. [1, 6, 10, 16]. Важнейшими группами кормов (20 % и более в рационе куницы) служат: 1) мышевидные грызуны (в основном рыжая полевка); 2) белка; 3) птицы; 4) насекомые; 5) лесные плоды, в т.ч. ягоды, орехи [6]. В питании куницы в Окском заповеднике [8] на первом месте также стоят мышевидные грызуны, которые занимают 43 % в рационе. Второе место делят птицы и белка – по 19 % (птицы промысловые 9,5 %, непромысловые 9,5 %). На долю насекомых приходится 4,3 %, яйца птиц – 4,7 %, рептилий – 4,8 % и падаль – 4,7 %. В Мордовском заповеднике основным ее кормом в течение года также являются мышевидные грызуны [3].

Горноста́й (*Mustela erminea* L., 1758) является наземным животным, однако он хорошо плавает и лазает по деревьям, свободно передвигается в ходах водяных полевков, хомяков, сенокосов, но в норы мелких грызунов проходить не может [1, 6]. Он, в отличие от лесной куницы, на протяжении всего ареала тяготеет к околородным биотопам, в лесной же зоне предпочитает берега и поймы рек и ручьев, берега озер, пойменные и заболоченные осоковые луга с зарослями кустарников и кочкарники. Лесные массивы как места обитания не типичны, хотя он встречается почти повсюду и здесь, но не часто. В лесах для него характерны старые захлащенные гари и вырубки, опушки лесов и кустарников, особенно близ селений и пашен. В глубине лесных массивов предпочитает приручьевые ельники и ольшаники, лесные покосы со стогами сена и остожьями. Заходит в селения и сады. Зимой заселяет скирды соломы. В Ленинградской и соседних областях 33,3 % особей горноста́я держится по берегам водоемов, 22,5 % – на полях, 11,3 % – по опушкам, 8,2% – на лесных полянах, 6,9% – на вырубках и гарях, 6,9% – в сплошных лесах, 5,6% – на окраинах болот. Стациональное распределение зависит от численности мышевидных грызунов в угодьях [13]. Зимой, при обеспеченности пищей, горноста́и оседлы, в голодное же время могут откочевывать в поисках богатых поселений грызунов на значительные расстояния. Так, к примеру, в Лапландском заповеднике в связи с расселением полевков, горноста́и мигрировали из сосняков и гарей в ельники на расстояние 10-15 км. В Воронежской лесостепи на зиму откочевывают из нагорных дубрав в пойменные черноольшаники, а весной – обратно, в лесах же средней полосы на зиму с опушек переходят к населенным пунктам в заселенные грызунами стога и скирды. В поймах больших рек в половодье сосредотачиваются на островах, где собирается много грызунов. По данным ученых Окского заповедника, на островах площадью 36 га обитало 10 горноста́ев, что в пересчете на 1000 га составляет 278,0 особей [10].

Наибольшей численности горноста́й достигает в лесостепи Западной Сибири и Северного Казахстана [6, 11]. Второе место по данному показателю принадлежит лесостепи Башкирии, Татарстана, Среднего Поволжья, юга Красноярского края, тайге и тундре Западной Сибири и Республики Коми. Так, в пойме Камы в начале промысла плотность популяции была 52,0 на 1000 га, а в конце его – 18,5. В Ленинградской области он самый многочисленный и широко распространенный хищник, плотность которого в 1964-1965 годах составляла 3,4 зверька на 1000 га [12]. Самыми густонаселенными горноста́ем регионами, по дан-

ным С. Черненко и Е. Дрождиной [18], являются Дальневосточный и Восточно-Сибирский, где обитает около 60 % вида. Особенно многочислен он в Саха-Якутии – 20 % зверьков. На Северный район и Западную Сибирь приходится 10 % его численности. Наименьшая же численность зверька отмечается в степях юга Украины и юго-востока европейской части России. В целом по России, как считают С. Черненко и Е. Дрождина [19], популяции горностая в последнее время переживают серьезный, если не катастрофический, кризис. Снижение численности идет с середины XX века. Этому способствуют вырубка кустарников по окраинам полей, увеличение площадей полевых угодий, монокультуры, химизация, затопление пойм водохранилищами, осушение угодий.

Горностаи, как и куница, ведет одиночный образ жизни, и взрослые зверьки занимают индивидуальные участки, которые распределяются с установлением снегового покрова глубиной 12-15 см. В горном редколесье Мурманской области площадь индивидуального участка составляет 50-100 га [10, 11], а в лесных районах европейской средней полосы России – от 10-15 до 100-200 га, обычно – 20-30 га. Участки отдельных особей могут налегать друг на друга. Участки суточной деятельности составляют в начале зимы 5-6 га, а в конце – 100-200 га. У самцов они больше: в среднем 20,5, у самок – до 8 га [6]. Размах колебаний численности горностая, без учета годов с нулевыми результатами, составляет 95-кратную величину. Так, в Мурманской области она изменялась в 30 раз [10], в Татарии – в 54 раза [2], в Калининской области за 20 лет наблюдений – в 189 раз, причем в первые восемь лет кратность составляла 2-6, а затем резко увеличилась, как и в других областях России [21]. В северном Казахстане объем заготовок шкурок изменялся в 3-7 раз [6].

Во многих частях ареала численность горностая колеблется циклически с периодом 3-4 года, иногда 7 лет. Так, в Мурманской области периоды между пиками численности длятся 3-4 года, в Калининской области – 5-6 лет, в верховьях Печоры – 6 лет. В Северном Казахстане периоды депрессии длятся до 5-6 лет, а периоды нарастания численности – до 3-4 лет [14]. Размах колебаний достигал более чем 10 раз [18]. Связи динамики численности с какими-либо факторами установить исследователям не удалось [18].

Горностаи, в противоположность кунице, в отношении питания принадлежат к животным с ограниченным набором кормов – стенофагам. Повсеместно в его рационе преобладают мышевидные грызуны, поэтому его называют также миофагом. Значительное место в рационе занимают относительно крупные виды грызунов: водяная полевка, обычно

венный хомяк, сенокосилка и другие. Горностаи могут достигать этих животных в их норах. На вторых ролях более или менее постоянно стоят мелкие птицы, землеройки, рыба, редко – земноводные, ящерицы и насекомые [6]. Так, по данным Г.А. Новикова с соавторами [12], 79,5 % рациона горностая в Ленинградской области составляют грызуны, из которых 7,7 % приходится на водяную полевку. Остальные 20,5 % принадлежат птицам (горностаи часто разоряют их гнезда), лягушкам, насекомым, причем эти группы кормов присутствуют примерно в равных долях.

Объекты и методика исследования

В настоящей работе использованы материалы «Летописи природы» заповедника, содержащие сведения о лесной кунице, горностае, белке, тетеревиных птицах, урожае хвойных деревьев (книги с 1 по 23 за 1994-2016 годы), в том числе данные зимних маршрутных учетов (ЗМУ) по численности животных. Суммарная протяженность маршрутов за эти годы составила 7053 км. ЗМУ млекопитающих выполнялись по стандартной методике в начале каждого года, в январе-феврале. В это же время учитывались и тетеревиные птицы. Обработан и проанализирован материал из «Карточек встреч животных» за 1994-2016 годы. По кунице собрано и обработано 244 карточки, по горностаю – 21.

При анализе факторов, влияющих на флуктуацию численности куницы, учтена численность и ее динамика мышевидных грызунов, белки, тетеревиных птиц, по горностаю – численность мышевидных грызунов и водяной полевки, уровень и продолжительность паводков за время наблюдений. Сделана попытка увязать динамику численности куных с погодными условиями: температурой, осадками, снежным покровом. Для этого привлечены данные наблюдений, выполняемых в заповеднике.

