

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 76

6

ИЮНЬ



„НАУКА”
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

**О. В. Смирнова, Р. Р. Возняк, О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков,
Н. Я. Носач, Р. В. Попадюк, В. К. Самойленко, Н. А. Торопова**

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИАГНОСТИКА И ПРОГНОЗЫ РАЗВИТИЯ ЗАПОВЕДНЫХ ЛЕСНЫХ МАССИВОВ (на примере Каневского заповедника)

O. V. SMIRNOVA, R. R. VOZNYAK, O. I. EVSTIGNEYEV, V. N. KOROTKOV,
N. Ya. NOSACH, R. V. POPADYUK, V. K. SAMOILENKO, N. A. TOROPOVA.

THE POPULATION DIAGNOSTICS AND PROGNOSIS OF DEVELOPMENT OF PROTECTED FORESTS
(the Kanevsky reservation taken as an example)

Приведены результаты экспериментального лесоустройства Каневского заповедника. Дана оценка состояния популяций всех древесных видов. Выделено 335 вариантов демутиационных парцелл, проведена их типизация и составлены прогнозы развития для наиболее представительных вариантов парцелл.

Выделено 40 постоянных площадей для популяционного мониторинга. На основании карт демутиационных парцелл, древостоя и подроста составлены прогнозы развития разных частей лесного массива.

Территории современных заповедников в большинстве своем существенно изменены многовековой деятельностью человека. Разная степень нарушенности охраняемых территорий определяет необходимость дифференцированного подхода к таким объектам (Реймерс, Яблоков, 1982). В некоторых случаях введение заповедного режима может привести к восстановлению видового и структурного разнообразия биоценозов, но чаще сопровождается усилением процессов деградации (Смирнова и др. 1987а, б). Разработка дифференцированных методов охраны заповедных территорий разной степени нарушенности должна основываться на определении их положения в сукцессионно-демутиационных рядах. Методы современной популяционной биологии растений в сочетании с методами фитоценологии и лесоведения позволяют моделировать устойчивую структуру первичных лесных массивов (доагрикультурного типа) и оценить степень отклонения конкретных массивов или их частей от устойчивого состояния (Смирнова и др., 1989).

В данной работе были поставлены задачи: оценить степень нарушенности массива в целом и его частей, составить прогнозы развития демутиационных процессов и предложить систему организации популяционного мониторинга. Полигоном для исследований послужили грабовые леса Каневского заповедника, сформировавшиеся на месте зональных полидоминантных дубово-грабовых лесов Правобережья Днепра (Растительность..., 1980; Любченко, 1981; Любченко, Бортняк, 1986). Работа в полном объеме оформлена как материалы экспериментального лесоустройства и выполнена Киевским лесоустроительным предприятием ВО «Леспроект» совместно с Проблемной биологической лабораторией Московского госпединститута им. В. И. Ленина в 1987—1988 гг.

Методические подходы и методика работы

При разработке методики мы исходили из представлений о климаксовом широколиственном ценозе как мозаике разновозрастных разновидовых парцелл, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Ведущим фактором в организации каждой парцеллы выступает один или несколько возрастных популяционных локусов древесных видов (Смирнова и др., 1988, 1989). Понятие «парцелла» используется здесь в трактовке Н. В. Дылиса и др. (1964). Внесены только уточнения, связанные с характеристикой преобладающих возрастных состояний в популяционных локусах древесных видов.

В процессе деградации климаксовых ценозов прерывается нормальный оборот поколений, прежде всего видов древесной синузии, что проявляется в изменении возрастного состава популяции в целом, а также в изменении плотности, состава, строения, размеров и взаимного размещения популяционных локусов. Такие преобразования популяций в древесной синузии приводят к принципиальным изменениям парцеллярной организации лесного ценоза. В крайних вариантах деградации лесной ценоз может быть представлен искусственно созданным относительно однородным крупным контуром. Состоит такой контур из одного, реже немногих, популяционных локусов древесных видов. По основным признакам он соответствует возрастной парцелле, которая, однако, имеет неестественно большие размеры, обусловленные площадью лесосек и прочих воздействий.

При введении заповедного режима начинаются процессы демутиаций, которые (при отсутствии пожаров, массовых эпифитотий, эпизоотий, ветровалов и прочего) обычно приводят к появлению мелкоконтурности вследствие асинхронного развития, старения и отмирания деревьев. Членение древесной синузии на возрастные популяционные локусы является основой для выделения возрастных парцелл. Подчеркивая естественный процесс фрагментации однородных нарушенных ценозов, мы назвали возрастные парцеллы демутиационными (термин Н. В. Дылиса, 1978). Демутиационной парцеллой считали контур лесного массива с одинаковыми доминантами и содоминантами во всех ярусах. В такой трактовке демутиационная парцелла соответствует ценозу с точки зрения доминантного подхода к классификации сообществ (Работнов, 1983). В лесных массивах, относимых лесоведами к категориям условно разновозрастных и одновозрастных (практически весь заповедный фонд европейской части СССР состоит из таких лесов), в качестве наиболее информативной единицы целесообразно использовать демутиационную парцеллу как элементарную структуру в демутиационных процессах.

