

УДК 635.054:556.5 (470.343)

ЭКОТОНЫ В ЛЕСНЫХ ПОЙМАХ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЖИЗНИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ

© Т.Ю. Браславская

Ключевые слова: пойменные леса; лесные опушки; популяции лесообразователей.

В облесенной пойме (подзона хвойно-широколиственных лесов) исследована крупномасштабная пространственная структура лесного покрова, обусловленная геоморфологическими и гидрологическими факторами, и распределение в ней зональных лесообразующих видов. Обсуждаются возможности популяций лесообразователей самоподдерживаться в условиях среднего и длительного по срокам заливания весенним половодьем и роль опушек леса в этом процессе.

ВВЕДЕНИЕ

Леса в поймах рек имеют важное противозероизонное значение, в связи с чем вдоль речных русел выделяются водоохранные зоны с ограничением режима природопользования [1]. Вместе с тем гидрологический режим пойм способствует тому, что пойменные леса значительно реже и меньше, чем водораздельные, повреждаются широкомасштабными пожарами. Вследствие этих причин пойменные лесные массивы в современных условиях часто приобретают значение рефугиумов видовой разнообразия. Чтобы повышать это значение и использовать пойменные территории рационально, необходимо глубокое понимание закономерностей функциональной организации лесного покрова на них. Одна из этих закономерностей – значительная регулярная гетерогенность, обусловленная ложбинно-грядистой структурой флювиального мезорельефа, типичного для равнинных пойм сегментно-грядистого типа [2–3]. Этой структуре подчинено чередование контрастных типов почв и растительности: верхушки пойменных гряд заняты мезофитными сообществами, а переувлажненные и медленно дренируемые днища межгрядных понижений – гидрофитными [2; 4]. Поскольку положительные и отрицательные формы мезорельефа имеют линейные очертания в плане, то велика протяженность и площадь экотонов с промежуточным (нередко флуктуирующим год от года) режимом увлажнения почвы на склонах пойменных гряд. Геоботаники не могут обойти своим вниманием эти экотонные зоны, повышающие структурное и видовое разнообразие пойменной растительности.

Важный аспект структуры лесного покрова на пойменных территориях – ограничения для целого ряда лесообразующих видов в произрастании на обводненных или заболоченных днищах межгрядных понижений [5]. Вследствие этого там не могут сформироваться лесные фитохоры с сомкнутым пологом: днища заняты заболоченными редколесьями или травяными сообществами (т. е. окнами [6–7] специфичного для пойм генезиса и немалой площади), а на примыкающих склонах гряд сформированы опушки лесов (мезофитных

или гигрофитных). В лесной экологии давно известно, что в водораздельных лесах наличие окон большой площади – необходимое условие успешного возобновления лесообразующих видов, осуществления их популяциями оборота поколений в сообществах (или фитохорах более высокого иерархического уровня) [6]. Но в пойменных лесах мало исследовано значение окон, поддерживаемых переувлажнением, негативно влияющим на поселение и рост древесных видов, и экотонных зон между этими окнами и окружающими сомкнутыми фитохорами древесной растительности.

В связи с этим целью проведенного нами исследования было оценить эффект от наличия экотонов в пойменных лесах для самоподдержания популяций лесообразующих видов. Показателем положительного отклика популяции на эффект было выбрано присутствие взрослых особей, размножающихся семенным путем (генеративных – [8]) или способных вскоре перейти к такому размножению (старших виргинильных – там же). В связи с обсуждавшимся выше комбинированным двухфакторным экологическим режимом на экотонах в пойменных лесах в исследовании проанализированы три типа экотонов: 1) обусловленные только увлажнением почвы; 2) обусловленные только освещенностью; 3) обусловленные обоими этими факторами одновременно.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование было проведено в 2002–2010 гг. в пойменном лесном массиве среднего течения р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл, подзона хвойно-широколиственных лесов), на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Пойма относится к типу сегментно-грядистых, ее ширина – 2–5 км; облесенность – около 90 %. В ходе весеннего половодья верхушки пойменных гряд в период активной вегетации залиты водой не более 10–14 дней (краткопоемный режим – [8]), склоны с гряд в межгрядные понижения – до 20 дней (среднепоемный режим), днища межгрядных понижений – более 30 дней (долгопоемный режим; летом после сильных или за