Материалы по численности мышевидных грызунов и водяной полевки предоставлены лабораторией по диагностике природноочаговых и особо опасных инфекций Республиканского центра Марий Эл по санитарии и гигиене, которые ведутся на лесном стационаре, находящемся в окрестностях станции Нужьялы Медведевского района и расположенном в 8-10 километрах от границы заповедника по дороге на Аргамач. Наблюдения на стационаре выполняются каждый год четырехкратно: в апреле, июне, августе и октябре. Нами использованы средние показатели численности зверьков за год по елово-липовым и замещающим их после вырубок лиственным лесам. Численность мышевидных в сосня-

ках всегда низка, она гораздо ниже, чем в ельниках и производных от них лесах (в 10-20 и более раз), и мало влияет на изменения кормовых ресурсов кунных. Водяная полевка наблюдается на стационаре вышеназванной лаборатории в пойме притока Большой Кокшаги – реки Большой Кундыш – у поселка Широкундыш Килемарского района в 17 километрах от территории заповедника. Учетные работы на этом стационаре выполняются ежегодно в мае и сентябре. Нами использованы усредненные результаты по этим двум месяцам.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам заповедника и лаборатории природноочаговых и особо опасных инфекций за материалы, собранные по изучаемым видам, в том числе отраженные в «Карточках встреч животных».

Результаты исследования и их обсуждение

Лесная куница (*Martes martes* L., 1758). Лесопокрытая площадь в заповеднике «Большая Кокшага» составляет 95,9 % его земель. Среди лесов преобладают сосняки, занимающие почти половину его территории. Доля ельников, предпочитаемых куницей на всем протяжении ее ареала, занимает всего 4,4 % на плакоре и 1,3 % в речных поймах. Наиболее часто посещаемыми куницей станциями являются смешанные и пойменные леса, покрывающие около трети площади заповедника (табл. 1), что связано с хорошей кормностью данных угодий, где наиболее высока численность мышевидных грызунов (табл. 2), птиц разных видов, в том числе рябчика, являющихся одним из главных компонентов ее рациона [8].

Таблица 1

Посещаемость куницей различных станций в заповеднике по данным «Карточек встреч» за 1994-2016 годы

Стация	Доля угодья в площади заповедника, %	Всего встреч следов куницы	Доля от всех встреч, %
Ельники на плакоре	4,4	6	2,9
Березняки	11,8	5	2,4
Смешанные леса	16,6	71	34,5
Осинники	1,4	4	1,9
Сосняки	40,3	55	26,7
Пойменные леса (дубравы, ельники, ольшаники, березняки)	15,9	54	26,2
Болота	0,3	9	4,4
Луга заливные	0,7	2	1,0
Всего	91,4	206	100

Таблица 2

Численность мышевидных грызунов в различных типах леса (средняя в летний сезон за 12-летний период) в ландшафте сосновых лесов восточной половины Марийской низменности – месте расположения заповедника [по 9]

Группы лесов	Местообитания	Доля местообитания в лесной площади ландшафта, %	Численность мышевидных грызунов (суммарная по всем видам), зверьков на 100 л/сут.
Сосняки и вторичные на их месте леса на плакоре	Сосняки зеленомошные	17,0	2,52
	Сосняки беломошные	8,4	1,78
	Сосняки сфагновые	13,5	0,49
	Березняки зеленомошные	8,3	2,89
	Зарастающие вырубки в сосняках	22,4	1,85
Острова ельников на плакоре среди сосняков	Ельники сложные	1,0	27,0
	Ельники разнотравно-зеленомошные	1,1	11,6
	Зарастающие вырубки в ельниках	3,4	14,3
Леса речных пойм	Дубравы	0,9	24,1
	Ольшаники низинные	1,7	26,7
	Ельники низинные	0,2	16,9
	Березняки низинные	3,6	11,4

В отличие от других частей ареала, где куница мало осваивает сосняки, четвертая часть всех отмеченных ее следов в заповеднике приходится именно на эти леса, которые представлены здесь в основном зеленомошными, беломошными и сфагновыми ассоциациями. На первый взгляд, это довольно бедные местообитания как в кормовом отношении, особенно в части птиц и мышевидных грызунов, так и в отношении имеющих укрытий. Однако в сосняках держится белка, являющаяся основным кормом куницы. Численность ее связана с урожайностью хвойных. В пределах заповедника большая часть микропопуляции белок держится в сосняках, покрывающих 40,3 % площади и составляющих основное жизненное пространство. Изменения ее численности теснее связаны с урожайностью сосны и менее – с урожайностью мало распространенной здесь ели. Количество белок в заповеднике обычно возрастало после годов с хорошим плодоношением сосны. Напротив, часто наблюдались периоды, когда на фоне хороших урожаев семян ели происходило падение численности белки, а при неурожае её численность белки увеличивалась (рис. 1). Привлекают куницу в сосняки и экологически связанные с этими лесами глухари.

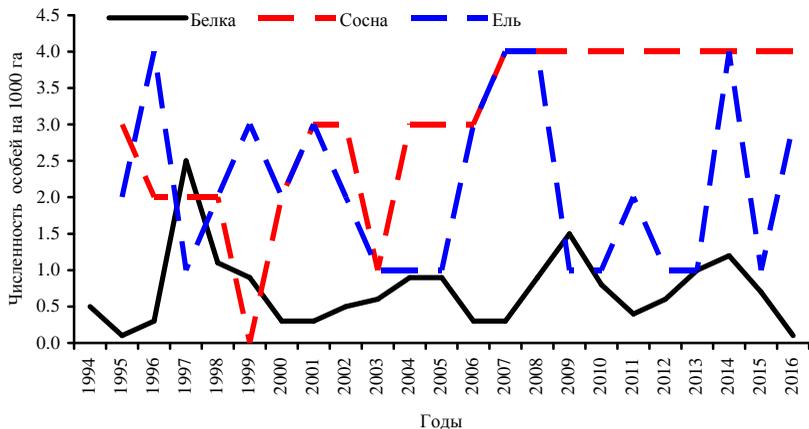


Рис. 1. Динамика численности белки, урожайности сосны и ели (в баллах по 5-балльной системе) в заповеднике «Большая Кокшага» в 1994-2016 годах

Численность лесной куницы в заповеднике «Большая Кокшага» за годы наблюдений изменялась от 0,2 до 1,6 особей на 1000 га лесных угодий, (рис. 2), средняя численность составила 0,78 особей на 1000 га, а расчетное поголовье – от 5 до 34 особей (в среднем 16). Примерно такие же показатели приводят для Окского заповедника Ф.В. Иванов [8], а для Ленинградской области Г.А. Новиков с соавторами [12].

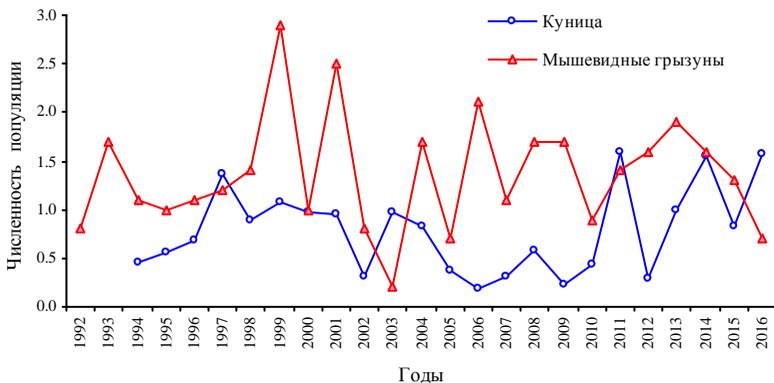


Рис. 2. Динамика численности лесной куницы (особей на 1000 га лесных угодий) и мышевидных грызунов (экземпляров на 100 ловушко-суток) в заповеднике «Большая Кокшага» (масштаб численности грызунов уменьшен в 10 раз)

В заповеднике «Большая Кокшага» после пика в 1997 году наблюдалось постепенное снижение до минимума в 2002 году. В 2003-2004 годах следовал очередной подъем, а далее спад и низкое стояние в течение шести лет. В 2011 году отмечался очередной пик численности и резкий спад в 2012 году. В 2014-2016 годах плотность микропопуляции куницы в заповеднике снова увеличивалась до максимума с некоторым спадом в 2015 году. Таким образом, за 23-летний период было четыре подъема численности куницы. Пики следовали друг за другом в среднем через 4,3 года. Размах колебаний численности достигал 8-кратной величины, что превышает показатели в других регионах. Причиной этого служит, возможно, малая площадь оптимальных для вида угодий.