Сбор материала проводился в 3 этапа. На 1-м этапе на основе материалов типового лесоустройства осуществлялось маршрутное обследование массива и отмечались основные варианты демутиационных парцелл, их размеры, доминанты и содоминанты по ярусам. Наиболее разнообразная в типологическом и демутиационном отношении часть массива была выбрана для сплошного парцеллярного картирования. Опыт исследования широколиственных лесов Украины и России показал, что для массивов с преобладанием малонарушенных ценозов целесообразно использовать картографическую основу М 1 : 1000 или 1 : 2500. Для нарушенных лесов с выровненной структурой — лесоустроительные планшеты М 1 : 5000 или М 1 : 10 000. В Каневском заповеднике парцеллярная съемка проводилась в масштабе 1 : 5000 (рис. 1, А).

На 2-м этапе было проведено картирование демутиационных парцелл в массиве на площади 658.1 га. Съемка осуществлялась маршрутным методом по ходовым линиям. В качестве ходовых линий использовали квартальные просеки, дороги, таксационные визиры. Расстояние между ходовыми линиями до 50 м, а при плохой видимости (густой подрост и подлесок) — 20—30 м. Таксационные визиры промерялись вешками через каждые 50 м. На карту наносили каждый однородный контур площадью не менее 1000 м². Для каждого контура составляли списки деревьев, кустарников по ярусам, а также трав. У деревьев и кустарников определяли господствующее возрастное состояние (по ярусам) и количественное участие каждого вида в каждом ярусе в баллах по шкале покрытия — обилия Ж. Браун-Бланке (по: Б. М. Миркин и др., 1989). Доминирующими считались виды с покрытием 50 % и более (баллы 4 и 5), содоминирующими — с покрытием более 5 % (баллы 2 и 3). В травяном покрове определяли общее проективное покрытие и количественное участие видов по той же шкале.

Ярусное членение картируемого массива проводили с учетом ярусной структуры менее нарушенных широколиственных лесов правобережья Днепра.

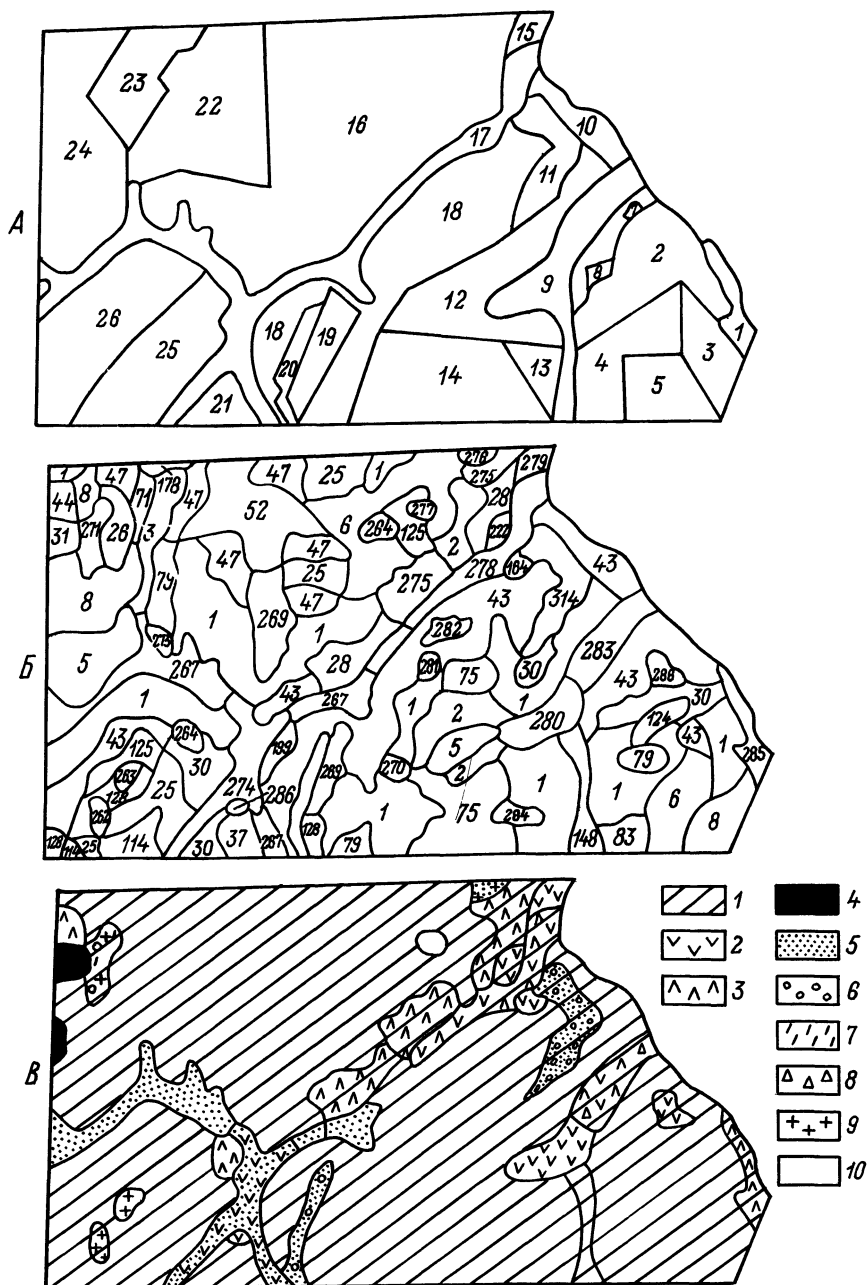


Рис. 1. Фрагменты карт грабовых лесов Каневского заповедника (кв. 13) М 1 : 10 000.