тяжких дождей их заливание нередко повторяется вследствие слабого дренажа). Чтобы исключить, насколько возможно, влияние послерубочных вторичных сукцессий на набор, соотношение и пространственное распределение лесообразующих видов, для исследования были подобраны 11 центральнопойменных урочищ (на отрезке течения длиной 15 км), в которых произрастают старовозрастные перестойные леса (120–150 лет, по данным лесоустройства 1994 г.). В обследованных урочищах чередуются на ложбинно-грядистом мезорельефе краткопоемные хвойно-широколиственные леса ассоциации *Rhodobrya rosei-Piceetum abietis* Kogotkov 1991 на аллювиальных дерновых луговых легко- и среднесуглинистых почвах, среднепоемные широколиственные леса ассоциации *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomestch 1999 на аллювиальных луговых поверхностнооглеенных тяжелоглинистых почвах и долгодоемные осоково-черноольховые редколесья на оглеенных иловато-торфяных почвах. В древостое и подросте краткопоемных старовозрастных лесов наиболее массовые позднесукцессионные лесообразующие виды (в порядке убывания) – липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), ель финская (*Picea x fennica* (Regel) Kom.); значительно ниже численность у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и клена остролистного (*Acer platanoides* L.); раннесукцессионные мелколиственные виды – береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), осина (*Populus tremula* L.) – могут присутствовать в древостое как незначительная по численности примесь.

В каждом урочище закладывали временную пробную площадь величиной от 0,16 до 1 га; в т. ч. было заложено 7 пробных площадей широкопрямоугольной формы и величиной 1 га. На всех пробных площадях размечали сетку из квадратов 20×20 м, картировали на миллиметровой бумаге в масштабе 1:500 верхушки гряд, днища межгрядных понижений и склоновые участки, а также крупные окна (имеющие линейный размер более 20 м в нескольких направлениях). При картировании проводили границы между лесными (с проективным покрытием полога древостоя более 30 %) и нелесными фитоценозами по вертикальным проекциям крон полога. По характеру сочетания экотопов (геохор, выделенных по формам мезорельефа) и биотопов (фитохор, выделенных по типу растительности и режиму освещенности) классифицировали каждый учетный квадрат (всего их 211) в одну из 5 категорий экологического режима: I – верхушки гряд под пологом леса (нет экотонов, самый благоприятный режим увлажнения), II – склоны гряд под пологом леса (экотон по режиму увлажнения – 1-й тип), III – склоны с опушками (экотон одновременно по режиму увлажнения и освещенности – 3-й тип), IV – днища межгрядных понижений с опушками (экотон по режиму освещенности – 2-й тип), V – днища межгрядных понижений под пологом леса (нет экотонов, самый неблагоприятный режим увлажнения). Для оценки общей гетерогенности исследуемого лесного покрова поймы рассчитали долю каждой категории в общей площади, на основе данных картирования 7 пробных площадей величиной 1 га (на которых был наиболее случайным набор участков из разных категорий), затем усреднили результаты этих расчетов.

Во всех квадратах был проведен сплошной учет древесных растений (с диаметром ствола 2 см и более) с диагностикой онтогенетического состояния и жизненности [9–10] на основе биоморфологических признаков кроны и ствола. В учет вошли генеративные особи лесообразующих видов (генеративные молодые – g1, средние – g2, старые – g3) и прегенеративные (старшие имматурные – im2, младшие и старшие виргинильные – v1 и v2 соответственно).