Главным фактором динамики численности куницы является, как отмечалось выше, кормовая база, основу которой составляют мышевидные грызуны (в основном рыжая полевка). Подъемы и спады численности куницы следовали, как видно из приведенных данных, после соответствующих изменений численности мышевидных грызунов. Так, в 1995-1996 годах у куницы наблюдалось увеличение поголовья после предшествовавшего пика численности грызунов в 1993 году, а пик в 1997 – после начавшегося в 1996 году подъема у грызунов. Падение численности у мышевидных в 2000 году привело к ее спаду у куницы в 2002 году. Пик у грызунов в 2001 году привел к пику численности у куницы в 2003 году, а глубокий минимум у мышевидных в 2003 – к снижению у куницы в 2004 году и дальнейшему падению до 2006 года. И так далее. Фактически же интервалы между флуктуациями численности у грызунов и куницы короче двухлетнего периода, что связано, вероятно, с несовпадением сроков учета (учеты численности грызунов выполняются в бесснежный период с апреля по октябрь, а куницы, наоборот, зимой). Влияние повышенной или пониженной численности этой главной кормовой базы начинается уже в данный сезон. В это же время происходят гон и спаривание у куниц. Определенный уровень численности мышевидных грызунов влияет на выживаемость хищника в последующий осенне-зимний период. Сложившееся исходное поголовье весной и величина полученного от него потомства формируют соответствующий уровень численности куниц в летний сезон, т.е. на следующий год после получения данных о численности мышевидных грызунов. Мы же получаем данные о численности куницы только в начале следующего года, в январе-феврале после проведения ЗМУ, что и дает кажущийся двухлетний период влияния численности грызунов на численность куницы (аналогичную поправку следует предусматривать и в отношении горностая). Таким образом, изменения плотности населения

грызунов сказываются на численности куницы в следующем году. Однако коэффициент корреляции между динамикой численности этих двух видов невысок ($r = 0,30$). По наблюдениям в Рязанской области пики у куницы также следовали на следующий год после пиков численности мышевидных грызунов [8].

Одним из важных составляющих пищевого рациона куницы является белка, но заметного влияния ее на динамику численности хищника в заповеднике «Большая Кокшага» не отмечается (рис. 3). Оно было заметно лишь в некоторые годы. Так, с 1995 по 1997 годы шло одновременное нарастание численности у обоих видов, в то время как численность жертвы должна была влиять на хищника в последующем году: например, падение почти до минимума численности белки отмечалось в 2000-2001 годах, у куницы – в 2002. Затем у куницы в 2003 году отмечался пик, который опережал рост поголовья белок на год. В последующий период численность куницы стала снижаться, опустившись до минимума в 2006 году, что также опережало на два года соответствующий спад численности белки.

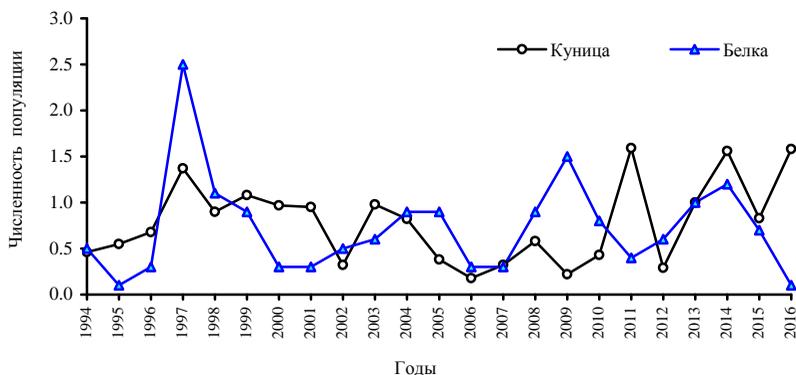


Рис. 3. Динамика численности лесной куницы (особей на 1000 га лесных угодий) и белки (особей на 100 га) в заповеднике «Большая Кокшага»

В 2003-2004 годах численность белки продолжала нарастать, в то время как у куницы происходило ее снижение, продолжавшееся и в следующем году. К 2007-2008 годам численность куницы стала нарастать, вновь опережая на год таковую у белки. В промежуток времени с 2009 по 2016 годы у куницы было три высоких пика численности и им предшествовали подъемы и спады численности белки. Эти явления проходили на фоне динамики численности мышевидных грызунов, таким же

образом влиявшей на изменения численности куницы, о чем говорилось выше. Аналогичное явление отмечали также в Окском заповеднике и других регионах [6, 8]. Значение коэффициента корреляции между динамикой численности белки и куницы составляет 0,26, что говорит об отсутствии статистически значимой связи между ними. Не просматривается постоянного влияния динамики численности белки на куницу и в других регионах [3, 8].

Проследить возможное влияние птиц на динамику численности куницы можно лишь на примере группы тетеревиных, учеты которых ведутся регулярно с 1996 года. Постоянные учеты остальной орнитофауны проводились только в 1995-1999 годах, в другие периоды по тем или иным причинам регулярность не соблюдалась. Срок этих наблюдений невелик и не позволяет достоверно оценить их влияния на флуктуации численности куницы. Можно лишь сказать, что после высокой плотности всего птичьего населения заповедника в 1995 году численность куницы в 1997 году увеличилась (рис. 4). За падением численности птиц в 1996 году последовало снижение в 1998 году у куницы, рост же численности птиц в 1997-1998 гг. привел в 1999 году к подъему численности куницы, вслед за снижением плотности популяции птиц в 1999 году у куницы она тоже начала снижаться в 1999-2002 годах. Вероятнее всего, это было результатом совместного и одновременного воздействия разных групп кормов: мышевидных грызунов, белки, всей орнитофауны и других. Кривая численности куницы шла вслед за изменениями численности добычи с отставанием на год.

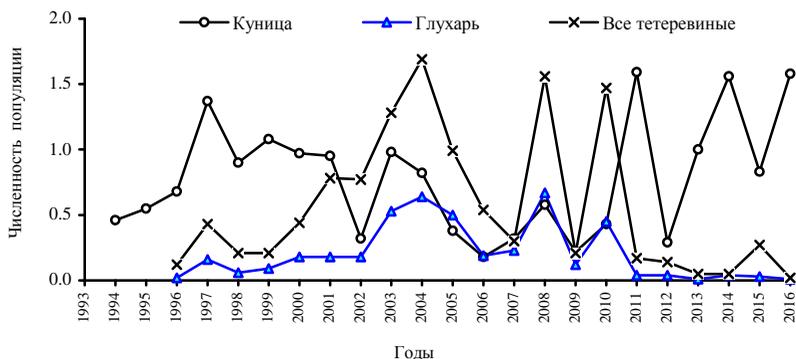


Рис. 4. Динамика численности лесной куницы (особей на 1000 га) и тетеревиных (экземпляров на 1 км²) в заповеднике «Большая Кокшага» (масштаб численности тетеревиных уменьшен в 10 раз)

Из трех видов тетеревиных, обитающих в пределах заповедника, преобладающим является рябчик. Средняя численность его за 1996-2016 годы составила 3,3 особи на 1 км², а у глухаря – 2,0. Тетерев постоянно обитал в начале существования заповедника в 1994-2001 годах. Численность его в это время колебалась в пределах 0,03-0,16 птицы (в среднем 0,09) на 1 км². В дальнейшем он встречаться перестал. Причина – постепенное исчезновение открытых пространств. Вся территория заповедника покрыта лесом, в основном сосняками, с которыми у тетерева, в отличие от глухаря, нет экологической ниши.

Анализ взаимодействия куницы с тетеревиными говорит о влиянии этих птиц на динамику численности зверя. Наблюдается рост численности хищника через два года после увеличения численности или высокого ее стояния у глухаря и рябчика в 1999, 2003, 2007-2008, 2010-2011 и 2016 годах. Также через два года происходило снижение численности куницы после падения численности птиц в 2009 и 2012 годах. Между рядами динамики численности этих видов отмечается довольно тесная корреляция ($r = 0,67$). Фактически влияние численности птиц на популяцию куницы сказывается уже на следующий год, так же как и у мышевидных грызунов, о чем говорилось выше. Очевидно, воздействие численности грызунов и птиц на популяцию куницы происходит одновременно в одном и том же направлении. Сюда же присоединяется и влияние белки. Такое комплексное воздействие всех видов неоднократно складывалось на протяжении всего периода наблюдений. Сравнительная стабильность популяций куницы, как отмечают исследователи [6], объясняется ее многоядностью. В периоды высокой численности куницы (1995-2001, 2011-2016 годы) численность тетеревиных птиц была наименьшей. После пика у куницы в 2003 году шло снижение численности глухаря и рябчика и спад почти до минимума к 2007 году. Во время низкого стояния численности куницы в 2006-2010 годах оба вида птиц достигали максимума своей численности. Можно сделать вывод, что куница оказывает значительное давление на микропопуляцию тетеревиных в заповеднике и при высокой плотности своего поголовья снижает количество птиц.