А — таксационная основа. Цифры — номера таксационных выделов. Б — карта демутационных парцелл. Цифрами обозначены номера парцелл. В — карта древостоев (I и II ярусы). 1 — граб обыкновенный, 2 — осина, 3 — береза бородавчатая, 4 — все широколиственные виды, 5 — липа сердцевидная, 6 — дуб черешчатый, 7 — ясень обыкновенный, 8 — ильм шершавый, 9 — клены остролистный и полевой, 10 — I и II ярусы отсутствуют. Г — карта размещения подроста (III и IV ярусы). 11 — клены (IV ярус), 12 — клены (III ярус), 13 — граб обыкновенный (IV ярус), 14 — граб обыкновенный (III ярус), 15 — дуб черешчатый, 16 — липа сердцевидная, 17 — осина, 18 — ильм шершавый, 19 — ясень обыкновенный, 20 — лещина, 21 — III и IV ярусы отсутствуют. Д — карта травяного покрова (V яруса). Ассоциации: 22 — мертвопокровная, 23 — мятликово-дубравная или звездчатко-мятликово-дубравная, 24 — волосистоосоковая или волосистоосоково-ландышевая, 25 — волосистоосоково-зеленчуково-снытевая, 26 — снытево-пролесниково-черемшовая, 27 — снытевая или пролесниково-снытевая, 28 — волосистоосоково-черемшовая, 29 — лугово-разнотравно-злаковая.

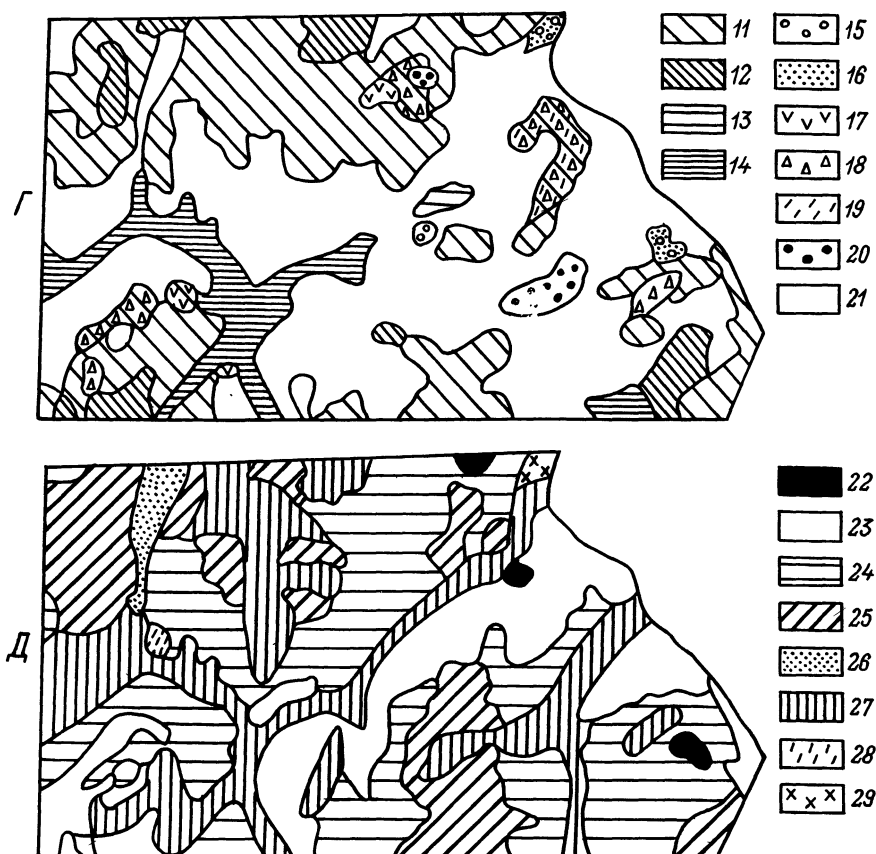


Рис. 1 (продолжение).

В таких лесах I ярус составляют средневозрастные и старые генеративные особи деревьев первой величины: *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Populus tremula*; II ярус — генеративные особи деревьев второй величины: (*Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *Ulmus*) и молодые генеративные особи деревьев первой величины; III ярус — виргинильные особи всех древесных видов и генеративные особи кустарников; IV ярус — имматурные особи второй подгруппы всех деревьев и виргинильные особи кустарников; V ярус — имматурные особи первой подгруппы и ювенильные особи деревьев и кустарников. Сюда же включены все травы.

В сильно нарушенных лесах средневозрастные и старые генеративные особи деревьев первой величины могут отсутствовать. В этом случае выделяется верхний ярус из наиболее высоких деревьев второй величины.

По составленной карте определили площадь каждого контура. Контур с одинаковыми доминантами и содоминантами в каждом ярусе объединяли в один вариант демутиационных парцелл (рис. 1, Б). Все варианты парцелл пронумерованы и помечены 4-цифровым шифром. Первая цифра характеризует состав доминантов и содоминантов I и II ярусов, вторая — состав доминантов и содоминантов III яруса, третья — состав IV яруса, четвертая — доминанты травяного покрова. Например, шифр парцеллы 1—0—0—3 означает, что верхний ярус составляют средневозрастные и старые генеративные особи граба, III и IV ярусы отсутствуют, а в травяном покрове доминирует осока волосистая. Пояснения к шифру каждого варианта парцелл приводятся в легенде карты.