Размер учетного квадрата 20×20 м соответствует площади выявления популяционных локусов у древесных видов [11] и при этом вмещает ограниченное число генеративных деревьев: обычно не более 2–10 из каждого вида в составе многовидовой древостойной синузидии. Эта предельная плотность их размещения обусловлена величиной проекций крон и не зависит от предшествовавшей численности прегенеративных особей [12]. В такой ситуации наиболее подходящий популяционный показатель для характеристики и сопоставления лесообразующих видов – частота встречаемости особей (генеративных или прегенеративных), а не средняя плотность их размещения. Для оценки отклика популяций лесообразующих видов на режим экотонов рассчитали в каждой из 5 выделенных категорий экологического режима частоту встречаемости взрослых (g1–g3 и v2) особей, способствующих самоподдержанию популяции уже сейчас или потенциально в будущем. У каждого вида сравнили частоты в разных категориях, проверяя статистическую значимость различий по *t*-критерию ($p < 0,01$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Крупномасштабное картирование 7 участков выявило, что в относительно мало нарушенном лесном покрове поймы равнинной средней реки Большой Кокшаги «классические биогеоценозы» в экотопах с более-менее однородным режимом занимают только 20 % территории. Из них 12 % приходится на краткопоемные леса (I категория), 8 % – на долгодоемные леса (V категория). На экотоны различных типов приходится в общей сложности 80 % исследованного лесного покрова. В целом, преобладают в нем среднепоемные леса на склонах (II категория) – 43,4 %. Среднепоемные лесные опушки (III категория) занимают 17,7 %, а долгодоемные опушки (IV категория) – 18,3 %. Таким образом, чтобы в подзоне хвойно-широколиственных лесов популяции позднесукцессионных зональных лесообразователей имели возможность самоподдерживаться в речных поймах (когда внепойменные леса сведены или сильно трансформированы природопользованием и пожарами), эти древесные виды должны либо обладать довольно широкой амплитудой по отношению к увлажнению и выдерживать режим среднепоемных экотонов, либо за счет высокой конкурентоспособности прочно удерживать позиции в краткопоемных участках.

В обследованных урочищах поймы оказалась незначительная доля краткопоемных опушек – 0,6 % (поэтому они не были выделены в особую категорию и не учитывались в расчетах встречаемости лесообразующих видов). С точки зрения значения крупных окон для возобновления древесных видов, такие опушки в наибольшей степени могут способствовать внедрению и самоподдержанию зональных лесообразователей в

Таблица 1

Частота встречаемости (%) лесообразующих видов в пойме р. Большая Кокшага при разных вариантах экологического режима

Число учетных квадратов Вид	Категории режима (пояснения см. в тексте)				
	I	II	III	IV	V
	39	88	36	32	15
Ольха	2,6	17,0	41,7	90,6	33,3
Вяз	64,1	72,7	97,2	93,8	100,0
Береза	20,5	36,4	33,3	50	40,0
Дуб	46,2	61,4	61,1	37,5	60,0
Осина	43,6	18,2	11,1	21,9	33,3
Клен	17,9	9,1	13,9	0,0	13,3
Пихта	74,4	30,7	5,6	0,0	13,3
Ель	79,5	63,6	44,4	12,5	53,3
Липа	100,0	98,9	100,0	56,3	93,3

речной пойме. Но естественным путем короткопоемные опушки формируются только на подмываемых высоких берегах, и поэтому в составе пойменной территории доля таких участков всегда относительно невелика.

Распределение взрослых особей лесообразующих видов по категориям экологического режима представлено в табл. 1. Разница по встречаемости между I категорией, с одной стороны, и IV–V категориями – с другой демонстрирует отношение каждого из видов к режиму поемности (увлажнения почвы) в местообитаниях.

Как известно из литературы [5], ольха, вяз, дуб, береза достаточно устойчивы к длительному заливанию в поймах – и в данном случае тоже не проявляют к нему негативной реакции (значимого снижения встречаемости). Своей слабой устойчивостью к заливанию известны ель, пихта, липа, клен – в данном случае у первых трех из них встречаемость значимо снижается на долгопоемных склонах (IV категория). Сохранение липой и елью высокой встречаемости в участках леса, занимающих долгопоемные понижения, – результат успешного роста на возвышениях микрорельефа; а у клена не наблюдается значимых изменений встречаемости, потому что она вообще очень мала. В среднепоемных лесах (II категория) встречаемость взрослых деревьев липы и ели не отличается значимо от встречаемости в короткопоемных лесах.