Одним из факторов, влияющих на уровень численности куницы, является высота снежного покрова, которая снижает скорость передвижения зверьков и затрудняет добывание основного корма – мышевидных грызунов, о чем пишут и многие исследователи [6, 16, 17, 21]. Наблюдения показали, что хотя прямая связь между динамическими рядами показателей практически не прослеживается ($r = 0,11$), численность куницы была всегда несколько ниже, когда ее спад предшествовали

периоды с высоким снежным покровом, и возростала, когда предыдущие зимы были малоснежнее (рис. 5). Существует, однако, и момент компенсации данного отрицательного фактора: в многоснежные зимы численность грызунов всегда выше, что повышает шансы их добычи.

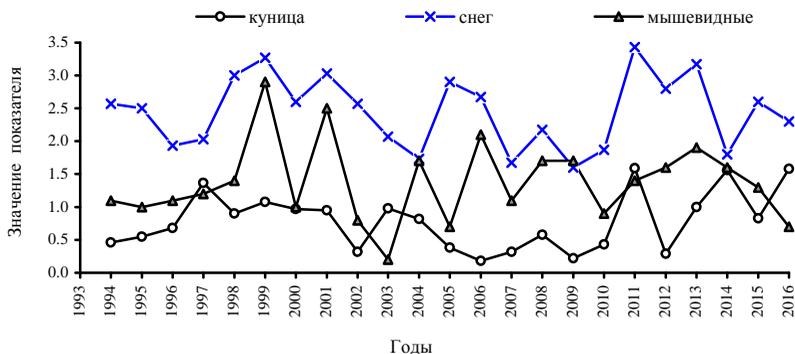


Рис. 5. Динамика численности лесной куницы (особей на 1000 га), мышевидных грызунов (особей на 100 л/сут.) и высоты снежного покрова (см) в январе (масштаб численности белки грызунов уменьшен в 10 раз, а высоты снега – в 30 раз)

На численность таких некрупных млекопитающих, как куница, особенно на их молодняк, часто губительно воздействует холодная и дождливая погода весной, осенью и в начале зимы. Расчеты показали, что прямого влияния температуры воздуха в апреле-мае на численность куницы не прослеживается ($r = 0,11$), а корреляция с осадками незначима ($r = -0,21$). Осенняя температура также мало влияет на благополучие поголовья куниц (значение коэффициента корреляция с показателями октября составило $-0,16$; ноября $-0,07$; декабря $-0,30$). Связь численности куницы с осадками осени и начала зимы также не просматривается ($r = 0,06 \dots -0,08$).

Горностай (*Mustela erminea* L., 1758). Этот зверек в заповеднике «Большая Кокшага», как и в пределах всего его ареала, предпочитает селиться и охотиться в пойменных биотопах: более половины из всех зафиксированных в 21 карточке его встреч приурочены к поймам Большой Кокшаги и ее притоков, где мышевидные грызуны всегда имеют наибольшую численность. Остальные встречи (около трети в смешанных лесах, пятая часть – в сосняках) также приходится на кварталы, по которым проходят поймы Кокшаги и ее притоков. Все это свидетельствует о приверженности этого вида к околородным стадиям.

Численность горностая в заповеднике, по сравнению с другими регионами, невысока, варьируя от 0,01 до 0,95 (в среднем 0,21) особей на 1000 га, а расчетное поголовье – от 1 до 21 (в среднем 4) особи. Это связано в основном с сокращением и даже полным исчезновением вырубков, сенокосов со стогами сена и других удобных для жизни вида антропогенных стаций, ведя к отселению вида на другие территории. В некоторые годы численность его была настолько низка, что во время ЗМУ следы его жизнедеятельности вообще не обнаруживались. Площадь благоприятных для горностая местообитаний в заповеднике составляет по расчетам 4674 гектара. Приняв размер индивидуального участка в среднем равным 50 га, можно предположить, что в этих угодьях может разместиться до 90 особей. Некоторое количество животных может обитать еще в смешанных лесах на плакоре. Если эти расчеты верны, то имеется большой резерв жизненного пространства и возможности к росту поголовья зверьков, однако этого не наблюдается.

За 23-летний период наблюдений зафиксировано пять пиков численности горностая: невысокий в 1996 году, затем период высокой численности с 2002 по 2004 год, пик 2008 года, максимальный в 2013 и последний в 2016 году (рис. 6). Интервалы между пиками длились соответственно 5, 3, 4 и 2 года. В среднем межпиковый период составил 3,5 года (аналогичная динамика численности существует и у лесных мышевидных грызунов в Республике Марий Эл). Такая ритмичность не отличается от наблюдающейся в других регионах РФ [18].

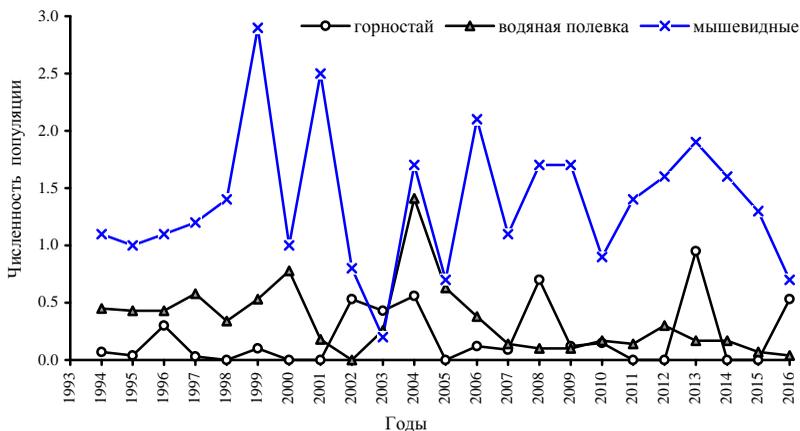


Рис. 6. Динамика численности в заповеднике горностая (особей на 1000 га) и мышевидных грызунов (экземпляров на 10 ловушко-суток)

Принимая во внимание особенности питания горностая, его стенофагию и миофагию, на динамику плотности его популяции должны оказывать, первую очередь, изменения численности мышевидных грызунов. В отдельные периоды такая связь, как видно из приведенных данных, хорошо прослеживается. Так, вслед за ростом численности мышевидных грызунов в 1997-1998, 2001, 2006, 2011-2012 и 2013-2015 годах через 1-2 года следовал подъем численности горностая. Плотность населения хищника также понижалась через 1-2 года после падения численности мышевидных грызунов в 1995, 2000, 2007 и 2010 годах. Пики численности у горностая возникали, как правило, через год-два после пиков численности мышевидных грызунов. В другие отрезки времени наблюдались противоположные явления, когда вслед за ростом численности грызунов численность горностая падала. Так было после 1993, 2004 и 2013 годов. В других случаях (2003, 2004, 2005 годы) подъемы или спады численности у мышевидных грызунов и горностая происходили в один и тот же год. Прямого влияния изменений численности водяной полевки на горностая не прослеживается. В некоторые периоды численность горностая изменялась через 1-2 года вслед за изменениями таковой у водяной полевки (1997-2003, 2005-2006, 2008-2015 годы). В другое время флуктуации у грызуна и хищника протекали в противоположных направлениях (1995-1998, 2002-2005, 2007-2008, 20015-2016 годы). Достоверной связи между динамикой численности водяной полевки и горностая не обнаружено ($r = 0,34$).