Последующая генерализация карты демулационных парцелл отражена в серии карт. Карта древесного полога составлена путем объединения парцелл с однотипным составом I, II или верхнего яруса (рис. 1, В); карта подроста — с однотипным III и IV ярусами (рис. 1, Г). Карта травяного покрова объединяет парцеллы с одинаковыми доминантами трав (рис. 1, Д).

На 3-м этапе работы были проведены подробные популяционные исследования на существующих и вновь созданных постоянных площадях с учетом их принадлежности к наиболее характерным вариантам парцелл. Постоянные пробные площади предназначены для организации популяционного мониторинга. Общее число пробных площадей, достаточное для анализа массива Каневского заповедника, — 40 шт., а их размер от 0.1 до 1.0 га. Описание ценопопуляций древесных видов проводилось по методике общей для всех растений (Ценопопуляции растений, 1976, 1988) со специальными дополнениями для древесных видов (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Полтинкина, 1985; Диагнозы. . ., 1990). Все древесные растения по высоте были разделены на две фракции: 1 — до 50 см; 2 — более 50 см. Учет численности и возрастного состава особей первой фракции проводили на площадках 100 м² в 5-кратной повторности, второй фракции — сплошным пересчетом на всей площади пробы. Для каждой особи определяли возрастное состояние, жизнеспособность по 4-балльной шкале (нормальная, пониженная, низкая, сублетальная), происхождение (семенное, вегетативное: порослевое, ксилоризомное, корнеотпрысковое). Все данные пересчитаны на 1 га. На каждой площади по парцеллам два раза в сезон проводили описание травяного покрова.

Результаты и их обсуждение

Демутационное картирование на площади 658.1 га выявило 335 вариантов парцелл. Наиболее разнообразны в них I, II или верхний ярусы. В этих ярусах выделены 68 сочетаний широколиственных и мелколиственных видов. Такое разнообразие обусловлено лесохозяйственной деятельностью до начала заповедания (территория впервые заповедана в 1931 г.). В III ярусе выделено 26, а в IV — 20 вариантов сочетаний древесных видов. Упрощение состава подроста связано, с одной стороны, с выравниванием (синхронизацией развития) древесного полога рубками и отсутствием достаточного количества окон возобновления, а с другой — с малой численностью деревьев большинства видов.

Несмотря на большое число сочетаний видов в древостое, общий характер лесного массива определяется абсолютным преобладанием граба обыкновенного (табл. 1). Так, 64.9 % закартированной площади занимают парцеллы, где в верхнем ярусе господствует граб, на 31.2 % площади граб — содоминант с другими видами. Господство граба является следствием многократных сплошных рубок, способствующих его возобновлению вегетативным (пневая поросль) и семенным способами (Наконечный, 1969; Любченко, Самойленко, 1981). Парцеллы с участием *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *A. campestre* и ильмовых представляют собой либо старовозрастные культуры, либо насаждения, сформированные рубками ухода на естественно заросших лесосеках и пашнях. На заросших пашнях, а также на эродированных склонах в древостое значительно увеличивается участие березы и осины.

По особенностям ярусной организации все парцеллы можно объединить в два крупных типа: 1) без подроста (отсутствуют особи высотой более 50 см), 2) с подростом. В грабовых лесах подрост отсутствует на 49.7 % площади. Парцеллы без подроста относятся к монодоминантным (граб) и полидоминантным вариантам парцелл по древесному ярусу. Абсолютное господство граба в верхнем (в монодоминантных парцеллах) или во втором (в полидоминантных парцеллах) ярусах создает наиболее неблагоприятную обстановку для развития

ТАБЛИЦА 1
Современное состояние древостоя в грабовых лесах

Обобщенный состав I и II или верхнего ярусов	Площадь	
	га	%
Граб	392.99	64.9
Граб с участием широколиственных видов (в разных пропорциях)	70.29	11.6
Широколиственные виды без граба	15.44	2.6
Мелколиственные виды без граба	4.11	0.7
Мелколиственные и широколиственные виды без граба	4.02	0.6
Мелколиственные виды с грабом	24.21	4.0
Мелколиственные и широколиственные виды с грабом	94.55	15.6
Общая площадь закартированного массива, имеющего верхний ярус	605.61	100.0

ТАБЛИЦА 2
Площадь распространения разных видов и разных возрастных состояний в лесах Каневского заповедника*

Виды	Возрастные состояния							
	имматурное 2-й подгруппы		виргинильное		молодое генеративное		средневозрастное и старое генеративное	
	га	%	га	%	га	%	га	%
<i>Quercus robur</i>	3.2	0.49	1.0	0.15	39.2	5.99	100.3	15.24
<i>Fraxinus excelsior</i>	15.8	2.40	2.9	0.44	6.1	0.93	6.2	0.94
<i>Tilia cordata</i>	2.1	0.32	13.9	2.11	12.4	1.83	7.6	1.16
<i>Ulmus glabra</i>	42.2	6.41	11.8	1.79	1.0	0.15	1.2	0.18
<i>Betula pendula</i>	3.2	0.49	2.2	0.33	1.4	0.21	36.9	5.61
<i>Populus tremula</i>	7.1	1.08	—	—	—	—	21.9	3.33
<i>Carpinus betulus</i>	10.9	1.66	36.6	5.66	19.3	2.93	596.3	90.61
<i>Acer platanoides</i>	205.9	31.29	62.5	9.50	22.2	3.37	94.1	14.30
<i>A. campestre</i>	137.7	20.92	31.3	4.76	3.7	0.56	2.0	0.30
<i>Corylus avellana</i>	—	—	—	—	—	—	20.7	3.15

* Площадь, занятая особями каждого вида в каждом возрастном состоянии, рассчитывалась вне зависимости от присутствия других видов.