Ожидаемый положительный отклик на сильное повышение освещенности (вкрапление опушек) в среднепоемных (III категория) и долгопоемных (IV категория) экотопах выявлен нашими учетами только у наиболее устойчивых к заливанию видов – ольхи и вяза. У березы и дуба практически не меняется встречаемость на средне- и долгопоемных опушках по сравнению со среднепоемными лесами (II категория) – это свидетельствует, что их конкурентоспособность снижается под влиянием переувлажнения, хотя и меньше, чем у темнохвойных видов. Успешно использовать среднепоемные участки для самоподдержания популяции березы и дуба могут при отсутствии таких конкурентов, как ольха и вяз, т. е. при резком уменьшении видового состава древесной синузны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлено, что в пространственной структуре относительно малонарушенного лесного покрова поймы преобладают среднепоемные облесенные экотоны, а доля среднепоемных и долгопоемных опушек сопоставима с долей короткопоемных лесных участков. Короткопоемные и среднепоемные участки поймы могут служить ландшафтными рефугиумами для широкого набора зональных лесообразователей. Но при обитании в таких условиях фактическая судьба популяционных локусов и, в конечном счете, пойменных популяций древесных видов определяется конкурентными отношениями. В пойме Большой Кокшаги, по сравнению с внепойменными хвойно-широколиственными лесами, эти отношения мало меняются. Использовать преимущества влажных опушек в лесном покрове пойм удастся только лесообразователям с наибольшей устойчивостью к стрессу от переувлажнения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Водный кодекс Российской Федерации. 2006. От 03.06.2006 № 74ФЗ // Собр. законодательства Рос. Федерации. № 23. Ст. 2381.
2. Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. М., 1936. 100 с.
3. Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. гос. ин-та геологич. наук. 1951. Вып. 135. 276 с.
4. Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм / АН СССР, Башкирский филиал. М., 1974. 172 с.
5. Бяловский Ю.П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 5. С. 734–740.
6. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. 479 с.
7. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7–20.
8. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М., 1938. 620 с.
9. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б. и др. [под ред. Смирновой О.В.]. М., 1989. 102 с.
10. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.
11. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Ермакова И.М. Методика изучения динамики ценопопуляций растений // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций: методические разработки для студентов биологических специальностей. М., 1986. С. 18–23.
12. Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскovie. Тула, 2004. 336 с.

БЛАГОДАРНОСТИ: Помощь в организации и выполнении полевых исследований оказывали: руководители заповедника «Большая Кокшага» А.И. Попов, С.Э. Попова, М.Г. Сафин и сотрудники научного отдела А.В. Исаев, Г.А. Богданов; студенты Т.С. Проказина, Е.Ю. Бакун, И.В. Соколов, М.В. Гаврилова, О.В. Воронцова, С.Е. Петрова, М.В. Харлампиева, Т.В. Багрецова, Ю.А. Ворочай, Т.М. Алдохина.

Поступила в редакцию 1 июля 2014 г.

Braslavskaya T.Y. ECOTONES IN FORESTED FLOODPLAINS AND THEIR MEANING TO WOODY POPULATIONS

In forested floodplain (south-taiga zone) geomorphological and vegetation pattern and its impact on distribution of woody

populations were investigated by large-scale mapping is researched. Population capacity to self-support within plots with different span of inundation and the probable positive role of forest-swamp ecotones (wet forest margins) in processes of tree regeneration is considered.

Key words: floodplain forests; forest margins; woody populations.

Браславская Татьяна Юрьевна, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва, Российская Федерация, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: t.braslavskaya@gmail.com

Braslavskaya Tatyana Yuryevna, Center for Problems of Forest Ecology and Productivity in RAS, Moscow, Russian Federation, Candidate of Biology, Leading Scientific Worker, e-mail: t.braslavskaya@gmail.com