Несовпадения между динамикой численности мышевидных грызунов и горностая могли возникать по следующим причинам. Учеты численности мышевидных грызунов выполняются на стационаре в лесах на плакоре. Пойменные леса, где численность зверьков обычно высока и где обитает почти все население горностая, периодически подергаются воздействию паводков, и ситуация там в связи с этим может отличаться от плакорных лесов. Максимальная высота паводка на р. Большая Кокшага в пределах заповедника за годы наблюдений (2002-2016) достигала 480 см, а минимальная была не выше 350 см (рис. 7). Падение численности горностая до минимума в 2005 и низкое ее стояние в 2006-2007 годах было вызвано, по-видимому, высоким паводком, повлиявшим на выживаемость как самого горностая, так и на его добычу в поймах. Такой же высокий паводок случился в 2012-2013 годах, после которого в 2014-2015 горностай в учетах отсутствовал. Довольно высокий паводок был в 2008 году, после которого, на фоне высокой численности грызунов на плакоре, плотность населения горностая резко снизилась. Через год-два после низких паводков в 2002, 2014-2015 годах численность

горностая возрастала или была пиковой. Следует также учитывать, что эти факторы– численность мышевидных грызунов, водяной полевки и паводки – действовали в совокупности.

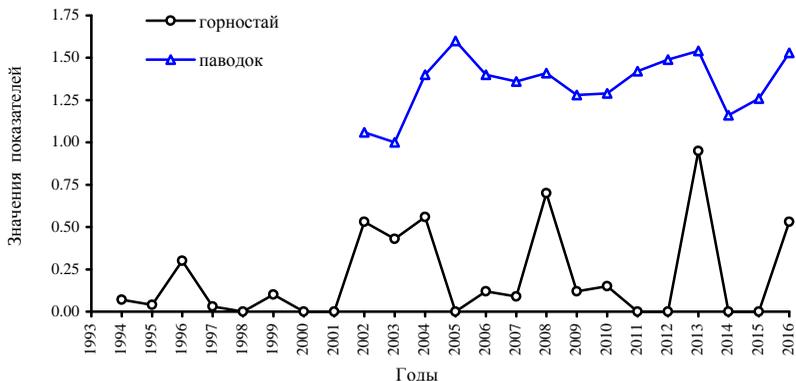


Рис. 7. Динамика численности в заповеднике горностая (особей на 1000 га) и высоты паводка (см/300) на р. Большая Кокшага

Заметного воздействия климатических факторов на численность горностая не прослеживается: значения коэффициентов корреляции с температурой воздуха в апреле-мае за один и два предшествующих года составили 0,24 и 0,40 соответственно, а в октябре-декабре – 0,10 и 0,30. Теснота связи с весенними и осенними осадками еще ниже. Не значима также связь с минимальными зимними температурами и глубиной снега.

Изменения численности горностая и куницы в некоторые отрезки времени происходили синхронно (1996, 1999-2000, 2005, 2008-2009, 2012-2013 и 2016 годы). В другие периоды эти процессы развивались в противоположных направлениях (1995, 1997, 2002, 2006-2007, 2011 и 2014 годах). В 2003-2004 годах численность обоих видов была высокой (рис. 8). Синхронных и асинхронных изменений было примерно поровну, и корреляция между динамикой численности куницы и горностая отсутствовала ($r = 0,03$), что связано с разной экологией видов. Куница всеядна, на нее мало влияет недостаток какой-либо одной группы кормов. Горностай же монофаг, привязан к поймам рек и в значительной степени подвержен влиянию паводков как напрямую, так и через численность населяющих поймы грызунов.

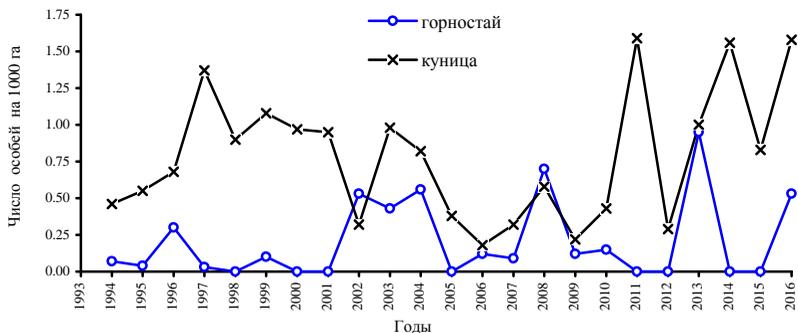


Рис. 8. Сравнительная динамика численности в заповеднике куницы и горностая

Заключение

Площадь основных станций куницы – еловых лесов – крайне мала, поэтому она держится в основном в смешанных и пойменных насаждениях, а также, в отличие от других регионов, в сосняках мшистых, покрывающих почти половину площади заповедника, где обитают привлекающие его белки и глухари. Численность куницы за 23 года наблюдений изменялась от 0,2 до 1,6 особей на 1000 га (средняя 0,78), а расчетное поголовье в заповеднике – от 5 до 34 особей (в среднем 16). За этот период было отмечено четыре подъема численности, которые происходили в среднем через 4,3 года. Размах колебаний достигал 8-кратной величины. Динамика численности куницы взаимосвязана с изменениями плотности популяций мышевидных грызунов, птиц и глубиной снежного покрова. Заметного влияния изменения численности белки, как и влияния метеорологических факторов, не отмечено.

Горностай, как и в других частях его ареала, тяготеет к околоводным станциям, которые в заповеднике имеют наибольшую численность мышевидных грызунов и заселены водяной полевкой – основными компонентами его питания. Плотность населения горностая относительно невысока: от 0,01 до 0,95 особей на 1000 га (в среднем 0,21), а расчетное количество – от 1 до 21 особи (в среднем 4). Размах колебаний численности составил 95-кратную величину. За 23 года зафиксировано 5 пиков численности, межпиковый период составил в среднем 3,5 года. Прямого влияния изменений численности мышевидных грызунов, водяной полевки, погодных условий и снегового покрова на горностая не прослеживается. Заметно отрицательное воздействие высоких паводков и благоприятное низких. Динамика численности куницы и горностая асинхронна в силу различий их экологии.

Библиографический список

1. Аристов, А. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие / А.А. Аристов, Г.Ф. Барышников. – СПб: Наука, 2001. – 558 с.
2. Асписов, Д. И. Факторы, влияющие на колебания численности горностая / Д.И. Асписов, В.А. Попов // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. – Казань, 1940. – Т. 56. Вып. 3–4. С. 8-11.
3. Бугаев, К. Е. Лесная куница (*Martes martes*) в Мордовском государственном природном заповеднике / К.Е. Бугаев // Труды Мордовского государственного природного заповедника. – 2012. – Вып. 10. – С. 335-339.
4. Вайсфельд, М. А. Экология горностая в холодный период года на Европейском Севере / М.А. Вайсфельд // Зоологический журнал – 1972. – Т. 51, № 11. – С. 1705-1714.
5. Владимирова, Э. Д. Биотопическая и стаиальная избирательность лесной куницы (*Martes martes*) в Самарской области / Э.Д. Владимирова // Журнал Юга России: экология развития. – Вып. 1. – 2010. – С. 99-103.
6. Млекопитающие Советского Союза. – Т. 2. – Часть 1. – Морские коровы и хищные / В.Г. Гептнер, Н.П. Наумов, П.Б. Юргенсон, А.А. Слудский, А.Ф. Чиркова, А.Г. Банников. – М.: Высшая школа, 1969. – 1004 с.
7. Граков, Н. Н. Экология и рациональное использование запасов лесной куницы севера европейской части СССР. / Н.Н. Граков. – автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Киров-Москва, 1964. – 36 с.
8. Иванов, Ф. В. Численность лесной куницы в Рязанской области / Ф.В. Иванов // Охотничье-промысловые звери. Биология и хозяйственное использование. – М.: Россельхозиздат, 1965. – С. 236-244.
9. Корнеев, В. А. Ценозы мелких лесных млекопитающих / В.А. Корнеев // Очерки о животных Марийской АССР – Йошкар-Ола: Марийское книжное изд-во, 1983 – С. 115-137.
10. Насимович, А. А. Экология лесной куницы / А.А. Насимович // Тр. Лапландского гос. заповедника. – М., 1948. – Т. 3. – С. 5-19.
11. Насимович, А. А. Биология ласки на Кольском полуострове в связи с конкурентными отношениями с горностаем / А.А. Насимович // Зоологический журнал. – 1949. – Т. 28, № 2. – С. 177-182.
12. Звери Ленинградской области / Г.А. Новиков, А.Э. Айрапетьянц, Ю.Б. Пукинский, П.П. Стрелков, Е.К. Тимофеева. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. – 359 с.
13. Русаков, О. С. Материалы по численности и промыслу некоторых охотничьих животных Ленинградской области / О.С. Русаков, Н.Н. Русакова // Рационализация охотничьего промысла. – М.: Россельхозиздат, 1968. – Вып. 14. – С. 51-62.
14. Слудский, А. А. Отряд хищные / А.А. Слудский // Звери Казахстана. – Алма-Ата: Алма-атинское книжное изд-во, 1953. – С. 75-109.
15. Соколов, В. Е., Территориальность, агрессивность и маркировка у куных (*Mustelidae*) / В.Е. Соколов, В.В. Рожнов // Млекопитающие. Исследования

ния по фауне Советского Союза: сб. трудов Зоологического музея МГУ. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – Т. 18. – С. 163-214.