подроста. На остальной площади массива имматурный подрост занимает 31.4 %, а виргинильный — 18.9 %.

Распределение подроста по видам и возрастным состояниям (табл. 2, рис. 1, Г) показывает, что наиболее успешно под пологом теневых лесов с господством граба возобновляются теневыносливые виды: клены остролистный и полевой. Менее теневыносливые виды граб, ясень и ильм, если и присутствуют в подросте, то обычно отстают в росте и отмирают под пологом кленов (Евстигнеев, 1988). Необходимо отметить слабое возобновление эдификаторов широколиственных лесов: дуба, ясеня, липы. Такая ситуация в будущем может привести к полному исчезновению этих видов из большинства сообществ, несмотря на заповедный режим. Небольшие площади с виргинильным подростом большинства широколиственных деревьев представляют сообщества на месте бывших сенокосов, огородов, садов.

ТАБЛИЦА 3

Усредненные возрастные спектры и встречаемость древесных видов (на 38 пробных площадях)

Виды	Плотность, экз./га						Встречаемость, %						
	j	im ₁	im ₂	v ₁	v ₂	g ₁	g ₂	g ₃	s	j+im ₁	c+im ₂	g+s	j+im+ c+g+s
<i>Acer platanoides</i>	9589.5	5638.2	661.5	149.9	39.4	14.1	12.9	6.2	0.4	100.0	73.7	55.3	100.0
<i>A. campestre</i>	117.9	960.7	86.8	25.6	10.1	1.6	0.5	2.3	0.4	92.1	42.1	34.2	94.7
<i>Carpinus betulus</i>	77.4	255.6	8.3	3.2	5.7	13.7	73.9	417.0	198.3	60.5	63.2	100.0	100.0
<i>Fraxinus excelsior</i>	292.9	27.5	—	—	—	0.9	4.8	7.6	0.8	42.1	—	28.9	52.6
<i>Quercus robur</i>	7.0	—	—	—	—	—	0.6	1.1	0.7	13.1	—	18.4	23.7
<i>Tilia cordata</i>	1.3	43.2	2.0	0.7	0.3	—	1.7	3.5	0.2	36.8	10.5	15.8	39.5
<i>Ulmus glabra</i>	16.3	281.9	12.5	2.5	0.8	0.6	0.4	2.7	—	65.8	21.1	31.6	76.3
<i>Betula pendula</i>	—	—	—	—	—	—	—	4.3	—	—	—	7.9	7.9
<i>Populus tremula</i>	—	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—	—	2.6	2.6
<i>Cerasus avium</i>	4.0	3.3	—	—	—	—	—	—	—	2.6	—	—	2.6
<i>Pyrus communis</i>	0.5	2.6	—	—	—	—	—	—	—	2.6	—	—	2.6
<i>Malus sylvestris</i>	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—	2.6	—	—	2.6
<i>Corylus avellana</i>	20.6	51.4	8.7	—	—	—	—	—	—	47.4	23.7	—	50.0
<i>Euonymus verrucosa</i>	—	253.8	—	—	—	—	—	—	—	—	76.3	—	76.3
<i>Swida sanguinea</i>	—	47.2	—	—	—	—	—	—	—	—	28.9	—	28.9
<i>Sambucus nigra</i>	—	14.9	—	—	—	—	—	—	—	—	15.8	—	15.8

получена суммированием площадей всех парцелл, где отмечен дуб, независимо от количественного участия других видов). Из этой площади 99.5 % приходится на культуры разного возраста. Две трети культур имеют возраст 100 и более лет, в них давно сформировался II ярус из порослевого граба, который и создает очень сильное затенение. Виргинильного и имматурного подроста здесь практически нет. Меньшая часть площади заня-

По встречаемости в сообществах и плотности существующих популяций все древесные виды можно разделить на 3 группы. В 1-ю группу входят виды с высокой плотностью популяций и высокой встречаемостью. К этой группе относятся: *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Carpinus betulus*. Как правило, эти виды в массиве имеют полночленные возрастные спектры (табл. 3). Во 2-ю группу объединены виды со средней плотностью и встречаемостью (ясень, ильм, липа). 3-ю группу составляют дуб, береза, осина, черешня *Cerasus avium*, груша *Pyrus communis*, яблоня *Malus sylvestris*. Для них характерна низкая плотность популяций и низкая встречаемость.

Анализ возрастного состава популяций древесных видов (табл. 3, рис. 2) дает возможность понять причины дальнейшей деградации лесного массива заповедника.

Quercus robur. Все возрастные спектры популяций данного вида прерывисто неполноценные. Основную часть популяций составляют средневозрастные и старые генеративные особи. Молодое поколение эпизодически появляется, но редко доживает до имматурного состояния. Основная причина гибели — низкая освещенность под пологом взрослых особей (0.2—2.0 % от полной). При такой освещенности дуб отмирает на 3—4-й год жизни (Евстигнеев, 1988). Площадь парцелл с участием дуба составляет 143.9 га (эта площадь

та культурами с возрастом 20—30 лет (27.8 %), подрост дуба отсутствует.

Fraxinus excelsior. Этот вид более теневыносливый и большее количество молодых особей может дожить до имматурного и виргинильного возрастных состояний. Жизненность их низкая, и большая часть особей погибает в первые 5—10 лет жизни (Евстигнеев, 1988). В целом возрастные спектры ясеня, как и дуба, прерывисто неполночные. Площадь парцелл с участием генеративных особей ясеня очень мала (табл. 2), но плотность популяций значительно выше, чем у дуба (табл. 3). Это объясняется особенностями ведения лесного хозяйства до организации заповедника. Ясень реже, чем дуб, вводился в культуры, и большинство его популяций представляет собой естественное возобновление в культурах дуба.

Tilia cordata. Популяции липы, как и двух предыдущих видов, прерывисто неполночные. Семена прорастают довольно плохо и проростки появляются редко (Чистякова, 1979). Большая часть их гибнет, не переходя в ювенильное состояние. Однако хорошо выраженная способность к вегетативному размножению позволяет пополнять популяции новыми особями. Площадь парцелл с участием виргинильных и молодых генеративных особей составляет 26.3 га, что значительно больше соответствующих площадей с участием ясеня. Большинство этих парцелл — молодые культуры липы или порослевое поколение липы в культурах дуба. Небольшая площадь популяций липы при неспособности к широкой семенной инвазии делает положение вида в массиве весьма нестабильным (Чистякова, 1979).

Ulmus glabra. Популяции ильма по возрастному составу близки к популяциям рассмотренных видов. Однако площадь парцелл с участием имматурных особей значительно больше, чем у ясеня и липы. Это связано с несколько большей теневыносливостью ильма в молодости. Способность быстро реагировать на увеличение освещенности под пологом леса вследствие изреживания верхнего яруса граба приводит к тому, что доля парцелл с участием виргинильных особей этого вида вне лесных культур заметно больше чем у дуба, ясеня, липы.

Betula pendula. В лесах заповедника существуют два варианта возрастных спектров популяций данного вида. Первый, наиболее часто встречающийся, представлен только старыми генеративными особями. Это березняки, возникшие после сплошных рубок, в которых по мере взросления сформировался второй ярус из порослевого граба. В настоящее время береза интенсивно отмирает. К таким же ситуациям близки березняки, возникшие при зарастании обнажений в растущих оврагах. Второй вариант включает популяции с имматурными, виргинильными и молодыми генеративными особями. Он характеризует инвазию березы на открытые пространства с покровом из луговых трав. Общая площадь парцелл с участием березы 43.7 га. Большая часть их представлена стареющими популяциями (36.9 га) и лишь 6.8 га приходится на молодые.

Populus tremula. Возрастные спектры осины аналогичны возрастным спектрам березы в сомкнутых сообществах. В вывальных окнах появляются ювенильные и имматурные особи вегетативного происхождения — корневые отпрыски. Старовозрастные популяции осины возникли после сплошных рубок или в процессе зарастания оврагов.

Состояние популяций всех рассмотренных видов свидетельствует о непрекращающемся процессе деградации из-за неудовлетворительного возобновления. Заповедный режим, при котором исключены любые меры по содействию возобновлению, не способствует расселению этих видов. Небольшое распространение парцелл со взрослыми особями дуба, ясеня, липы не обеспечивает естественной инвазии этих видов в периодически возникающих окнах распада.

Garpinus betulus. Современное состояние лесов заповедника характеризуется абсолютным господством граба. Парцеллы с участием средневоз-