16. Теплов, В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги / В.П. Теплов // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. – Сыктывкар, 1960. – Т.8. – С. 31-53.

17. Теплова, Е. Н. Материалы по питанию лесной куницы Печоро-Ильчского заповедника / Е.Н. Теплова // Труды Печоро-Ильчского заповедника. – М.: Наука, 1947. – Вып. 5. – С. 17-29.

18. Черненко, С. Горностай. Ареал и численность [электронный ресурс] / С. Черненко, Е. Дрождина. – 2013. URL: www.zatrofeem.ru/articles/208/

19. Черненко С. Горностай. История промысла и современное состояние [электронный ресурс] / С. Черненко, Е. Дрождина. – 2014. URL: www.zatrofeem.ru/articles/211/

20. Юргенсон, П. Б. О половом диморфизме в питании как экологической адаптации вида / П.Б. Юргенсон // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, 1947. – Т. 52. – Вып. 6. – С. 29-38.

21. Юргенсон, П. Б. Эколого-географические аспекты в питании лесной куницы и географическая изменчивость морфологических адаптаций жевательного аппарата / П.Б. Юргенсон // Зоологический журнал, 1951. – Т. 30. – № 1. – С. 11-19.

PINE MARTEN AND COMMON WEASEL IN «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

V. A. Korneev, M. N. Knyazev, O. M. Polushina

Keywords: «Bolshaya Kokshaga» nature reserve; pine marten (*Martes martes* L., 1758); common weasel (*Mustela erminea* L., 1758); habitat; dynamics of population; ecological factors.

Some information on dynamics of number and nature of biotopical distribution of pine marten (*Martes martes* L., 1758) and common weasel (*Mustela erminea* L., 1758) in «Bolshaya Kokshaga» nature reserve is given. It is demonstrated that the area of major habitat of pine marten (Spruce forests) is extremely small. For this reason, it mainly lives in the mixed inundable plantations as well as in the Pinetum pleuroziosum which is not typical for the pine marten living in other regions. Pinetum pleuroziosum covers almost half a territory of «Bolshaya Kokshaga» nature reserve, squirrels and wood grouses, attracting pine marten, live in the type of forest. Number of pine marten was varying from 0.2 to 1.6 bions per 1000 ha (0.78 bions at average) for 23 years of observations, and calculated population of pine marten in the nature reserve was varying from 5 to 34 bions (16 bions at average). Four increases of population were found to be for the considered period, an increase of population took place every 4.3 years on average. The amplitude reached an 8-fold size. Dynamics of pine

marten number is interconnected with the changes in population density of mouse-like rodents, birds, and depth of snow cover. Any telling impact of the changes of squirrel population as well as the influence of meteorological factors was not found. Like in all the parts of its natural habitat, common weasel (*Mustela erminea* L., 1758) leans toward wetland habits. In the nature reserve such habitat is rich in mouse-like rodents and water rats which are the main ingredients of nutrition of common weasel. Population density of common weasel is relatively low: 0.01 – 0.95 bions per 1000 ha (0.21 bions at average), calculated population of common weasel varies from 1 to 21 bions (4 bions at average). The amplitude of population reached a 95- fold size. Five peaks of population were documented for a 23-year period, inter-peak period was 3.5 years on average. No direct impact of the change of population of mouse-like rodents, water rat, weather, and snow cover on the common weasel was registered. But negative influence of high flood and positive influence of low flood were found. Dynamics of population of pine marten (*Martes martes* L., 1758) and common weasel (*Mustela erminea* L., 1758) is asynchronous in view of differences of their ecology. A small tendency to increase of both the species is coming up.

УДК 016:502.17(470.343)

**БИБЛИОГРАФИЯ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ РАБОТ,
ВЫПОЛНЕННЫХ В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ
ЗАПОВЕДНИКЕ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА». ДОПОЛНЕНИЕ 5.**

Составитель *Л.В. Рыжова*

2003 год

Копылов П.В., Балдаев Х.Ф., Мартыненко В.В. Аннотированный список птиц Республики Марий Эл // Орнитологический вестник Поволжья. – Казань, 2003. Вып. 1. – С. 3–10.

2006 год

Сайфуллин Р.Р. Ихтиоценозы водоемов Среднего Поволжья. – Казань, 2006. – 114 с.

2014 год

Глотов Н.В., Прокопьева Л.В. Структура клонов брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Состояние и перспективы использования недревесных ресурсов леса: сб. ст. (Международная научно-практическая конференция; Кострома, 10–11 сентября 2013). – Пушкино: ВНИИЛМ, 2014. – С. 22–24.

2015 год

Артаев О.Н. Ихтиофауна заповедника «Большая Кокшага» // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 282–289.

Бекмансуров М.В., Богданов Г.А., Еруханова А.Ю. Сукцессии растительных сообществ в ходе зарастания лесом заброшенных сельскохозяйственных земель // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 197–206.

Богданов Г.А. Аннотированный список лишайников заповедника // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 206–244.

Богданов Г.А., Богданова Л.Г. Растительность молодых песчаных наносов пойменного участка меандра в среднем течении реки Большая Кокшага // Научные труды Государственного природного заповедника

«Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 190-196.

Демаков Ю.П., Исаев А.В. Влияние азрального поступления веществ на их круговорот в лесных экосистемах // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 1 (25). – С. 66-80.

Демаков Ю.П., Исаев А.В. Динамика породного состава лесов Республики Марий Эл // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 86-100.

Демаков Ю. П., Исаев А. В. Закономерности динамики радиального прироста деревьев дуба в пойменных лесах заповедника // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 139-156.

Демаков Ю.П., Исаев А.В. Закономерности роста деревьев пихты сибирской в пойменных экотопах // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 157-183.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Сафин М.Г. Закономерности динамики прироста деревьев сосны в различных типах леса заповедника // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 101-138.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Симанова А.А. Закономерности развития древостоев в сураменях Марийского Заволжья // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 1. – С. 43–57.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Таланцев В.И. Вариабельность содержания зольных элементов в напочвенном покрове и верхнем слое почвы сосняка лишайникового // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 29-40.

Демаков Ю.П., Корнеев В.А., Князев М.Н. Динамика численности зайца-беляка и некоторые аспекты его поведения в заповеднике // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 258-273.

Исаев А.В. Структура фитомассы различных фракций древостоев в пойме реки Большая Кокшага // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный монито-

ринг: материалы международной конференции (14-15 окт. 2015 г.) / отв. ред. проф. Э.А. Курбанов [Электронный ресурс]. – Электрон. дан.– Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2015. – С. 39-45.

Исаев А.В., Демаков Ю.П. Фенотипическая структура ценопопуляций дуба черешчатого по массе и форме его желудей // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 184-189.

Исаев А.В., Демаков Ю.П., Гордеева Т.Х., Бажина А.А. Вариабельность параметров почвы пойменного биогеоценоза // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 41-78.

Исаев А.В., Демаков Ю.П., Таланцев В.И. Содержание зольных элементов в побегах различных древесных пород // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 79-85.

Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. Почвы постоянных пробных площадей сосновых биогеоценозов заповедника // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 8-28.

Мальков Ю.Г. Орнитофауна сопредельных с заповедником территорий // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 274-281.

Рыжова Л.В. Список водорослей заповедника «Большая Кокшага» // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 245-257.

Рыжова Л.В. Библиография научно-исследовательских работ, выполненных в Государственном природном заповеднике «Большая Кокшага» и на сопредельных территориях. Дополнение 4. // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технологический ун-т, 2015. – С. 290-298.

Свинин А.О., Литвинчук С.Н., Ермаков О.А., Иванов А.Ю., Розанов Ю.М. Новые данные по распространению съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в Марий Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции

с международным участием. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2015. – С. 108-111.

The Analysis of Ontogenetic Spectrum of Heterogeneous Population / Nikolay V. Glotov, Georgy Yu. Sofronov, Sergey M. Ivanov, Yulia G. Suetina, Lyudmila V. Prokopyeva and Alexey A. Teplykh // Biological Systems, Biodiversity and Stability of Plant Communities. Edited by Larissa I. Weisfeld, Anatoly I. Opalko, Nina A. Bome and Sarra A. Bekuzarova // Apple Academic Press, 2015. – P. 443-461.

2016 год

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Митякова И.И., Таланцев В.И. Изменение параметров луговой аллювиальной почвы под влиянием лесной растительности // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2016. – № 3. – С. 59-76.

Демаков Ю.П., Краснов В.Г., Исаев А.В. Структура и закономерности развития древостоев с участием дуба в лесах Республики Марий Эл // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2016. – № 2. – С. 45-60.

Демаков Ю.П., Курненькова И.П., Краснов В.Г. Ресурсный потенциал и закономерности развития липняков Республики Марий Эл // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о земле. – 2016. – Т. 26. Вып. 4. – С. 12-24.

Дробот Г.П., Маувликеева Д.Р., Ведерников А.А. Количественная патоморфология желудка лягушки озерной (*Rana ridibunda* Pall., 1771) в мониторинге качества среды // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. статей Международной научной конференции. Вып. 5. – Йошкар-Ола, 2016. – С. 81-85.

Красная книга Республики Марий Эл. Том «Животные». – Йошкар-Ола: МарГУ, 2016. – 256 с.

Рыжова Л.В., Бочарова М.В., Михайлова М.В. Распространение заболеваний парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. на учетных площадках // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. статей Международной научной конференции. Вып. 5. – Йошкар-Ола, 2016. – С. 36-39.

Рыжова Л.В., Иванов С.М., Глотов Н.В. Биологический и календарный возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. статей Ме-

ждународной научной конференции. Вып. 5. – Йошкар-Ола, 2016. – С. 39-41.

Рыжова Л.В., Яковлева М.Г. Оценка изменчивости морфометрических признаков парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. статей Международной научной конференции. Вып. 5. – Йошкар-Ола, 2016. – С. 41-44.

Суетина Ю.Г., Дмитриева С.В. Изменчивость морфометрических признаков эвернии сливовой (*Evernia prunastri* (L.) Ach.) на липе сердцелистной и дубе черешчатом в пойме реки Большая Кокшага // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. статей Международной научной конференции. Вып. 5. – Йошкар-Ола, 2016. – С. 46-49.

2017 год

Воробьева И.Г., Сбоева С.П., Богданов Г.А. Биоразнообразие герпетобийного населения сосняков ГПЗ «Большая Кокшага» // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 61-62.

Дробот В.И., Мудрова К.С., Чемяков В.А., Дробот В.В. Мониторинг орнитоценозов заповедника «Большая Кокшага» // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 75-77.

Иванов С.М., Софронов Г.Ю., Суетина Ю.Г., Рыжова Л.В. Регрессионная модель для упорядоченных классов и ее применение при анализе онтогенетической структуры популяций // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 106-108.

Рыжова Л.В., Файзрахманова З.З. Изменение характера повреждений парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. на учетных площадках // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 185-187.

Староверов И.С., Воробьева И.Г. Численность и разнообразие населения микроартропод в отдельных биогеоценозах Республики Марий Эл // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 215-216.

Суетина Ю.Г., Высокова Е.С., Хамидуллина И.И. Иматурные особи в онтогенетической структуре популяций эпифитных лишайников *Evernia prunastri* (L.) Ach. и *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 216-217.

Суетина Ю.Г., Дмитриева С.В., Трубянов А.Б., Софронов Г.Ю., Иванов С.М., **Глотов Н.В.** Выживаемость и пути онтогенеза слоевищ эпифитного лишайника эвернии сливовой (*Evernia prunastri* (L.) Ach.) // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 218-220.

Суетина Ю.Г., Локшин А.С., Иванов С.М. Динамика структуры популяции гипогимнии вздутой (*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.) на липе сердцелистной в пойменном липняке // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 220-221.

Шейкина О.В., Гладков Ю.Ф., Демаков Ю.П. Генетическая структура суходольных и болотных ценопопуляций сосны обыкновенной в Республике Марий Эл // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 262-264.

ДИССЕРТАЦИИ

2014 год

Иванов С.М. Анализ онтогенетических спектров гетерогенных популяций. Дисс. ... канд. биол. наук. – Йошкар-Ола, 2014. – 116 с.

ДИПЛОМНЫЕ РАБОТЫ

2015 год

Губайдуллин Д.Р. Разработка системы тематических карт для особо охраняемых природных территорий Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технол. ун-т, 2015. – 97 с. Научный руководитель: канд. с.-х.наук, доцент М.А. Ануфриев.

Емелькина А.А. Влияние поселений рыжих лесных муравьев на население почвенной мезофауны. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2015. – 52 с. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент И.Г. Воробьева.

Русанова А.Е. Межгодовая динамика почвенной мезофауны пойменных биогеоценозов. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2015. – 99 с. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент И.Г. Воробьева.

Сибгагатулина А.К. Видовое биоразнообразие пауков лесных биогеоценозов Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2015. – 95 с. Научный руководитель: к.биол.н. доцент И.Г. Воробьева.

2016 год

Богданов Е.Г. Фауна и население птиц южного участка Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2016. – 60 с. Научный руководитель: доцент В.И. Дробот.

Бочарова М.В. Особенности встречаемости и распространения заболеланий парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) на учетных площадках. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2016. – 46 с. Научные руководители: д-р биол. наук, профессор Н.В. Глотов, канд. биол. наук, доцент Л.В. Рыжова.

Михайлова А.В. Онтогенетические пути развития парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) на учетных площадках. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2016. – 54 с. Научные руководители: д-р биол. наук, профессор Н.В. Глотов, канд. биол. наук, доцент Л.В. Рыжова.

Сбоева С. П. Биоразнообразие герпетобионтного населения сосняков ГПЗ «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2016. – 52 с. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент И.Г. Воробьева.

2017 год

Казанцева И.С. Формирование структуры парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.). – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т,

2017. – 64 с. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент Л.В. Рыжова.

Староверов И.С. Групповой состав и численность микроартропод отдельных биогеоценозов сухих местообитаний РМЭ. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2017. – 70 с. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент И.Г. Воробьева.

Файзрахманова З.З. Динамика поражения брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) грибами в разные годы. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2017. – 83 с. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент Л.В. Рыжова.

РУКОПИСИ, ОТЧЕТЫ

2013 год

Летопись природы. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса. Книга 19. 2012 г. – Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 2013. – 240 с.

2014 год

Летопись природы. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса. Книга 20. 2013 г. – Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 2014. – 224 с.

2015 год

Археологические исследования на археологическом памятнике «Кужинский конопляник» / Ю.А. Зеленева, Ж.С. Калыгина, П.С. Данилов, А.Ю. Зеленева, В. Баженов, И. Евдокимов, В. Макаров, А. Огородников, И. Сурнин, М. Сурнин, Н. Яранцева. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2015.

Забиякин В.А., Дробот В.И. Фауна и население птиц на постоянных маршрутах. Отчет по результатам учебной полевой практики студентов 2 курса ИМиЕН МарГУ за 2015 год. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2015.

Летопись природы. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса. Книга 21. 2014 г. – Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 2015. – 314 с.

Орнитофауна заповедника «Большая Кокшага» в период предзимья / В.Ю. Дубровский, Ф.Д. Ткаченко, М.А. Шальнова, Е.И. Камбалов – М.:

КЮБЗ, 2015.

Особенности населения мелких млекопитающих заповедника «Большая Кокшага» в период предзимья / В.Ю. Дубровский, А.А. Якунина, В.А. Суворов, Д.А. Леонова – М., 2015.

Преображенская Е.С. Некоторые итоги учета зимующих птиц в заповеднике «Большая Кокшага» в сезон 2014-2015 г. – М., 2015.

Структура населения бобров на основных водотоках заповедника «Большая Кокшага» / В.Ю. Дубровский, Д. Клименко, С. Клинова, М. Лахин – М., 2015.