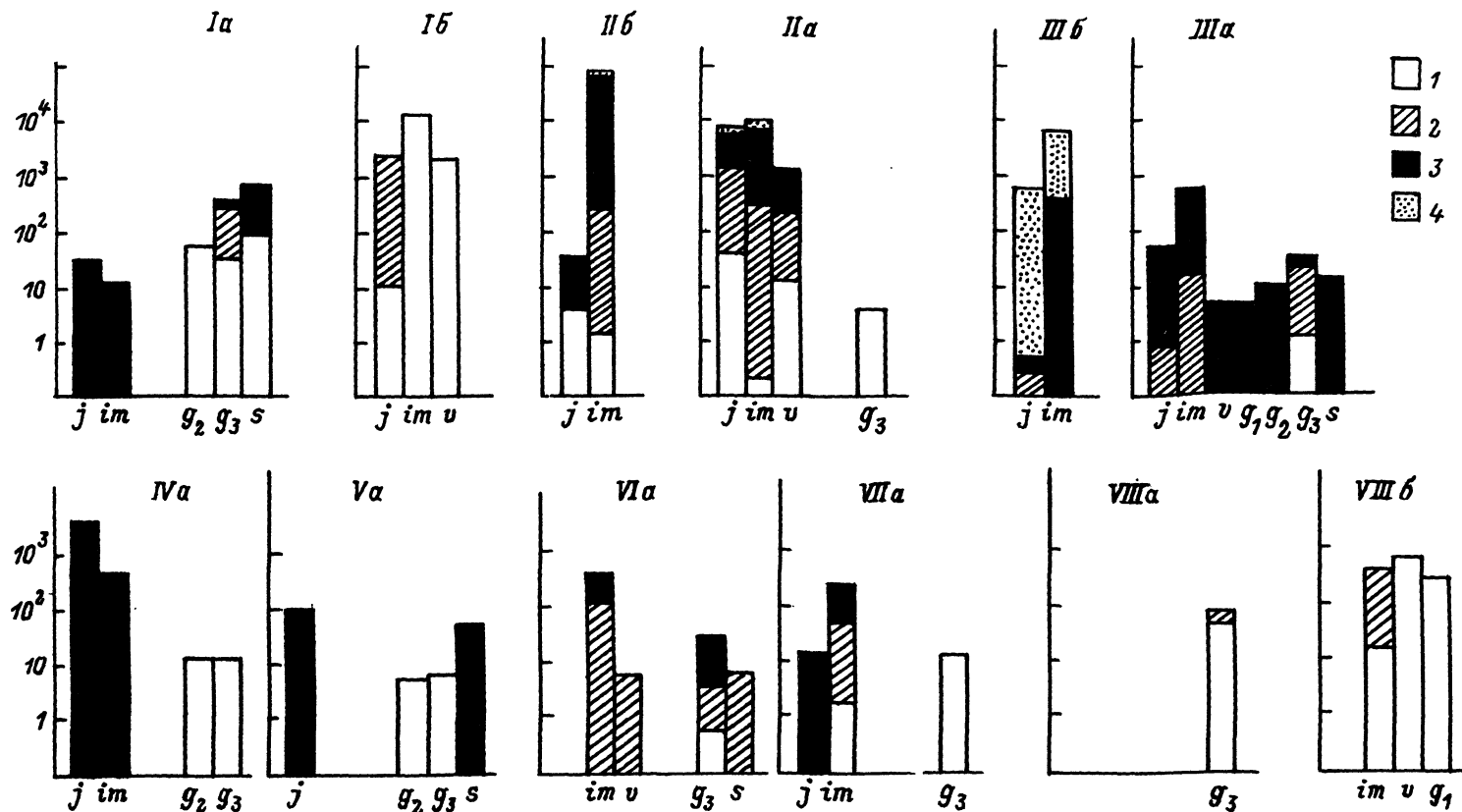


Рис. 2. Возрастные спектры популяций деревьев широколиственных лесов.

I — граб обыкновенный, *II* — клен остролистный, *III* — ясень обыкновенный, *IV* — ясень обыкновенный, *V* — дуб черешчатый, *VI* — липа сердцевидная, *VII* — ильм шершавый, *VIII* — береза бородавчатая. Жизненность: 1 — нормальная, 2 — пониженная, 3 — низкая, 4 — сублетальная; *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинийские, *g*₁, *g*₂, *g*₃ — молодые, средневозрастные и старые генеративные, *s* — семенные деревья. Индексом *a* — помечены популяции из лесного массива, индексом *b* — популяции на заброшенных сельхозугодьях.

По оси абсцисс отложены возрастные состояния, по оси ординат — десятичный логарифм численности.

растных и старых генеративных особей занимают площадь 596.3 га, из которых 393 га — монодоминантные грабняки. На площади 194 га I-й ярус из дуба, ясеня, клена остролистного еще сохраняется, но его численность значительно меньше численности граба во II-м ярусе. Во всех парцеллах с доминированием граба его популяции неполночленные (рис. 2). Иматурный и виргинильный подрост встречается лишь на 7.3 % закартированной площади. Площадь парцелл с участием молодых генеративных особей составляет 3 % площади всех парцелл с грабом. Эти парцеллы — результат заселения открытых пространств после введения заповедного режима.

Acer platanoides. Особое положение в лесах заповедника занимают популяции клена остролистного. По площади парцелл с участием средневозрастных и старых генеративных особей этот вид близок к дубу. Однако по площади парцелл с иматурными и виргинильными особями он занимает первое место. Большая теневыносливость и хорошая расселяемость обеспечивает клену массовое распространение по всему массиву. Именно подрост клена остролистного (при участии клена полевого) образует основные варианты локусов возобновления (табл. 2, 3).

Кустарники. В составе современных лесов заповедника встречаются *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*. Ни один из этих видов не играет заметной роли в сообществах. Неполночленные возрастные спектры популяций и малая плотность свидетельствуют о сильном подавлении этих видов искусственно созданным однородным верхним ярусом.

Анализ карты подростка показал, что большая его часть (72 %) имеет иматурное, меньшая (28 %) — виргинильное возрастное состояние. Господствующее положение в парцеллах с нормально развитым подростом занимают клены остролистный и полевой — 73.7 %. Значительно меньшая часть приходится на парцеллы, где с кленами соседствуют другие широколиственные виды (8 %), или подрост состоит только из граба (5 %), из кленов с ясенем (2 %) и из кленов с грабом (1.5 %). Очевидно, что состояние массива в ближайшем будущем будет определяться виргинильным подростом. Среди виргинильного подростка абсолютное преобладание принадлежит видам кленов и в первую очередь клену остролистному. Незначительную долю среди виргинильного подростка составляют граб и ильм (табл. 2).