Таланцев В.И. Остаточная влажность, зольность почвы. Содержание элементов и микроэлементов. – Йошкар-Ола, 2015.

2016 год

Летопись природы. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса. Книга 22. 2015 г. – Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 2016. – 334 с.

2017 год

Летопись природы. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса. Книга 23. 2016 г. – Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 2017. – 322 с.

ОБ АВТОРАХ

ABOUT AUTHORS

Баталин Георгий Александрович – ассистент кафедры геофизики и геоинформационных технологий ИГиНГТ КФУ. E-mail: batalinga@ya.ru

Batalin, Georgiy A. – Assistant Professor at the Chair of Geophysics and Geoinformational Technologies, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University. E-mail: batalinga@ya.ru

Бекмансуров Минханаф Валнуллоевич – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии Марийского государственного университета. E-mail: ecology@marsu.ru.

Bekmansurov, Minkhanaf V. – Candidate of Biological Sci.; Associate Professor at the Chair of Ecology, Mari State University. E-mail: ecology@marsu.ru.

Беляков Владимир Вадимович – Московский зоопарк КЮБЗ.

Beljkov, Vlalimi V. – Moscow ZOO. Young Biologists' Club

Богданов Геннадий Алексеевич – старший научный сотрудник ГПЗ «Большая Кокшага». E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru

Bogdanov, Gennady A. – Senior Researcher, Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga». E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru.

Воробьева Ираида Геннадьевна – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии Марийского государственного университета. E-mail: vigig@mail.ru

Vorobyeva, Iraida G. – Candidate of Biological Sci., Associate Professor at the Chair of Biology, Mary State University. E-mail: vigig@mail.ru

Гареев Булат Ирекович – ассистент кафедры геофизики и геоинформационных технологий ИГиНГТ КФУ. E-mail: bulat@gareev.net

Gareev, Bulat I. – Assistant Professor at the Chair of Geophysics and Geoinformational Technologies, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University. E-mail: bulat@gareev.net

Гончаров Евгений Алексеевич – канд. с.-х. наук, доцент, зав. каф. экологии и почвоведения Поволжского государственного технологического университета. E-mail: GoncharovEA@volgatech.net

Goncharov, Evgeny A. – Candidate of Agricultural Sci., Head of the Laboratory of Ecology and Pedology, Volga State University of Technology. E-mail: GoncharovEA@volgatech.net

Демаков Юрий Петрович – д-р биол. наук, главный научный сотрудник ГПЗ «Большая Кокшага», профессор Поволжского государственного технологического университета.

E-mail: DemakovYP@volgatech.net, YPDemakov@yandex.ru

Demakov, Yury P. – Doctor of Biological Sci., Chief Researcher at Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga», Professor at Volga State University of Technology. E-mail: DemakovYP@volgatech.net, YPDemakov@yandex.ru

Дробот Валерий Иванович – доцент кафедры биологии Марийского государственного университета. E-mail: drobot58@gmail.com

Drobot, Valeriy I. – Associate Professor at the Chair of Biology, Mari State University. E-mail: drobot58@gmail.com

Дубровский Владимир Юрьевич – канд. биол. наук, научный сотрудник сектора научных исследований Московского зоопарка. E-mail: vdubr@live.ru

Dubrovskiy, Vladimir Y. – PHD. Researcher in research sector, Moscow ZOO. E-mail: vdubr@live.ru

Заболотских Любовь Андреевна – студент института естественных наук и фармации Марийского государственного университета.

Zabolotskikh, Lubov A. – student, Institute of Medicine and Natural Science, Mari State University.

Зубкова Екатерина Андреевна – Московский зоопарк КЮБЗ.

Zubkova, Ekaterina A. – Moscow ZOO. Young Biologists' Club.

Иосифиди Антонина Михайловна – студент Института леса и природопользования Поволжского государственного технологического университета.

Iosifidi, Antonina M. – student, Institute of Forestry and Nature Management, Volga State University of Technology.

Исаев Александр Викторович – канд. с.-х. наук, зам. директора ГПЗ «Большая Кокшага». E-mail: avsacha@yandex.ru

Isaev, Alexander V. – Candidate of Agricultural Sci.; Vice-director of Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga». E-mail: avsache@yandex.ru

Князев Михаил Николаевич – старший государственный инспектор ГПЗ «Большая Кокшага». E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru

Knyazev, Mikhail N. – Senior State Inspector, Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga». E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru

Корнеев Владимир Антонович – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии Марийского государственного университета.

Korneev, Vladimir A. – Candidate of Biological Sci.; Associate Professor at the Chair of Biology, Mari State University.

Митякова Ирина Ивановна – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии, почвоведения и природопользования Поволжского государственного технологического университета. E-mail: mii-25@mail.ru

Mityakova, Irina I. – Candidate of Biological Sci.; Associate Professor at the Chair of Ecology, Pedology and Nature Management, Volga State University of Technology. E-mail: mii-25@mail.ru

Нуреев Наиль Биллалович – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии, почвоведения и природопользования Поволжского государственного технологического университета. E-mail: NureevNB@volgatech.net

Nureev, Nail B. – Candidate of Biological Sci.; Associate Professor at the Chair of Ecology, Pedology and Nature Management, Volga State University of Technology. E-mail: NureevNB@volgatech.net

Османова Гюльнара Орудж кзы – д-р. биол. наук, профессор кафедры экологии Марийского государственного университета. E-mail: gyosmanova@yandex.ru

Osmanova, Gjulnara O. – Doctor of Biological Sci., Professor at department of ecology, Mari State University, E-mail: gyosmanova@yandex.ru

Петухов Александр Сергеевич – студент Института леса и природопользования Поволжского государственного технологического университета.

Petuhov, Alexander S. – student, Institute of Forestry and Nature Management, Volga State University of Technology.

Полушина Ольга Михайловна – зоолог лабораторного отделения по диагностике особо опасных и природноочаговых инфекций ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии РМЭ». E-mail: Helga Polushina@yandex.ru

Polushina, Olga M. – zoologist, Laboratory Department for Diagnostics of Highly Dangerous and Nature-Focal Infection, FBHI Hygienic and Epidemiological Center, Republic of Mari El. E-mail: Helga Polushina@yandex.ru

Рыжова (Прокопьева) Людмила Валерьяновна – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии Марийского государственного университета; старший научный сотрудник ГПЗ «Большая Кокшага». E-mail: procorjeva@mail.ru

Ryzhova (Prokopyeva), Lyudmila V. – Candidate of Biological Sci., Associate Professor at the Chair of Biology, Mari State University; Senior Researcher, Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga». E-mail: procorjeva@mail.ru

Сбоева Светлана Павловна – студент института естественных наук и фармации Марийского государственного университета.

Sboeva, Svetlana P. – student, Institute of Medicine and Natural Science, Mary State University.

Файзрахманова Зарина Зульфатовна – студентка института естественных наук и фармации Марийского государственного университета.

Faizrakhmanova, Zarina Z. – student, Institute of Medicine and Natural Science, Mary State University.

Хашеватская Валерия Ильинична – Московский зоопарк КЮБЗ
Hashevatskaj, Valeria I. – Moscju ZOO. Young Biologists' Club

Шарафутдинов Рафик Низамутдинович – канд. биол. наук, доцент кафедры химии и экологии Набережночелнинского института К(П)ФУ. E-mail: sharafrn@yandex.ru

Sharafutdinov, Rafik N. – Candidate of Biological Sci., Associate Professor at the Chair of Chemistry and Ecology, Naberezhnye Chelny Branch of Kazan Federal University. E-mail: sharafrn@yandex.ru

Научное издание

**Научные труды
Государственного природного
заповедника «Большая Кокшага»**

Выпуск 8

Редактор Л.С. Емельянова
Перевод на английский язык М.А. Зверева
Компьютерный набор и верстка Ю.П. Демаков, А.В. Исаев

Подписано в печать 13.10.2017. Формат 60×84/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная

Усл. п. л. 25,34. Тираж 200 экз.

Заказ № 12654

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
424038, г. Йошкар-Ола, ул. Воинов-Интернационалистов, 26

ФГБОУ ВО «Поволжский государственный технологический университет».
424000, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3

Отпечатано в ООО «Типография Правительства Республики Марий Эл».
424002, г. Йошкар-Ола, ул. Комсомольская, 112