Анализ карты травяного покрова (рис. 1, Д, табл. 4) показывает, что разнообразие ассоциаций невелико. По площади преобладают волосистоосоковые, волосистоосоково-снытевые и снытево-пролесниковые варианты ассоциаций. Отсутствие световой мозаики (окон возобновления) и мозаики ветровально-

ТАБЛИЦА 4
Распространенность основных вариантов ассоциаций
грабовых лесов Каневского заповедника

Варианты ассоциаций	Площадь	
	га	%
Дубравно-мятликсовая со звездчаткой ланцетолистной	45.8	6.96
Волосистоосоковая с ландышем и волосистоосоковая с зеленчуком	417.4	63.43
Волосистоосоково-снытево-черемшковая и волосистоосоково-черемшковая	45.5	6.91
Снытево-пролесниково-черемшковая и снытево-пролесниковая	129.2	19.63
Луговая и прочие	20.2	3.07

почвенных комплексов (завершение онтогенеза дерева) привело к тому, что разнообразие микроместообитаний сильно сократилось. Доминанты травяного покрова *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum* стали выступать экологическими индикаторами более крупной неоднородности и отражают особенности разных форм мезорельефа. В табл. 4 варианты ассоциаций 1—4 расположены в ряд по мере увеличения влажности и богатства почв от плакорных участков вниз по склону до дна оврагов.

Сравнение карт древостоя, подроста и травяного покрова показывает, что на момент исследования отсутствует тесная связь между однородными контурами в разных ярусах массива. Они развиваются относительно независимо. Однако для каждой локальной ситуации возможно предсказать наиболее вероятный путь развития в ближайшем будущем. Зная длительность онтогенеза основных лесообразующих видов, темпы развития подроста при разных уровнях освещенности и влажности, прогноз для каждого типа демулационных парцелл будет вполне обоснованным. Именно поэтому карта демулационных парцелл — это удобный инструмент для мониторинга в масштабе всего массива.

Все разнообразие демулационных парцелл можно объединить в несколько вариантов смен растительного покрова: 1) смена граба кленом остролистным, 2) смена граба кленами и ильмом, 3) смена граба кленами остролистным и полевым. Первый вариант смены широко распространен в снытевых и волосистоосоково-снытевых ассоциациях на склонах разных экспозиций за исключением южной. Второй вариант приурочен лишь к нижним частям склонов (более влажные снытево-пролесниково-черемшова и снытево-пролесниковая ассоциации), что связано с особенностями экологии ильма. Третий вариант представлен в наиболее сухих местообитаниях на плакорах и пологих частях склонов разных экспозиций (Коротков, 1987).

Заключение

Введение заповедного режима на территории, сильно преобразованной рубками, посадками, распахиванием приводит к тому, что спонтанное восстановление не обеспечивает сохранности всего комплекса видов. Это проявляется в критическом состоянии популяций древесных эдификаторов сообществ зонального типа. В Каневском заповеднике это дуб черешчатый, ясень обыкновенный, липа сердцевидная.

Постепенный распад предельно упрощенных сообществ приводит к формированию мелкоконтурных демулационных парцелл, где условия благоприятны лишь для возобновления наиболее теневыносливых видов. Дальнейший распад, несмотря на смену доминирующих видов и усиление возрастной дифференциации, не сопровождается ростом видового разнообразия в большинстве сообществ. Сохранение существующих тенденций демулационных изменений приведет к замене монодоминантных грабовых лесов столь же однообразными монодоминантными кленовниками.

Вероятно, заповедники с сильно нарушенной видовой, возрастной и пространственной структурой сообществ целесообразно относить к заповедникам экспериментального типа (Реймерс, Яблоков, 1982). На основе анализа разнообразия демулационных парцелл, их размещения и занимаемой ими площади в массиве можно разработать систему мероприятий по содействию возобновлению видов, находящихся в критическом состоянии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья. М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1990. 106 с. — *Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 172 с. — *Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М.* О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 4. С. 65—72. — *Евстигнеев О. И.* Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при разной освещенности // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1730—1736. — *Заугольно-ва Л. Б.* Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 81—102. — *Коротков В. Н.* Демутационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Зоология и ботаника. М.: Наука, 1987. С. 75—79. — *Любченко В. М.* Грабовий ліс Канівського заповідника // Укр. ботан. журн. 1981. Т. 37, № 1. С. 22—26. — *Любченко В. М., Бортняк М. М.* Рослинність Канівського державного заповідника (за даними великомасштабного геоботанічного картування) // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 5. С. 16—20. — *Любченко В. М., Самойленко В. К.* Граб обыкновенный в древостоях Каневского заповедника // Лесоведение. 1981. № 2. С. 35—41. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с. — *Наконечный В. С.* Роль запаса семян в подстилке в возобновлении грабовых дубрав // Лесоведение. 1969. № 4. С. 77—80. — *Полтинкина И. В.* Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 2. С. 79—88. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с. — *Растительность европейской части СССР.* Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Реймерс Н. С., Яблоков А. В.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной природы. М.: Наука, 1982. 205 с. — *Смирнова О. В., Чистякова А. А., Дробышева Т. И.* Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины // Журн. общ. биологии. 1987а. Т. 48, № 2. С. 200—212. — *Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Митрофанова М. В.* Організація в просторі та часі різновікових широколистяних лісових ценозів // Укр. ботан. журн. 1987б. Т. 44, № 5. С. 43—47. — *Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Чистякова А. А.* Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1423—1433. — *Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В.* Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. 1989. № 11. С. 48—58. — *Чистякова А. А.* Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 85—98. — *Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура.* М.: Наука, 1976. 217 с. — *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.